

17 septembre 2015

JEAN-CHRISTOPHE DE BISEAU D'HAUTEVILLE

## 0. Qu'est-ce que l'évolution ?

Plusieurs notions émergent quand on parle d'évolution : Théorie, mutations aléatoires, adaptation aux contraintes du milieu, flux géniques (individu émigrant d'une population à une autre), ...

Un **mécanisme évolutif** modifie la fréquence des allèles, la modification se réalisant au cours du temps.

L'**évolution** est la modification des fréquences alléliques d'une génération à l'autre. En parlant d'évolution, on désigne donc :

- Un processus de transformation des vivants au cours du temps
- L'histoire de la vie (de la biodiversité de la Terre), grâce à la reconstruction phylogénétique notamment
- Une théorie expliquant comment les fréquences alléliques se modifient

La **microévolution** désigne les processus évolutifs à l'échelle d'une population :

- Évolution adaptative : Variation des fréquences alléliques
- Évolution neutre : Pas d'effet

La **macroévolution** désigne les processus évolutifs à l'échelle des espèces :

- Spéciation
- Systématique
- Étude des fossiles

# 1. L'évolution à l'échelle des populations (1)

Les mutations sont le mécanisme à la base de la diversité génétique, car elles produisent de nouveaux allèles.

## Fréquences et taux de mutations

La fréquence des mutations peut se mesurer à partir de l'observation de leurs effets phénotypiques. Le tableau sur les slides nous donne une idée des ordres de grandeur des fréquences de mutation pour plusieurs espèces : Entre  $10^{-4}$  et  $10^{-10}$ , donc très basse.

/!\ Un même phénotype peut correspondre à différentes mutations sur le gène ! On distingue plusieurs types de mutations (rappelées sur les slides).

On estime aujourd'hui que le taux de mutation par paire de base est compris entre  $10^{-10}$  et  $10^{-11}$ . Qu'en est-il du taux de mutation d'une génération à l'autre ? Chez l'Homme, il vaut environ  $2,4 \cdot 10^{-9}$  par paire de base. Étant donné qu'il y a  $3,3 \cdot 10^9$  paires de base dans le génome haploïde de l'Homme et que le temps de génération est d'environ 20 ans, ça nous fait 317 mutations par zygote par génération, 8 d'entre-elles donnant prise à la sélection (car 2,5% seulement du génome est codant).

Pour une population de 500.000 hommes, ça nous fait 4 millions de mutations donnant prise à la sélection !

## **Pourquoi les taux de mutation varient-ils entre individus et entre espèces ?**

Entre individus, il existe différents allèles d'ADN polymérase (le taux d'erreurs augmente avec la vitesse de réplication) ainsi que différents allèles des enzymes impliquées dans la réparation de l'ADN (au moins 30 enzymes différentes chez les mammifères).

Le taux de mutation est un trait variable et héritable, **sujet à la sélection naturelle**. /!\

Entre espèces, les taux de mutation par génération dépendent du nombre de réplifications qui précèdent la production des gamètes : Plus le temps de génération est élevé, plus le taux de mutation par génération est élevé.

## Caractère aléatoire des mutations

Les mutations sont aléatoires par rapport à leur utilité éventuelle pour l'organisme. Toutes les mutations ne sont pas équiprobables : L'environnement peut augmenter ou réduire les taux de mutation (càd les probabilités de mutation) via des agents mutagènes, mais ne dirigera pas les mutations dans une direction ou une autre (par exemple, la présence d'un agent pathogène n'augmente pas la probabilité d'apparition d'une mutation conférant une meilleure résistance à ce pathogène).

## **Les mutations avantageuses ne sont pas plus fréquentes que les mutations désavantageuses ou neutres. /!\**

L'organisme ne se modifie pas pour s'adapter à l'environnement. Il se modifie dans tous les sens et, si une mutation avantageuse apparaît, la sélection la favorisera. **L'adaptation n'est donc pas le résultat des mutations.**

L'expérience de Lederberg & Lederberg démontre qu'une mutation avantageuse peut apparaître sans contact préalable avec le milieu dans lequel elle est avantageuse.

Hypothèse de départ : Si les mutations sont aléatoires, elles apparaîtront sans contact préalable avec

milieu où elles sont favorables.

On travaille avec deux milieux de culture :

- Un liquide, dans une éprouvette. Il permettra de faire croître rapidement la population bactérienne, par contre les colonies ne pourront pas y être repérées
- Un solide, dans une boîte de Pétri. Fixées dans le gel, les bactéries sont immobiles et les colonies sont repérables

Pour l'expérience nous utilisons deux séries de milieux de culture : Les milieux nutritifs sans pénicilline et ceux avec pénicilline.

On part d'une culture sensible à l'antibiotique cultivée en milieu liquide. On prend un échantillon de  $10^8$  bactéries (il est nécessaire de prendre un échantillon concentré car les mutations sont rares) qu'on étale sur le milieu sans pénicilline : Un tapis bactérien uniforme s'y développe.

On réalise ensuite une réplique par tampon de velours sur un milieu avec de la pénicilline. Les chercheurs ont constaté que 2 colonies s'y développent (les mutants résistants). Par vis-à-vis on peut retrouver la zone du tapis bactérien où se trouvaient ces mutants (mais pas l'emplacement exact). On les prélève, on les cultive en milieu liquide, et on refait l'expérience.

Cette fois-ci on prend un échantillon moins concentré de  $10^5$  bactéries et, après avoir refait les manipulations les chercheurs constatent que plus de colonies se développent sur le milieu avec de la pénicilline.

On recommence une dernière fois l'expérience avec un échantillon dilué d'environ 100 bactéries. Maintenant, nous pouvons localiser non pas la zone, mais la colonie précisément ! Si on la prélève, qu'on la remet en suspension dans l'eau et qu'on l'étale simultanément sur un milieu nutritif avec et sans pénicilline, on observe exactement la même chose.

#### Transmission des caractères héréditaires : Le système génétique

Système génétique : Processus de transmission de l'information génétique des parents à leur descendance.

- Reproduction asexuée ou sexuée
- Haploïdie ou diploïdie

Nous travaillerons qu'avec le cas (très fréquent) des diploïdes sexués.

#### Transmission des allèles dans les populations : Le modèle de base de Hardy et Weinberg

##### **Rôle des modèles en Sciences**

Un **modèle** est une représentation simplifiée de la réalité. Il permet de 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.

Le modèle est un outil permettant de tester les prédictions d'une théorie scientifique.

## 18 septembre 2015

Le modèle d'Hardy-Weinberg est celui de base de toute la génétique des populations. Ce modèle n'est qu'une extension du modèle de Mendel, ce dernier s'intéressant à la descendance d'un seul couple quand HW s'intéresse à la descendance de toute une population.

But : Comprendre comment les fréquences alléliques à l'intérieur d'une population varient entre les générations.

Nous nous intéressons aux organismes diploïdes à reproduction sexuée.

Le tableau, tel que développée sur la slide, fait une hypothèse de départ : **La rencontre entre le gamète mâle et femelle se fait de manière aléatoire.**

Tous les autres modèles en génétique des populations sont des complexifications du modèle de Hardy-Weinberg.

Quelles sont les paramètres importants en génétique des populations ?

- Les **fréquences** : Un effectif par rapport à un effectif. Deux grandes fréquences sont utilisées dans ces modèles :
  - Les fréquences **alléliques** : Les proportions de chacun des allèles dans la totalité de la population d'allèles. On appelle **pool génique** la population totale d'allèles dans la population d'individus. Dans une population d'individus diploïdes, on a par définition deux fois plus d'allèles que d'individus
  - Les fréquences **génotypiques** : Proportion d'un génotype considéré dans toute la population d'individus. Pour un locus à deux allèles, nous pouvons donc avoir 3 génotypes

Partons du locus A, représenté par deux allèles A1 et A2 dans une population d'individus diploïdes se perpétuant de générations en générations par reproduction sexuée, par exemple des oursins... Pourquoi cet exemple ? La rencontre des gamètes chez eux est aléatoire (hypothèse du tableau), puisqu'ils les libèrent dans l'eau.

Question de fond du modèle d'Hardy-Weinberg : Comment évolue la fréquence allélique d'une génération à l'autre ? Exemple :

À la génération n, on dénombre 40 A1A1, 40 A1A2 et 20 A2A2. Quelles sont les fréquences génotypiques et alléliques à la génération n ?

- Pour les fréquences génotypiques, A1A1 : 0,4 ; A1A2 : 0,4 ; A2A2 : 0,2
- Pour les fréquences alléliques ? 0,6 pour A1 ; 0,4 pour A2

Quelles seront les fréquences alléliques et génotypiques à la génération n+1 ? Calculable grâce au modèle d'Hardy-Weinberg.

1er histogramme : Fréquence génotypique à la génération n.

2ème histogramme : Fréquence allélique de la génération n

On peut repartir des fréquences génotypiques pour trouver les fréquences alléliques.

$(\text{Fréquence génotypique A1A1} + \text{Fréquence génotypique A1A2})/2 = \text{Fréquence allélique de A1}$

Pour prédire n+1, on revient au tableau. On considère que les gamètes se rencontrent au hasard.

Que faut-il pour faire un individu A1A1 ? 2 gamètes A1 qui fusionnent. La probabilité pour que cette fusion se produise =  $\text{ProportionA1} \times \text{ProportionA1} = (0,6)^2 = 0,36$

Même si la rencontre est aléatoire, le modèle nous permet de prédire que la fréquence génotypique pour A1A1 vaut 0,36. Même logique pour A2A2 et A1A2 (*les détails des calculs sont indiqués sur la slide*).

Ces fréquences génotypiques peuvent aussi être portées sur un histogramme, permettant de trouver les fréquences alléliques associées. Constatation : **Les fréquences alléliques ne changent pas entre la génération n et la génération n+1.**

Les fréquences génotypiques, elles, sont différentes. Conclusion : Les fréquences génotypiques de la génération n n'étaient pas à l'équilibre d'Hardy-Weinberg puisqu'elles ne sont pas celles auxquelles on aurait dû s'attendre si les rencontres s'étaient faites aléatoirement. Par contre, dès la génération n+1 les fréquences atteignent l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

En d'autres termes : **Il suffit d'une seule génération de rencontres aléatoires des gamètes pour que les fréquences génotypiques se retrouvent à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.**

Pourquoi parle-t-on d'équilibre d'Hardy-Weinberg ? À cet équilibre, la population n'évolue pas... Car les fréquences alléliques ne changent pas d'une génération à l'autre.

### Conclusions

Pour un gène représenté par deux allèles dans une population, quelles soient les fréquences génotypiques initiales, après une génération d'accouplements aléatoires, ces fréquences seront égales à  $p^2/2pq/q^2$ . Ces fréquences génotypiques (ainsi que les fréquences alléliques correspondantes) resteront constantes de générations en générations tant que les conditions de validité du modèle de Hardy-Weinberg sont respectées : Pas d'évolution.

Ces conditions de validité sont :

- 1) L'effectif de la population doit être infini : Au plus le nombre d'individus de la population est élevé, au plus cette condition est respectée
- 2) Le choix aléatoire des partenaires sexuels, donc des gamètes qui se croisent : La panmixie
- 3) Pas de migrations, ni d'entrées ni de sorties (pas de flux génique entre les populations)
- 4) Pas de mutations
- 5) Pas de sélection

Si on construit des modèles à partir d'Hardy-Weinberg, en ajoutant un paramètre à la fois, on complexifie légèrement l'architecture de base. Dans le cadre de ce cours, nous n'irons pas jusqu'à la formulation mathématique complète du modèle qui tient compte des 5 paramètres (on en étudiera 2 principalement).

Un piège où il ne faut pas tomber est d'utiliser  $(p^2)^{1/2}$  pour calculer p... En effet, on ne sait pas si la population est à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.  $(p^2)^{1/2}$  n'est exact que si la population à ce locus est à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

*Les exercices sont à faire par nous-mêmes.*

### Exercice 1

On utilise deux logiciels dans le cadre du cours pour modéliser les populations. Ils sont sur l'UV.

## MODÈLES SIMPLES D'ÉVOLUTION DES POPULATIONS : SÉLECTION ET MUTATIONS SUR 1 LOCUS

L'exemple sur la slide montre que les fréquences génotypiques observées (obtenues en génotypant des individus par exemple) en génération  $n+1$  s'écartent des fréquences prévues par l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

- Fréquence **attendue** : Fréquence théorique, calculée à partir d'un modèle mathématique
- Fréquence **calculée** : Obtenue à partir d'un nombre d'individus génotypiques

Pour construire un modèle d'évolution, on va définir de nouveaux paramètres, dont l'**aptitude absolue  $W$  d'un génotype**.

**Fréquence absolue** = Fréquence observée / Fréquence attendue sous le modèle de Hardy-Weinberg.

Appliqué à notre exemple, on peut définir une aptitude absolue pour chaque génotype (*voir slides*).

On peut de ces chiffres en conclure que l'aptitude des hétérozygotes est plus élevée. On trouve dans les fréquences observées plus d'hétérozygotes que ce que l'on attendait en se basant sur l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Le contraire pour les homozygotes.

Dans une situation de non-évolution, l'aptitude absolue de tous les génotypes vaut 1.

- $W > 1$  : Le génotype est favorisé
- $W < 1$  : Le génotype est défavorisé
- $W = 0$  : Le génotype ne se reproduit pas du tout
- $0 > W > 1$  : Génotype plus ou moins favorisé

Pour avoir un paramètre plus facile à utiliser dans les modèles mathématiques, nous introduisons l'**aptitude relative  $w$**  = aptitude absolue d'un génotype / aptitude absolue du génotype le plus apte.

**Par définition, un génotype au moins doit avoir une aptitude de 1... Puisqu'on définit cette aptitude par rapport au génotype le plus apte.**

**$w$  du génotype le plus apte = 1 ;  $w$  des autres  $< 1$**

Cette  $w$  correspond à la **fitness** du génotype.

Dernier paramètre qu'on définit : Le **coefficient de sélection  $s$**  =  $1 - w$ . Il varie entre 0 et 1. Au plus  $s$  est élevé, au plus une sélection s'exprime contre le génotype. Le génotype le plus apte aura donc un  $s = 0$ , les autres ont un  $s$  compris entre 0 et 1. Si  $s = 1$ , le génotype est létal.

*Soit un locus représenté par 2 allèles : peut-on prédire l'évolution des fréquences alléliques au cours des générations ?*

On peut représenter la composition du pool génique d'une population à un moment donné par un axe, variant de 0 à 1. Au temps  $t$ , les fréquences alléliques seront quelque part sur cet axe. Ces dernières, si nous nous trouvons dans les conditions d'Hardy-Weinberg, ne bougeront pas. Dans le cas contraire (mécanismes de sélection, de mutation), elles bougeront tel un curseur se baladant sur l'axe.

La sélection peut favoriser un allèle (sa fréquence augmente). Les mutations, aléatoires, peuvent favoriser ou non un allèle. Sélection et mutation peuvent ne pas aller dans le même sens.

On peut imaginer qu'à un moment donné dans cette population, les forces évolutives poussant un allèle dans l'un et dans l'autre sens vont exactement se composer. On atteint alors une fréquence allélique d'équilibre ( $q^*$  sur la slide), qui ne change pas tant que les conditions ne varient plus.

Pour intégrer la sélection dans le modèle, on doit décliner ce dernier en 4 versions, car 4 possibilités de sélection :

- La sélection défavorise l'allèle récessif
- La sélection défavorise l'allèle dominant
- La sélection défavorise les hétérozygotes
- La sélection défavorise les deux types d'homozygote

On va construire un des quatre modèles (le plus simple), les autres s'établissent selon la même logique.

### SÉLECTION CONTRE L'HOMOZYGOTE RÉCESSIF

Sélection contre l'homozygote récessif ou l'allèle récessif revient au même. En effet, quand l'allèle est dans un hétérozygote il est caché par le dominant.

$$w(AA) = 1$$

$$w(Aa) = 1$$

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

S'il n'y avait pas de sélection, quelles seraient les fréquences génotypiques à la génération  $n+1$  ?

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

$$F(Aa) = 2pq$$

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

Avec le critère de sélection en plus, nous avons :

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

$$F(Aa) = 2pq$$

$$F(aa) = q^2 (1-s)$$

Les fréquences totales doivent être égales à 1 ! Or, ici si on fait l'addition,  $\text{tot} = p^2 + 2pq + q^2 - q^2s$

$$\text{tot} = 1 - q^2s$$

On va mettre en formule la fréquence allélique  $p'$  (càd  $p$  à la génération  $n+1$ )

$$p' = p^2 + (2pq)/2 = p^2 + pq$$

**/\ Il faut diviser par le total !**

$$P' = (p^2 + pq) / (1 - q^2s) = (p(p+q)) / (1 - q^2s) = (p \cdot 1) / (1 - q^2s) = p / (1 - q^2s)$$

Pour calculer  $\Delta p$  maintenant (la façon dont  $p$  varie générations après générations), voir slides.

### Vitesse d'élimination de l'allèle récessif

Prenons une situation où, au départ l'allèle récessif était favorable. Les conditions du milieu change, et il devient défavorable : Sa fréquence diminue.

Si au départ  $q \gg p$

$q^2$  est grand et  $2pq$  est petit

Au départ on a donc beaucoup d'homozygotes, donc beaucoup d'individus subissant l'effet de cette sélection :  $q$  décroît très vite. Au fur et à mesure, de moins en moins d'homozygotes sont présents, et de plus en plus d'hétérozygotes (donc d'allèles  $q$  « cachés ») : La décroissance est moins rapide.

En utilisant le programme *AlleleA1* pour modéliser cette situation, on constate que :

- 1) La fréquence de l'allèle chute, mais n'atteint pas 0 même après 500 générations. Puisqu'il y a des hétérozygotes, des homozygotes récessifs pourront réapparaître et la fréquence de ce génotype n'atteindra pas 0
- 2) La fréquence chute d'abord très vite puis se stabilise un peu

### **Valeur d'équilibre de $q = q^*$**

Il existe une valeur de  $q$  pour laquelle, à chaque génération, les pertes de  $a$  par sélection sont exactement compensées par les gains de  $a$  par mutation. Mathématiquement, *voir slides*.

Les gains de  $A$  par mutation existent aussi, mais nous les négligeons. Comme nous sommes à l'équilibre d'Hardy-Weinberg,  $q$  est très petit.  $v$ , le taux de mutation sera aussi très petit. Leur multiplication sera extrêmement petite, donc on peut la négliger.

L'équilibre sera donc atteint lorsque : *voir slides*

Ce qui donne après transformation : *voir slides*

Dans le cas d'un allèle récessif létal : *voir slides* La sélection élimine les  $a$ , la seule manière d'en obtenir c'est par mutation.



**24 septembre 2015**

### SÉLECTION CONTRE LE PHÉNOTYPE DOMINANT

Grosse différence vis-à-vis du cas précédent : L'allèle est dominant. La sélection s'opère contre lui, donc aussi bien sur le génotype homozygote dominant que sur l'hétérozygote (puisqu'il exprime le phénotype dominant). Seul l'homozygote récessif sera le plus apte (celui avec l'aptitude la plus élevée, en terme d'aptitude relative : 1).

On construit le modèle de la même manière que celui du récessif : *Les équations sont indiquées sur les slides*. La logique est la même, les calculs un peu plus compliqués.

À l'équilibre, même logique à appliquer que la semaine passée : À un moment donné, la perte de A par sélection est compensée par le gain de A par mutation, ce qui a abouti à l'équation de la slide. On en arrive à quelque chose ressemblant fortement à l'équation de la valeur d'équilibre obtenue pour l'allèle récessif, il y a juste une racine carrée qui disparaît !

Si on est dans une situation extrême d'un allèle dominant létal, la valeur de  $p$  à l'équilibre ne dépend plus que du taux de mutation.

Simulation sur *AlleleAI* : La dynamique de disparition de l'allèle A va-t-elle présenter des similitudes avec le cas vu précédemment ?

Premièrement, ici en ne regardant que la sélection, à très long terme l'allèle A disparaîtra totalement. Pour le récessif, on aurait eu toujours un allèle a caché dans un hétérozygote... Effectivement, après 500 générations sur *AlleleAI* l'allèle A disparaît.

Deuxièmement, on aurait pu prédire que l'allèle A disparaît plus vite que l'allèle a dans l'exemple précédent... Ça ne se vérifie pas totalement. Les deux courbes se croisent. Au départ, la vitesse de diminution de fréquence de A est plus faible que a dans le cas précédent, mais sur le long terme, A arrive à 0 plus vite que a dans le cas précédent (croisement des deux courbes).

La diminution moins rapide au départ est contre-intuitive. A est très présent initialement. Le génotype favorisé par la sélection est l'homozygote récessif aa. L'allèle récessif, au départ de la simulation est très rare. Les individus portant le génotype le plus apte sont donc très rares à la base : L'allèle a ne peut pas augmenter vite au départ .

Petit à petit, puisqu'il est favorisé, sa proportion augmente et à un moment donné il est suffisamment présent et la tendance s'accroît : L'allèle A chute beaucoup plus rapidement.

Des exemples naturels de sélection et d'évolution de population sont nombreux. Le changement des conditions du milieu dans lequel vivent les organismes changeant souvent, un allèle non favorable à un moment donné peut devenir favorable dans l'environnement modifié.

### Résistance aux poisons chez les rongeurs

Chez les rats en particulier. Pour lutter contre-eux, on développe des poisons pour les tuer. Contre les rats notamment, une des substances toxiques utilisées, le Warfarin, inhibe une enzyme impliquée dans la synthèse de la vitamine K, cofacteur intervenant dans la coagulation du sang. Après avoir ingurgité la substance, la prochaine fois que l'animal se blesse il ne peut pas coaguler et meurt en se vidant de son sang.

Du fait de la sélection naturelle, des individus portant certains allèles résistants au poison vont être favorisés. Petit à petit, on va transformer par ce processus la population de rats au départ sensible au poison, en une population résistante. *Sur la slide, un graphique démontre ça.*

Sur le graphique, on a selon les années, le pourcentage d'individus résistants dans la population et son évolution au cours des années. Le programme de lutte contre les rats par le Warfarin a commencé début 1976. En un peu moins d'1 an, quasiment 100% de la population est devenue résistante.

Autre information du graphique : Avant l'utilisation du Warfarin, des individus résistants sont présents au sein de la population. Ce n'est pas au moment qu'on applique le programme que les résistants apparaissent, ils existaient avant mais n'étaient pas favorisés par la sélection.

La sélection est si forte (coefficient de sélection proche de 1) que l'allèle non-résistant est quasiment létal.

Après l'utilisation du poison, on observe une chute rapide de la fréquence des individus résistants (en 1 an, réduction de 100% à 35%). Comment l'expliquer ? Le fait qu'un allèle soit favorable ou non dépend des conditions de l'environnement. Lorsque le poison est présent, l'allèle de résistance est favorable.

La courbe suggère que lorsqu'il n'y a pas de poison, l'allèle de non-résistance a un avantage sélectif sur l'autre allèle.

Une autre situation aurait pu se produire : Qu'en absence de poison, les deux allèles sont aussi favorables l'un que l'autre... Mais on aurait pas eu une telle diminution de l'allèle de résistance car aucune pression de sélection ne se serait appliquée sur lui.

On a pu montrer que l'allèle de résistance (un allèle de l'enzyme en question pas affecté par le Warfarin) est moins efficace que l'enzyme non-résistante pour former de la vitamine K. Sans poison, l'allèle de non-résistance est plus favorable.

La situation de l'exemple est fréquente : Dans tous les cas où on a mis au point des substances pour lutter contre des organismes, des résistants se multiplient. Cela constitue un des problèmes lors de la lutte contre les pathogènes : Au plus on utilise de toxines, au plus on favorise les allèles résistants.

### Résistances aux insecticides

Montre le nombre d'espèces résistantes à un type d'insecticide au cours des années. Les rectangles de couleur désignent les périodes de temps pendant laquelle on a utilisé un certain type d'insecticide.

Autre exemple : Les bactéries et les antibiotiques. En prenant ces derniers, on favorise les individus présentant les mutations résistantes à cet antibiotique. On finit par avoir des populations résistantes, et il faut changer d'antibiotique : Dangereux.

### Le mélanisme industriel : Cas de la phalène du bouleau (*Biston betularia*)

On connaît deux formes (au moins) :

- Phénotype clair : *Typica*, le plus fréquent dans la nature cc
- Phénotype foncé : *Carbonaria* CC ou Cc

C'est bien la même espèce, les deux phénotypes sont inter-féconds. Pourquoi *Typica* est la forme la plus fréquente dans une situation normale ? Il peut se camoufler sur les végétaux et ainsi échapper aux prédateurs (phalène du bouleau car se développe sur le bouleau).

La fréquence de la forme *Carbonaria* a fortement augmenté à une époque dans certaines régions.

En 1848, on a les premières traces dans la littérature de l'existence de la forme noire.

En 1950, on fait des travaux de recensement du phalène en Angleterre. En fonction de l'endroit, une ou l'autre forme est majoritaire voire exclusivement présente... On constate des similitudes en superposant cette carte à celle des zones industrielles du pays ! À l'époque, l'industrie en pleine expansion est le charbon.

Lorsque brûlé la suie émise dans l'air retombe partout et noircit l'environnement : Les bouleaux au départ blancs deviennent noirs. On assiste à un changement de l'environnement, favorisant un allèle au départ non-favorisé.

À Manchester par exemple, en 1898 (50 ans après la première apparition dans la littérature de *Carbonaria*), la fréquence de l'allèle noir est de 0,8. On peut penser qu'en 1848 elle était proche de 0 (puisqu'on ne le voyait quasiment pas).

Sur base de ces chiffres, on estime le coefficient de sélection.

#### Expériences de capture-marquage-recapture (Kettlewell, 1973)

Dans une première expérience à Birmingham (milieu pollué), il capture des papillons, compte le nombre de papillon de chaque forme. Il marque les individus et les relâche dans la nature. Quelques jours plus tard, il recapture les papillons et recompte dans les papillons récoltés la proportion de *Typica* et de *Carbonaria* (quelques jours d'intervalle entre les deux captures).

	<i>Typica</i>	<i>Carbonaria</i>
Marqués relâchés	230	770
Marqués recapturés	18	140
Recaptures attendues	36	122
Survie relative (par rapport à ce que l'on attend)	0.5	1.15
Aptitude relative	0.43	1

Hypothèse à vérifier : Dans un environnement pollué, les *Carbonaria* survivent mieux que les *Typica*. On prévoit que la proportion des premiers augmente et celle des seconds diminue.

On a moitié moins de ce qui est prévu de *Typica*. On calcule une survie relative : Nombre réellement recapturé/Nombre attendu. On constate que les *Typica* ont moins survécu que s'il n'y avait pas de pression sélective, et que les *Carbonaria* ont mieux survécu.

Même expérience dans un milieu non pollué, à Dorset : Confirmation.

Autre confirmation : La proportion de *Carbonaria* diminue avec la fin de l'expansion de l'industrie du charbon.

#### Expérience en laboratoire

##### Allèles de l'alcool déshydrogénase : Adh<sup>F</sup> et Adh<sup>S</sup>

L'enzyme alcool déshydrogénase permet à l'animal de dégrader l'alcool. La drosophile se développe dans les fruits qui commencent à pourrir, l'enzyme est utile.

Deux allèles, *Fast* et *Slow*. C'est lié à la manière dont ils ont différencié les deux allèles (électrophorèse des enzymes, un allèle migre vite, l'autre migre lentement).

Manipulation : Soit une population de drosophile. Sur le graphique de la slide, on a représenté 4 expériences (2 expériences contrôle, 2 expériences test). On part d'une situation initiale où la population est installée dans un milieu de culture. La fréquence initiale vaut environ 0,65.

Dans les deux expériences contrôle, les scientifiques élèvent les drosophiles dans un milieu ne contenant pas d'éthanol. Dans les deux expériences test, le milieu contient de l'éthanol. Les expériences sont réalisées sur 50 générations (régulièrement, on prélève des individus au hasard et on les introduit dans un nouveau milieu de culture identique au précédent).

Le graphique montre que la fréquence de l'allèle S au cours des générations diminue pour les expériences test, et semble ne pas (ou peu) changer pour les expériences contrôle.

Conclusions : L'allèle F est plus efficace pour cataboliser l'éthanol. En présence d'éthanol, les individus dotés de l'allèle F sont avantagés par rapport à ceux possédant l'allèle S. Ce n'est pas le cas lors des expériences contrôle... Forcément puisque le milieu ne contient pas d'éthanol !

Dans le cas du contrôle, on est dans une situation s'apparentant à l'équilibre d'Hardy-Weinberg puisque, pour ce gène là, les deux allèles présents semblent avoir la même aptitude. Ceci dit, on est approximativement à l'équilibre car la population testée n'est pas infinie : Ça explique les fluctuations du graphique.

### Conclusion

Dans une population d'organismes très nombreuse, adaptée depuis longtemps à un milieu stable, l'allèle favorisé représentera la quasi totalité du pool génique de son locus. Autrement dit : Dans des situations de sélection contre un récessif ou un dominant, à l'équilibre on peut prédire l'obtention d'une population **monomorphe**, c'ad que pour ce gène là, nous n'aurons qu'un seul allèle présent à l'équilibre, l'allèle le plus favorable.

/!\ Ne pas confondre l'allèle le plus apte avec le fait qu'il soit dominant ou récessif.

Dans la réalité, le milieu varie souvent... Et on atteint le monomorphisme que quand le milieu est stable. On peut prédire que théoriquement, dans toutes les situations de sélection en faveur d'un allèle on tend vers le monomorphisme, dans la réalité on ne l'atteint jamais car le milieu change avant que ça ne soit le cas.

Dans beaucoup de cas, le polymorphisme observé est un polymorphisme de transition : On transite vers un état d'équilibre, mais il n'est pas encore atteint.

Il existe des polymorphismes qui ne sont pas de transition, mais qui résultent de la sélection.

### Sélection contre les homozygotes

Contre les deux génotypes d'homozygote, donc en faveur des hétérozygotes (leur aptitude est plus élevée que les deux premiers). On construit le modèle de la même façon que précédemment : Cette fois-ci, c'est l'hétérozygote qui a une aptitude de 1 tandis que les deux homozygotes ont une aptitude de respectivement  $1-s_1$  et  $1-s_2$ .

Ici, l'équilibre ne dépend que des coefficients de sélection. Si  $s_1 = s_2$ , l'équilibre sera à 0,5. Cet équilibre, tant que les conditions ne changent pas, sera stable. On a donc à faire à un polymorphisme équilibré/hétérosis.

### Drépanocytose

Deux agents sélectifs agissent. L'allèle Bêta-s, un allèle de l'hémoglobine, à l'état homozygote provoque dans les globules rouges une polymérisation de l'hémoglobine formant des grands filaments en leur sein, les déformant : Forme en faucille. Sous cet aspect, les globules rouges s'accrochent les uns aux autres et forment des agglomérats qui bouchent les capillaires sanguins. On note également un problème de transport de l'O<sub>2</sub> par les molécules Bêta-s.

L'individu porteur de cette maladie ne survit en général pas jusqu'à l'âge adulte.

Nous sommes dans le cas d'une sélection contre l'homozygote récessif. On doit donc s'attendre à un monomorphisme à terme pour l'allèle non-muté et que, dans les populations humaines, l'allèle Bêta-s soit très peu présent.

On est dans le cas d'une sélection contre le récessif très important (maladie mortelle : coefficient de sélection de 1).

Quand on regarde la distribution de fréquence de l'allèle s, on voit que dans certaines régions du monde sa fréquence est beaucoup plus élevée que ce à quoi on s'attend dans le cas d'une sélection contre le récessif (en Afrique centrale par exemple).

On a mis en évidence que les zones où s est très fréquent accueillent également un parasite, la malaria.

## 25 septembre 2015

Quel est le lien entre la malaria et la drépanocytose ? Pour des raisons biochimiques connues, même dans les globules rouges des individus hétérozygotes pour l'allèle Bêta-s, le parasite se développe moins bien.

Autrement dit, les individus homozygotes pour Bêta-s sont fortement affectés par la drépanocytose (anémie), les homozygotes non-atteints sont ... Ce sont les hétérozygotes, porteurs de l'allèle déficient qui ne souffrent pas de la drépanocytose, et sont en partie protégés par la malaria.

Dans les régions où les deux maladies subsistent : Le locus subit une sélection à l'encontre de l'hétérozygote. Voilà qui explique pourquoi dans les zones avec beaucoup de malaria, Bêta-s est maintenu à une valeur élevée : Les hétérozygotes sont dans ces régions le génotype le plus apte, ils portent l'allèle déficient.

Une donnée permettant de confirmer cette interprétation : Chez les Noirs américains, on constate que l'allèle s a une fréquence très basse (0,04) comparable à ce qu'on trouve chez les personnes des autres continents. Ces Noirs sont originaires d'Afrique : Au départ, la fréquence de l'allèle s chez ces personnes était proche de 0. On les a déplacés dans une autre région (traite négrière) où l'avantage de l'hétérozygote n'a plus lieu, on a de nouveau obtenu une sélection contre l'homozygote récessif : La fréquence chute beaucoup.

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

### Exercice 6

À faire à la maison

#### Sélection contre l'hétérozygote

Càd en faveur des deux homozygotes. Le modèle est construit selon la même logique que les précédents.

À l'équilibre,  $p^* = q^* = 0,5$

Cet équilibre n'est que théorique, instable qui va dans les fait mener à un monomorphisme allélique.

Imaginons : À chaque fois qu'un hétérozygote disparaît, la fréquence allélique de chaque allèle diminue de la même manière. Si on part d'une fréquence initiale de 0,5 par exemple, avec une sélection contre l'hétérozygote, on reste en permanence à 0,5. Les allèles se retrouvent de plus en plus dans les homozygotes, mais la fréquence reste identique.

Par contre, si on ne part pas de 0,5 au départ (0,4A ; 0,6 a), ça s'emballe très vite et l'un des allèles disparaît. Ce n'est qu'avec exactement le même nombre de chaque allèle au départ que cet équilibre est stable.

Pourquoi le qualifie-t-on d'instable alors... ? Les mutations peuvent vite emballer les choses. Autre chose : La diminution de la population, qui nous éloigne très vite de l'équilibre parfait.

Ce genre de situation existe-t-il dans la nature ? On ne connaît aucun exemple naturel. On a un exemple obtenu en labo sur des drosophiles.

#### Exemple des chromosomes composés

Situation normale : 2 chromosomes homologues avec les 2 bras à chaque chromosome.

Situation mutée : Chromosomes homologues composés, les deux bras se sont rattachés l'un à l'autre.

*La situation est illustrée sur la slide.*

Dans une situation mutée, génétiquement il n'y a aucune différence : L'individu possède toujours deux copies de chacun des gènes, disposées différemment. Mais lorsque ces drosophiles fabriquent leurs gamètes par méiose, ils auront 1/4 des gamètes qui ont hérité des deux chromosomes homologues recomposés, 1/4 n'a reçu qu'un des deux chromosomes, 1/4 l'autre chromosome, 1/4 n'a rien reçu du tout.

Si on croise deux mutants ensembles, seulement 1/4 des zygotes issus de cette reproduction auront reçu tous les gènes en deux exemplaires. Pour que l'organisme se développe convenablement, il en a besoin. Dans les autres cas de figure, soit il manque des gènes, soit certains sont en surnombre et le zygote ne se développe pas.

En croisant un mutant avec un individu normal, c'est pire : Aucun zygote n'aura tous les gènes en exactement deux exemplaires (soit on a un déficit, soit on a un surplus).

On se retrouve dans une situation de sélection contre les hétérozygotes, puisqu'en l'occurrence :

- Les homozygotes normaux ont une aptitude de 1
- Les homozygotes mutés ont une aptitude de 0,25 (1/4 d'individus viables)
- Les hétérozygotes ont une aptitude de 0 (léthal)

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

On constate que l'aptitude des deux homozygotes n'est pas la même. Les scientifiques ont refait l'expérience en changeant la fréquence de l'allèle muté. Constatations :

- L'évolution est très rapide (en 4 générations on fait disparaître l'allèle... Logique : Le génotype défavorisé est léthal, la sélection est extrêmement forte)
- On aboutit tout le temps à du monomorphisme
- La valeur-pivot, la valeur de l'équilibre théorique n'est pas de 0,5 (elle est à 0,9 ici). Elle l'aurait été si l'aptitude des deux homozygotes avait été la même.

Si la fréquence de départ est en dessous de la valeur-pivot, on fait disparaître l'allèle défavorable. Si elle est au-dessus, on fixe l'allèle défavorable : Inattendu et contre-intuitif.

### Exercice 7

À faire à la maison.

Quelles sont les situations où l'on peut s'attendre à avoir un polymorphisme stable ? Quand la sélection est en faveur de l'hétérozygote.

Ça ne veut pas dire que c'est uniquement dans ce cas qu'on observera du polymorphisme... Dans les autres cas on peut en avoir un aussi, mais il n'est pas stable.

### Sélection fréquence-dépendante

Il existe des situations de sélection directement dépendantes de la fréquence des allèles. Un exemple naturel concerne *Perissodus microlepis*. Particularité : Leur bouche est complètement tournée d'un côté. Certains ont la bouche tournée à gauche, d'autres à droite.

Avantage adaptatif de cette morphologie : Ces organismes attaquent d'autres poissons, les mordent

sur le flan et leur arrache un peu d'écaillés et de chair. Au cours de l'évolution, les proies de *Perissodus microlepis* ont appris à surveiller leurs flancs pour ne pas se faire attaquer et s'enfuir. Du coup, le prédateur s'est spécialisé dans l'attaque par derrière, et la bouche tournée est avantageuse pour cette tactique-là.

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

Cas extrême : Si beaucoup de prédateurs ont la bouche tournée à gauche, les proies seront attentives à ce côté, avantant les prédateurs avec la bouche tournée à droite qui vont augmenter en proportion dans la population. Puis ça s'inverse.

On observe une fluctuation au cours du temps des deux phénotypes.

Dernier élément qui prouve l'interprétation des scientifiques : Les ronds sur le graphique représentent la fréquence des individus avec la bouche tournée à gauche/à droite dans l'ensemble dans la population de cette espèce.

Si c'est vraiment de la fréquence-dépendante, comme on passe d'un avantage pour l'un des phénotypes à l'autre au cours du temps, si on fait la même mesure mais en ne pêchant que les couples entrains de se reproduire, on devrait avoir le rapport inverse puisque c'est entrain de changer (ceux qui sont issus de la reproduction sont les individus de la génération suivante).

À l'équilibre, la fréquence du phénotype gauche = la fréquence du phénotype droit = 0,5. On est dans un système favorisant le maintien des deux allèles. Équilibre stable => Polymorphisme allélique.

## L'adaptation

### Aptitude et succès reproducteur

Le succès reproducteur est le moyen de mesurer objectivement l'aptitude d'un génotype. Le succès reproducteur des individus dans une population d'une espèce donnée est très variable d'un individu à l'autre.

Exemple : Étude sur l'épervier. 72% des femelles de la population meurent avant de se reproduire. Elles ont une aptitude nulle car aucune descendance.

Chez les femelles qui ont pu se reproduire avant de mourir, en regardant le nombre de descendants on obtient l'histogramme sur la slide. « Number of young raised » = Nombre de jeunes élevés, d'oisillons qui arrivent à maturité sexuelle.

Constatations : On a une énorme variation du succès reproducteur, au sein des femelles qui sont parvenues à se reproduire ! Comment l'expliquer ? Hypothèse : Probablement que ces individus portaient des caractéristiques génétiques qui les ont favorisés, càd des **adaptations environnementales** que portaient moins, voire pas du tout les autres.

Le paramètre clé de la sélection naturelle n'est donc pas la survie mais le succès reproducteur qui se mesure par le nombre de descendants qui arriveront eux-mêmes à se reproduire à la génération suivante.

Ex : *Latrodectus hasselti*, aussi appelée la veuve noire. Décrivons son comportement de



reproduction.

Le mâle est très petit par rapport à la femelle. Le mâle file une petite toile, éjacule du sperme sur la toile, plonge ses pédipalpes dedans et va à la recherche d'une femelle.

Il s'approche d'elle, introduit un premier pédipalpe dans la cavité génitale de la femelle, se retourne à 180° (pivote autour du pédipalpe) et se retrouve entre les chélicères de la femelle qui va commencer à le manger. Très souvent, le mâle se dégage avant d'être totalement dévoré... Il retourne ensuite vers la femelle, introduit son autre pédipalpe, est cette fois-ci complètement ingurgité et meurt.

Comportement inattendu : Le mâle a génétiquement été sélectionné pour se laisser dévorer par la femelle. L'avantage adaptatif pour cette dernière est évident : Elle mange, et reçoit du sperme pour féconder ses oeufs... Mais quel est l'avantage pour le mâle ? Peut-on considérer que pour le mâle, le fait de se laisser manger constitue une adaptation ?

Si dans la population des mâles, un mutant parvient à s'échapper après avoir transféré son sperme, ne devrait-il pas être avantage et, au cours du temps, sa descendance augmenterait en proportion dans la population ?

Quand la probabilité de s'accoupler avec la femelle est très faible, la stratégie la plus adaptative est le **cannibalisme**, se laisser dévorer par la femelle. Le mâle qui s'échappe, certes survit, mais si il a très peu de chances de rencontrer une femelle et de s'accoupler, cette survie n'augmentera pas son succès reproducteur. Celui qui se laisse manger, lui, aura une descendance plus importante car il s'est laissé dévorer par la femelle.

Dans une situation où les mâles auraient une forte probabilité de s'accoupler avec une femelle, ce cannibalisme ne sera pas favorisé par la sélection.

L'**adaptation** est l'état d'un caractère (ou un changement d'état de ce caractère) qui augmente le succès reproducteur de l'organisme qui le porte, **par rapport aux organismes qui ne le portent pas** (/!\ Très important : C'est toujours relativement, par rapport à un autre caractère qu'un caractère peut être considéré comme une adaptation).

Reconnaître une adaptation n'est pas trivial !

Ex : *Cepea nemoralis*, un escargot qui se caractérise par une grande variabilité dans la coloration de la coquille. Ces différents phénotypes sont-ils le résultat d'une adaptation ? Donnent-ils prise à la sélection naturelle ?

Hypothèse : Leur coloration a une influence sur le fait qu'ils sont repérés par les prédateurs... Pourquoi autant de colorations ? Ça dépend du milieu dans lequel ils se trouvent.

Une expérience pour tester : Un des prédateurs, la grive, a un comportement très caractéristique. Après avoir attrapé un escargot, il l'emmène à un endroit (toujours le même quasiment) pour briser sa coquille sur une pierre puis dévorer sa proie.

Idée d'un chercheur : Comparer la fréquence des coquilles des différents phénotypes dans les restes des coquilles mangées par la grive par rapport à la fréquence des différents phénotypes dans la population d'escargots. Si l'hypothèse n'est pas vérifiée, les résultats devraient être les mêmes.

Cette expérience a été menée dans plusieurs environnements. En fonction, ce n'est pas toujours le

même phénotype qui est favorisé. D'autres manipulations ont montré une dépendance à l'ensoleillement de la zone aussi.

### Tester l'adaptation

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  $\text{CaCO}_3$ ). 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 une convergence, si elle existe 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 pollinisés, 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**

## 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 si 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 (dépense 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
- /!\ 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 avantageux (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 : Co-évolution).

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 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 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'oeufs 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 terme 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 guppy 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 élevés 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 attestée 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, les variants avec des avantages adaptatifs ont petit à petit éliminés les autres. Tout ce qui est favorable est 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.

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
- Vie éternelle

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

Chaque organisme alloue une partie des ressources qu'il a acquies à différentes fonctions, qui 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 système reproducteur. Tout ce qui est alloué à l'un ne peut être alloué à l'autre (l'organisme a une quantité limitée de ressources). Plusieurs stratégies pour allouer une partie des ressources à l'une et l'autre fonction sont présentes dans la nature. Ce sont 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. Il n'existe pas d'adaptation parfaite. Au cours de l'évolution, le succès reproducteur X obtenu tend à s'optimiser mais il s'agit toujours d'un équilibre.

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.

/!\ Les coûts et les bénéfices d'une caractéristique n'ont pas une valeur absolue ! Il y a toujours une dépendance à l'environnement.

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.

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

En observant ce que l'on observe dans la nature : La réponse n'est pas unique. Études chez les oiseaux : On peut manipuler facilement le nombre de descendants en enlevant/rajoutant des oeufs dans le nid.

On peut mesurer combien en moyenne les femelles pondent d'oeufs. Il y a évidemment une variation, mais on peut obtenir un nombre moyen. Est-ce que ce nombre est optimal en terme 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'oeufs elle ne pourra pas nourrir tous ses jeunes.

Constatations : Si on augmente de 1 à 3 oeufs, 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. Sur l'ensemble de la vie de la femelle donc, le succès reproducteur total n'est pas augmenté.

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

En réalité, l'augmentation du nombre d'oeufs 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.

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'oeufs ont une fitness basse, ceux qui pondent trop d'oeufs 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.

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 ?

La mort des individus est-elle une adaptation ?

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). 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 diminue au cours du temps peut être optimisée, mais elle diminuera toujours.

*Explications complémentaires sur la slide*

Expérience : Mesurer la durée de vie moyenne des individus d'une population de drosophiles. 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'oeufs pondus par des femelles âgées de moins d'une semaine. Les vieilles proviennent d'oeufs pondus par des femelles âgées d'entre 3 et 4 semaines.

On fait ça durant 19 générations (marge d'action pour la sélection). Constatations : Le temps de vie moyen dans les vieilles populations est devenu significativement plus grand que les individus des populations jeunes. 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.

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

Cette sélection artificielle a permis d'augmenter la survie, au dépens de la fécondité au début de la vie de la drosophile. Autrement dit : **Une fécondité élevée à un jeune âge se fera au 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.

## **ÉVOLUTION DES COMPORTEMENTS SOCIAUX PAR SÉLECTION : Altruisme et sélection indirecte**

Chez certains animaux sociaux, on observe une division du travail qui peut aller jusqu'à la reproduction : Seuls certains (voire un uniquement) se reproduisent, tous les autres allouant leur énergie à aider ces Géniteurs à produire plus de descendance. Eux-même 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 directs. 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 : 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  $c < b.r$

- $c$  = 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 !**

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

#### **HELPERS**

Chez ces oiseaux, un couple parental creuse un tunnel, y pond ses oeufs 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. 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

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
- Les HS nourrissent essentiellement la mère, et très peu les jeunes. Les HP eux nourrissent autant les deux
- Les HS dépensent nettement moins d'énergie 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)

#### **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 et soeurs c'est  $1/2$ ... 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-soeurs, et là le coefficient tombe à  $1/4$ . 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  $1,8 \times 0,32 = 0,58$**

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 direct :  $2,5 \times 0,5 = 1,25$

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

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 soeurs. Si ce n'est pas possible (parents morts, déjà des HP présents) il devient HS. Si ça fonctionne pas non plus, ils attendent et deviennent des waiters.

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

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 ! *Compléter*

## ANIMAUX EUSOCIAUX

3 caractères distinctifs :

- Coopération dans les soins aux jeunes
- Recouvrement d'au moins deux générations
- Division du travail

## Caste stérile

Hamilton : Pourquoi l'eusocialité a l'air particulièrement prégnante chez les hyménoptères ?

**Le modèle haplo-diploïde des hyménoptères**

*Voir slides*

**08 octobre 2015**

**TP n°2**

**Question d'examen : Peut-on expliquer par sélection naturelle l'évolution de l'homosexualité ?**

L'Homme est le produit de l'Évolution par sélection naturelle mais n'est pas seulement déterminé par ça : Il y a aussi la culture, les transmissions culturelles... On ne peut considérer que l'Homme n'a rien à voir avec la sélection naturelle, ni que l'Homme se réduit à cette sélection. S'ajoute à cela la dimension sociale.

- L'homosexualité est-elle déterminée par un gène ? Pour le moment, non
- D'autres espèces présentent-elles un comportement d'homosexualité ? Oui, et pas seulement chez les primates
- Les populations comportant des individus homosexuels se portent-elles mieux ou moins bien que les populations n'en portant pas ? Pour l'instant, aucun résultat probant montre que la sélection au niveau du groupe est importante dans l'évolution de l'homosexualité

Faisons l'hypothèse que l'origine de l'homosexualité est génétique. Est-ce qu'elle apparaît dans les populations en surnombre ? Cette théorie ne tient pas, le gène ne pourrait pas se maintenir au cours des générations.

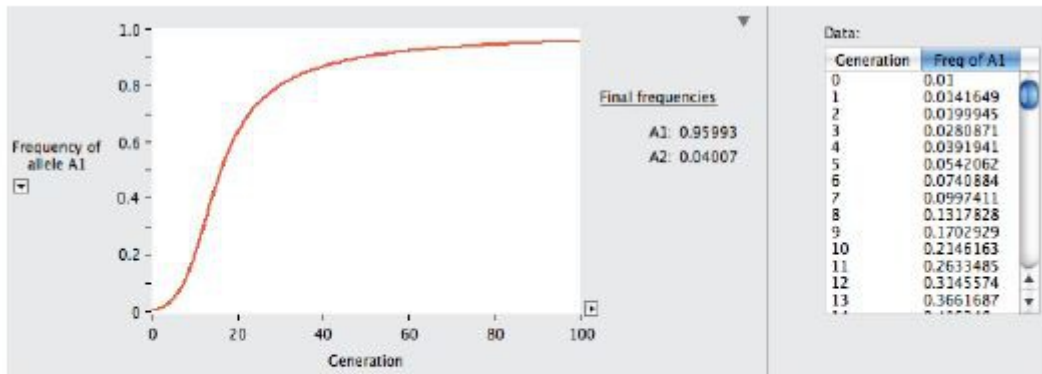
Parle-t-on d'individus strictement homosexuels ? Si un individu homosexuel peut avoir de rares relations hétérosexuelles, il pourra quand même avoir une descendance.

Autre possibilité : Les bonobos, caractérisés par un comportement sexuel soutenu et une agressivité beaucoup plus faible. On observe chez lui le comportement homosexuel mais il n'est pas stricte. Ici, les comportements sexuels peuvent s'interpréter comme un moyen de réduire l'agressivité entre les mâles.

Cas exceptionnel : Certains oiseaux monogames qui sont uniquement homosexuels. Ces couples n'ont évidemment pas de descendance.

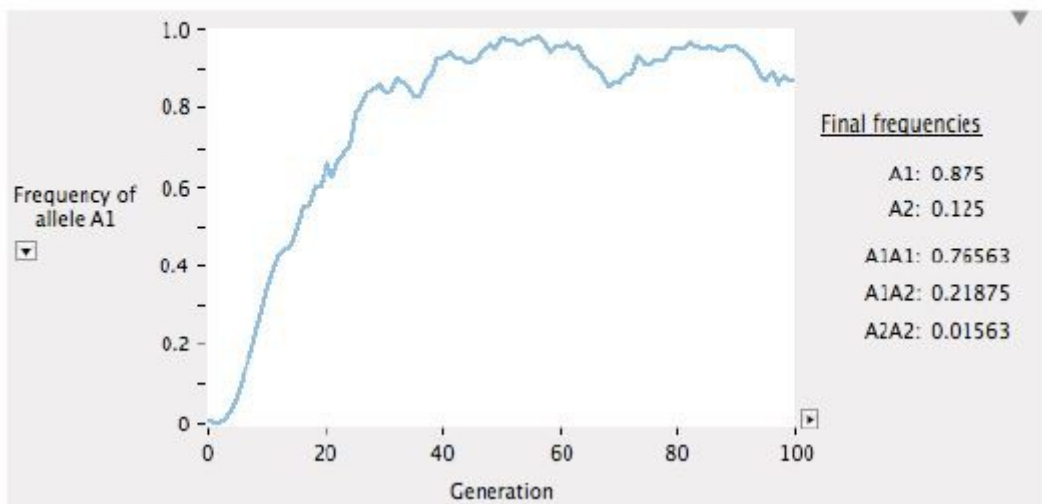
Questions du même genre : Peut-on expliquer pourquoi chez l'Homme (par exemple) les femmes vivent plus longtemps que les hommes ? Y a-t-il une sélection indirecte des femmes après la ménopause (lorsqu'elles ne peuvent plus avoir de descendance), qui s'occuperont de leurs petits-enfants ? Sujet de recherche.

## QUESTION 1



Le graphique ci-dessus, obtenu à partir du logiciel de simulation AllèleA1, illustre une situation de sélection contre un allèle récessif.

- Estimez l'aptitude relative de chaque génotype (arrondissez chacun de vos calculs à 2 chiffres après la virgule) en expliquant toutes les étapes de votre raisonnement (pas de formule non justifiée).
- Quelle est la fréquence des hétérozygotes après 100 générations ?
- Le graphique ci-dessous a également été obtenu à partir du logiciel allèle A1 en ne modifiant qu'un seul paramètre par rapport à la première simulation. Quel est ce paramètre ? Justifiez votre réponse.



Nous sommes dans un cas de sélection contre un allèle récessif. A1 est le dominant car sa fréquence augmente au cours du temps, A2 est le récessif.

a) On isole  $s$  de la formule de  $p'$ .  $\Delta p =$  Variation de fréquence d'une génération à la génération juste après. Il faut prendre deux générations successives pour avoir  $p$  et  $p'$ , pour en déduire  $\Delta p$ . Ensuite, en utilisant  $p$ ,  $p'$  et  $q$  on isole  $s$  de la formule et on trouve 0,3. S'ensuit une aptitude de 0,7.

b) Les valeurs finales sont données. Il suffit de faire  $2 \times A1 \times A2$  et on a  $2pq$ , soit la fréquence des hétérozygotes ce qui donne 0,08

c) Comparaison des deux courbes : La 1ère est lisse et régulière, la 2ème suit globalement la même allure mais fluctue beaucoup, ce qui est typique du passage d'une population infinie (donc théorique) à une population finie. Dans cette dernière, une courbe lisse est impossible car à chaque génération un effet aléatoire de la fréquence des allèles qui joue.

## QUESTION 5

Afin de lutter contre certains insectes ravageurs sans utiliser d'insecticides à large spectre, une firme privée a mis au point une souche transgénique de maïs. Les individus de cette souche génétiquement modifiée possèdent un gène qui code pour la synthèse d'une protéine toxique pour les insectes. Les opposants à la culture d'OGM ont mis en garde contre l'apparition d'insectes mutants, résistants à cet insecticide et susceptibles de remplacer à court terme les populations sensibles. La firme a alors proposé d'imposer la culture d'une bande de maïs non transgéniques (zone refuge représentant au moins 20% de la culture) autour de chacun des champs de maïs transgéniques. L'argument est que ces zones refuges devraient permettre de maintenir une population significative d'insectes sensibles qui s'accoupleront avec les mutants éventuels, empêchant ainsi la prolifération de l'allèle de résistance.

- a) La méthode des zones refuges peut-elle empêcher l'allèle de résistance de se répandre dans la population ? Justifiez votre réponse.
- b) Le logiciel AlleleA1 utilisé au cours vous permet-il de prévoir la valeur des fréquences alléliques à l'équilibre ? Illustrez votre réponse par un graphique en précisant les valeurs de paramètres choisies.

a)

On ne fait que retarder le problème avec cette solution. Nous ne savons pas si l'allèle de résistance est dominant ou récessif : On doit donc envisager les deux possibilités dans la réponse.

Est-ce que la zone refuge et le champ transgénique se trouvent sur une surface telle que les insectes forment une population homogène libre de ses mouvements ? Ou est-ce que, en fonction du type d'insecte et des distances qu'ils peuvent parcourir, la zone refuge et le champ transgénique sont tels qu'on ait deux populations au final ? (avec possibilité de migrations entre les deux).

On prend le cas de la population homogène : Dans le 1er cas, en mettant la bande de culture non-transgénique, on assure une zone territoriale où les individus qui ne sont pas résistants peuvent survivre. Globalement, sur l'ensemble du territoire le coefficient sera moins élevé (inférieur à 1), disons 0,2 à la louche (car 20% de maïs transgénique). Alors, l'aptitude du génotype non-résistant est 0,8 et le coefficient de sélection vaudrait 0.

Prenons le cas où l'allèle de résistance est dominant : La bande de maïs transgénique ne va quasiment rien apporter... Elle va retarder très significativement. Elle est caduque.

Dans le cas où l'allèle de résistance est récessif : L'abaissement du coefficient de sélection retarde la généralisation de l'allèle de résistance.

**En résumé :**

- 1) **Aucune influence significative si l'allèle de résistance est dominant. Or, on ne peut le dire avant qu'il n'ait apparu...**
- 2) **Si c'est un allèle récessif, ça retarde de manière significative l'augmentation de fréquence de l'allèle de résistance**

**Si ça retarde suffisamment l'augmentation des résistants au-delà des générations possibles en 1 an de culture, ça peut ralentir un petit peu le risque... Cet argument ne justifie pas l'emploi de ce type de maïs.**

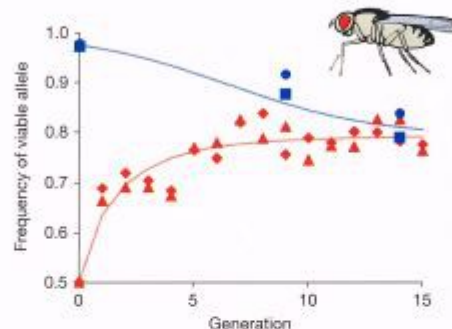
b)

AlleleA1 permet de prédire les fréquences alléliques à l'équilibre : Faire la simulation sur un grand

nombre de générations. Le graphique auquel on peut s'attendre est une courbe qui monte très vite puis se stabilise. Aptitude du génotype non-résistant : 0,2 / Aptitude du génotype résistant : 1

#### QUESTION 6

En 1959, Dawson et son équipe isole chez la drosophile un allèle létal à l'état homozygote. Afin d'étudier les effets de cet allèle, les chercheurs constituent deux grandes populations de drosophiles (dérive génique très faible) formées uniquement d'individus hétérozygotes et laissent évoluer ces populations pendant 15 générations, en mesurant la fréquence de l'allèle viable à chaque génération. Ils obtiennent les résultats ci-dessous (triangles et losanges). Les chercheurs recommencent l'expérience avec deux nouvelles populations de taille identique aux précédentes dans lesquelles la fréquence initiale de l'allèle viable est cette fois de 0,975. Ils obtiennent les résultats ci-dessous (ronds et carrés).



- On observe dans les deux cas que la fréquence de l'allèle viable atteint un équilibre après 15 générations. Comment pouvez-vous expliquer qu'à l'équilibre, l'évolution maintienne la fréquence de l'allèle létal à une valeur de 0,2 ?
- De quel(s) paramètre(s) dépend cette valeur d'équilibre ?
- S'agit-il d'un équilibre stable ou instable ? Expliquez.
- Les deux courbes dessinées sur le graphique représentent chacune une simulation réalisée avec le logiciel AlleleA1. Proposez des valeurs réalistes pour les différents paramètres utilisés dans chacune des simulations.
- Si les conditions du milieu se modifient, la valeur de l'équilibre peut-elle changer ? Justifiez votre réponse.

a)

Scénario de sélection menant à un polymorphisme à l'équilibre : Sélection en faveur de l'hétérozygote. Gros désavantage de l'allèle : À l'état homozygote il est létal. Chez les hétérozygotes, il ne l'est pas.

b) La valeur de l'équilibre ne dépend pas de la fréquence initiale mais des coefficients de sélection. En voyant le graphique, peut-on dire que  $S_1 = S_2$  ? Non : Si les deux étaient égaux, la fréquence d'équilibre devrait être à 0,5... Or elle est à 0,8. Un autre élément de l'énoncé nous indique qu' $S_1 \neq S_2$  : Au moins un des deux coefficients de sélection doit être égale à 1. Ce sera  $S_2$  (contre l'homozygote récessif).

Reste à déterminer  $S_1$  avec la formule adéquate : Fréquence à l'équilibre = 0,8. Donc  $S_1 = 0,25$ .

c)



C'est un équilibre stable car, quelque soit la valeur de départ, on converge vers une même valeur d'équilibre. Même avec des fluctuations aléatoires du fait de la population finie, on converge vers cette valeur d'équilibre.

d)

Courbe rouge

$A_1$  : 0,5

$A_1A_1$  : 0,75

$A_1A_2$  : 1

$A_2A_2$  : 0

Courbe bleue (*vérifier ces valeurs là*)

$A_1$  : 0,98

$A_1A_1$  : 0,9

$A_1A_2$  : 1

$A_2A_2$  : 0

e)

S'il y a modification de l'environnement, les coefficients de sélection peuvent changer, donc la valeur de l'équilibre aussi.

Beaucoup d'étudiants n'ont pas parlé de la sélection contre l'hétérozygote et ont évoqué l'hypothèse des mutations. On pourrait en effet obtenir un résultat pareil en prenant cette hypothèse... Mais :

- On devrait prendre des taux de mutations énormes, complètement incompatibles avec ce qui s'observe dans la réalité
- Il faudrait que ça soit seulement le taux de mutation de l'allèle viable vers l'allèle non-viable qui soit très élevé, mais pas l'inverse

C'est complètement absurde, donc cette réponse est fausse.

### QUESTION 3

Chez certaines espèces d'arthropodes, on observe que le mâle est dévoré par la femelle au cours de l'accouplement (le transfert de sperme étant toutefois assuré).

- a) Dans quelle(s) condition(s) cette situation peut-elle constituer une adaptation pour le mâle? Justifiez votre réponse à l'aide d'un calcul comparatif fictif d'aptitude absolue.
- b) Dans ce type de situation (cannibalisme), une partie de l'énergie de la femelle servira à produire des mâles qui seront mangés par d'autres femelles. Pourquoi n'observe-t-on pas dans ce cas une évolution vers une reproduction asexuée chez ces espèces?
- c) Les mâles qui développeraient un comportement d'aide aux parents (type *helpers primaires* chez les Martins Pêcheurs africains) auraient-ils une aptitude plus élevée que ceux qui se laissent dévorer ? Justifiez votre réponse.

a)

Fonctionne si la probabilité de pouvoir s'accoupler une deuxième fois est très basse. Dans ce cas, le mâle peut lui-même avoir un avantage adaptatif (un meilleur succès reproducteur) en se laissant dévorer par la femelle une fois que son sperme a été transmis.

Il faut comparer l'aptitude entre une situation de cannibalisme et une autre de non-cannibalisme.

*Voir la photo des feuilles de Cindy*

b)

Avantages de la reproduction sexuée (voir cours)

c)

Ça dépend. Il faut prendre des exemples chiffrés. Ça dépend de ce qui se passe à la 2ème saison, de la probabilité de survie à ce moment-là. Celui qui adopte le comportement Helpers, pour calculer son aptitude totale il faut calculer la probabilité de survie, de trouver un partenaire et le nombre de descendants qu'il aura si il se reproduit lors de la 2ème saison.

Tout dépendra des chiffres qui seront dans notre tableau. On peut construire deux exemples qui confirment ou infirment l'hypothèse.

#### QUESTION 4

Expliquez pourquoi le processus de sélection naturelle ne produit pas des êtres vivants ayant une durée de vie de plus en plus longue de générations en générations. Illustrez votre réponse par des exemples comparatifs (réels ou virtuels) faisant intervenir des estimations d'aptitude.

En gros : Pourquoi le démon darwinien n'existe pas ? Les êtres vivants n'ont pas une durée de vie plus longue au cours des générations car... Illustrer par des exemples (réels ou imaginaires), c'est le cours de ce matin. On fait intervenir des estimations d'aptitude.

Produire deux tableaux, dont un montrant que malgré qu'un individu vit moins longtemps qu'un autre, il a un succès reproducteur plus élevé.

+ longtemps

X	PS (Proba. Survie)	n	
1	1	0	0
2	0.8	2	1.6
3	0.6	2	1.2
4	0.1	1	0.1
5	0.1	0	0
			2.9

- longtemps

X	PS (Proba. Survie)	n	
1	1	1	1
2	0.5	4	2
3	0	0	0
4	0	0	0
5	0	0	0
			3

Celui qui investit tout dans la reproduction va vivre moins longtemps au final. On voit également qu'un même succès reproducteur final peut s'obtenir par des stratégies reproductives différentes. En effet : Dans la nature, certaines espèces investissent très vite dans la reproduction et ne vivent pas longtemps, d'autres mènent une vie longue et se reproduisent très tardivement.



Certains organismes s'approchent du monstre darwinien : Chez une espèce d'arthropode, les jeunes larves sont déjà capables de s'accoupler entre frères et soeurs dans le tractus génital de la mère. Les mamans ont donc déjà dans leur utérus les embryons de la prochaine génération...

### QUESTION 7

L'adaptation est-elle nécessairement le résultat d'une évolution ? L'évolution mène-t-elle nécessairement à des adaptations ? Expliquez vos réponses.

L'adaptation, le fait qu'un caractère va permettre un meilleur succès reproducteur est **toujours** le résultat d'une évolution. **Par contre**, l'évolution ne mène pas forcément à des adaptations ! On a ce qu'on appelle l'évolution neutre, qui n'aboutit pas à des adaptations.

**9 octobre 2015**

**PATRICK MARDULYN**

**Écart 1 au modèle de Hardy-Weinberg : Sélection**

Hardy-Weinberg : Modèle expliquant ce qui se passe quand aucune force évolutive agit (les fréquences alléliques ne varient pas au sein de la population) ;

**Écart 2 au modèle de Hardy-Weinberg : Population de taille finie**

*Voir séance d'exercices d'hier*

Un étrange phénomène sur les côtes bretonnes (ceci est une fiction)

On construit sur les côtes bretonnes une base navale, isolant une grande crique dans laquelle on trouve une population d'oursins. Dans un premier temps, les pêcheurs d'oursins découvrent 3 phénotypes différents : Pourpre, orangé et blanc.

La seule conséquence écologique qu'on peut aujourd'hui imputer à la construction de la base navale est la fragmentation de l'ancienne grande crique principale en isolats indépendants. Dans certaines de ces populations, on constate une disparition de deux des trois phénotypes présents au départ.

Classe de taille des populations / crique	3 phénotypes présents	1 seul phénotype présent	Nombre total de criques / classe
0 – 25 individus	2	18	20
25 – 75 individus	6	4	10
75 – 125 individus	8	2	10
+ de 125 individus	12	2	14

Comment peut-on expliquer que dans certaines populations on ne trouve plus qu'un seul phénotype ? Les premières sélections aléatoires lors de la création de l'isolat font qu'un des allèles peut avoir une fréquence relativement élevée.

Autre élément important : Les 3 phénotypes sont présents dans les populations les plus grandes. Les populations ne concentrant plus qu'un seul phénotype sont petites... Pourquoi ? La perte de diversité génétique est beaucoup plus importante dans les petites populations que dans les grandes. Les fluctuations alléliques sont plus importantes, la fixation ou la disparition d'un allèle en est donc facilitée.

Imaginons une population sans sélection : Cela veut-il dire que chaque individu aura le même succès reproducteur ? Non : Au départ, en se basant sur le génotype d'un individu, on ne peut prédire si son succès sera plus ou moins important que son voisin. La probabilité de contribuer à la génération future sera la même pour tous les individus de la population.

Si les individus ont une probabilité de survie identique, ça ne veut pas dire que leur contribution dans la réalité sera identique.

Pour suivre l'évolution des fréquences alléliques dans la population, on utilise un modèle.

Soit une population haploïde (reproduction asexuée) de dix individus. On a au départ 2 allèles, avec une présence de 50% chacun. Disons que la taille de la population est fixe. Comment peut-on simuler la création de la nouvelle génération ? Sachant qu'au départ, chaque individu a la même probabilité de survie que de se reproduire (même si, comme on l'a dit précédemment le succès réel ne sera pas identique chez tout le monde).

Modèle du dé (aléatoire) : À la génération suivante, même si chaque copie a une probabilité égale de contribuer à la génération suivante, dans les faits, certaines sont plus représentées que d'autres.

Un programme, *AlleleA1*, permet de modéliser ce phénomène. Pour une population infinie, sur 500 allèles, la fréquence allélique ne varie pas. Avec une population finie, ça fluctue, et au plus la population est petite, au plus les fluctuations sont importantes.

Autre constatation : La dérive génique est une force génétique qui compte, puisqu'elle fait évoluer la fréquence allélique dans la population. Contrairement à la sélection qui va dans une direction précise, la dérive génique n'a pas une voie prédéterminée : Elle peut très bien fixer ou faire disparaître un allèle, aléatoirement.

Avec la dérive génique, on va vers une perte de diversité car, en attendant suffisamment longtemps, un des allèles va nécessairement disparaître. Un type de sélection permet d'augmenter la diversité génétique, contrecarrer l'action de la dérive génique : La sélection en faveur de l'hétérozygote.

Imaginons que le génotype hétérozygote soit favorisé par la sélection : Malgré une dérive génique importante (taille de la population petite), après 50 générations on a une fréquence allélique proche de la valeur initiale.

**Sélection en faveur de l'hétérozygote et dérive génique sont deux forces qui s'opposent.**

**La dérive génique :**

- Fluctuation des fréquences alléliques dans une population, due à la variation aléatoire du succès reproducteur des individus
- est d'autant plus forte que la population est petite
- par définition, n'oriente pas l'évolution dans une direction déterminée

*Sur la slide des deux graphiques :*

Phénomène connu dans les populations naturelles : **Goulot d'étranglement** ou **effet fondateur**. Une catastrophe écologique quelconque fait que la taille de la population diminue brusquement. Petit à petit, la taille retrouve sa valeur originelle. La fluctuation redevient égale à celle que l'on avait au départ.

Pour une population petite, la fluctuation est tellement forte qu'au final on a 4 populations très différentes du point de vue des fréquences alléliques. **Un seul événement peut provoquer une évolution très importante de la population** qui, une fois enregistrée, est définitive.

Imaginons une île qui apparaît dans l'océan. Si quelques individus provenant de l'océan colonisent l'île, on aura au départ une fluctuation importante des fréquences alléliques puis, une stabilisation grandissante en même temps que la population.

### **Exercice**

Un allèle a une fréquence de 0,01 dans une population. Si la dérive génique est la seule force évolutive considérée, quelle est la probabilité que cet allèle finira par disparaître de la population, si la taille de cette population est de 50 individus, et qu'on fait l'hypothèse d'un accouplement aléatoire ?

On ne peut pas prédire le sens de la fluctuation puisque au départ, chaque allèle a une probabilité

égale de se produire. La probabilité que l'allèle finisse par disparaître est uniquement dépend de sa fréquence de départ. En l'occurrence, elle est de 99% (car la fréquence initiale est de 0,01 soit 1%).

### **Exercice bis**

Même question mais cette fois-ci avec une population de 50,000,000 individus. Ça ne change rien : Le raisonnement de tout à l'heure est juste basé sur la fréquence allélique initiale : La probabilité que l'allèle disparaît est toujours de 99%. Ce qui change c'est la vitesse à laquelle il disparaît... Dans le cas présent, ça ira plus lentement qu'avec une population de 50 individus : La dérive génique est plus faible dans les grandes populations.

### **Exercice 2**

Dans les études qui analysent la variation génétique au sein des populations naturelles, on commence souvent par vérifier que les différents locus pour lesquels on a des données présentent des fréquences génotypiques à l'équilibre de H-W. Ceci pour vérifier si un ou plusieurs locus analysé(s) est sous sélection.

Pourtant, les populations naturelles étudiées présentent par définition des tailles finies (et non pas infinies). Une taille de population infinie étant une hypothèse du modèle de H-W, est-il légitime de s'attendre à observer des fréquences génotypiques à l'équilibre de H-W, en l'absence de sélection ?

Il suffit que les accouplements soient aléatoires. Si c'est le cas, les fréquences génotypiques correspondront à celles attendues sous HW.

### **Question d'examen**

Chez la drosophile, le gène brown est impliqué dans la coloration de l'oeil. En 1956, Buri forme 107 populations composées chacune de 8 mâles et 8 femelles, tous hétérozygotes bw/bw<sup>75</sup>. Dans chaque population, à chaque génération pendant 19 générations, Buri prélève au hasard 8 mâles et 8 femelles pour former la génération suivante, et compte le nombre d'allèles bw<sup>75</sup> qu'ils contiennent (les 3 génotypes possibles donnent 3 phénotypes différents). Il obtient les résultats suivants :

*Voir graphique*

- a) Sur le graphique, que représente chacune des barres d'histogramme ?
- b) Que constatez-vous au cours des générations successives ?
- c) Comment expliquez-vous ces résultats ? Justifiez votre réponse
- d) Quel(s) résultat(s) pouvez-vous prédire si l'expérience est poursuivie bien au-delà de 19 générations ?

- a) Le nombre de populations qui possède un nombre d'allèles donné.
- b) Au cours des générations, le nombre de populations qui avait soit aucun allèle bw<sup>75</sup>, soit 32 allèles bw<sup>75</sup> augmente. Au cours du temps, dans plus en plus de populations on observe la fixation de 1 des 2 allèles. La diversité génétique diminue au cours du temps : Au début, la majorité des populations ont une diversité maximale. Au fur et à mesure, on tend vers plus de populations qui ont soit aucun allèle, soit 32 allèles.
- c) Explication : Dérive génique. On s'attend à l'observer car il s'agit de petites populations. Le prélèvement au hasard sous-entend qu'il n'y a pas de sélection dirigée dans un sens. Autres caractéristiques de la dérive génique : La fluctuation forte des fréquences alléliques, appauvrissement de la diversité génétique.
- d) Toutes les populations seront soit dans un cas de fixation de l'allèle, soit dans un cas de disparition des allèles

**15 octobre 2015**

*Se remettre en ordre*

## 16 octobre 2015

D peut-il évoluer au cours du temps dans une population ?

S'il y a un phénomène de crossing-over, oui. La recombinaison permet de casser l'association. Ainsi, D peut évoluer au cours du temps. Si les deux locus sont sur le même chromosome, au plus ils sont proches, au plus la probabilité de recombinaison sera faible, et au plus la vitesse d'évolution sera lente.

*Sur la slide :* Évolution en fonction du taux de recombinaison. Si  $r$  est faible, le déséquilibre de liaison évolue lentement. S'il est maximum, c'est l'inverse.

$$D_t = D_0 (1 - r)^t$$

Cette propriété est utilisée pour cartographier les gènes : Afin de déterminer la position d'un locus par rapport à un autre sur un chromosome, on regarde leur degré d'association. Cette technique fonctionne si la distance relative entre deux locus est relativement élevée... Si elle est faible, l'essentiel du déséquilibre de liaison est déterminé par le déséquilibre initial.

Si les locus sont proches au point que la probabilité de recombinaison est nulle, leur distance relative n'est plus proportionnelle au déséquilibre de liaison qui les sépare.

### Exercice

Considérons une population qui présente les fréquences gamétiques suivantes à une paire de locus : AB 0.4 ; Ab 0.3 ; aB 0.2 ; ab 0.1.

(a) Calculez le déséquilibre de liaison D

(b) Supposons que le taux de recombinaison entre les deux locus est de 0.2. Quel sera le D à la génération suivante si l'accouplement est aléatoire ? Et à la deuxième génération ?

(c) Refaire le même calcul que dans (b), mais avec un taux de recombinaison de 0.01.

(a) Calculer les fréquences alléliques

$$f(A) = \text{Somme des fréquences des gamètes qui comprennent un A} = 0,4 + 0,3 = 0,7 = 70\%$$

$$f(B) = 0,4 + 0,2 = 0,6 = 60\%$$

$$\text{Ensuite, on calcule } D = g_{AB} - [f(A) \cdot f(B)] = 0,4 - [0,7 \cdot 0,6] = -0,02$$

$g_{AB}$  = Fréquence gamétique. Cette formule : Voir cours précédent

$$(b) D_t = D_0 (1 - r)^t = -0,02 - (1 - 0,2)^1 = -0,016$$

(c) Il suffit de remplacer  $r$  par 0,01

### Exercice 2

Considérons deux locus à deux allèles chacun (A, a ; B, b), caractérisés par un taux de recombinaison de 0.3. La population 1 a une fréquence de A de 0.5 et une fréquence de B de 0.1, et ne présente aucun déséquilibre de liaison. La population 2 a une fréquence de A de 0.9 et une fréquence de B de 0.9 et ne présente également aucun déséquilibre de liaison. Ces deux populations sont mélangées, avec la nouvelle population constituée de 60% d'individus de la population 1 et de

40% d'individus de la population 2.

Quel est le déséquilibre de liaison dans la population mélangée initiale ?

Pour calculer D, on a besoin des fréquences gamétiques et alléliques correspondantes.

$$D = g_{AB} - [f(A) \cdot f(B)]$$

On a besoin de ces 3 valeurs dans la population finale.

On sait que 60% d'individus de la population 1 et 40% d'individus de la population 2 constituent la population finale. Dans la population 1, on sait qu'il y a 50% de A et que, dans la population 2 il y a 90% de A.

Pour calculer la fréquence de A dans la population finale, on fait :

$$f(A) = [0,5 \cdot 0,60] + [0,90 \cdot 0,40] = 0,66$$
$$f(B) = 0,42$$

On a  $f(A)$ ,  $f(B)$  et  $D (= 0)$ . On peut trouver  $g_{AB}$  !

Pour la population 1

$$g_{AB} = D + [f(A) \cdot f(B)] = 0 + [0,5 \cdot 0,1] = 0,05$$

Pour la population 2

$$g_{AB} = 0,81$$

Avec les fréquences gamétiques dans les populations initiales, on peut calculer la fréquence gamétique dans la population mélangée, qui vaut :

$$g_{AB} = [0,60 \cdot 0,05] + [0,40 \cdot 0,81] = 0,35$$

Maintenant, on peut calculer D dans la population finale :

$$D = 0,077$$

Constatation : Au départ, 2 populations étaient à l'équilibre de liaison. Une fois mélangées, avant que les accouplements aient commencés, on obtient un déséquilibre de liaison qui est assez élevé. Comment l'expliquer ?

Association entre les deux locus à cause du mélange. Avec le mélange, les fréquences gamétiques ne correspondent plus aux fréquences alléliques.

Application : Études d'association en Amérique du Nord. Population mélangée : Populations d'origine européenne et d'origine africaine réunies sur le même endroit. Les accouplements se font préférentiellement au sein de la même communauté. En mélangeant les deux populations, et en réalisant une étude d'association entre les locus, on observera des déséquilibres de liaison : C'est dû à l'hétérogénéité de la population.

#### **Écart 4 au modèle de Hardy-Weinberg : Accouplements non-aléatoires**

##### **1. Accouplements préférentiels entre individus apparentés ou accouplements consanguins**

Cas extrême : Autofécondation.

$$f(AA) = 0,25 ; f(Aa) = 0,50 ; f(aa) = 0,25$$

Comment vont évoluer les fréquences génotypiques au fil des générations ? Si deux hétérozygotes s'accouplent : 1 AA ; 2 Aa ; 1 aa. 50% d'hétérozygotes, 50% d'homozygotes. Bref : On réduit la proportion d'hétérozygotes de moitié à la génération suivante.

Les autres accouplements consanguins (AA avec AA ; aa avec aa) ne produisent que des homozygotes.

Comment peut-on définir un coefficient de consanguinité ? Dans une population où les accouplements sont aléatoires, la fréquence des hétérozygotes est celle que l'on obtient à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

On compare la fréquence des hétérozygotes observée dans la population avec la fréquence des hétérozygotes attendue sous Hardy-Weinberg.

$$f = 1 - (H_{\text{obs}}/H_{\text{H-W}}) = \text{Coefficient de consanguinité.}$$

Ex : Une communauté protestante vivant dans les Alpes a colonisé l'Amérique du Nord à la fin du 19ème siècle. Elle est restée relativement isolée. Au départ donc, on observe des accouplements consanguins **mais** les règles religieuses leur empêchent de se marier entre cousins proches.

Résultat :

- $f = -0.0615$  négatif (obtenu via la formule ci-dessus).
- $F = 0,0255$  **très élevé**

Deux indices, chacun mesurant la consanguinité d'une manière différente. Comment c'est possible d'avoir un  $f$  négatif ? *Compléter*

Pour calculer  $F$ , on se base sur un pedigree qui montre les relations généalogiques entre les individus. Dans ce type de graphes, les carrés représentent les hommes et les ronds représentent les femmes.

*Voir graphe*

Dans la 1ère génération du pedigree, on considère que tous les allèles sont différents : Bb ; Aa ; Cc. On calcule la proba que l'individu en F2 soit homozygote pour un locus, autrement dit qu'il y ait deux fois le même allèle chez cet individu.

La proba doit être considérée pour la femelle, mère des deux individus qui s'accoupleront en F1. Car pour les deux pères, la proba que l'individu en F2 ait deux fois un de leur allèle est nul (logiquement). Quelle est cette probabilité ? Du côté du 1er père, 1 chance sur 2. Pareil du côté du 2ème père.

Au final :

- $P(AA) = (1/2)^4 = 1/16$
- $P(aa) = (1/16)$

La proba que l'individu en F2 soit homozygote pour un locus est  $1/16 * 1/16 = 1/8$



F est défini par rapport à un individu, pas par rapport à une population. Ceci dit, si on calcule F pour un échantillon d'individus de la population et qu'on fait la moyenne, on peut obtenir  $F_{\text{moyen}}$  qui ici vaut 0,0255.

On comprend mieux : F est très grand puisque la population est issue d'un petit nombre de migrants. En conséquence, il y a peu d'individus dans la 1ère génération du pedigree (tous proches les uns des autres). En conséquence, la probabilité au départ d'avoir des individus homozygotes est relativement élevée.

f est négatif car il mesure l'effet d'un accouplement aléatoire par rapport à l'effet d'un accouplement qui ne serait pas aléatoire.

**Exercice : Quel est la probabilité que l'individu D soit homozygote, pour un locus localisé sur le chromosome X ?**

*Voir photos*

**Exercice : Si on fait l'hypothèse que toutes les relations généalogiques importantes sont présentées dans le pedigree ci-dessus, quel est le coefficient d'inbreeding F pour l'individu femelle colorié en noir ?**

## **2. accouplements sélectifs – préférentiels entre phénotypes semblables**

Au sein de certaines populations naturelles, on observe une attirance vers des individus de phénotypes semblables. Dans ce cas, l'accouplement est observé préférentiellement entre individus de phénotypes qui se ressemblent... C'est une préférence, mais ce n'est pas une nécessité.

Exemple : *Enchenopa sp.* Ils possèdent une 3ème paire d'ailes qui s'est transformée en « bouclier ». Chez certaines espèces de ce genre, on trouve une préférence pour différents types de plantes. Des individus se développent sur une plante-hôte, d'autres sur une autre plante-hôte, ce qui a un impact sur le cycle et la vitesse de développement de ces insectes.

Autrement dit, les insectes qui se développent sur la plante-hôte A arrivent à maturité à un moment différent de ceux qui se développent sur une plante-hôte B. Il y a donc un accouplement préférentiel entre les individus qui ont atteint la maturité sexuelle au même moment. Il n'y a pas une attirance particulière, c'est la concordance des cycles qui amène ce phénomène.

Quel impact sur les fréquences génotypiques de la population ? Diminution des hétérozygotes :

AA avec AA donne des AA

aa avec aa donne des aa

Aa avec Aa donne 1/2 Aa, 1/4 AA et 1/4 aa

Comment évoluent les fréquences alléliques ? Elles ne changent pas... Quand on est dans un cas à 1 locus. Pour un cas à 2 locus, c'est différent.