

MECANISMES DE L'EVOLUTION BIOLOGIQUE - NOTES

jcbiseau@ulb.ac.be

pmarduly@ulb.ac.be

β pas de syllabus

17.9.15

CH 0 – QU'EST-CE QUE L'EVOLUTION ?

→ c'est une théorie scientifique explicative (reprend l'ensemble des mécanismes de modification des être vivants), Charles Darwin en étant la base.

→ processus de transformation des êtres vivants au cours du temps (par opposition au fixisme)

→ une histoire (celle de la biodiversité sur terre) : phylogénétique par exemple.

5 fingers of evolution (voir video sur dias)

MECANISMS OF EVOLUTION

==change in a gene pool over time

== shrink of population

== gene flow

the is a microevolution and a macroevolution

→ ces mécanismes de l'évolution modifient la fréquence des gènes et plus précisément des allèles au cours du temps.

→ mutations engendrent une variété

EVOLUTION == Modif de la fréquence allélique d'une génération à l'autre

- microévolution = processus évolutifs qui se déroulent à l'échelle des populations (évolution adaptative ou neutre)
- macroévolution = processus qui se déroulent à l'échelle des espèces ou échelles supérieures de la taxonomie (inclus l'étude des fossiles et la systématique)

CH 1 – EVOLUTION A L'ECHELLE DES POPULATION – 1ère partie

Mécanisme de base de la diversité génétique (pour qu'il y ait évolution il faut diversité génétique)

β MUTATION, qui produit les nouveaux allèles

Fréquences et taux de mutations

- Pdnt lgtmps on avait pas accès direct au génome, on a évalué les mutations visibles. La fréquence des mutations peut se mesurer donc àpd l'observation de leurs effets phénotypiques: voir slide. L'ordre de grandeur des fréquences de mutations est de l'ordre de 10^{-5} . la fréquence est donc très faible.

MAIS un effet phénotypique peut correspondre à différentes mutations ! (slide)

p.ex un gène qui code pour une couleur : plusieurs types de mutations peuvent le rendre inopérant, inactif, pourtant on aura q-même la même couleur.

- Via l'étude du génome, ajdhui on sait que : le taux de mutation par paires de bases, d'ordre de grandeur de 10^{-10} à 10^{-11} par pb par réplication. Ces taux sont très bas mais ne concernent que une pb !

Chez l'homme : taux de mutation estimé = 2.4×10^{-9} par pb par an

le nombre de paires de bases dans le génome haploïde = 3.3×10^9

temps de génération = +- 20 ans

→ nb de mutations par zygote par génération ? 317 par zygote par génération! (revoir calcul)

Si la proportion codante du génome est de 2,5 %, alors on aura 8 mutations donnant prise à la

sélection/zygote/génération

dans une population de 500 000 humains : 4 000 000 de nouvelles mutations donnant prise à la sélection en une génération ! (estimation d'un ordre de grandeur) β pt important !!

Pkoi les taux de mutations varient-ils |e| individus ? |e| espèces ?

- entre individus, les effets mutagènes extérieurs provoquent la mutation. L'ADN polymérase, une protéine, provient d'un gène, dont les différents allèles sont impliqués dans la transcription et donc des mutations \rightarrow chaque individu a son propre nombre d'ADN pol. L'efficacité des enzymes de réparation varie d'un individu à l'autre.

β il existe différents allèles d'ADN pol (le taux d'erreurs augmente avec la vitesse de réplication) + différents allèles des enzymes impliqués dans la réplication de l'ADN

- le taux de mutation est un trait variable et héritable \rightarrow SELECTION (car dépend d'un certain nb d'enzymes)

- entre espèces, les taux de mutation par génération dépendant du nb de réplifications qui précèdent la production des gamètes

Caractère aléatoire des mutations

- pour un endroit donné on ne peut dire s'il va muter ou pas, on peut juste prédire.

- aléatoire = d'un pt de vue évolutif, ces mutations seront aléatoires par rapport au fait qu'elles seront utiles ou pas pour l'organisme

- taux de mutation = probabilité de mutations

- toutes les mutations ne sont pas équiprobables ! Cette probabilité peut être modifiée (agents mutagènes)

- l'environnement peut augmenter ou diminuer le taux de mutations (ex : UV) mais ne va pas diriger les mutations en termes de conséquences fonctionnelles.

\rightarrow la présence d'un agent pathogène p.e. n'augmente pas la proba d'apparition d'une mutation qui confère une meilleure résistance à ce pathogène

β *les mutations avantageuses ne sont pas plus fréquentes que les mutations désavantageuses ou neutres*

β *les mutations sont aléatoires p/r à leur utilité éventuelle*

- p.e. ce n'est pas la présence d'une toxine dans un environnement qui va augmenter la probabilité qu'une mutation apparaisse pour que l'organisme résiste à ce pathogène !!

[- Lamarck = les mutations se produisent en réponse à l'environnement]

conclusion : l'adaptation n'est PAS le résultat de mutations

- Expérience Lederberg & Lederberg (1952) : une mutation avantageuse peut apparaître sans contact préalable avec le milieu dans lequel elle est avantageuse.

- hypothèse \rightarrow tests

- si les mutations sont aléatoires, alors elles doivent apparaître sans contact préalable avec le milieu dans lequel elles vont être favorables

- cultures bactériennes (E.Coli), 2 milieux de culture (liquide – tube à essai - et solide – gel dans Pétri)

- agent sélectif = antibiotique

- dans le milieu de culture liquide, on ne peut repérer les cultures bactériennes car en suspension.

On dépose le tout (dilué) sur Pétri, Les bactéries, si c'est bien homogène, se répartissent de manière

homogène. La bactérie est immobile et se divise toutes les 20 min. Après un certain temps, la colonie va devenir visible. On connaît alors les descendants de la bactérie mère à un certain endroit précis.

- technique du tampon de velours : on pose le tampon sur la boîte de Pétri, on applique une réplique sur une autre boîte de Pétri, on peut observer les descendants.
- expérience : voir slide. Les boîtes avec pénicilline ne servent qu'à repérer les descendants des bactéries mutantes. On voit que la résistance à la pénicilline existait déjà dans la population de base qui n'était pas en contact avec l'antibiotique.

Transmission des caractères héréditaires : le système génétique

- système génétique : processus de transmission de l'info génétique des parents à leurs descendants
- reproduction asexuée ou sexuée
- haploïdie, diploïdie

reproduction

*asexuée haploïde : bactérie et archées + certains champignons, reproduction majeure dans le monde vivant.

*sexuée haploïde : certaines algues, champis et mousses

* sexuée diploïde : majorité des plantes et animaux → étudié dans ce cours

* asexuée diploïde : certains protistes, qlqs métazoaires

Transmission des allèles dans les populations – MODELE DE HARDY&WEINBERG

Rôle des modèles en science

modèle = représentation que l'on se fait de la réalité, pas forcément mathématique (ex : représentation d'une cellule eucaryote), une simplification du monde vivant pour parvenir à le comprendre

- simplifier le monde vivant pour parvenir à le comprendre
- représenter mathématiquement un processus pour le tester qualitativement et quantitativement (prédiction)
- lorsque le modèle a été confirmé par des tests expérimentaux répétés de façon indépendante, on peut le raccrocher à d'autres modèles et/ou le complexifier.

Modèle de Mendel

→ permet de prédire la descendance d'un couple d'individus

Modèle Hardy Weinberg (slide tableau)

→ prédit la descendance d'une population

18.9.15

Modèle H-W

→ modèle de base de la génétique des populations

→ extension du modèle de Mendel, s'intéressant à la descendance d'un seul couple

BASE : comment les fréquences alléliques vont varier d'une génération à l'autre dans une population

slide tableaux

- on regarde ici un locus
- le principe du tableau implique une hypothèse : la rencontre entre les gamètes mâles et femelles se fait de façon aléatoire
- paramètres importants qui vont être utilisés en génétique de population :

- fréquence : effectif par rapport à un effectif total

fréquence allélique : proportion de l'allèle considéré dans la population d'allèles (c'est-à-dire dans le **pool génique**)

fréquence génotypique : proportion du génotype considéré dans la population d'individus

*pour les 2n : deux fois plus d'allèles que d'individus

Soit un locus A représenté par 2 allèles (A1 et A2) dans une population d'individus diploïdes se perpétuant de générations en génération par reproduction sexuée (p.e oursins, bon exemple car les gamètes sont libérés dans l'eau et donc se rencontrent aléatoirement).

À la génération n, on dénombre 40 A1A1, 40 A1A2 et 20 A2A2.

1. Quelles sont les fréquences génotypiques et alléliques à la génération n ?

- f. génotypiques : pour A1A1 = 0,4 pour A1A2 = 0,4 et pour A2A2 = 0,2
- f alléliques : 200 allèles dans une pop de 100 individus, les 40 homozygotes A1A1 en portent chacun 2 (ça fait 80) + les 40 homozygotes A1A2 en portent 2 (ça fait 40).

$$\rightarrow 80+40 = 120$$

$$\rightarrow f = 120 / 200$$

la fréquence tot doit tjrs être égale à 1 (A1+A2 = 1)

et pour la génération n+1 ?

- on utilise le grand tableau
- on considère que les gamètes se rencontrent par hasard
- la fréquence génotypique de A1 à la génération n+1 est la probabilité que deux gamètes A1 fusionnent $(0,6 \times 0,6) = 0,6^2 = 0,36$ (même raisonnement pour A2A2)
- pour les hétérozygotes, il faut un gamète mâle A1 et un gamète femelle A2 (ou l'inverse!) $= 0,6 \times 0,4 = 0,24$ (x2 pour l'inverse) = 0,48

slide graphes : observations

- les fréquences alléliques n'ont pas changé de la génération n à celle n+1.
- par contre les fréquences génotypiques entre ces deux générations sont différentes : les fréquences génotypiques parentales n'étaient pas en équilibre de H-W. Hors les fréquences des générations n+1 l'étaient.

En d'autres termes, il suffit d'une seule génération aléatoire de gamètes pour se retrouver en une situation d'équilibre d'H-W.

CONCLUSIONS DU MODELE

pour un gène représenté par 2 allèles dans une population, qlq soit les fréquences génotypiques initiales, après une génération d'accouplement aléatoires, ces fréquences seront égales à $p^2/2pq/q^2$. C'est f génotypiques resteront constantes de génération en génération tant que les conditions de validité du modèle en H-W seront respectées par d'évolution !

Conditions de validité :

- effectif de la population infini
- panmixie (choix aléatoire des partenaires sexuels)
- par de migrations (pas de flux génique |e| populations)
- pas de mutations
- pas de sélection

=====>>> 5 conditions = 5 doigts de la main (voir petit film)

Ces écarts (un ou plusieurs à la fois) au modèle vont pouvoir expliquer l'évolution des populations.

Le modèle le plus complet c'est un modèle où les 5 conditions sont présentes.

PIEGE : utiliser trop rapidement la racine carré de p^2 pour calculer p. PKOI ? Si on utilise cette

approche pour un problème où on nous donne des données quantitatives on risque de faire une erreur. Car au départ dans l'énoncé, on ne sait pas si la population est à l'équilibre de H-W.

CH2 – MODELES SIMPLES D'EVOLUTION DES POPULATIONS : SELECTION ET MUTATION SUR 1 LOCUS

soit un locus à 2 allèles A et a

génération n : $F(A) = 0,6$ et $F(a) = 0,4$

fréquences génotypiques sous H-W ?

$F(AA)$ attendue = 0,36

$F(Aa)$ attendue = 0,48

$F(aa)$ attendue = 0,16 *attendue = théorique

- Le génotypage d'un échantillon de la génération n+1 donne les nb suivants : 3000 AA, 8000 Aa et 1000 aa

- Fréquences génotypiques observées ?

$F(AA)_{obs} = 0,25$

$F(Aa)_{obs} = 0,67$

$F(aa)_{obs} = 0,08 \rightarrow$ écartement à H-W

× **L'aptitude absolue W** d'un génotype est le rapport de la fréquence observée de ce génotype par rapport à sa fréquence attendue sous HW sur base des fréquences des allèles à la génération précédente

$W(AA) = 0,25/0,36 = 0,69$

$W(Aa) = 0,67/0,48 = 1,40$

$W(aa) = 0,08/0,16 = 0,50$

→ un des génotype a une aptitude absolue la plus grande : on trouve dans les fréquences observées plus d'hétérozygotes que ce qu'on attend en HW. On retrouve moins d'homozygote que si on était en équilibre HW

→ montre qu'il y a une évolution

quand il n'y a pas d'évolution, $W=1$ pour les différents génotypes

si $W>1$ le génotype est favorisé ; si $W<1$ le génotype est défavorisé ; si $W=0$ le génotype ne se reproduit pas.

× **L'aptitude relative w** = rapport de l'aptitude absolue d'un génotype à l'aptitude absolue du génotype le plus apte.

$w(AA) = 0,69/1,40 = 0,49$

$w(Aa) = 1,40/1,40 = 1$, par définition car le plus apte

$w(aa) = 0,50/1,40 = 0,36$

l'aptitude relative correspond à Fitness

le **coefficient de sélection s** est défini comme complément à l'aptitude relative : $s=1-w$ (ou $w=1-s$)

$s(Aa) = 1-1 = 0$

$s(AA) = 1-0,49 = 0,51$

$s(aa) = 1-0,36 = 0,64$

soit un locus représenté par 2 allèles : peut-on prédire l'évolution des fréquences alléliques au cours des générations ? (slide)

à un moment T donné, les f alléliques seront qlq part sur l'axe

- cette f allélique, en conditions HW, ne vont pas bouger

-MAIS s'il y a mutation ou autres, ces fréquences alléliques vont se balader sur l'axe en fct des paramètres d'évolution

- la sélection peut favoriser un allèle, sa fréquence va augmenter de gén en gén.

- mais la mutation peut changer cet allèle en un autre allèle et donc diminuer sa fréquence.

- les forces évolutives qui poussent l'allèle dans un sens et les forces qui le poussent dans l'autre vont un moment donné s'équilibrer, tant que les conditions ne varient plus.

- pour pouvoir intégrer la sélection dans le modèle on va devoir faire 4 versions du modèle, car on aura 4 possibilités :

- on imagine que la sélection soit en défaveur de l'allèle récessif
- pareil pour l'allèle dominant
- pareil pour les hétérozygotes
- pareil pour les homozygotes

SELECTION CONTRE L'HOMOZYGOTE RECESSIF (=contre l'allèle récessif)

$$w(AA) = 1 \quad w(Aa) = 1 \quad w(aa) = 1-s$$

si pas de sélection (en équilibre HW) :

$$F(AA) = p^2$$

$$F(Aa) = 2pq$$

$$F(aa) = q^2$$

- écart à HW :

$$F(AA) = p^2$$

$$F(Aa) = 2pq$$

$$F(aa) = q^2(1-s) \quad \text{tot} = (p^2 + 2pq + q^2) - q^2s = 1 - q^2s$$

$p' = p$ à la génération $n+1$

$$p' = [F(AA) + F(Aa)/2] / \text{tot} = (p^2 + pq) / (1 - q^2s) = p / (1 - q^2s)$$

(($p^2 + pq = p$ car si on met p en évidence, il reste $p+q = 1$)))

$$\Delta p = p' - p = [p / (1 - q^2s)] - p = (p - p + spq^2) / (1 - q^2s) = (spq^2 / 1 - q^2s) = sp'q^2$$

→ calcule de gén. en gén. comment la valeur de p va évoluer

si $p=q=0,5$ à la génération n et $w(aa) = 0,9$, quelle sera la valeur de p à la génération $n+1$?

→ s sera $0,1$

→ $p' = 0,513$

→ q diminue car on est en récessif, p augmente mais relativement lentement (bcp plus vite si le coeff de sélection était plus fort)

EXERCICE 5: slide

→ on doit calculer S ($S = 0,51$)

VITESSE D'ELIMINATION DE L'ALLELE RECESSIF

-si au départ $q \gg p$, q^2 est grand et $2pq$ est petit (peut y avoir des hétérozygotes) : donc q va

décroître très vite car bcp d'individu qui vont subir cette sélection

- au fur à mesure que q va diminuer, $2pq$ augmente ainsi que p → il y aura de plus en plus de a caché dans les hétérozygotes → croissance moins rapide de q

(voir simulateur Allèle A1)

VALEUR D'EQUILIBRE DE $Q=Q^*$

- si on augmente le nb de génération on va atteindre q^*

== valeur de q pour laquelle, à chaque génération, les pertes de a par sélection sont exactement compensées par les gains de a par mutation.

- perte de a par sélection = Δq

(voir slide)

- gain de a par mutation :

soit $F(A \rightarrow a) = u$ et $F(a \rightarrow A) = v$, le gain de a en une génération = pu

- les gains de A (= pertes de a) par mutation existent aussi, mais on va les négliger. PKOI ?

Gain de A en une génération = vu

mais comme on est en récessif, la multiplication de chiffres très petits est négligeable.

- équilibre : pertes = gains

$$pu = [(pq + q^2(1-s))/(1-q^2s)] - q$$

$q^* = \text{racine de } (u/s)$

- dans le cas d'un allèle récessif létal : racine de $u/1 = \text{racine de } u$

car si la sélection est maximale, elle va éliminer a. la seule façon de ramener a, c'est une mutation.

SELECTION CONTRE LE PHENOTYPE DOMINANT

construction du modèle :

$$w(AA) = 1-s$$

$$w(Aa) = 1-s$$

$$w(aa) = 1$$

$$F(AA) = p^2(1-s)$$

$$F(Aa) = 2pq(1-s)$$

$$F(aa) = q^2$$

$$\text{tot} = 1-s(p^2+2pq)$$

seul l'homozygote sera le plus apte ! ($w=1$ par définition)

Il faut calculer le totale pour calculer la fréquence de variation d'une génération à l'autre.

$P' = \dots$

$\Delta p = \dots$ (slides)

à l'équilibre (slide)

- à l'eq il y aura un moment où la perte de a est compensée par les mutations "qui amènent" A.

- $p^* = v/s$

Si situation extrême d'une situation d'allèle dominant létal : $s=1$ et $p^*=v$ [β voir AlleleA1]

Ici A est dominant, si il y a que la sélection qui joue, cet A va disparaître de génération en génération.

Si $A1 = 0,9$ (et donc $A2 = 0,1 \rightarrow$ l'allèle récessif est peu présent)

$$A1A1 = 0,9$$

$$A1A2 = 0,9$$

$$A2A2 = 1$$

Au départ la vitesse de diminution de fréquence de A1 est plus faible quand il est dominant de

quand il est récessif, mais il diminue plus vite par la suite au cours du temps, pour disparaître au final.

Au départ, A est très présent (majoritaire), ce qui veut dire que le génotype favorisé par la sélection est l'homozygote récessif aa, qui au départ de la simulation est très rare. Les individus qui portent le génotype le plus apte (aa) sont donc rares, du coup A il va pas diminuer très vite. Après, cet allèle récessif sera de plus en plus présent qu'au départ et donc A pourra être éliminé par sélection plus rapidement.

===la diminution de A au départ est défavorisée par la présence très faible de l'allèle récessif.

Exemples naturels d'évolution des pop° dans les cas de sélection contre un A ou a

En nature, un allèle pas spécialement favorable peut devenir favorable suite à un chgmt de l'environnement.

Résistance aux poisons chez les rongeurs (rats en particulier)

Warfarin = inhibe une enzyme impliquée dans la formation de la vitamine K, cofacteur intervenant dans la coagulation.

L'animal mange une nourriture empoisonnée, la prochaine blessure lui fera perdre tout son sang car ne sait plus coaguler.

Graphique : évolution du pourcentage d'individus de rats résistants dans une pop°.

-On constate qu'en qlqs mois, la pop° est devenue totalement résistante (on parle en pourcentages, donc c'est quasi tous les individus sont devenus résistants, et pas vraiment la TOTALITE).

-On constate qu'avant l'utilisation du Warfarin, il y a déjà une partie de pop° qui est devenue résistante.

-Situation où l'absence de l'allèle résistant est létal

-ici on ne précise pas si l'allèle est récessif ou dominant, mais finalement ce n'est pas si important et ça ne changerait que de peu.

- après l'utilisation du poison, l'allèle résistant diminue, pourquoi ? Un allèle est favorable ou défavorable selon les conditions de l'environnement. Cette courbe suggère que lorsqu'il n'y a pas de poison, l'allèle sauvage (celui de départ) de non résistance semble avoir un avantage sélectif sur l'autre allèle. Ceci est dû au fait que la pop° n'est pas infinie.

-l'allèle de résistance est moins efficace dans son action enzymatique que l'enzyme non résistant pour former la vitamine K. Donc en absence de poison, l'autre allèle redevient assez rapidement majoritaire.

Résistance aux insecticides

- ordonnées : nb d'espèces d'insectes résistants aux insecticides depuis la 2GM jusqu'en 2010

- abscisses : période de temps au cours duquel on a utilisé les insecticides

- on constate que, àpd moment où on commence à utiliser le DDT, à un certain moment il y aura de + en + d'insectes qui ne sont plus tués par le DDT. On met au point un autre poison, et ainsi de suite. Le problème c'est qu'au plus on fait ça au plus on favorise les résistances.

- au fur à mesure de nouveaux poisons, il y a de plus en plus d'espèces qui résistent à ce poison.

Résistance aux antibiotiques

- Faudrait limiter l'utilisation des antibiotiques car risque de former à chaque prise des individus résistants.

Le mélanisme industriel : cas de la phalène du bouleau (Biston betularia)

- phénotype clair (typica) : le plus fréquent dans la nature

- phénotype foncé (carbonaria)
- on sait aujourd'hui qu'il s'agit d'un phénotype contrôlé par un gène dont il y a dans la pop° deux allèles, l'allèle c et l'allèle C.
- l'allèle sauvage est l'allèle récessif dans ce cas (souvent c'est le contraire) : CC ou Cc sont noirs, les cc sont clairs.
- ceci est du au camouflage sur la plante : la phalène est phytophage (en tout cas les larves). La forme typica est bien camouflée sur le tronc du bouleau. Inverse si on place les papillons sur un arbre foncé.
- on s'attend à ce que la forme typica est plus fréquente car mieux camouflée et donc mieux protégée contre les prédateurs.
- La fréquence de la forme carbonaria a fortement augmenté à une certaine époque à une certaine région.
- la forme carbonaria s'observe pour la 1ère fois en 1848 $F(C) = p = 0$
- cette carte de gauche montre qu'en fct des endroits, la forme blanche est majoritaire, intermédiaire ou minoritaire.
- la carte de droite, on voit que les formes carbonaria sont majoritaires : ceci du à l'utilisation du charbon, qui, brûlé, noirci le paysage ainsi que les bouleaux, qui deviennent noirs. Ce changement de l'environnement va favoriser l'allèle qui au départ n'était pas favorisé.
- à Manchester en 1898 $F(C) = p = 0,8$ β en 50 ans, remplacement progressif de la pop° de phalènes blanches par des phalènes noires, à certains endroits.
- par rapport au poison Warfarin, ici la pression de sélection est plus petite, c'est pour cela que le temps de remplacement est plus grand (50 ans) que dans le cas des rats (1-2 ans).
- sur base de ces chiffres, s a été estimé à 0,33.
- cet exemple est une hypothèse, il faut donc la démontrer.

Expérience de capture-marquage-recapture (Kettlewell, 1973)

	typica	carbonaria
Marqués relâchés	230	770
Marqués recapturés	18	140
Recapturés attendues	36	1,15
Survie relative	0,5	1,15
Aptitude relative	0,43	1

Birmingham (pollué) → sélection en faveur du dominant

- permet de voir s'il y a eu un chmgnt dans la fréquence des 2 phénotypes entre capture et recapture.
- on peut faire une prédiction : on calcule les nombres attendus s'il n'y a pas d'avantage de l'un ou de l'autre dans les marqués recapturés.
- s'il n'y a pas d'avantage : 23 % de 158 parmi les 1000 marqués.
- calcul de la survie relative (par rapport à ce qu'on attend) : marqués capturés/recapture attendue
- calcul de l'aptitude relative : rapport de la fréquence des génotypes observés.

- Dorset (non pollué) – slide

Déclin de la forme carbonaria depuis les années 70 = sélection en faveur du récessif

Expérience en labo

Drosophila melanogaster

- 2 allèles de l'alcool déshydrogénase : Adh(F) et Adh(S) ==>enzyme qui permet de dégrader l'éthanol
- F et S font référence aux mots Fast et Slow. (une électrophorèse des enzymes montre 2 formes enzymatiques de l'allèle)

- graphique : 4 expériences (2 de contrôle C1/C2 et 2 de test)
- dans les 4 expériences, ils partent d'une fréquence de départ de 0,5 de l'allèle Slow.
- C1 et C2 sont des expériences sur milieu de culture sans éthanol // E1 avec éthanol

Que montre ce graphique ?

- dans les milieux avec alcool, au bout de 50 générations l'allèle Slow a disparu dans une expérience et a fortement diminué dans l'autre expérience.
- dans les contrôles, la fréquence de l'allèle Slow semble ne pas véritablement ne pas changer

conclusion tirée des deux expériences test :

- allèle Fast semble plus efficace pour catalyser l'éthanol, donc en présence d'éthanol, les individus présentant l'allèle Fast sont plus avantagés que ceux qui portent pas cet allèle.

Dans le cas des C1/C2, on est dans une situation qui s'apparente à un équilibre de H-W (s'apparente, car les fluctuations de la courbe sont dues au fait que la pop° n'est pas infinie).

Conclusion

β Dans une pop° très nombreuse, adaptée depuis très longtemps à un milieu très stable, l'allèle favorisé représentera la quasi totalité du pool génique de son locus : la pop° sera considérée comme **monomorphe** pour ce locus = pour ce gène là, on aura dans la pop° , là l'équilibre, que l'allèle le + favorable.

Attention, ne pas confondre allèle le plus apte à l'allèle dominant !! L'allèle dominant n'est pas nécessairement le plus apte et viceversa pour le récessif.

On atteint un monomorphisme à condition que le milieu soit stable, hors dans la nature, le milieu varie. Dans la plupart des cas, dans la réalité on va donc s'attendre, par échantillonnage et observation d'un gène, à une dynamique différente (on atteint pas l'équilibre de H-W).

Dans la nature souvent, le polymorphisme qu'on observe est un polymorphisme de TRANSITION, car il n'a pas encore atteint l'équilibre(et donc monomorphisme).

SELECTION CONTRE LES HOMOZYGOTES

$$\begin{array}{llll} w(AA) = 1-s_1 & w(Aa) = 1 & w(aa) = 1-s_2 & \\ F(AA) = p^2(1-s_1) & F(Aa) = 2pq & F(aa) = q^2(1-s_2) & \text{tot} = 1-p^2s_1 - q^2s_2 \end{array}$$

$$p' = [p^2(1-s_1) + pq] / [1-p^2s_1 - q^2s_2]$$

$$p^* = (s_2) / (s_1 + s_2)$$

l'équilibre dans ce cas ne dépend que des coefficients de sélection

si $s_1 = s_2$ l'équilibre sera de 0,5

cet équilibre sera stable tant que les conditions ne changent pas.

β Polymorphisme équilibré == hétérosis.

Exemple de Drépanocytose

BétaS : allèle de l'hémoglobine

drépanocytose : déficience génétique = présence d'un allèle particulier (BétaS), provoque une polymérisation de l'hémoglobine β déformation des globules rouges (forme de faucille). Dans les capillaires, les globules rouges passent tout juste (niveau diamètre). Les globules déformés bouchent les capillaires et provoquent une anémie + problème de transport de l'O₂.

→ sélection contre l'homozygote récessif avec un coefficient de sélection de 1 (mortel).

Si on regarde la distribution de fréquence de l'allèle (défavorable) → carte : dans certaines régions du monde, sa fréquence est bcp plus élevée que ce qu'on s'attend dans un cas de sélection contre le récessif. Dans d'autres régions, compatibilité avec la sélection contre le récessif.

- pki ça ne colle pas avec le modèle ? Ceci est en corrélation avec les zones de malaria.

Les deux cartes (malaria)

Relation entre malaria et drépanocytose ? parasite de la malaria → moustique → transmission homme.

Lorsque le globule rouge est déformé dans la maladie, le parasite ne sait plus se développer dans ces globules rouges.

Pour des raisons biochimiques, même dans les globules rouges hétérozygotes pour l'allèle BétaS le parasite s'y développe moins bien. Les homozygotes non atteints vont être sensibles à la malaria mais auront pas de déformation des globules rouges.

Dans les régions où il y a pas de malaria, le locus subit une sélection contre le récessif.

Dans les régions exposées aux maladies, les hétérozygotes sont le génotype le plus apte.

L'allèle S chez les noirs américains est de 0,04, ce qui est relativement plus bas que chez les autres. Les noirs américains sont originaires d'Afrique, au départ la fréquence de l'allèle S était plutôt proche de 0,10 – 0,15, mais comme on les a déplacés, l'avantage de l'hétérozygote n'avait plus raison d'être, ce qui explique le 0,04.

A cause de l'avantage du génotype hétérozygote, régulièrement, des individus homozygotes pour l'allèle récessif déficient naissent. Bcp de personnes atteintes de drépanocytose dans cette région.

SELECTION CONTRE L'HETEROZYGOTE

$$\begin{array}{lll} w(AA)=1 & w(Aa)=1-s & w(aa)=1 \\ F(AA)=p^2 & F(Aa)=2pq(1-s) & F(aa)=q^2 \end{array} \quad \text{tot} = 1-2pqs$$

$$p' = [p^2 + pq(1-s)] / [1-2pqs]$$

à l'équilibre $p^* = q^* = 0,5$

A l'équilibre, le modèle prédit que la valeur de l'équilibre est de 0,5. Mais ici, l'équilibre est théorique, totalement instable, et qui va mener à un monomorphisme allélique.

Si l'hétérozygote est défavorisé, la fréquence du génotype hétérozygote va baisser, et les fréquences alléliques

A chaque fois qu'un hétérozygote disparaît, la fréquence allélique de chaque allèle diminue de la même manière.

Si on part d'une fréquence de 0,5, si y a une sélection contre l'hétérozygote, on reste à 0,5.

Mais si on part par exemple de 0,4 (A) et 0,6 (a), le A va disparaître et inversement.

Ce n'est que s'il y a le même nombre au départ qu'on aura un «équilibre parfait».

Pourquoi on dit que cet équilibre est instable ?

- Mutations, on pourrait s'éloigner de 0,5
- Diminution de la population (B on s'éloigne de la population infinie H-W), mènera à la disparition d'un des deux allèles.

QST : est-ce que ce genre de situation existe dans la nature ? On ne connaît aucune situation naturelle, mais un exemple obtenu en labo sur des Drosophiles.

Exemple des chromosomes composés (slide)

- coloration des deux bras pour montrer la mutation dans la lignée mutée.

- bras bleu homologue de l'autre bras bleu, etc.

Dans les individus mutés, lors de la méiose, le résultat sera : 1/4 des gamètes qui ont hérité les deux homologues mais composé, 1/4 un homologue, 1/4 l'autre, et 1/4 rien.

- via les tableau de croisement, seul 1/4 des zygotes auront reçu tous les gènes en 2 exemplaires, hors pour que l'individu se développe normalement, il faut tous les gènes.

(compléter le tableau, et voir que ceux qui auront un excès de gènes ne seront pas viables).

Tous les gamètes issus de la reproduction entre deux parents ayant des chromosomes composés, seront non viables. β on est donc dans un cas de sélection contre l'hétérozygote (génotype le moins apte, même léthal, avec aptitude = 0)

Cet exemple a permis de confirmer le modèle de sélection contre les hétérozygotes développé au-dessus.

On constate que l'amplitude des 2 homozygotes n'est pas la même. Les scientifiques ont refait l'expérience en changeant la fréquence de l'allèle muté (voir slide avec graphique lignes rouges et mouche à côté)

- on abouti tout le temps à un monomorphisme
- la valeur pivot, valeur de l'équilibre théorique, n'est pas de 0,5 (0,9 ici). Elle aurait été la même si la valeur de l'aptitude des 2 homozygotes était la même.

Si la fréquence de départ est en dessous de la valeur pivot, on fait disparaître l'allèle. Si elle était au dessus, on fixe l'allèle défavorable.

Quelle(s) est(sont) les situations où l'on va avoir un polymorphisme stable :

- le seul des 4 modèle est la sélection en faveur de l'hétérozygote.

Logique car les hétérozygote sont favorisés, ils portent les 2 allèles, qui seront donc bien représentés dans la pop°.

Dans les autre cas, on peut avoir un polymorphisme mais il sera transitoire.

SELECTION FREQUENCE-DEPENDANTE :,

- situation directement dépendante de la fréquence des allèles.

- poisson ayant une bouche symétrique mais tournée d'un côté, certains vers la gauche et d'autres vers la droite.

-avantage adaptatif == spécialisation dans la capture de la nourriture : les victimes sont attaquées au niveau des flancs.

- mais les proies se sont "adaptées" pour sécuriser leurs flancs, en étant plus attentives du côté d'attaque. Les poissons bizarres alors attaquent vers l'arrière.

Si le prédateur attaque tjrs du côté gauche, la proie va être attentive de ce côté de plus en plus en cours de l'évolution. Les prédateurs attaquant par la droite sont alors favorisés. *Les mutations aboutissant à cette bouche sont contre-sélectionnées au plus elles sont fréquentes!!*

Cas extrême : si bcp de prédateurs ont la bouche tournée vers la gauche, les proies seront attentives à ce côté, avantageant les prédateurs ayant la bouche tournée à droite, qui vont augmenter en proportion dans la pop°. Puis ça s'inverse. Etc. β fluctuation des 2 phénotypes au cours du temps (slide)

β ce gène évolue par sélection fréquence-dépendante.

Sur le graphique : les boules représentent les individus ayant la bouche à gauche/droite au cours du temps.

25 sept 1015

CH3 – L'ADAPTATION

DEF

- modification favorable
- conséquence - résultat de la sélection
- survie
- succès reproducteur

Aptitude et succès reproducteur

succès reproducteur = moyen de mesurer objectivement l'aptitude d'un génotype

- le SR dans une population est très variable d'un individu à l'autre

Succès reproducteur de l'épervier

- 72 % des femelles mortes avant l'âge de la reproduction (72 % ayant une aptitude = 0)

- en abscisse : le nombre d'oisillons élevés (au moins jusqu'à l'envol)

cette distribution montre que :

- le mode de la distribution tourne autour de 3-4 jeunes (sur plus de 10 ans)
- énorme variation dans le SR des femelles qui se sont reproduites

explication :

- ces individus portaient un certain nombre de caractéristiques génétiques qui les ont favorisé (qui portaient des adaptations à l'environnement que portaient pas ou moins les autres)

Le paramètre clé de la sélection naturelle est donc le SR qui se mesure par le nombre de descendants qui arriveront eux-mêmes à se reproduire à la génération suivante.

Pour illustrer un extrême : exemple de la Veuve noire

- couple : mâle extrêmement petit.
- le mâle fabrique une toile, il va éjaculer dessus. Utilise ces pédipalpes, les plonge dans le sperme et le garde dans un réservoir situé sur ces pédipalpes. S'approche de la femelle calmement, et introduit un premier pédipalpe dans la cavité générale de la femelle. Se retourne de 180° en pivotant autour de son pédipalpe et se retrouvent entre les chélicères de la femelle qui va le manger.
- souvent le mâle se dégage avant d'être mangé et retourne vers la femelle, introduit son autre pédipalpe, ensuite est mangé par la femelle et meurt.
- avantage adaptative femelle : mange, survie et se reproduit.
- avantage du mâle ?? si dans la pop° des mâles qui se laissent manger, un mutant parvient à s'échapper après avoir transféré son sperme, ces mâles augmenteraient avec les générations.
- MAIS quand la probabilité de s'accoupler avec la femelle est très faible, la stratégie la plus adaptative est le *cannibalisme*. Si le mâle s'échappe, certes il survit, mais s'il y a peu de chances de rencontrer une femelle et de s'accoupler, cette survie n'augmentera pas son SR. β pression de l'environnement.

Une **adaptation** est l'état d'un caractère (ou un chngnt d'état de ce caractère) qui augmente le SR de l'organisme qui le porte par rapport aux organismes qui ne le portent pas.

Reconnaître une adaptation n'est pas trivial!

Ex de *Cepea nemoralis*

- grande variabilité dans la coloration de la coquille (du jaune pâle au brun-noir).
- Est-ce que ces différents phénotypes sont un résultat d'une adaptation ? Hypothèse = leur colo va

influencer la réparabilité vis-a-vis du prédateur (cela dépend du milieu dans lequel ils se trouvent)

Expérience : la grive se nourrit de ces petits escargots, en cassant la coquille de l'escargot sur une pierre. Un scientifique a regardé les proportions de chaque phénotype qui ont été dévorés.

→ résultat : les colorations ne sont pas les mêmes. Le phénotype permet aux individus d'être + ou – camouflés par rapport au prédateur.

Tester l'adaptation

3 méthodes possibles :

3 méthodes possibles :

- 1) **Modèle de l'ingénieur** : Prédire l'état de caractère (ou d'un ensemble d'états de caractères) optimal puis vérifier ce qu'il en est dans la nature

Ex : Les crustacés sont caractérisés par une carapace très dure (ils fabriquent une cuticule épaisse dans laquelle ils incrustent du CaCO_3). Ça coûte de l'énergie. Le crustacé fait ça car la coquille lui apporte des avantages, notamment ne pas se faire manger par les prédateurs.

Un ingénieur pourrait calculer en fonction de l'environnement dans lequel vit l'animal quelle est l'épaisseur optimale de la carapace pour être le mieux protégé, tout en dépensant le moins d'énergie : Concept de **compromis adaptatif** entre les avantages et les inconvénients.

- 2) Comparer différentes espèces : L'indice de la **convergence évolutive** (attention à la corrélation phylogénétique !)

Lorsque dans un même milieu différentes espèces présentent une même caractéristique, c'est qu'elle est sûrement adaptative. Ex : La forme hydrodynamique d'un dauphin et d'un saumon n'est pas héritée d'un ancêtre commun, mais acquis indépendamment l'un et l'autre.

Il faut bien connaître la phylogénie des organismes comparés, pour ne pas confondre une convergence évolutive avec une ressemblance due à la proximité phylogénétique.

- 3) Modifier expérimentalement un organe puis mesurer les conséquences

C'est la méthode la plus performante. On mesure en terme de succès reproducteur.

Ex : L'orchidée de Madagascar a un éperon extrêmement long (de 30 cm). Au fond de ce dernier se trouve du nectar.

Darwin, en décrivant cette orchidée, avait prédit la présence sur l'île d'un papillon dont la trompe faisait 30 cm, et qui était le pollinisateur de cette orchidée. On l'a en effet découvert, 40 ans après sa mort : *Xanthopan morgani*.

La trompe et l'éperon de 30 cm sont-elles des adaptations ? Expérience : Des chercheurs ont raccourci l'éperon en le pinçant pour faire remonter le nectar, et ils ont fait un noeud. Ils ont testé différentes longueurs d'éperon et le succès reproducteur de ces individus modifiés.

-

Chez l'orchidée, lorsque le pollinisateur se pose sur la fleur pour aller chercher le nectar il entre partiellement dedans, et se colle le pollen sur la tête qu'il emmène avec lui lorsqu'il s'envole.

-

Deux mesures : Pourcentage de pollinis, pourcentage de stigmates pollinisés. Constatation sur le

graphique : Au plus le tube est raccourci, au plus le succès reproducteur de la fleur diminue...

Xanthopan morgani fait partie au sein des papillons de la famille des sphinx. Ils peuvent butiner sans se poser. En raccourcissant l'éperon, le papillon introduit sa trompe et comme l'éperon est trop court, il reste un peu à distance : Il mange son nectar mais les pollinis ne se posent pas sur lui !

On est dans un cas de coévolution entre les deux espèces. Où s'arrêtera-t-elle ? À un moment donné on retombe dans le compromis adaptatif : l'éperon trop long devient défavorable pour d'autres raisons.

Pourquoi le papillon a-t-il un avantage à ne pas se poser sur la fleur ? Sur cette dernière peut se trouver des prédateurs, sur l'orchidée en l'occurrence il s'agit d'araignées camouflées (elles adoptent la même couleur).

1 octobre 2015

CH4. LA REPRODUCTION SEXUÉE

>> LA REPRODUCTION SEXUÉE EST-ELLE UNE ADAPTATION ?

La reproduction sexuée implique la méiose, ce qui permet un brassage des allèles dans la population, de redistribuer les cartes au sein des individus à chaque génération. Pour des raisons de survie dans un milieu changeant, cet avantage non-porté par la reproduction asexuée est important.

L'Évolution est un mécanisme qui ne prévoit pas l'avenir. Un allèle avantageux dans 10 générations ne sera pas sélectionné... Il le sera que s'il est avantageux au moment où la sélection agit.

>> ÉVOLUTION DE LA REPRODUCTION

COÛTS DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

La reproduction sexuée est compliquée, coûteuse et dangereuse. Elle présente plusieurs coûts par rapport à la reproduction asexuée :

- Diminution du nombre d'individus : On a besoin de deux individus pour en générer un
- La méiose est plus complexe que la mitose
- Recherche du partenaire (dépendance d'énergie et risques)
- Accouplement et préliminaires (danses nuptiales, ...) coûtent de l'énergie et représentent un risque augmenté de transmissions de maladies
- L'efficacité de la rencontre des gamètes n'est pas de 100%

C'est un mécanisme très ancien : On estime qu'elle date d'il y a 1,5 à 2 milliards d'années. On évoque évidemment des unicellulaires à cette époque-là. Du point de vue logique, la reproduction sexuée présente un (des) avantage(s) très important(s) pour s'être maintenu aussi longtemps...

Modèle de Maynard Smith (1978)

On imagine une population de femelles asexuées et sexuées telle que, le mode de reproduction n'affecte pas le nombre de descendants ni la probabilité des individus. Le sexratio est de 1/1 chez les individus sexués, que peut-on prévoir ?

Si dans une population sexuée une mutation permet aux individus de se reproduire de manière asexuée, on s'attend à ce qu'elle se répande rapidement car les individus asexués ont plus de descendants que les individus sexués. Ce n'est pas le cas... Pourquoi ? Hypothèse : Très difficile de faire un retour en arrière... On a pas trop d'arguments qui vont dans ce sens. Il suffit de remplacer la méiose par une mitose pour que la reproduction ne soit plus sexuée mais asexuée : Parthénogenèse apomictique.

On peut avoir ça quand les cellules souches donnant naissance aux gamètes par une méiose réalisent à la place une mitose. Ce phénomène de parthénogenèse est observé chez de nombreux organismes.

Ex : Daphnia. Dragon de Komodo. En laboratoire, Carson a pu obtenir une lignée de drosophiles parthénogénétiques.

-

Pourquoi les mâles ne peuvent pas faire de parthénogenèse ? Probablement car il faut des réserves nutritives suffisantes pour développer un organisme, ce qui n'est pas possible avec un spermatozoïde.

Distribution phylogénétique de la reproduction asexuée chez les métazoaires

- La reproduction asexuée est minoritaire
- Elle est apparue indépendamment dans plusieurs lignées

- /\ On Toutes les lignées de métazoaires asexuées sont récentes ! Aucune branche ne se maintient asexuée depuis très longtemps...

Il se passe le contraire de ce que le modèle de Smith prévoit, qui était que quand des populations deviennent asexuées, sur le long terme ça ne tient pas. /\ On parle bien des métazoaires ! Des lignées de bactéries se reproduisent de manière asexuée depuis très longtemps...

Quelques exceptions toutefois : Le **rotifère Bdelloid**. On ne connaît pas de forme mâle depuis 30 millions d'années.

Autre exemple : *Taraxacum officinale* ou le pissenlit. Il y en a différentes espèces. Parmi elles, la plupart se reproduisent de manière asexuée mais des exceptions peuvent se reproduire de manière sexuée.

Caractère vestigial chez les asexués : Comme n'importe quel autre pissenlit, il possède encore des pétales bien développés... Or les pétales, leur coloration etc... Servent à attirer des pollinisateurs.

On peut prédire que si une structure qui coûte de l'énergie à la plante ne lui apporte plus d'avantages, sur du long terme elle disparaîtra. En effet : Le jour où un mutant ne produit plus cette corolle, pour une espèce asexuée il sera très avantage (il ne dépense plus d'énergie à construire une corolle qui ne sert à rien).

On peut imaginer que le nombre de descendants produits par les femelles sexuées et/ou leur survie pourraient être supérieurs quand le mâle contribue au-delà de son apport génétique. Des exemples sont observables dans la nature, mais ce n'est pas très fréquent. Dans la plupart des cas, le mâle se contente de féconder l'ovule et n'apporte pas d'avantages supplémentaires.

Ex : Chez la plupart des amphibiens, le mâle n'intervient que pour féconder les oeufs.

En somme, les hypothèses de Smith sont assez raisonnables... Continuons de creuser.

AVANTAGES DE LA REPRODUCTION SEXUÉE :

1. Vitesse de l'évolution

On imagine deux gènes. Si on pose que les allèles B2 et C2 de ces gènes sont avantageux par rapport à B1 et C1, l'accumulation d'individus B2C2 se fera beaucoup plus vite dans une population sexuée qu'asexuée (*sauf si la vitesse d'apparition des allèles avantageux est suffisamment élevée*).

Dans une population asexuée, que faut-il pour voir apparaître un individu B2C2 ? Un individu doit subir la double mutation (de B1 en B2 et C1 en C2). Dans une population sexuée, suite à la recombinaison, on produit B2C2 à partir d'un parent ayant une mutation B2 et l'autre une mutation C2.

Probabilité d'apparition d'un double-mutant B2C2 : Proba de muter B1 en B2 x Proba de muter C1 en C2 = Probabilité très basse.

Si la vitesse d'apparition des allèles avantageux est assez élevée, la différence entre les deux modes de reproduction n'est plus significative. Si la mutation B2 au sein de la population asexuée surgit, elle va vite se répandre et tous les individus deviendront vite B2.

/\ Une fois le génotype B2C2 est apparu, la reproduction asexuée redevient plus avantageuse.

On connaît des organismes qui utilisent les deux : Les pucerons. Les femelles se reproduisent de façon parthénogénétique durant toute la bonne saison, et à la fin ils passent en reproduction sexuée.

Les oeufs résultants vont subsister durant l'hiver, puis donner de nouveaux individus au printemps et le cycle recommence. Ça explique pourquoi les pucerons se reproduisent très vite.

Problème du modèle : On est dans quelque chose de prédictif. « La sélection prévoit que » ce n'est pas compatible avec ce que l'on sait de la sélection, le fait qu'elle agit dans l'immédiat.

AVANTAGES DE LA REPRODUCTION SEXUÉE :

2. Éviter l'accumulation des mutations défavorables

Dérive génique : Les mutations qui apportent des allèles défavorables risquent de s'accumuler. En effet, si une mutation délétère apparaît, l'inverse (càd une mutation restaurant la fonction initiale de l'allèle) est beaucoup moins probable.

Une fois qu'une mutation délétère s'est installée, comment pourrait-elle disparaître ? Par sélection.

Bref, sur de longues échelles de temps les populations accumulent les allèles délétères, problème qui s'aggrave par la dérive génique. Par ce phénomène, càd l'échantillonnage aléatoire des individus, la classe au sein de la population contenant 0 individus délétères peut disparaître. Dans une population asexuée, pour revenir à des individus sans aucune mutation délétère ça sera très compliqué.

Dans une population sexuée au contraire, on peut reformer des individus sans aucune mutation délétère.

Quelques vérifications expérimentales de ce modèle ont été fait, essentiellement sur des bactéries en laboratoire bref : Cette explication n'est pas totalement absurde mais n'explique pas à elle toute seule le succès de la reproduction sexuée.

2 octobre 2015

AVANTAGES DE LA REPRODUCTION SEXUÉE :

3. Résistance aux parasites – Hypothèse de la reine rouge

Que peut-on retenir du film visionné hier ?

- Première partie du film : En quoi la reproduction sexuée est-elle avantageuse ?
- Deuxième partie du film : Comment ça a commencé, quelles conséquences sur l'évolution des espèces. On passe alors dans le champ de la sélection sexuelle : Les mâles et les femelles n'ont pas les mêmes investissements dans la production de leurs gamètes.
- L'hypothèse de la reine rouge : Dans *Alice au pays des merveilles*, Alice et la Reine courent ensemble dans une direction et que le décor ne change pas... Alors qu'elle court ! La Reine lui explique alors que l'environnement bouge en même temps, et qu'il faut maintenir la course pour pouvoir le suivre.

Parallèle avec la reproduction sexuée : Les espèces sont en interaction. Au moment où une espèce arrête de s'adapter par rapport à l'environnement (l'environnement physique et l'environnement « vivant », c'est-à-dire les autres espèces) elle disparaîtra. Pour rester dans la « course évolutive », les espèces sont en permanence obligées de changer.

Qu'est-ce qui fait que cette hypothèse est particulièrement convaincante ? L'idée de la permanence de cette course, ce qui permet de comprendre en quoi la reproduction sexuée peut être un avantage tout le temps. La faille des autres hypothèses était que l'évolution ne prévoit pas le futur : En conséquence, elle ne peut pas agir maintenant et favoriser un allèle qui sera avantageux plus tard (dans 10 générations par exemple).

Si la course évolutive est permanente, et que la reproduction sexuée y apporte un avantage, on peut comprendre son apparition, son maintien et sa généralisation à de nombreuses espèces.

Sur quel élément majeur se base-t-on pour présenter l'hypothèse de la reine rouge ? Un travail de recherche démontrant une corrélation entre le fait d'être asexué/sexué et le fait d'être plus ou moins parasité. N'oublions pas qu'au sein de cette hypothèse se pose la question des prédateurs et des proies, mais **surtout** celle des parasites dont l'influence est souvent sous-estimée. On observe une coévolution entre les parasites et leur hôte.

Cet aspect prend plus de poids dans cette hypothèse : Les parasites bougent vite, se développent rapidement avec des temps de génération assez courts. Les poissons évoqués dans le film sont en permanence en lutte évolutive. Conséquence : Avantage pour les individus résistant le mieux aux parasites.

Il s'agit d'une situation de **sélection fréquence-dépendante**. Prenons un système avec un hôte H_1 et un hôte H_2 , un parasite P_1 et un parasite P_2 . L'hôte résiste aux parasites grâce à son système immunitaire. Grande spécificité entre les anticorps et les antigènes : La reconnaissance d'un parasite par un hôte est étroitement liée aux récepteurs situés sur les cellules de ce parasite. Autrement dit, on a une forte spécialisation.

Si on prend un temps t_0 dans une population où on a un hôte et son parasite, un génotype hôte correspond à un génotype parasite (l'hôte reconnaît bien son parasite). Si par mutation, des variants du parasite apparaissent lui permettant d'être moins bien reconnus par le système immunitaire de l'hôte, ils seront favorisés donc augmenteront en fréquence.

Du côté de l'hôte, H_1 de départ va être plus sensible aux nouveaux variants du parasite. Toute mutation dans la population de l'hôte permettant de mieux résister aux nouveaux variants va être favorisée.

Globalement, on a au cours du temps une fluctuation de la fréquence de H_1 , des périodes de l'histoire évolutive où ce dernier est mieux résistant vis-à-vis des parasites (fréquence haute) et d'autres où il l'est moins (fréquence basse) : **Fluctuation fréquence-dépendante du succès reproducteur d'un type d'hôte et, en parallèle, d'un type de parasite.**

Par dérive génique, certains hôtes peuvent disparaître... Avantage de la reproduction sexuée : À chaque génération on rebat les cartes. Indépendamment de l'évolution des parasites, on a des combinaisons alléliques chez l'hôte qui résistent mieux que d'autres, et qui seront favorisées **momentanément** (jusqu'à ce que le parasite s'adapte : Coévolution).

Dans un cas asexué, si on perd certains allèles par dérive génique, pour les réacquérir se sera beaucoup plus compliqué.

Dans cette hypothèse de la reine rouge de course évolutive permanente, la reproduction sexuée est un avantage. Idée la plus convaincante aujourd'hui pour expliquer le maintien de ce mode de reproduction, malgré ses désavantages vus au précédent cours. /!\ On ne peut toutefois pas en conclure avec certitude que la reproduction sexuée est une adaptation ! Il faut encore conforter cette (jeune) théorie avec plusieurs études.

Exemple : Escargot aquatique *Potamopyrgus antipodarum* parasité par une douzaine de trématodes. Ces derniers ont un effet sélectif majeur : Ils aboutissent à la castration de l'hôte ! Chez *Potamopyrgus antipodarum* on connaît des femelles parthénogénétiques, et des femelles pouvant se reproduire par reproduction sexuée.

En observant cet escargot dans la nature, la fréquence entre les femelles sexuées et celles parthénogénétiques varie assez fort.

-

Comment faire la différence entre les deux types de femelle... ? On compte les mâles : Dès qu'il y en a, il y a des femelles sexuées ! Dans les populations parthénogénétiques, on n'a aucun mâle.

-

On constate en Nouvelle-Zélande que la fréquence des mâles est corrélée de manière positive à une mesure de la présence de ces trématodes. Autrement dit, dans les régions avec beaucoup de trématodes, on a plus de mâles, donc plus de reproduction sexuée. Ça va dans le sens de l'hypothèse de la reine rouge.

Exemple 2 : Le poisson *Poeciliopsis sp.* Attaqué par des trématodes. Quand l'un d'entre eux est parasité par un trématode, on voit apparaître des kystes noirs sur le corps de l'animal : Facile de distinguer les individus parasités ! On connaît des individus capables de se reproduire de manière sexuée et d'autres de manière asexuée (gynogenèse) au sein de cette espèce.

Un point observé par les chercheurs : Dans certaines mares, après une période rude au niveau environnemental, des individus se reproduisant de manière sexuée étaient beaucoup plus parasités que lors de leurs premières études. Il s'est alors rendu compte que la variabilité génétique de ces populations-là était beaucoup plus faible : La réduction de la taille de la population a engendré une perte de la diversité allélique...

Malgré la reproduction sexuée, le taux de consanguinité est très élevé et la variabilité génétique est presque aussi faible que lors d'une reproduction asexuée. Ce résultat confirme totalement son hypothèse : La variabilité conférée par la méiose et la reproduction sexuée permet une meilleure

résistance aux parasites.

Pour confirmer son raisonnement, il va chercher des individus dans les mares de la 1ère étude (où en principe la diversité est grande) et les placer dans les mares de la 2ème étude, et voir si les individus sexués sont plus résistants... Et en effet, c'est ce qu'il constatera : Hypothèse confirmée.

>> **DE LA REPRODUCTION SEXUÉE À LA SÉLECTION SEXUELLE**

Question posée dans le film en rapport avec le paon : Pourquoi les plumes des paons sont si grandes et extravagantes, alors que ça les handicape dans leur vie quotidienne... ?

Idée de base de la sélection naturelle : La survie. De ce point de vue, c'est encore moins compréhensible... L'ours polaire (l'exemple précédent dans le film) colle bien avec cette théorie (couleur blanche pour se fondre dans l'environnement), mais pour le paon dont les plumes l'empêchent d'être efficace dans son envol, la précision de son atterrissage, ... Ses couleurs voyantes qui détonent dans son environnement bref : Il constitue la proie idéale ! Comment le comprendre ?

Exemple : Le Tétra des armoises qui vit dans l'est de l'Oregon. On peut voir des individus mâles durant l'hiver s'exposer complètement, dans des températures extérieures très basses pour faire leurs parades nuptiales. De temps en temps, une femelle aux couleurs neutres sort d'un buisson, vient s'accoupler avec le mâle puis retourne se cacher.

Comment des caractères et un comportement pareil a-t-il pu être favorisé par la sélection ? Vu qu'il diminue fortement la probabilité de survie de l'individu. Réponse : Sélection sexuelle.

Reproduction sexuée ancestrale : isogamie

Exemple : Chlamydomonas. Le cycle est résumé sur la slide. La cellule adulte produit des gamètes identiques... Mais elles ne fusionnent pas aléatoirement ! En réalité il y a deux catégories : Les + et les -. La fusion ne se réalise qu'entre un + et un -. On ne parle pas encore réellement de mâle et de femelle.

Reproduction sexuée dérivée : anisogamie

On constate une grosse différence entre les deux types de gamète, que l'on appelle ovule et spermatozoïde.

- Les ovules sont peu mobiles, avec une grosse réserve énergétique
- Les spermatozoïdes ont peu de réserves nutritives, mais un flagelle pour se déplacer et beaucoup de mitochondries

L'émergence de l'anisogamie est la base de la sélection sexuelle. Dans un cadre anisogame, l'investissement d'un sexe comme de l'autre n'est pas le même : Un sexe investit dans le stockage (la femelle), l'autre dans la mobilité et le nombre (le mâle).

Quel avantage de l'anisogamie par rapport à l'isogamie ? On n'a pas encore de réponse définitive... Hypothèse : Pour des raisons variées, l'anisogamie semble être une solution plus efficace. En d'autres termes, la spécialisation semble plus efficace que la non-spécialisation entre les deux types de cellule sexuée.

Conséquences :

- Le succès reproducteur de la femelle est limité par le nombre d'œufs qu'elle peut produire. Elle ne peut en produire énormément (ça coûte beaucoup d'énergie), elle a donc tout intérêt à choisir les meilleurs mâles pour obtenir le meilleur succès reproducteur. Le choix de la femelle devient donc un critère sélectif majeur
- Le succès reproducteur des mâles n'est pas limité par le nombre de spermatozoïdes qu'il peut

produire ni par le nombre de femelles qu'il peut féconder. Les mâles s'accouplent avec un maximum de femelles mais ont tout intérêt à écarter les mâles compétiteurs.

C'est la sélection sexuelle : Les femelles choisissent, les mâles se battent et tous les caractères leur permettant d'être plus efficace dans cette bataille sont favorisés par la sélection.

CHOIX DES FEMELLES :

1. Bénéfices directs

Cadeau nuptial, protection, aide à l'élevage des jeunes, ...

Exemple : *Panorpa sp.* Chez eux, comportement caractéristique du mâle lors de l'accouplement : Il offre à la femelle une proie. Pendant que la femelle la dévore, il en profite pour copuler avec. L'intérêt d'une femelle pour un mâle grandit avec la taille de la proie. Si la proie est trop petite, la femelle mange et une fois qu'elle a fini elle s'en va. Si le mâle a fini de transférer tout son sperme et que la femelle n'a pas fini de manger la proie, il s'en va avec le reste !

2. Indicateurs de qualité génétique

Tout mécanisme permettant à la femelle de reconnaître un mâle porteur de bons allèles sera sélectionné.

Exemple : L'épinoche. Le mâle en période de reproduction devient rouge foncé. Les femelles s'accouplent plus facilement avec les mâles les plus rouges. L'intensité de la couleur rouge des mâles est un indicateur de sa qualité génétique.

On a pu mettre en évidence (*voir graphique sur les slides*) que la capacité de résister à des parasites comme les ténias dans la descendance est corrélée à l'intensité de la couleur rouge du ventre des mâles : Au plus le mâle avec qui elle s'accouple est rouge, au plus la descendance pourra résister aux parasites.

La couleur rouge vient d'un pigment que le mâle trouve dans la nature (le caroténoïde) dans sa nourriture. Au plus le mâle a un ventre rouge, au plus il est efficace dans sa recherche de nourriture, donc sera en bonne santé, ... Le lien est probablement là (hypothèse).

3. Fils sexy et emballement évolutif

L'avantage sélectif se porte sur le succès reproducteur de ses fils, alors que dans le cas précédent c'était bénéfique à toute la descendance (mâle comme femelle).

Expérience sur le paon : Supprimer certaines des « décorations » de l'oiseau pour voir ce qui se passe. Constatations : L'individu avec moins d'éléments décoratifs est moins choisi par les femelles.

Expérience 2 : Isoler des femelles avec des mâles ayant des plumes relativement courtes et moins colorées. Elles ont tout de même fini par s'accoupler. Pour d'autres femelles, on leur a donné la possibilité de s'accoupler avec des mâles aux plumes plus longues, et elles les ont choisis. On observe les deux descendance.

Constatations : Les mâles fils des paons ayant des plumes moins longues et colorées avaient un succès reproducteur plus faible que les mâles fils de paons aux longues plumes. La sélection sexuelle peut donc être héritée.

Emballement évolutif : Lorsqu'une préférence apparaît chez les femelles pour un trait caractéristique des mâles, ce phénomène crée une **corrélation génétique** qui peut s'emballer.

Les descendants des femelles qui choisissent les mâles à longue queue hériteront de leur mère les gènes qui codent pour cette préférence ET de leur père les gènes qui codent pour la longue queue : Corrélation génétique.

Les femelles ont alors avantage à se reproduire avec les **mâles les plus attractifs** car ce caractère sera transmis à leur fils : **Emballlement** même si le caractère est défavorable au niveau de la survie du mâle.

Une fois installée, cette corrélation génétique peut difficilement disparaître...

COMPROMIS ADAPTATIFS

Il y a toutefois une limite... Si on tient ce raisonnement à l'infini, à chaque génération la longueur des plumes augmenterait à chaque génération ! En réalité, ça s'arrête au moment où ça devient tellement défavorable à la survie que ça n'est plus avantageux sur le plan sélectif.

En termes d'aptitude : Autant c'est inutile de vivre très longtemps si on ne trouve pas de partenaire sexuel, autant ça ne sert à rien d'être très attractif si on meurt avant de pouvoir s'accoupler ! Il y a donc un **optimum** entre ces deux espèces, qui varie d'une espèce à l'autre.

La sélection sexuelle s'exerçant sur les mâles mène souvent à un **compromis adaptatif** entre longévité et succès reproducteur...

L'Homme a exagéré certains caractères dans la sélection naturelle pour son plaisir personnel. En témoigne la variété de couleurs des poissons qui sont indiqués sur la slide. Ceux que l'on trouve dans la nature se situent sur la slide suivante. Ces couleurs sont utilisés lors des parades nuptiales. Au sein de certaines populations, les mâles semblent plus colorés que d'autres.

Les recherches ont mis en évidence que le degré de coloration de ces mâles dans les populations naturelles est corrélé au risque de prédation. Pour se faire, ils ont étudié les populations de guppy dans des étangs différents :

- D'une part, des populations vivant dans des étangs avec des prédateurs de grande taille, capables de manger les guppys adultes
- D'autre part, des populations vivant dans des étangs avec des prédateurs beaucoup plus petits, incapables de s'attaquer aux adultes

Constatation : Dans les populations élevées en présence de petits prédateurs, les mâles sont beaucoup plus colorés que dans les populations élevés en présence de grands prédateurs. Comment l'expliquer ?

- Sans prédateurs attaquant les adultes, la sélection sexuelle est majeure et choisit les mâles les plus colorés (qui auront plus de chances de s'accoupler)
- Avec les prédateurs de grande taille, si les mâles sont trop colorés, ils seront tellement visibles par les prédateurs qu'ils se feront dévorer avant de se reproduire. Ça ne va toutefois pas jusqu'au point où les mâles sont incolores comme les femelles, car ils auraient alors perdu tout pouvoir de séduction

COMBATS ENTRE MÂLES

Le rôle de la sélection sexuelle est attesté par de nombreuses études et par une observation fondamentale : Le dimorphisme sexuel, le fait que les caractères sexuels mâles sont fortement développés est surtout observé chez les espèces polygynes que chez les espèces monogames.

STRATÉGIES DE REPRODUCTION :

>>ÉVOLUTION DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES D'UNE ESPÈCE PAR
COMPROMIS ADAPTATIFS
SÉLECTION NATURELLE ET OPTIMALITÉ

L'aptitude d'un individu (W) = Nombre de descendants x Probabilité de survie

Si plusieurs saisons de reproduction :

Soit x = âge, $p(x)$ = prob de vivre jusqu'à l'âge x et $n(x)$ = nbre de descendants produits à l'âge x

X	p(x)	n(x)	p(x)n(x)
0	1	0	0
1	0,75	0	0
2	0,5	4	2
3	0,25	8	2
4	0,1	0	0
5	0	0	0
			$W = 4$

Constatations :

- $p(x)$ diminue en fonction du temps. La probabilité d'atteindre un certain âge diminue en fonction de cet âge... Ça paraît trivial mais c'est une caractéristique fondamentale de la vie
- On ne se reproduit pas tout de suite
- Après un certain âge, on ne se reproduit plus du tout

Chaque femelle produit, en moyenne, W descendants. Toutes autres choses étant égales, augmenter $p(x)$ va en principe augmenter W ... Ce qui n'est vrai que tant que $n(x) > 0$! Si $n(x) = 0$, augmenter $p(x)$ n'augmente plus W .

Autre conséquence : Les descendants produits à un âge jeune augmenteront davantage W que ceux qui sont produits à un âge plus vieux, puisque :

- $p(x)$ est plus grand pour x petit : $p(x)$ va inéluctablement diminuer !
- Les descendants produits à un âge jeune vont contribuer eux-mêmes plus vite à la croissance de la population.

EXERCICE 8

À faire à la maison

LE DÉMON DARWINIEN EXISTE-T-IL ?

Les caractéristiques biologiques (life history traits) idéales de l'organisme parfait seraient :

- Maturité sexuelle à la naissance et reproduction immédiate
- Production d'un nombre infini de descendants tous identiques
- Vie éternelle

Pourquoi ce démon Darwinien n'existe-t-il pas ?

Pourquoi n'a-t-il pas été produit par la sélection naturelle ?

08 octobre 2015

LE DÉMON DARWINIEN EXISTE-T-IL ?

Au cours de l'Évolution des premiers êtres vivants, les variants avec des avantages adaptatifs ont petit à petit éliminés les autres. Tout ce qui est favorable est positivement sélectionné... On en arriverait à un organisme qui cumule tous les avantages et qui élimine tous les autres. Ce n'est manifestement pas ce que l'on observe. Au contraire, on observe une grande diversité.

Théoriquement, on pourrait imaginer que les caractéristiques biologiques (life history traits) de l'organisme parfait seraient :

- Maturité sexuelle dès la naissance, donc reproduction immédiate
- Production d'un nombre infini de descendants tous identiques (si l'organisme a les meilleures caractéristiques il veut mieux ne pas les changer of course)
- Vie éternelle

On l'appelle Démon Darwinien car il combinerait tous les avantages sélectifs, en se reproduisant à l'infini, avec un nb indéfini de descendants et une maturité sexuelle subito.

Pourquoi cet organisme n'existe pas ?

- Le milieu change : Une combinaison génétique parfaite n'est valable que dans un milieu fixe... Pas dans un milieu changeant. Si le milieu change, un variant précis ne sera plus forcément avantageux
- Problème de la surpopulation et du coup des ressources insuffisantes.

Chaque organisme alloue une partie des ressources qu'il a acquis à différentes fonctions, qui de manière générale peuvent être classées en deux catégories :

- Les fonctions de survie, pour être maintenu en vie
- Les fonctions de reproduction, fabrication des gamètes, comportements parentaux, ...

On retrouve ici les deux grands paramètres du succès reproducteur. Tout ce qui est alloué à l'un ne peut être alloué à l'autre (l'organisme a une quantité limitée de ressources), d'où le x et $1-x$ dans la slide. Plusieurs stratégies pour allouer une partie des ressources à l'une et l'autre fonction sont présentes dans la nature, permettant des compromis qui mènent à des succès reproducteurs.

Les adaptations sont des compromis évolutifs entre les avantages et les inconvénients qu'elles apportent à l'organisme qui les portent. Il n'existe pas d'adaptation parfaite. Une adaptation va favoriser tel aspect, une autre un autre aspect. Au final, l'organisme possède un ensemble d'adaptations qui lui confère un succès reproducteur X . Au cours de l'évolution, le succès reproducteur X obtenu tend à s'optimiser mais il s'agit toujours d'un équilibre. Chaque espèce, organisme, vit en fct de l'environnement et des interactions avec les autres espèces.

On s'attend à ce qu'un organisme évolue jusqu'au stade où les différences entre les bénéfices et les coûts qu'apportent ses caractéristiques biologiques (le bénéfice net) soit maximal. Donc que la sélection mène en principe l'organisme jusqu'à ce que les caractéristiques en question soient le meilleur compromis entre les coûts et les bénéfices apportés au succès reproducteur de l'organisme.

MAIS /!\ Les coûts et les bénéfices d'une caractéristique n'ont pas une valeur absolue et stable! Il y a toujours une dépendance à l'environnement. Elles ne sont donc pas fixes pour un organisme au cours de l'évolution.

Du fait de cette règle, un organisme qui alloue toutes ses ressources à sa survie ne se reproduit pas. De même, un organisme qui alloue tout à sa reproduction ne survit pas... À cause de cette règle de base, un organisme qui vit indéfiniment est inconcevable.

a) Combien de descendants produire à la fois et de quelle taille chacun ?

En observant tout autour de nous dans la nature : La réponse n'est pas unique. Les différentes espèces ne reproduisent pas le même nombre d'espèces. Il n'y a pas une solution optimale → plusieurs compromis différents selon l'espèce. Études chez les oiseaux : On peut manipuler facilement le nombre de descendants simplement en enlevant/rajoutant des œufs dans le nid. Par rapport à ce qui se produirait dans la vie réelle, on peut donc voir directement les effets, l'augmentation ou la diminution du nb d'œuf dans le nid sur le succès reproducteur de l'organisme.

On peut mesurer combien en moyenne les femelles pondent d'œufs. Il y a évidemment une variation entre les femelles, mais on peut obtenir un nombre moyen de pondus par les femelles de cette espèce. Est-ce que ce nombre est optimal en termes de succès reproducteur pour la femelle ? Si elle en pond moins ou plus, son succès reproducteur est-il altéré ?

/!\ Le succès reproducteur désigne le nombre de descendants qui vont atteindre la maturité sexuelle et se reproduire aussi... Du fait, si elle pond trop d'œufs elle ne pourra pas nourrir tous ses jeunes.

Constatations : Si on augmente d' 1 à 3 œufs, les oiseaux arrivent à élever plus de jeunes jusqu'à l'envol, mais... Cette augmentation diminue significativement le taux de survie des parents jusqu'à la saison de reproduction suivante. Or, le succès reproducteur d'un organisme qui a une durée de vie de plusieurs années et qui se reproduit sur plusieurs saisons il faut le mesurer sur l'ensemble des saisons de reproduction et pas seulement sur une année. Sur l'ensemble de la vie de la femelle donc, le succès reproducteur total n'est pas augmenté, car on diminue sa possibilité de survie de donc d'avoir d'autres descendants.

En considérant tous les paramètres, on voit que le nombre moyen d'œufs pondus moyen correspond à un optimum, maximisant le succès reproducteur de ces femelles sur l'ensemble de ses saisons de reproduction. En conclusion, cet optimum est donc le fruit d'une sélection qui aboutit à un nombre optimal de pondus.

En réalité, l'augmentation du nombre d'œufs pondus d'une année à une autre peut avoir des résultats sur le succès reproducteur très variables. Il y a une dépendance à l'environnement : Température, ressources, ...

/!\ La sélection ne prévoit pas l'avenir, agit toujours ici et maintenant.

Pdt les bonnes années, la meilleure stratégie peut être de produire le plus de jeunes possibles mais les mauvaises années les nichées plus petites peuvent avoir un meilleur taux de survie. Or la qualité de l'année est clairement imprévisible !

Ex : *Parus major*, graphique sur la slide. En moyenne, sur les 23 ans on observe un optimum à 9. Les femelles qui pondent peu d'œufs ont une fitness basse, celles qui pondent trop d'œufs aussi (elles s'épuisent à amener leur couvée à maturité). Au plus on fait de descendants, au moins on peut allouer de l'énergie à chacun d'eux.

b) Quelle durée de vie optimale pour un organisme ? OU Quelle répartition optimale entre la maintenance et la reproduction tout au long de la vie d'un organisme ?

Autrement dit, est-ce que la mort des individus est-elle une adaptation ?

→ L'avantage sélectif d'une augmentation de l'aptitude (fécondité et/ou probabilité de survie) diminue avec l'âge.

Une même augmentation de succès reproducteur annuelle aura plus d'effets sur l'aptitude globale de l'individu si cette augmentation arrive à un âge jeune que si elle se produit à un âge avancé, car, la probabilité d'atteindre un certain âge diminue inéluctablement au cours du temps.

Des adaptations peuvent permettre à l'organisme de survivre plus longtemps (moins vulnérable à la prédation, facilité à trouver sa nourriture, au plan moléculaire des adaptations sur les mécanismes de réparation de l'ADN qui dépendent d'enzyme qui viennent de gènes qui pourraient être favorisés etc...). On peut s'attendre à ce que ces « mutants » soient favorisés... Ça dépend du moment de l'histoire de la vie de l'individu où se produit cette mutation.

Pleins d'adaptations augmentent la survie de l'individu... Mais ces adaptations ne peuvent mener la probabilité de survie à 1. Des accidents sont toujours possibles. Cette probabilité augmente avec la durée de vie. La vitesse à laquelle ce paramètre $P(x)$ diminue au cours du temps peut être optimisée, mais elle diminuera toujours.

- *Les P de sélection diminuent avec l'âge*
- *Les mutations défavorables qui affectent les classes d'âges supérieures vont s'accumuler (bcp moins contre-sélectionnées que chez les jeunes)*
- *Les allèles qui augmentent le succès reproducteur chez les jeunes sont sélectionnés même s'ils sont défavorables chez l'individu âgé (p.e parce qu'ils réduisent l'attribution des ressources à la maintenance) (rappel : 1 et 1-x de l'autre côté, jamais 1 et 1)*

Expérience : Mesurer la durée de vie moyenne des individus d'une population de drosophiles dans des conditions standards. En découle un âge de vie moyen : cet âge moyen est-il l'âge optimal pour le succès reproducteur ? Est-il possible par sélection de produire des populations de drosophiles en labo dont la durée de vie moyenne serait plus grande que la durée de vie moyenne des populations sauvages ? Oui, mais il y aura des conséquences expliquant pourquoi ça n'a pas lieu en milieu naturel...

À partir d'une population de base, on en isole 5 dites **jeunes** et 5 dites **vieilles**. Les jeunes proviennent d'œufs pondus par des femelles âgées de moins d'une semaine. Les vieilles proviennent d'œufs pondus par des femelles âgées d'entre 3 et 4 semaines.

On fait ça durant 19 générations (pour que la sélection ait le temps d'agir). Constatations : Le temps de vie moyen dans les vieilles populations est devenu significativement plus grand que les individus des populations jeunes (= pop° de base, naturelle). Par sélection, on a augmenté la durée de vie moyenne des individus de la population.

Population vieille : On conserve les drosophiles qui vivent plus longtemps. Ce sont elles qui vont produire les individus de la génération suivante. Celles mortes avant n'y participent pas. Dans cette expérience de sélection donc, on favorise le succès reproducteur des individus qui dans la population de base vivent le plus longtemps. C'est logique d'obtenir ces résultats : on favorise la reproduction de ceux qui vivent plus longtemps et on fait en sorte que seuls ceux-là produisent la génération suivante donc forcément on allonge le temps de vie moyen par sélection artificielle.

Pourquoi ça ne se passe pas en milieu naturel, si ce serait favorable ? La durée de vie n'est pas le seul paramètre. La fécondité moyenne des femelles âgées d'une semaine dans les populations âgées est significativement plus petite que dans les populations jeunes : Les femelles qui ont une semaine, provenant des populations vieilles produisent en moyenne 9 œufs. Alors que celles âgées d'une semaine provenant des populations jeunes produisent en moyenne 15 œufs.

En d'autres termes, cette sélection artificielle a permis d'augmenter la survie, aux dépens de la fécondité au début de la vie de la drosophile. Autrement dit : **Une fécondité élevée à un jeune âge**

se fera aux dépens de la durée de vie de l'individu. On tombe totalement dans ce concept de compromis.

La mort des individus est donc une adaptation. Il n'est pas adaptatif en terme de succès reproducteur d'augmenter l'âge de survie des individus à l'infini. Puisque de toute façon c'est un paramètre qui diminue, continuer à augmenter la probabilité de survie se fera au détriment d'une fécondité à un âge plus jeune. Au total, le succès reproductif de l'organisme sera inférieur.

QST fondamentale : à quel niveau la sélection a-t-elle lieu ? Au niveau d'un individu, au niveau de pop°, de gènes ?...

ÉVOLUTION DES COMPORTEMENTS SOCIAUX PAR SÉLECTION : Altruisme et Sélection indirecte

Chez certains animaux sociaux (ou plutôt eusociaux, ex des fourmis, des abeilles..), on observe une division du travail qui peut aller jusqu'à la reproduction : seuls certains (voir un uniquement) se reproduisent, tous les autres allouant leur énergie à aider ces géniteurs à produire plus de descendance. Eux-mêmes n'en produisent pas ! Du point de vue de la sélection naturelle, c'est quelque peu inattendu.

On appelle parfois ça l'altruisme : Mauvais terme, qui a une connotation anthropomorphique très forte.

L'altruisme peut-il être maintenu par sélection naturelle ?

Les processus sélectifs évoqués jusqu'à maintenant dans le cours sont des processus de sélection directe, ((qui influencent le succès reproducteur des allèles que porte un individu, directement lié au succès reproducteur de l'individu lui-même)). Ici, on va parler d'un processus indirect.

Altruisme : Comportement d'aide à l'avantage du bénéficiaire mais au désavantage du donneur. À priori incompatible avec la sélection naturelle.

Sauf si ce comportement est dirigé vers un individu génétiquement proche.

- Reproduction d'un individu: Moyen de propager ses allèles
- Aider un proche-parent à se reproduire peut aboutir au même résultat : **Sélection indirecte**

HAMILTON (1964): **FT (inclusive fitness) = FD (direct fitness) + FI (indirect fitness)**

Hamilton prédit que la sélection naturelle favorisera l'altruisme si **$c < b \cdot r$**

- c = coût de ce comportement altruiste en terme de réduction du succès reproducteur direct de l'individu
- b = Bénéfice du comportement d'aide, se calculant en terme du succès reproducteur indirect
- r = Coefficient de parenté (ou corrélation génétique)

Importance du coefficient de parenté (r) ET du bénéfice !

- ➔ Pour que ça marche, r ne doit pas être nul. Mais si r est pas très élevé, alors il faut que b soit élevé pour que les paramètres à droites soient plus grands que le paramètre à gauche de l'équation.

Polémique : Trouve-t-on dans la nature des exemples collant à cette théorie ?

1ere situation : COMPORTEMENTS DE HELPERS

Etude du martin pêcheur africain.

Chez ces oiseaux, un couple parental creuse un tunnel, y pond ses œufs puis y élève ses descendants. Ce sont des animaux grégaires : Répartition en colonies (rassemblant à certains

endroits, chaque trou dans la berge abritant un nid). On constate que des individus viennent aider des parents à aider leurs jeunes, les helpers. Eux ne se reproduisent pas pendant cette saison de reproduction.

Constatation : Les helpers sont toujours des mâles. Un couple peut être aidé par 1 à 4 mâles helpers par saison de reproduction. Ils nourrissent les jeunes et la mère, éventuellement ils défendent le nid contre les prédateurs. Il y a en fait deux catégories de helpers :

- Les helpers primaires HP sont les fils du couple de la saison précédente
- Les helpers secondaires HS ne sont pas apparentés au couple parental

(L'existence des HP peut s'expliquer par la théorie d'Hamilton, l'existence des HS peut s'expliquer autrement)

Observation → D'autres différences existent entre ces deux catégories de helpers :

- Les HP sont présents dès le début de la nidification, les HS ne sont pas acceptés avant l'éclosion des jeunes (notion de tolérance vis-à-vis des divers helpers).
- Les HS nourrissent essentiellement la mère, et très peu les jeunes. Les HP eux nourrissent autant les deux
- Globalement, les HS dépensent nettement moins d'E à aider le couple parental que les HP

Conséquences :

- Seulement 54% des HP survivent jusqu'à la génération de reproduction suivante, contre 74% des HS
- Seulement 60% des HP survivants arrivent à trouver une femelle la saison suivante et à se reproduire, contre 91% des HS

Estimation de la FT (cas où les HP et les HS se reproduisent à la saison suivante)

- On va calculer le succès reproducteur des helpers de la première année (où ils aident un couple) et de la deuxième année (où ils se reproduisent eux-mêmes)

Première saison

Les HP n'ont qu'une aptitude indirecte, en aidant le couple parental... Les couples aidés par un HP produisent en moyenne de 1,8 jeunes de plus que les couples qui ne sont pas aidés : On peut calculer que le bénéfice pour le couple parental d'être aidé par un HP est donc de 1,8.

Et la parenté ? Entre frères (HP) et sœurs (descendants) c'est $\frac{1}{2}$, car un quart de la mère et un quart du père... Attention : La mortalité rentre en compte. Sur l'ensemble des couples suivis, pour certains un des parents est mort. Les jeunes qu'ils aident à élever sont donc des demi-frères/demi-sœurs, et là le coefficient tombe à $\frac{1}{4}$. Coefficient de parenté entre les HP et les jeunes qu'ils aident à élever : 0,32.

- ⇒ **Pendant la 1ère saison, l'aptitude indirecte des HP est de $1,8 \times 0,32 = 0,58$**
(1,8 = bénéfice / 0,32 = coefficient de parenté)
- ⇒ **Le HS augmente de 1,3 le nb de jeunes arrivés à maturité mais $r = 0$, donc $FI = 0$**

Pour les HS, la fitness sera de 0 puisqu'ils ne sont pas apparentés aux nouveaux jeunes... Leur comportement au cours de la 1ère saison est étrange, le bénéfice retiré est nul... Regardons l'année suivante.

Deuxième saison

Pour calculer le succès reproducteur direct, on doit connaître le nombre de jeunes moyens produits par un couple qui se reproduit pour la 1ère fois : Même chiffre pour HP et HS : 2,5.

Fitness directe: $FD = 2,5 \times 0,5 = 1,25$ (0,5 car apparentés)

Les HP ont une probabilité de survie de 0,54 et une probabilité de trouver un partenaire de 0,6 :
Fitness directe = $0,54 \times 0,6 \times 1,25 = 0,41$

Pour les HS, c'est le même calcul : $0,74 \times 0,91 \times 1,25 = 0,84$

En faisant la somme des deux saisons, pour les HP on a une aptitude de 0,99 et, pour les HS une aptitude de 0,84.

Par comparaison

- Pour des mâles qui se reproduisent dès la 1ère saison $FT = 1,82$ -> stratégie la plus « rentable »
- Pour des mâles qui ne font rien la 1ère saison (waiters) $FT = 0,29$ -> stratégie la moins « rentable ».

Dans quelles conditions un tel comportement sera maintenu par la sélection ? Si un certain nombre de jeunes mâles n'ont pas accès à une femelle (soit car il n'y en a pas assez, soit car il n'y a pas suffisamment de sites de nidification), c'est plus avantageux en terme de succès reproducteur d'être un helper.

Prédictions : Un mâle tente de se reproduire lui-même. S'il n'y arrive pas, il devient un HP donc il retrouve ses parents et aide à élever ses frères et sœurs. Si ce n'est pas possible (parents morts, déjà des HP présents) il devient HS. Si ça ne fonctionne pas non plus, il attend et devient un waiter.

Deux stratégies très différentes de helpers :

- HP investissent dans la FI au risque de diminuer leur chance de se reproduire eux-mêmes la saison suivante
- HS investissent dans la FD par l'approche privilégiée d'une femelle qui augmente leur probabilité de se reproduire à la saison suivante (en se faisant connaître par la mère, ils auront plus de chance de se reproduire avec cette femelle l'année d'après si son 1^o mâle est mort p.e).

Tant la sélection directe que la sélection indirecte peut aboutir à l'évolution d'un comportement d'aide !

La FI peut devenir très importante dans des situations où l'animal ne peut se reproduire lui-même.

Parfois, l'animal meurt sans avoir eu l'opportunité de se reproduire mais si la possibilité se présente, on constate que l'animal peut arrêter son rôle de helper, s'il trouve une femelle avec laquelle il peut se reproduire. Exemple observé dans une autre étude (cas des geais). ➔ On privilégie donc toujours la sélection directe plutôt que celle indirecte, celle-ci est privilégiée quand on a pas d'autre choix.

2^{ème} situation : ANIMAUX EUSOCIAUX

3 caractères distinctifs pour décrire l'eusocialité:

- Coopération dans les soins aux jeunes au sein de la colonie
- Recouvrement d'au moins deux générations
- Division du travail avec la présence d'une caste stérile !!

L'eusocialité est assez rare dans la nature. Elle est apparue plusieurs fois au cours de l'évolution (on la retrouve dans des groupes assez éloignés) : termites, hyménoptères, crevettes, rat (seule espèce de

mammifère chez qui l'eusocialité a été démontré), taupe nu.

Taupe nu : se nourrissent de tubercule sous la terre. Vivent en colonie donc la structure est très proche de celle des fourmis : une femelle reproductrice et une partie qui ne se reproduit jamais.

Chez les hyménoptères, l'eusocialité est apparue plusieurs fois (au moins 3x) : une fois chez certaines abeilles, une fois chez les fourmis et une fois dans le groupe des guêpes.

Hamilton : Pourquoi l'eusocialité a l'air particulièrement fréquente chez les hyménoptères ?
Explication liée au mode de vie des hyménoptères.

Le modèle haplo-diploïde des hyménoptères (voir slide)

Chez les hyménoptères, les mâles sont haploïdes et se développent à partir d'œufs non fécondés, pondus par la femelle par méiose (ça reste de la sexualité).

Toute la caste stérile est femelle (pas comme ça chez termites).

Si le mâle est haploïde, par définition il ne peut faire de méiose. Donc tous ses spermatozoïdes sont identiques. Par contre la mère peut faire des ovules par méiose. Les filles de la reine n'ont toutes reçu le même allèle du père pour chaque gène, ce qui veut dire que la parenté des filles p/r au père est de : $0,5 \times 1$ (sperm. Tous identiques) = 0,5

Parenté des sœurs du a la mère = $0,5 \times 0,5 = 0,25$

0,5 car elles ont la possibilité d'avoir reçu le même allèle ou pas le même allèle que la mère.

Parenté totale entre les sœurs = $0,5 + 0,25 = 0,75$

➔ Coeff de parenté r entre sœurs plus élevé que coeff de parenté entre mère/fille.

On s'attend donc à ce que les ouvrières ont un succès reproducteur indirect plus élevé en aidant leur mère à fabriquer plus de sœurs que en produisant elle-mêmes des filles. Pour un même nb de descendants, elles auront un SR plus élevé si elles aident leur mère à produire plus de sœur plutôt que si elles produisent elles-mêmes des filles. Elles propagent ainsi plus d'allèles.

⇒ Cette situation a mené Hamilton à penser que : le système haplo diploïde favorise la sélection indirecte.

Ce modèle a des défauts et des limites : n'est valable que si la reine est accouplée avec un male et que si il n'y a qu'une reine par colonie. Hors ce n'est pas toujours le cas en nature.

Par ailleurs, les autres espèces eusociales (crevettes, taupe nu..) ne sont pas concernées par ce modèle.

Donc ce modèle peut expliquer l'apparition de l'eusocialité, mais s'applique pas à tous les exemples connus.

Attention : on ne peut cependant dire que le raisonnement d'Hamilton est faux. Ici r diminue, mais b.r reste supérieur au c par sélection, car le b est très largement significatif.