



Les mécanismes de l'évolution



7h + 1TP



INTRODUCTION



1. associer des idées sur ce thème



2. Trier à l'aide des définitions



3. Trouver une problématique



4. Organiser les idées en un plan



Problématique



Problématique à partir de la biodiversité :

On observe aujourd'hui une diversité d'espèces, alors qu'il n'y en a aucune trace avant 2,5Ga.
Comment sont-elles apparues? Pourquoi certaines ont disparu?

Problématique à partir de la phylogénie :

La phylogénie classe –aujourd'hui- les espèces selon leur parenté évolutive, mais ne donne aucune idée des mécanismes qui ont créé cette parenté.
Peut-on les retracer?

Problématique à partir de fait de société :

Aujourd'hui la majorité des enseignants de biologie américains n'enseigne pas la théorie de l'évolution, ou la présente à égalité avec le créationnisme (enquête de 2011). Environ 40% des américains pensent que l'évolution darwinienne est une théorie fautive et sans fondements.
Est-ce vrai ou l'évolution est-elle vraiment une théorie scientifique?



La diversité génétique, apparue par mutation, se propage par reproduction, et peut être maintenue ou réduite par les processus évolutifs



À l'échelle de l'individu, et du temps court



Apparition

de la diversité
génétique par
mutation



Redistribution

Brassage de la diversité
par reproduction sexuée

Diversité génétique

Réduction

par tri sélectif

Mécanismes de
l'évolution



Maintien

par dérive génétique ou
sélection diversifiante

À l'échelle de la population, du temps long, sous l'influence de l'environnement

1. Les mutations apparaissent aléatoirement dans la population et sont ensuite triées par le milieu

Créationnisme (jusqu'en 1987)



1987
Discours pseudo-scientifique

Discours religieux et sur les valeurs

Intelligent design

OF PANDAS AND PEOPLE
The Case for a Question of Biological Origins



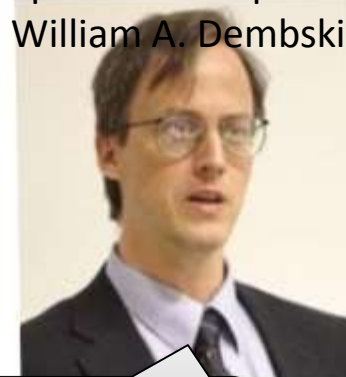
Analogie de l'horloge... qui nécessite un Horloger



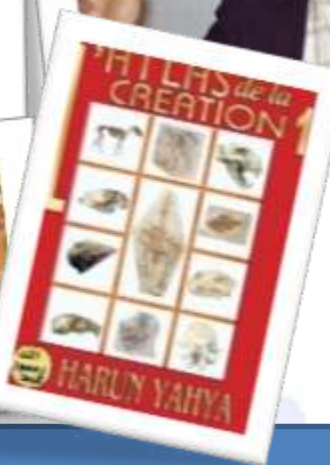
Irreducible complexity
Michael Behe



Specified complexity
William A. Dembski

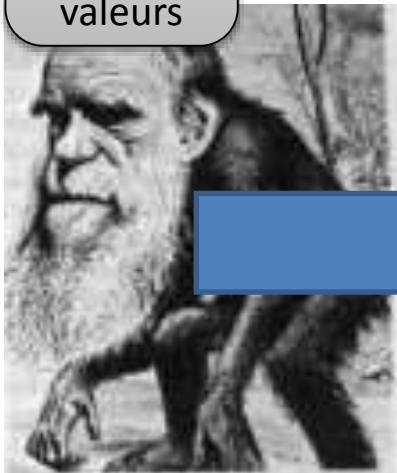


Utilisation de la biologie moléculaire



temps

« L'évolution est une théorie qui n'est pas prouvée, qui n'est pas testable. C'est juste une opinion, sans validité scientifique. »



Comment apparait l'adaptation des organismes à leur milieu?

Hypothèse 1 par hasard + tri

- Des mutations sont produites par hasard
- Un phénomène ultérieur favorise certaines mutations qui sont « favorables » dans ce milieu

Hypothèse 2 À cause du milieu

- Le milieu fait apparaitre des génotypes adaptés, et donc des phénotypes adaptés

Quelle hypothèse vous semble la plus probable ?
Comment la prouver?

Hypothèse finaliste du XVIII-
XIXème siècle, d'inspiration
religieuse.

Moqué par Voltaire dans
Candide « tout est pour le
mieux dans le meilleur des
mondes »



1.1. Pour savoir si les mutations sont aléatoires ou induites par le milieu, Luria & Delbrück étudient la fréquence des mutants dans de petites cultures de bactéries

(expérience de Salvador Luria et Max Delbrück ou *test de fluctuation* 1943, Nobel en 1969)

- But: montrer que les mutations apparaissent de façon aléatoire
- Principe : Modèle mathématique comparé à une expérience de mutation de résistance d'E coli à un phage (virus) α

Luria, SE, Delbrück, M. (1943) "Mutations of Bacteria from Virus Sensitivity to Virus Resistance" Genetics 28:491-511.

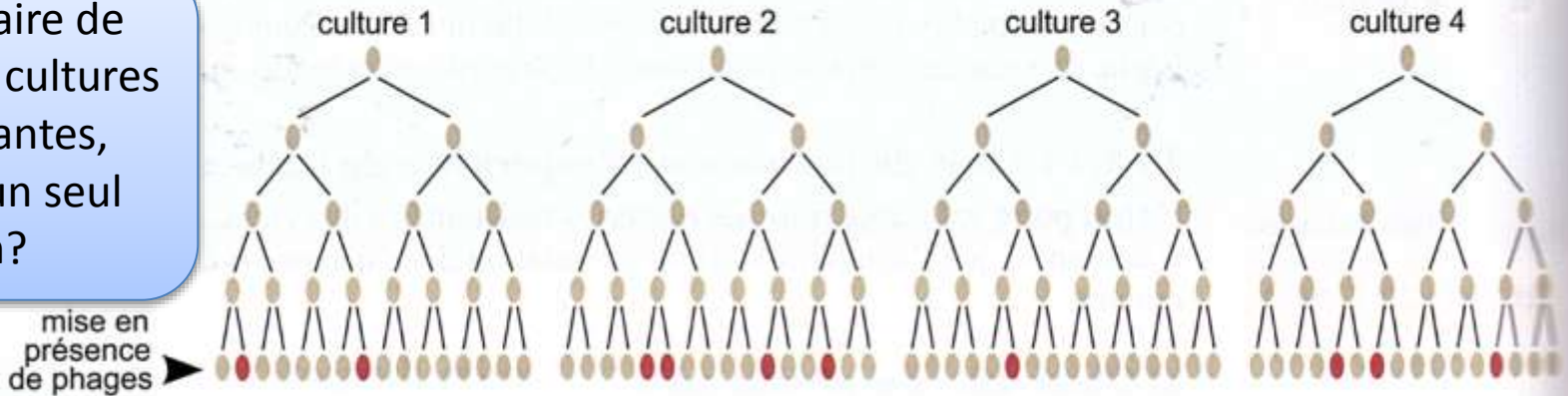
Article original ici : <http://www.genetics.org/content/28/6/491.full.pdf+html>



Pourquoi faire de nombreuses cultures indépendantes, plutôt qu'un seul flacon?



(a) Hypothèse 1 : Induction des mutants par contact avec le phage



(b) Hypothèse 2 : Apparition spontanée et aléatoire des mutants

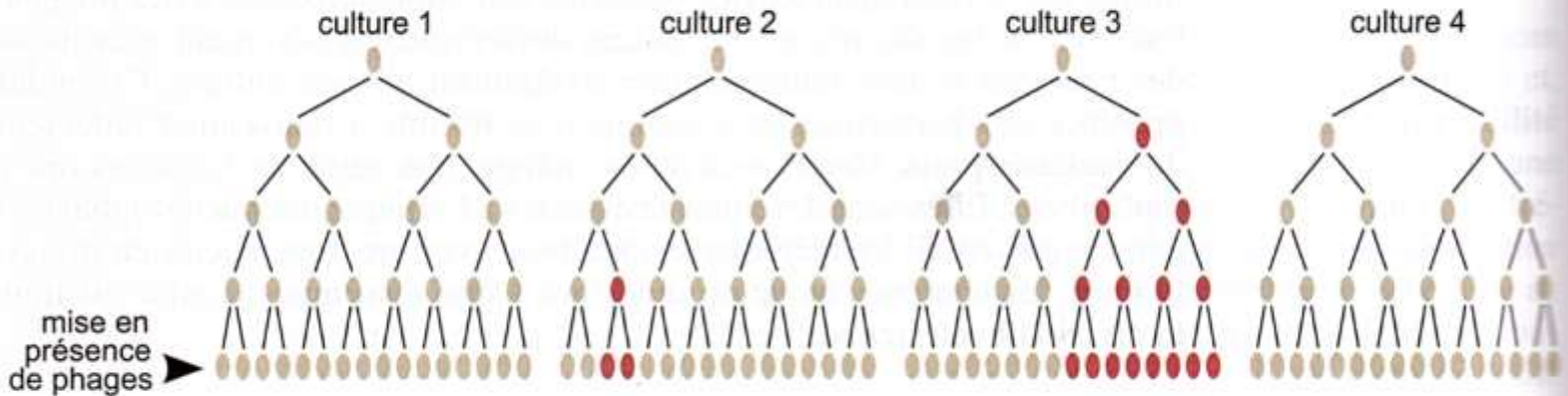


FIGURE 14.1 Distribution des mutants dans différentes cultures bactériennes selon les deux hypothèses testées par Luria et Delbrück.

(a) Dans le cas de l'hypothèse adaptative (hypothèse 1), les bactéries résistantes (en rouge) sont induites par les phages ; (b) dans le cas de l'hypothèse mutationnelle (hypothèse 2), elles apparaissent aléatoirement au cours des générations.



1.2. L'hypothèse de mutations induites est modélisable par une loi de Poisson, et a donc une variance faible et identique à son espérance



Siméon Denis Poisson
1781-1840 fr

La loi de Poisson est une loi de probabilité discrète qui décrit le comportement du nombre d'évènements se produisant dans un laps de temps fixé, si ces évènements se produisent avec une **fréquence moyenne connue** et **indépendamment du temps écoulé** depuis l'évènement précédent.

On peut appliquer la loi de Poisson au nombre de mutants qui apparaîtraient par contact avec le phage car :

- les mutations se produisent à une fréquence μ
- Le nombre de mutants est indépendant du temps dans le cas des mutations induites;
- il faut complexifier un peu le modèle dans le cas des mutations aléatoires, puisqu'elles s'héritent dans la descendance. On lui appliquera néanmoins par approximation une loi de poisson, mais dont la variance sera calculée différemment.

Recul critique



5/2 : En réalité, la distribution des mutations suit une loi binomiale approximée par une loi de Poisson.



La loi de Poisson calcule la probabilité d'obtenir k bactéries résistantes, et permet d'estimer la variance



Soit X, le nombre de cultures résistantes au phage à la fin de l'expérience.

On définit λ = le nombre total de mutations durant toute l'expérience $\lambda = \mu \cdot \Delta N$

N=nb de bactéries utilisées dans la totalité des cultures, ΔN =variation de l'effectif

X suit la *loi de Poisson* de paramètre λ .
k =nb d'occurrence, est un entier (c'est pourquoi la variable est dite discrète)

$$p(k) = P(X = k) = \frac{\lambda^k}{k!} e^{-\lambda}$$

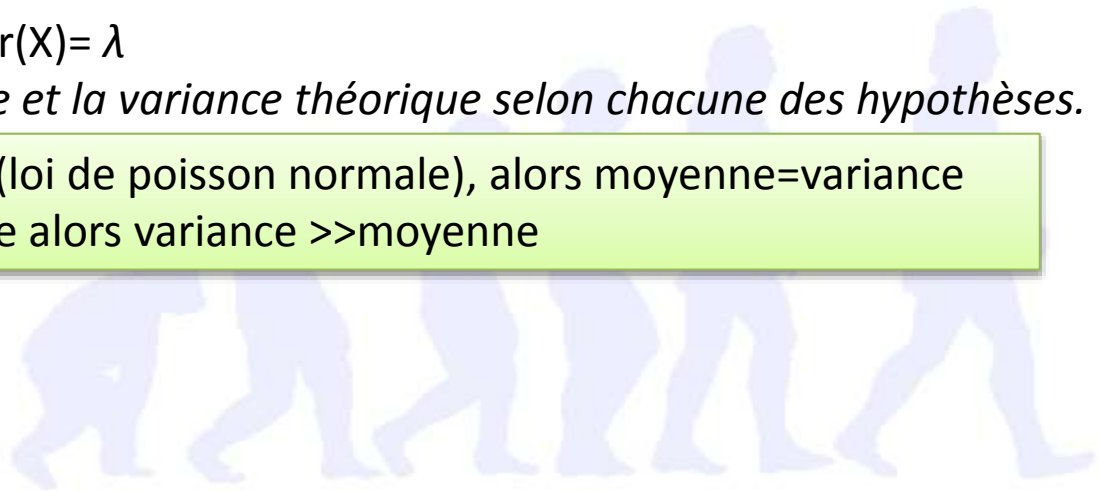


- L'espérance d'une variable aléatoire est la moyenne « idéale », comme si ici on faisait l'expérience avec un nombre de cultures infini.
- La variance est la variabilité.

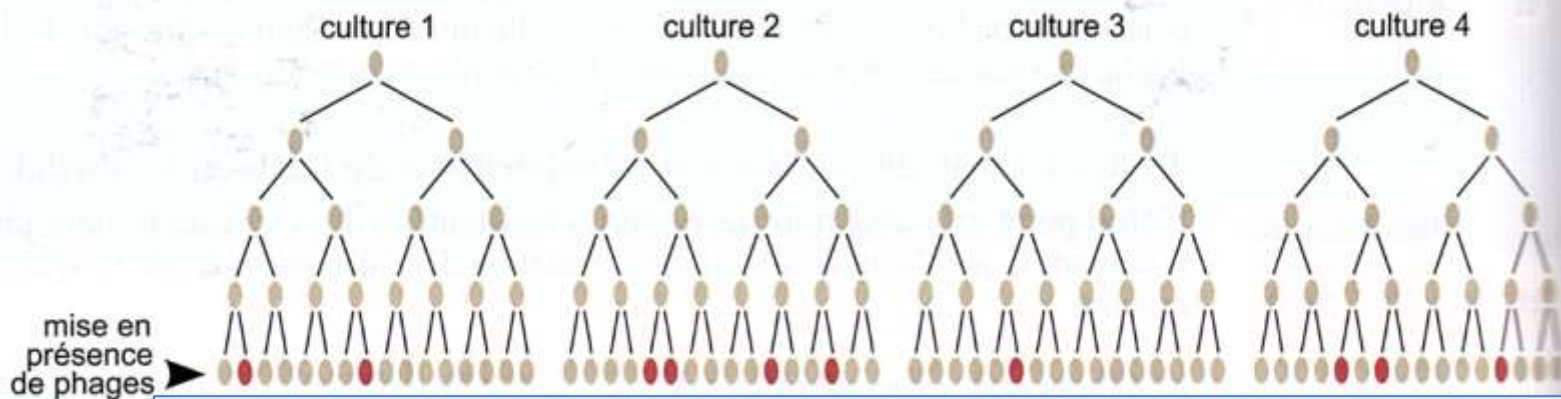
Pour une loi de Poisson, $E(X) = \text{var}(X) = \lambda$

On peut donc calculer la moyenne et la variance théorique selon chacune des hypothèses.

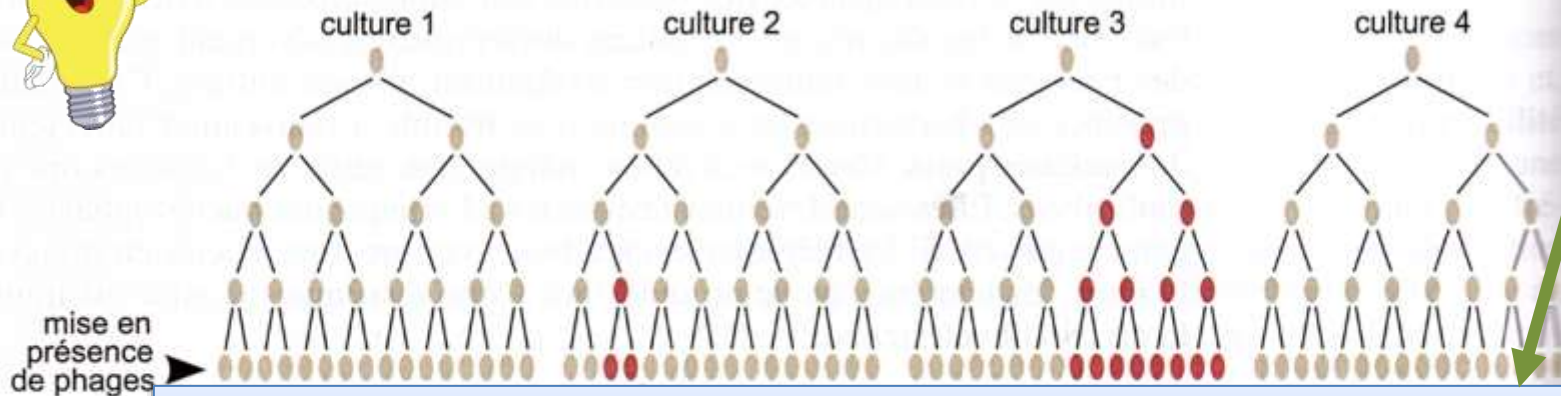
- Si la mutation est induite (loi de poisson normale), alors moyenne=variance
- Si la mutation est aléatoire alors variance >> moyenne



(a) Hypothèse 1 : Induction des mutants par contact avec le phage



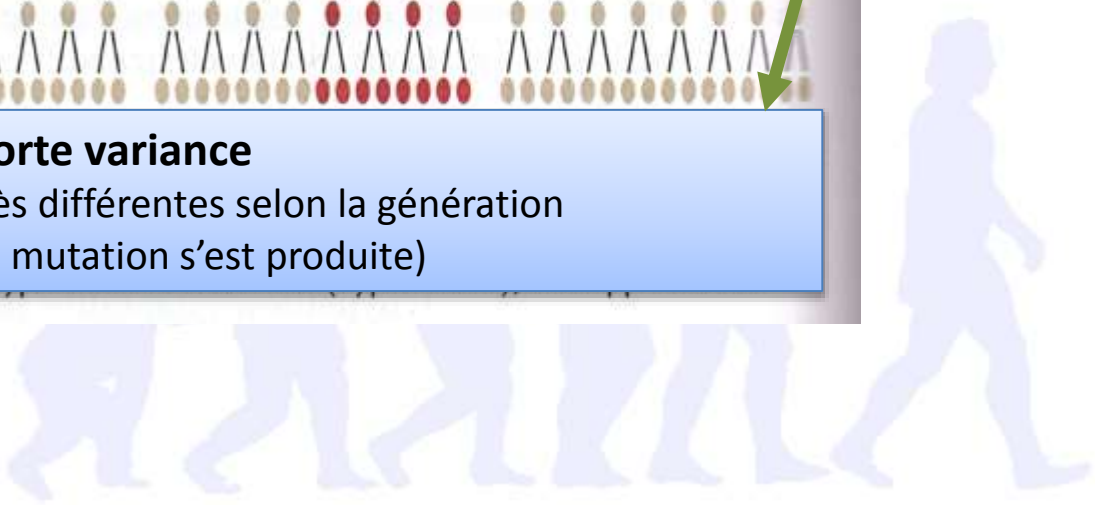
b) Hypothèse 2 : Apparition spontanée et aléatoire des mutants



Moyennes similaires
= ce n'est pas une preuve



éatoirement au cours des générations.



Conclure



Pourquoi les travaux précédents, faits dans des grands flacons, n'ont pas permis de conclure?

Expérience 1 : culture unique de grand volume		Expérience 2 : 20 cultures séparées de petit volume	
3	13	5	0
		6	5
		7	0
4	21	8	5
		9	0
5	15	10	6
		11	107
6	14	12	0
		13	0
7	26	14	0
		15	1
8	16	16	0
		17	0
9	20	18	64
		19	0
10	13	20	35
Moyenne	16,7	Moyenne	11,3
Variance	15	Variance	752,1



1.3. Grâce à la modélisation mathématique, on peut estimer le taux de mutation d'un gène

Problème :

- À partir du nombre de mutants, on veut estimer le taux de mutations qui se produit à chaque génération = à chaque division cellulaire = μ
- Le problème est que parmi les mutants, certains viennent de muter, mais d'autres ont simplement hérité de cette mutation, qui s'est produite plus tôt dans la culture => le nombre de mutants ne donne pas directement accès au taux de mutation
- Bien que le nombre de mutants soit variable, le taux de mutation est constant et suit une loi de Poisson de paramètre m = le nombre de mutants total
 - Pour obtenir le nombre total de mutants, on multiplie μ par le nombre de divisions
 - On peut estimer le nombre de divisions grâce à l'évolution de l'effectif. Notons $\Delta N = N - N_0$, où N_0 est le nombre de bactéries initiales (négligeable), et N le nombre de bactéries final. $\Delta N \approx N$
- Selon la loi de Poisson, la probabilité d'obtenir X cultures sans mutants est $P(X) = \frac{e^{-m} m^X}{X!}$
- La probabilité d'obtenir une culture sans bactéries résistantes est $P(0) = e^{-m}$
- D'après le tableau, il y a 11 cultures sur 20 sans mutants
 $\mu = -\ln(P(0)) / \Delta N = -\ln(11/20) / 10^8 = 0,6 \cdot 10^{-8}$ mutations/gène/division

Est-ce en accord avec ce que vous savez des mutations?

Chez une bactérie (E coli) il y a une probabilité de 1/1 milliard d'obtenir une mutation de la protéine réceptrice du phage



Les mutations réverse sont plus rares que les mutations de l'allèle sauvage

- Le taux de mutation peut aussi dépendre de l'allèle considéré. Par exemple, chez la souris, pour les gènes impliqués dans la couleur du pelage :

11.2×10^{-6} par locus et par gamète
(type sauvage vers type mutant)

2.5×10^{-6} par locus et par gamète (type
mutant vers type sauvage)



L'environnement sélectionne des mutations
qui sont apparues de façon aléatoire



Apparition des mutations

Spontanée

Agents mutagènes

Correction

Durant la réplication

En phase G2 et G1

Effet sur le phénotype

Aucun si la mutation est silencieuse

Si effet : généralement délétère, très
rarement favorable

Sélection des génotypes

?

2. La sélection est un processus de reproduction différentielle, qui trie ou entretient la diversité génétique selon la valeur sélective (fitness) des allèles

Problématique



Comment le milieu peut-il trier entre les phénotypes et/ou les génotypes et en favoriser certains au détriment des autres?

Avons-nous besoin de l'hypothèse d'un Horloger?

« Et Dieu dans tout ça ? » Lorsque Napoléon demanda au physicien Pierre-Simon de Laplace pourquoi il ne faisait jamais référence au Créateur dans les cinq volumes de Mécanique céleste, le savant répondit sans ambages : « Sire, je n'avais pas besoin de cette hypothèse. »

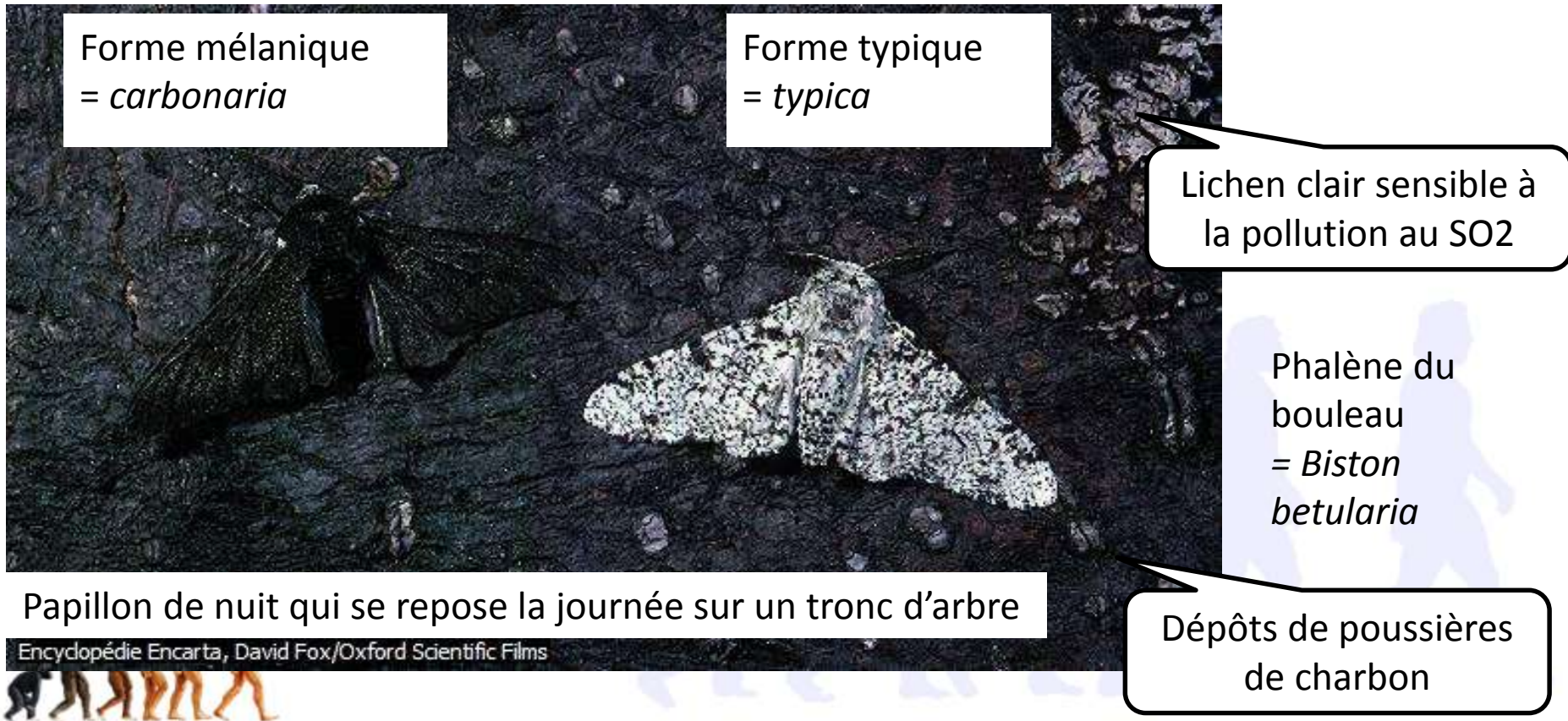


Culture générale



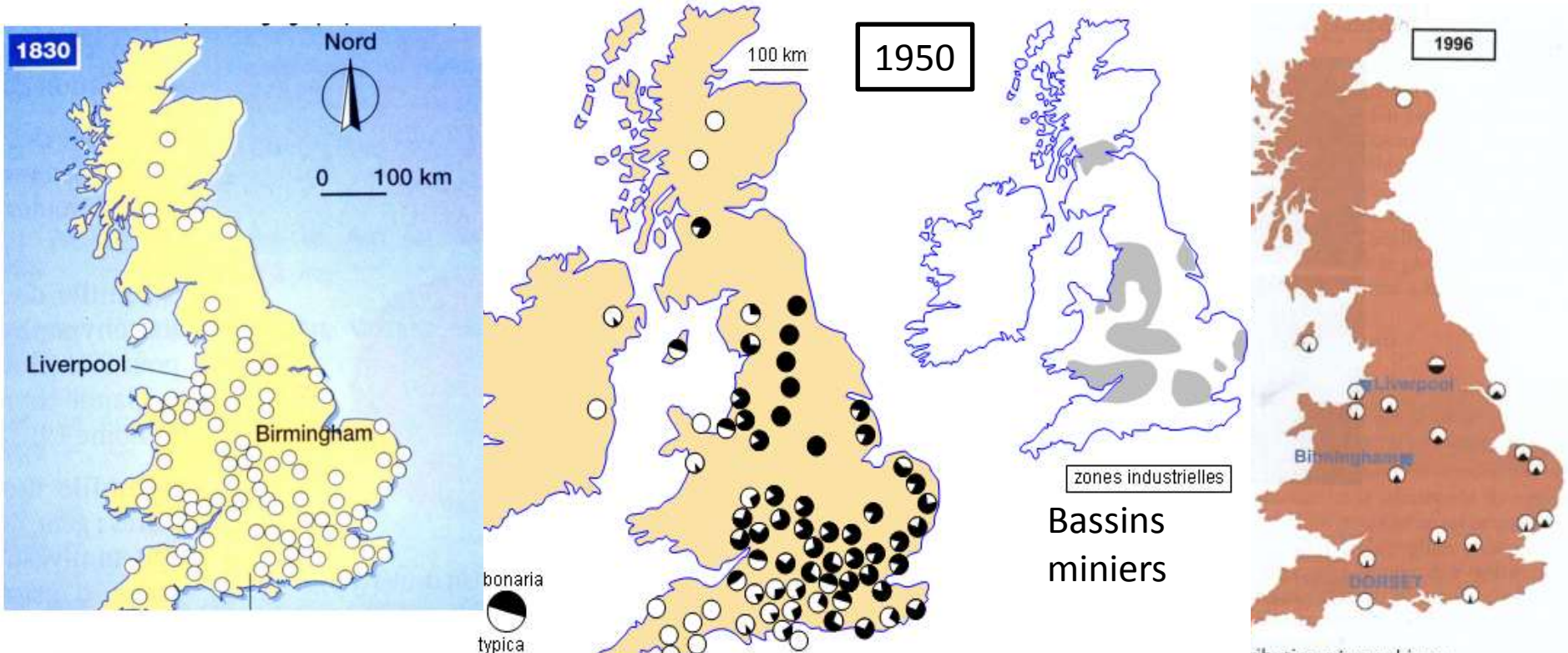
2.1. La sélection peut être directionnelle et entraîner l'adaptation des populations (cas de la Phalène et du mélanisme industriel)

21.1. La structure de la population de papillon est modifiée par l'environnement (son degré de pollution)



Décrivez les observations ci-dessous
et proposez une interprétation

Phalène du bouleau en 1950 - d'après Kettlewell



La proportion de forme noire du papillon est corrélée à la pollution industrielle, dans l'espace et le temps

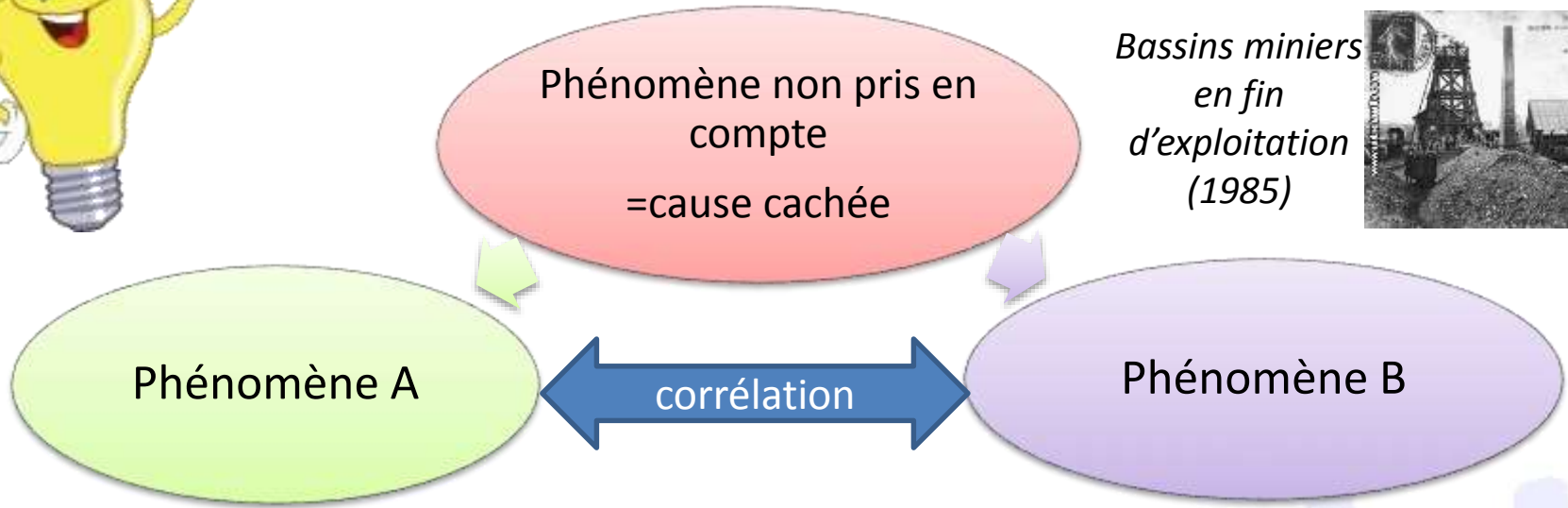


La
lité
de

Une corrélation n'est pas toujours un lien de cause à effet!



Ici, corrélation parfaite entre la proportion de papillons mélaniques et le nombre de sites en grève sous Margaret Thatcher!



Bassins miniers en fin d'exploitation (1985)



Papillons noirs



Grèves réprimées par T.I.N.A « There Is No Alternative »



21.2. La sélection par prédation défavorise les formes de papillon qui contrastent avec l'écorce des arbres

1955 Kettlewell

- capture des mâles (attracteur=lampe) -> marquage -> relâche -> recapture
- Calcul du taux de mortalité
 - En zone non polluée : forme mélanique a un mortalité 2x plus élevé que la forme typique
 - Inversé en zone polluée

Il lâche le matin des Phalènes du Bouleau claires et sombres, marquées ventralement par une tâche de peinture, soit dans une forêt polluée, soit dans une forêt non polluée. La nuit suivante, ces papillons sont capturés à l'aide d'une lampe ou de phéromones qui les attirent. On ne tient compte que des papillons marqués pour établir le tableau des résultats ci-dessous.

Nombre relâché		Type de forêt	Pourcentages de recapturés vivants	
mélaniques	pâles		mélaniques	pâles
473	296	Troncs clairs	0,3	12,5
447	137	Couleur suie	24,5	13

conclure

<http://evolution-biologique.org/mecanismes/selection-naturelle-2.html>



D'où vient la différence de mortalité selon les milieux?

Des Phalènes du Bouleau claires et sombres sont posées, en nombre égal, de jour, par l'expérimentateur sur des troncs d'arbres pollués ou non selon la région. Des observateurs repèrent ces papillons à la jumelle et constatent qu'ils sont capturés par des oiseaux tels les rouges-gorges. Les résultats sont exprimés ci-dessous :

Nombre relâché		Type de forêt	Nombre de sujets dévorés par les oiseaux	
mélaniques	pâles		mélaniques	pâles
égal		Troncs clairs	164	26
égal		Couleur suie	15	43

conclure



En milieu pollué, la forme claire a une mortalité plus élevée que la noire, à cause de la prédation par les passereaux. Il y a sélection, dans chaque milieu, d'une forme, à cause de la prédation différentielle.



L'environnement sélectionne des mutations
qui sont apparues de façon aléatoire

Apparition des mutations

Spontanée

Agents mutagènes

Correction

Durant la réplication

En phase G2 et G1

Effet sur le phénotype

Aucun si la mutation est silencieuse

Si effet : généralement délétère, très
rarement favorable

Sélection des génotypes

Reproduction différentielle dans un environnement donné

La survie des adultes est une condition de leur reproduction
Ici le mécanisme de la sélection est la prédation différentielle



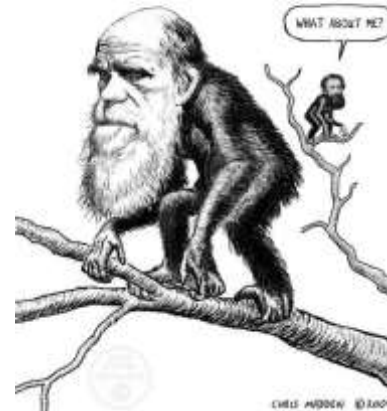
21.3. La sélection naturelle est le tri entre les variants d'un même caractère, réalisé par le milieu, si ce caractère héritable affecte le succès reproducteur



Charles Darwin
(1809-1882)



1859



Alfred Wallace

Sélection
artificielle par
l'homme

- Animaux domestiques, plantes comestibles ou ornementales
- Évolution rapide et documentée

Sélection
naturelle

- Tous les organismes
- Pas d'observation directe au XIXème siècle
- Observation des résultats (pinsons des Galápagos)



Sélection artificielle

sur les animaux domestiques :
un exemple d'évolution rapide sous
l'effet d'une sélection intense



Sélection artificielle
= humaine

11 000 ans
+ XVIII

Sélection de traits
morphologiques héréditaires
+co-sélection de pathologies

Modèles de
pathologies humaines



Sélection naturelle?

« J'ai donné à ce principe, en vertu duquel une variation si insignifiante qu'elle soit se conserve et se perpétue, si elle est utile, le nom de sélection naturelle. »

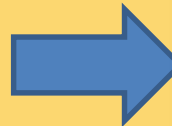
Charles Darwin.

DÉFINITION ACTUELLE :

- *Définition par le mécanisme* : L'expression « sélection naturelle » désigne un ensemble de phénomènes qui induisent chez les organismes vivants **des différences dans le succès reproductif** selon les caractères portés par ces organismes.
- *Définition par la conséquence* : La sélection naturelle est le **tri entre les variants** d'un même caractère, **qui réalisé par le milieu*** (*y compris la compétition intraspécifique), et qui conserve préférentiellement les variants les plus avantageux dans ce milieu.



« *survie du plus apte* »



Reproduction différentielle d'un sous-groupe dans la population qui partagent certains caractères héréditaires




Il ne peut y avoir sélection naturelle pour un caractère que si :


1. Ce caractère présente dans la population plusieurs formes (**variants**)
2. Ce caractère est **héritable**, c'est-à-dire peut se transmettre à la descendance, qu'il soit héréditaire (génétique ou épigénétique) ou comportemental (éducation, culture)
3. Ce caractère affecte d'une manière ou d'une autre le **succès reproductif**.

Les caractères sélectionnés **dépendent pour la plupart de l'environnement** : nourriture disponible, prédateurs, proies, compétiteurs, climat, habitat, pollutions, etc.

Chez les organismes sexués, ils dépendent également de l'attractivité d'un sexe envers l'autre et du succès des rencontres. On parle de **sélection sexuelle**.



Un caractère « avantageux » ne l'est que dans un milieu donné! Quand le milieu change, ce caractère peut devenir (1) neutre et ne plus faire l'objet de sélection, ou (2) défavorable et être contre-sélectionné.



L'évolution n'a ni but ni direction, puisque la sélection dépend du milieu ... qui change.

Idées fausse sur la sélection naturelle :

4. Peu importe si l'avantage sélectif (l'augmentation du succès reproducteur) est important ou faible. Cela ne déterminera que la vitesse de l'évolution de la population, mais de toute façon le variant avantageux se répandra dans la population.

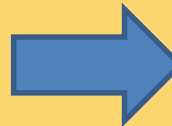
5. Ce ne sont pas les individus qui évoluent mais les populations!
(on ne devrait même pas dire que c'est l'espèce qui évolue)



Ce ne sont pas les individus qui évoluent mais les populations!



« *survie du plus apte* »



Reproduction différentielle d'un sous-groupe dans la population qui partagent certains caractères héréditaires



Héritable ou héréditaire?

- Héritabilité en statistique h^2 = part de la variance phénotypique (P) qui est d'origine génétique (G)
 $h^2 = \text{var}(G)/\text{var}(P)$
- Héritable = trait qui est hérité de génération en génération*, que ce soit
 - par la séquence des gènes (héritabilité génétique = héréditaire)
 - par leur profil de méthylation héritable (épigénétique)
 - Par l'apprentissage intergénérationnel (comportement, culture)

***Mais comme il s'agit d'un caractère, son expression dépend de l'environnement !**

- Ex: une mutation sur le gène de la phénylcétonurie est héréditaire; la maladie, elle, est héritable. Supposons qu'un enfant reçoive deux allèles mutés de ses parents hétérozygotes.
 - Si cet enfant naît dans un pays avec un bon système de soins, il sera dépisté à la naissance, et ne sera jamais nourri avec des protéines contenant de la phénylalanine. Son phénotype sera normal
 - Si cet enfant n'est pas dépisté, l'ingestion de lait va lui faire produire un composé neurotoxique, et il présentera un grave retard mental.

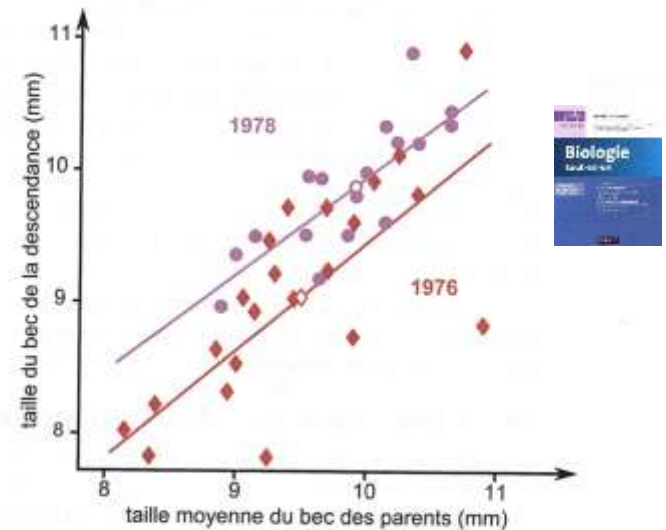


FIGURE 14.6 Héritabilité de la taille du bec chez le pinson *Geospiza fortis* de l'île Daphne (Galápagos) (Modifié d'après Boag, 1983).

L'écart observé entre les deux années résulte d'une sélection sur la taille du bec.





La sélection ne peut agir que sur des caractères héritables et variables, et sur une population, qu'elle fait évoluer

Variable dans la population

- au moins 2 formes ne donnant pas le même avantage sélectif à leurs porteurs

Caractère sélectionnable

Héritable

- Séquence génétique
- Profil de méthylation
- Comportement appris

A un effet sur le succès reproductif

- Survie d'individus féconds, survie des descendants
- Fécondité
- Attirance sexuelle du/des partenaires

sélection

Le variant avantageux dans ce milieu se répand dans la **population**

évolution

Un phénotype avantageux se répand = **adaptation** à ce milieu

Fitness, Succès reproducteur et valeur sélective d'un génotype

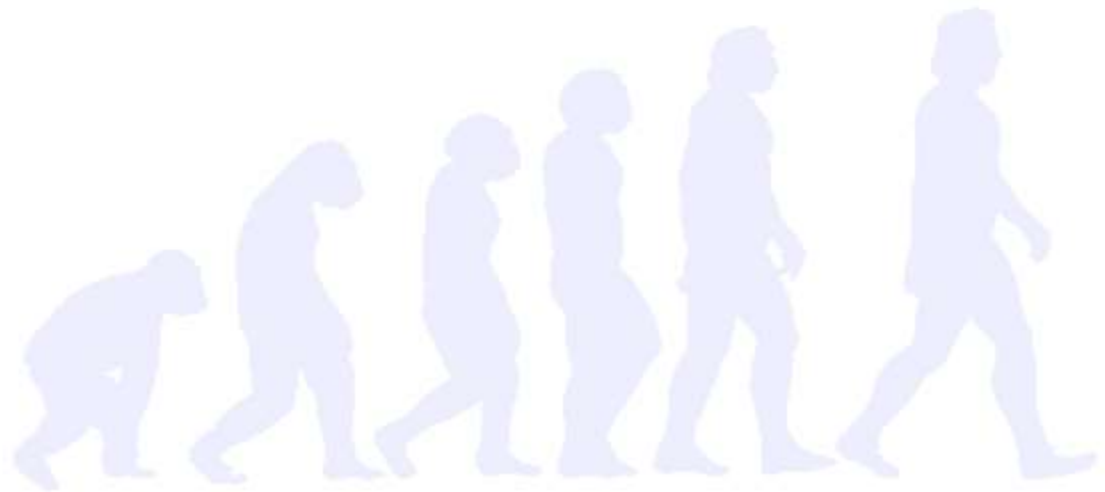


1) **Fitness** = espérance mathématique de survie d'un trait au sein d'une population

= **succès reproducteur probable obtenu grâce à ce trait** (variant)

- S'applique aux phénotypes, génotypes et allèles
- Détermine l'adaptation des organismes au milieu si celui-ci est stable et la sélection directionnelle -> d'où son nom de « fitness »!

2) Valeur sélective d'un génotype = fitness de ce génotype



Adaptation ?

- Dans le langage courant :
« Ensemble des phénomènes qui permettent la mise en accord d'un organisme avec de nouvelles conditions d'environnement. »
= effet immédiat et comportemental d'un individu

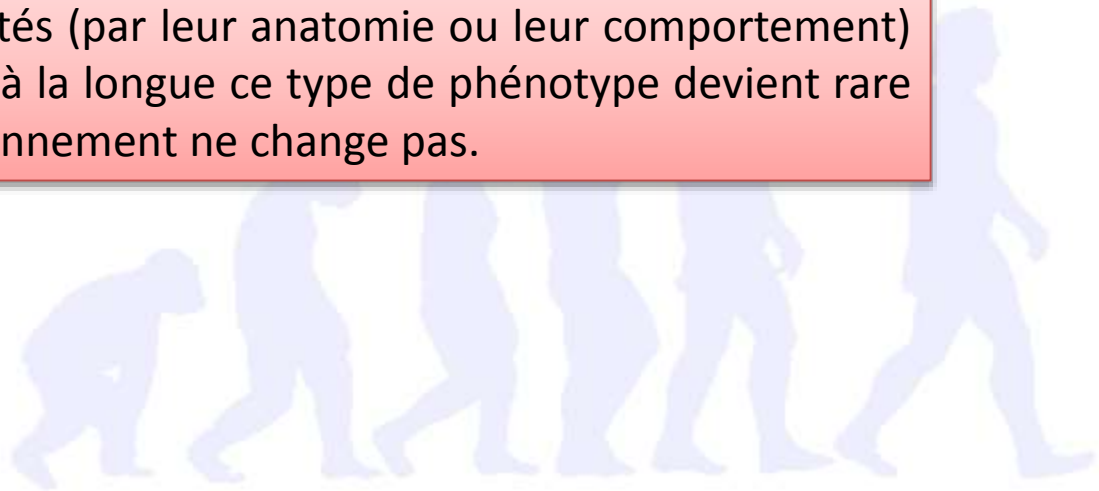
- En biologie des organismes :
« Un organisme est dit bien adapté à son milieu si il réalise ses fonctions avec des performances supérieures à celles de la majorité des organismes dans ce même milieu. »
= définition floue, source de raisonnements finalistes car la cause n'est pas dite (Horloger?), pas forcément héritable



~~FINALISME~~

L'environnement n'induit pas l'apparition de phénotypes adaptés!

Ceux qui sont peu adaptés (par leur anatomie ou leur comportement) se reproduisent peu, et à la longue ce type de phénotype devient rare voire disparaît si l'environnement ne change pas.



Adaptation ?



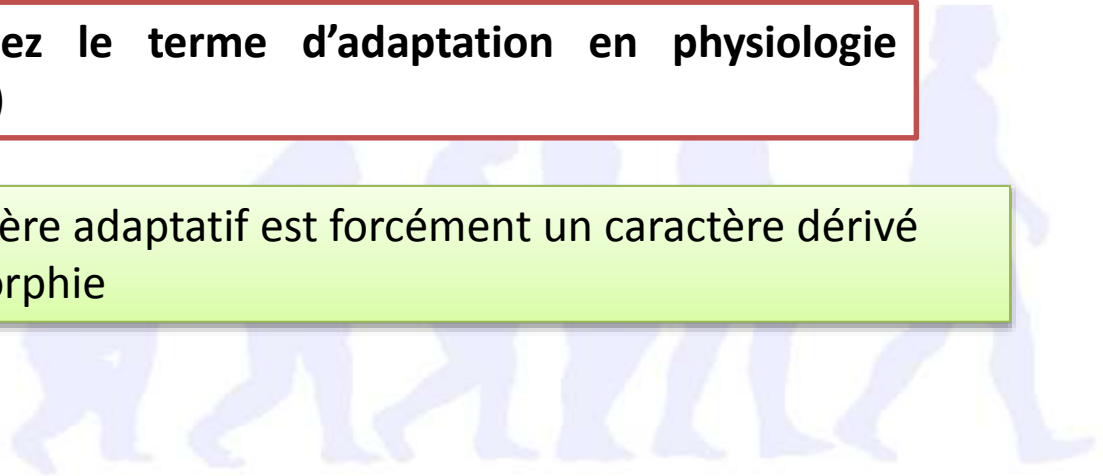
- En biologie évolutive, l'adaptation est définie comme étant la modification **au cours des générations** d'un nouveau caractère anatomique, d'un processus physiologique ou d'un trait comportemental **dans une population d'individus sous l'effet de la sélection naturelle, le nouvel état de ce caractère améliorant le succès reproductif** des individus qui en sont porteurs.
- Le terme d'adaptation semble donc pouvoir désigner indifféremment le processus ou le résultat du processus.
- État dynamique, transitoire, optimum local engendré par les conditions du milieu

Le résultat des processus d'adaptation qui se sont succédés au cours du temps est ce que les physiologistes observent aujourd'hui. Ce qu'ils nomment « adaptation au milieu » est en fait la somme des adaptations aux différents milieux dans lesquels ces organismes ont vécu de génération en génération.

CCL : prudence! **Évitez le terme d'adaptation en physiologie**
(respiration, circulation)



En phylogénie, la caractère adaptatif est forcément un caractère dérivé propre = une synapomorphie





respiration

La limite de l'adaptation : la structure de l'organe dépend du plan d'organisation et des mutations

Plan d'organisation ancestral

Appareil de type A

Appareil de type B

Contraintes fonctionnelles + contraintes du développement embryonnaire

Divergence évolutive

Diversité des appareils respiratoires animaux

Tous les appareils viables (même peu performants) sont possibles et sont inscrits dans un plan d'organisation typique du clade



Appareil respiratoire B

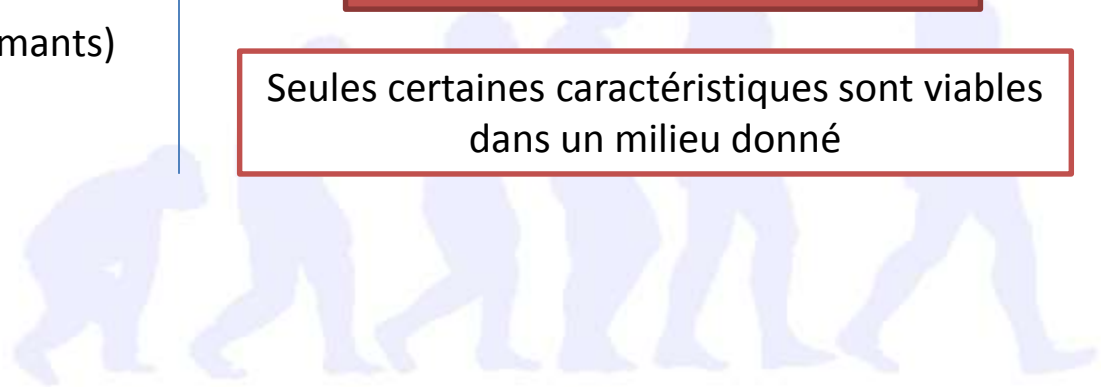
Appareil respiratoire A

Contraintes fonctionnelles et du milieu

Convergence évolutive

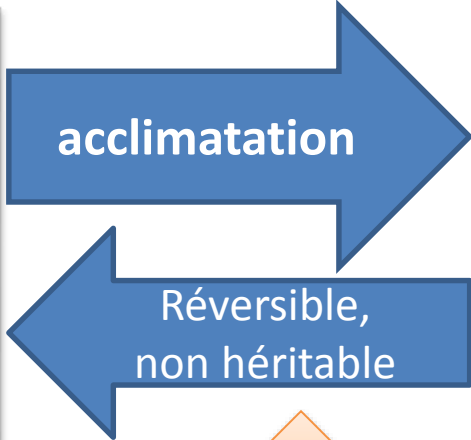
Ressemblances anatomiques ou fonctionnelles

Seules certaines caractéristiques sont viables dans un milieu donné



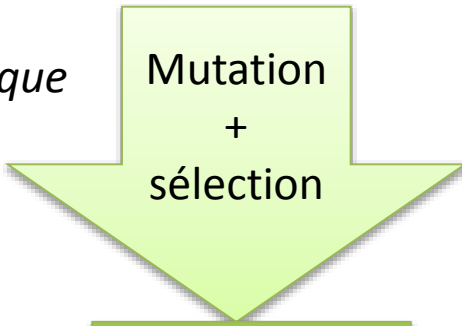


Plasticité phénotypique: héritable ou non?



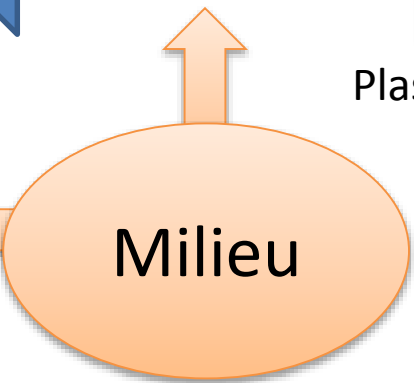
Plasticité phénotypique **transitoire**

génétique



écotype

Plasticité phénotypique irréversible
héritable



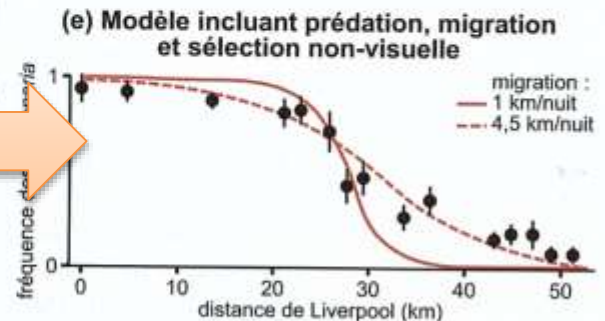
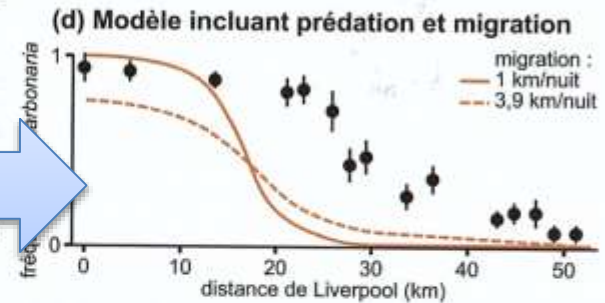
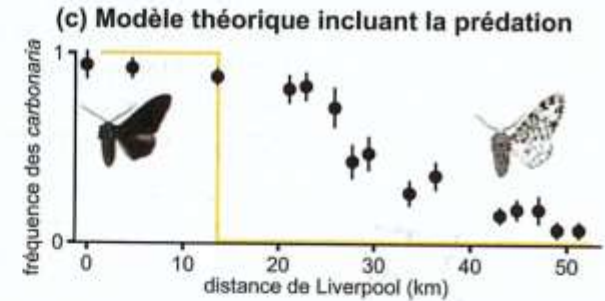
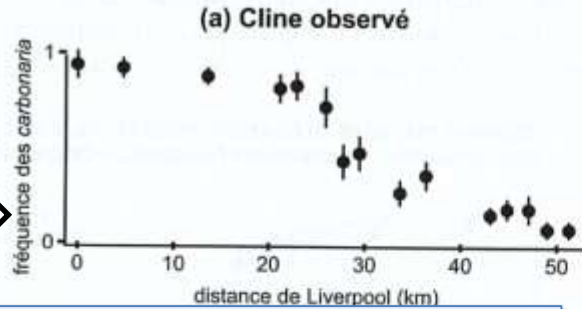
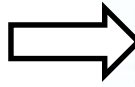
Angiospermes



21.4. La diversité de la population est maintenue par les migrations

Problème :

- pourquoi une des 2 formes ne disparaît pas?
- Pourquoi y a-t-il un gradient de répartition quand on passe d'une zone polluée à une zone de campagne?



Migration des males la nuit, attirés par les phéromones des femelles immobiles

Sélection sans prédation : les papillons noirs absorbent mieux la chaleur

1. Les migrations ont empêché la forme claire de disparaître dans les zones polluées
2. La sélection ne se limite pas à la prédation



FIGURE 14.4 Modèles théoriques expliquant la répartition du mélanisme industriel chez *Biston betularia*.

(a) et (b) : Cline NNE-SSW de fréquence de la forme *carbonaria* (a) et valeur de la prédation sur chacune des formes (b) le long d'un transect entre Liverpool (zone urbaine polluée) et le nord du pays de Galles (zone rurale). (c), (d) et (e) : Modèles théoriques expliquant le cline observé en (a). En (d) et (e), la valeur sélective relative des *typica* est de 0,86. Barres verticales : erreur standard. (Figure modifiée d'après, Pierre-Henri Gouyon, Jean-Pierre Henry, et Jacques Arnould. « Les Avatars du gène : la théorie néodarwinienne de l'évolution ». Paris, Belin, 1997. pp 130-131.)

Recul critique



1) Il y a des biais méthodologiques dans les expériences de Kettlewell en 1955, mais ces expériences ne peuvent être refaites car le milieu a changé

- expériences étalées 7 jours -> apprentissage ou migration d'oiseaux?
- Des papillons clairs sont transportés dans la zone polluée -> stress -> cpt?
- Papillons lâchés en plein jour -> se posent sur le 1^{er} support rencontré
- Utilisation d'une grande quantité de papillon -> densité >> normale

De nouvelles expériences sont été faites en 2008 en évitant tous ces biais.

-> même interprétation ... en contexte de dépollution!

CCI : il y a des biais dans les exp. historiques, mais comme c'est une étude comparative, cela n'a pas faussé significativement les résultats

2) Le modèle est simplificateur car il existe en fait 3 formes de phalènes, même si la troisième forme est rare.



Biston betularia, forme *insularia*. Photographie
©Philippe Mothiron, Val d'Oïse.

Il y a des modèles avec 3 phénotypes et 3 allèles, beaucoup plus complexes, et avec la **même interprétation**. C'est pourquoi on néglige généralement cette 3^{ème} forme.



L'évolution n'a pas une direction qui serait celle du « progrès »,
car elle est conditionnée par le milieu

Population initiale de papillons « adaptée à son milieu »



2 formes
La forme claire donne
un avantage sélectif
(survie)

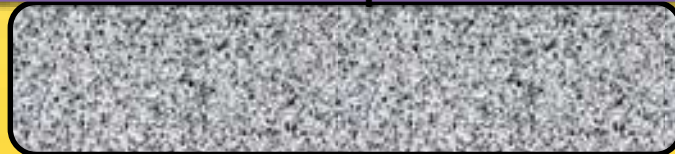
Le milieu change (pollution)

Pollution du milieu -> les troncs deviennent foncés
par disparition des lichens et fixation de suie

La valeur sélective des 2 phénotypes s'inverse

Sélection positive des formes noires, négative des formes claires

Modification de la **population** de papillons, avec une
majorité de formes noires = **adaptation** au nouveau milieu



La valeur sélective
des 2 phénotypes
s'inverse

Le milieu change
(dépollution)

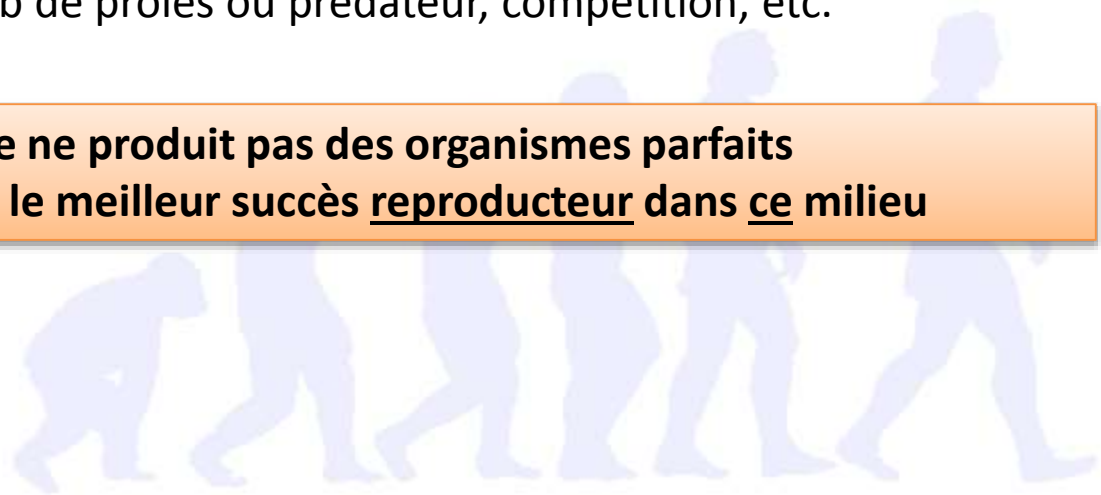
CCI : Il n'y a pas de « stratégie adaptative » !

Pourquoi la sélection naturelle ne peut pas produire d'organismes parfaits



1. Elle ne **sélectionne que des variations existantes** (elle n'induit pas de mutation faisant apparaître un phénotype idéal)
2. L'évolution est limitée par les contraintes **historiques** (héritage de la structure ancestrale)
3. De nombreuses adaptations sont des **compromis** (ex: phoque : les pattes servent à la fois à la nage et à la marche; articulation agile = peu résistante –épaule humaine-)
4. **Le milieu et le hasard sont aussi des acteurs de l'évolution**
 - hasard = qui sont les animaux qui fondent une nouvelle population + dérive génétique* + perturbation aléatoire du biotope (ex: glissement de terrain)
 - Milieu = variation climat, nb de proies ou prédateur, compétition, etc.

**La sélection naturelle ne produit pas des organismes parfaits
mais avantage ceux qui ont le meilleur succès reproducteur dans ce milieu**



2.2. La valeur sélective d'un trait génétique dépend de l'environnement

22.1. La valeur sélective d'un trait (fitness) est sa contribution au succès reproducteur potentiel par la viabilité et la fertilité de l'organisme porteur

- On attribue à chaque génotype une valeur sélective : w , estimée par le nombre moyen de descendants à la génération suivante
- La valeur sélective dépend de
 - La viabilité (v) = probabilité pour un zygote porteur de ce génotype d'arriver à l'âge reproducteur
 - Fertilité (f) = nombre moyen de descendants à la génération suivante

Valeur sélective du trait (fitness)
= succès reproducteur potentiel
= viabilité jusqu'à l'âge adulte * fertilité = $w = v.f$

Déterminé par le milieu
(environnement +
compétition intraspécifique)

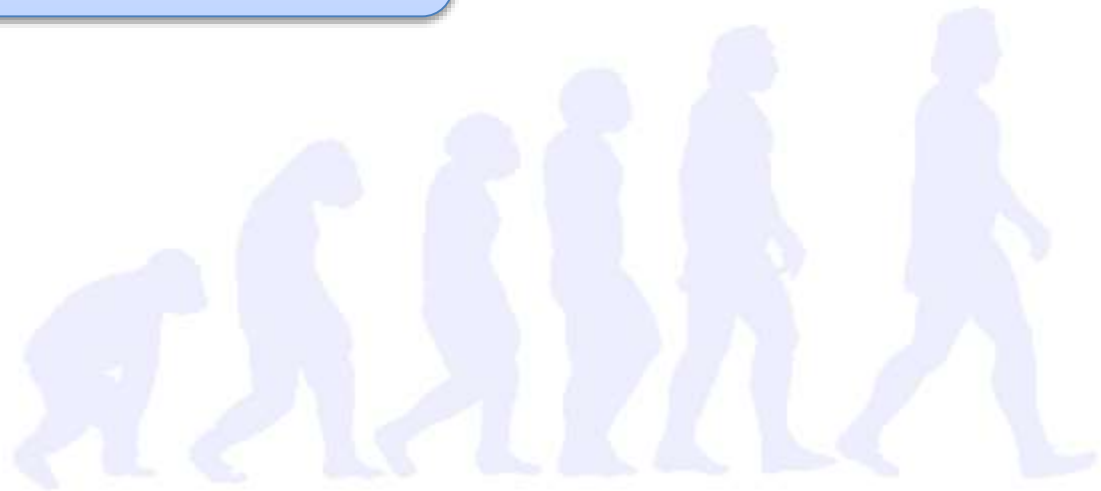




La viabilité et la fertilité d'un génotype sont antagonistes et font l'objet d'un compromis (trade-off) pour l'allocation des ressources entre les différents traits d'histoire de vie.

Ces deux paramètres sont corrélés négativement

Rappeler les 2 compromis « classiques »



Les valeurs sélectives des génotypes permettent de prédire l'évolution d'une grande population panmictique

On peut aisément modéliser l'évolution d'une population soumise à la sélection en se référant au modèle de Hardy-Weinberg. Plaçons-nous dans le cas exposé dans le chapitre 10 § 10.4 d'une population di-allélique (A, a) avec la fréquence de l'allèle A égale à p , et celle de a à q .

Si l'on suppose des différences de viabilité ou de fertilité entre génotypes, ces proportions vont se trouver modifiées chez les adultes reproducteurs. La viabilité relative des trois génotypes étant différente, on leur affecte des **valeurs sélectives absolues** indépendantes, notés w_1, w_2 et w_3 (s'il n'y a pas de sélection, $w_1 = w_2 = w_3$).

On peut donc appliquer ces coefficients à la contribution de chacun des trois génotypes :

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

En considérant que la valeur sélective absolue totale de la population est $w = w_1 p^2 + w_2 2pq + w_3 q^2$, on peut estimer les nouvelles fréquences alléliques (proportions de gamètes produits) :

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

Les variations des fréquences alléliques d'une génération à l'autre sous l'effet de la sélection peuvent être calculées (après réduction au même dénominateur) ainsi :

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

On constate que l'équation n'est pas modifiée si l'on multiplie tous les coefficients de sélection par le même nombre. Ainsi, on peut utiliser comme valeurs sélectives, soit les fécondités respectives des génotypes (nombre de zygotes formés, nombre de gamètes utiles), soit des nombres proportionnels à ces fécondités. Si les valeurs sélectives sont égales, on retrouve $\Delta p = 0$, c'est-à-dire une absence de sélection.

- $\Delta p > 0$ = sélection positive de l'allèle A
- $\Delta p = 0$ = pas de sélection
- $\Delta p < 0$ = la fréquence de l'allèle A diminue, c'est l'allèle a qui est sélectionné

On utilise aussi les valeurs sélectives relatives $\omega =$ valeur sélective absolue du génotype X / valeur absolue la plus élevée (souvent celle de l'hétérozygote)



Quelle orientation pour la sélection selon les valeurs sélectives?

La valeur sélective d'un allèle est supérieure à celle de l'autre allèle et de l'hétérozygote

Exemple : maladies génétiques
« fardeau génétique »

l'allèle le plus favorable va se fixer dans la population, et l'autre va disparaître

Réduction de la diversité génétique de la population par sélection

Mais Les mutations font réapparaître l'autre allèle

Population polymorphique si elle est de taille suffisante



L'hétérozygote a la plus forte valeur sélective = « hétérosis »

Exemple : végétaux caractères reproductifs

La sélection favorise le polymorphisme à une fréquence dite d'équilibre

Polymorphisme stable dans la population

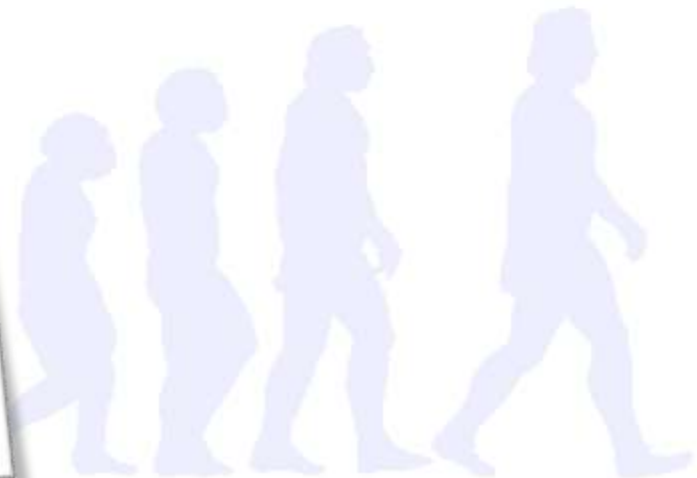


L'hétérozygote a la plus faible valeur sélective

?

La sélection élimine les hétérozygotes

Polymorphisme instable, qui tend à éliminer un des deux allèles



22.2. A partir des valeurs sélectives, on calcule le coefficient de sélection de chaque trait (phénotype ou allèle)

- s = coefficient de sélection d'un trait (phénotype ou allèle)
- valeur sélective relative $\omega = 1-s$



Ex: soit une population de papillons ayant un polymorphisme de la couleur des ailes, codée par deux allèles codominants. La prédation par les oiseaux est indépendante de la couleur et identique pour tous les phénotypes.

Phénotype	Génotype	Taux de survie jusqu'à l'âge adulte	Valeur sélective absolue (w)	Valeur sélective relative (w)	coefficient de sélection (s)
noir	NN	45%			
jaune	JJ	10%			
brun	NJ	90%			



Solution

Phénotype	Génotype	Taux de survie jusqu'à l'âge adulte	Valeur sélective absolue (w)	Valeur sélective relative (ω)	coefficient de sélection ($s=1-\omega$)
noir	NN	45%	0,45	$0,45/0,9=0,5$	0,5
jaune	JJ	10%	0,1	$0,1/0,9=0,1$	0,9
brun	NJ	90%	0,9	1	0



Estimez les fréquences alléliques après une génération, sachant que pour 900 papillons capturés on en a observé 300 de chaque type

Solution

Phénotype	Génotype	fréquence	Taux de survie jusqu'à l'âge adulte	Valeur sélective absolue (w)
noir	NN	$p^2=1/3$	45%	$W1=0,45$
jaune	JJ	$q^2=1/3$	10%	$W3=0,1$
brun	NJ	$2pq=1/3$	90%	$W2=0,9$

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

Valeurs sélectives absolues

Valeur sélective absolue totale $W = w_1 p^2 + w_2 2pq + w_3 q^2 = 0,45/3 + (0,9 \cdot 2 \cdot 1/3) + 0,1/3 = 0,78$

Que signifie $w < 1$?

Réduction de la population dans ce milieu

$$\Delta p = \left(\frac{1}{3 \cdot 0,78} \right) \cdot [(0,45 - 0,9) \cdot \sqrt{3} + (0,9 - 0,1) \cdot \sqrt{3}] = 0,43(-0,953 + 1,386) = 0,186 = +19\%$$

La fréquence de l'allèle p dans la population augmente très rapidement, à cause de la différence de viabilité. Il y a sélection positive de l'allèle N

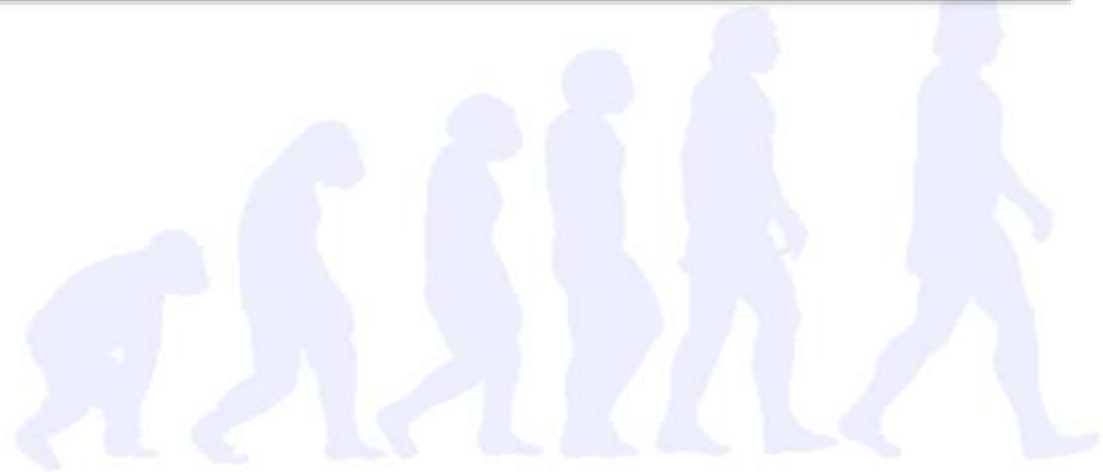
22.3. La valeur sélective d'un caractère dépend de sa fréquence dans l'environnement



Exp: on place des phalène mortes des 2 couleurs sur des troncs pollués ou non, et on mesure le taux de prédation.

- Il y a prédation préférentielle du phénotype qui contraste le plus
 - Mais le taux de prédation des formes *carbonaria* augmente quand elles deviennent moins fréquentes (en dessous de 80%)
-
- Pourrait expliquer que la forme *typica* n'ait pas disparu durant les années de pollution, malgré le désavantage sélectif

Pour la phalène, c'est une sélection **fréquence** dépendante des variants!



La sélection dépend parfois de la fréquence des phénotypes

Sélection fréquence dépendante

Avantage du fréquent

Phalène : plus de prédation des formes pas trop fréquentes

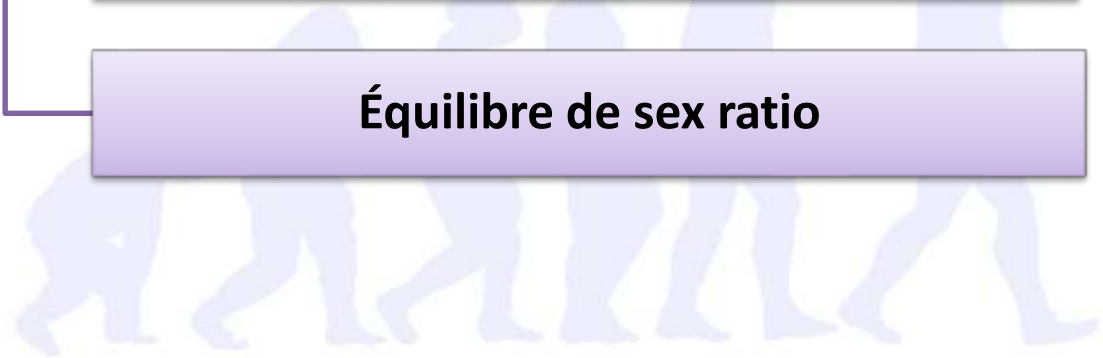
Avantage du rare

Proies (les phénotypes fréquents sont bien connus des prédateurs)

Hôte de pathogènes : la virulence du pathogène est plus importante chez les phénotypes fréquents

Auto-incompatibilité gamétophytique des Angiospermes

Équilibre de sex ratio

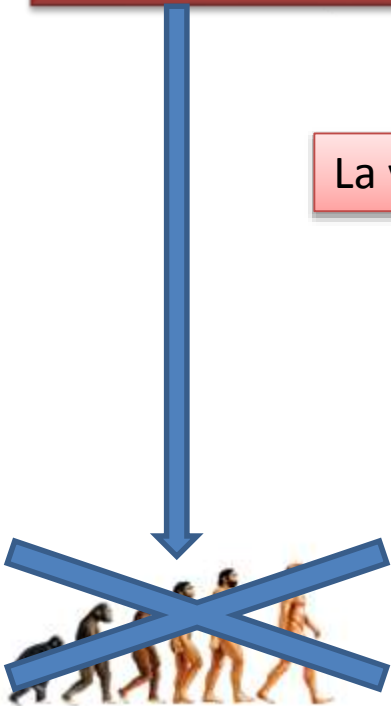


La valeur sélective d'un caractère est dépend donc de :

1. La pression de prédation
2. La fréquence de ce caractère dans la population (avantage du rare ou avantage du fréquent)
3. Facteurs du milieu (environnement + congénères)
4. Répartition dans le temps et l'espace des variants et des facteurs environnementaux

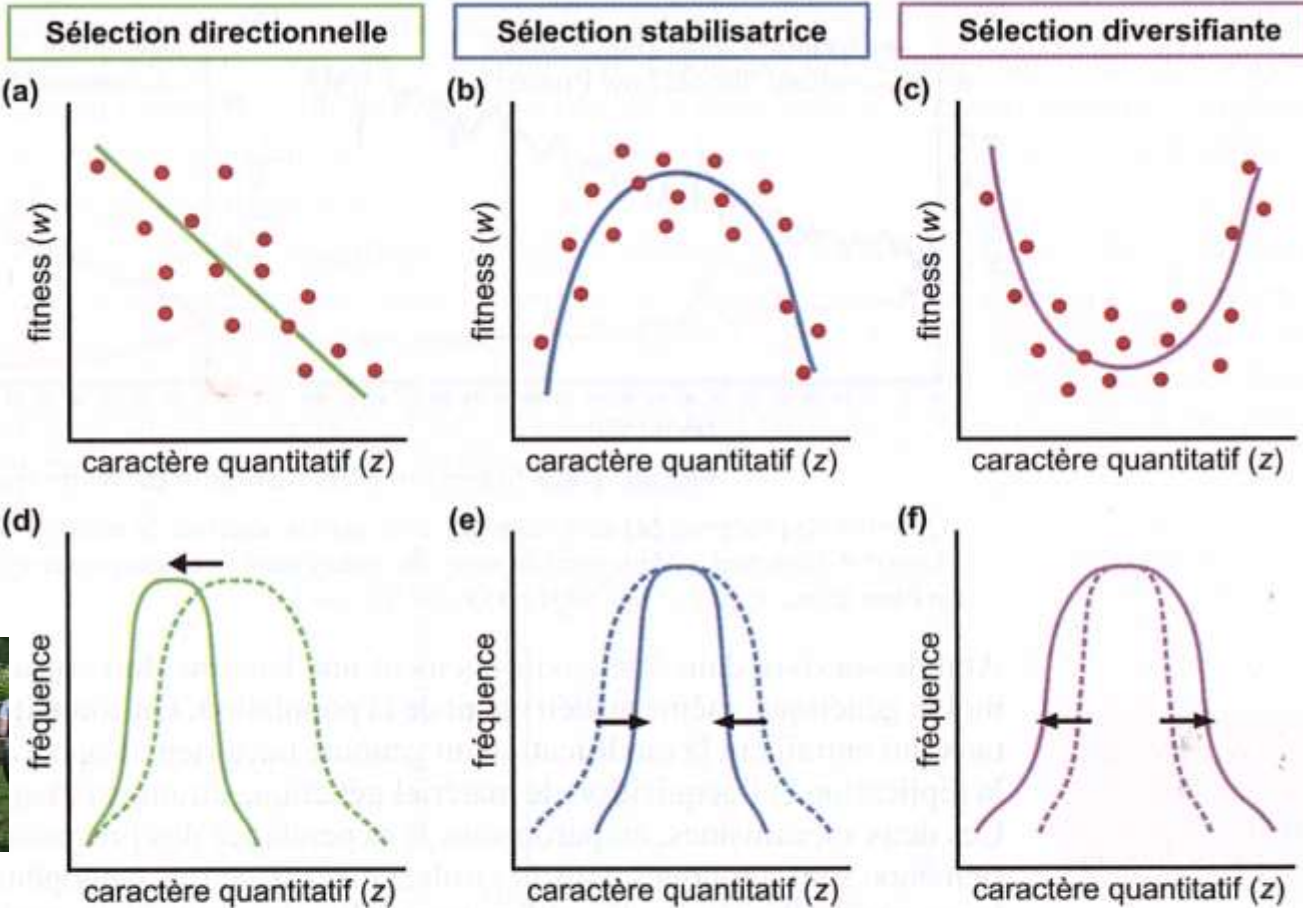
**La valeur sélective d'un caractère change avec le temps et l'espace, ce n'est pas absolu!
C'est pourquoi il n'y a pas de direction générale (finalité) de l'évolution**

La valeur sélective d'un génotype dépend des autres allèles du génome !



2.3. La sélection peut être balancée (cas de la proportion de mâles et de femelles)

Sélection balancée



Nanisme insulaire
(poney Shetland)

Épaisseur épithélium
respiratoire = résistance /
échanges

Présence de mâles et
de femelles dans la
population



23.1. Le sex ratio est ajusté par la sélection naturelle de telle sorte que la dépense énergétique des parents concernant la descendance des deux sexes soit égale...

Hypothèse:

- Reproduction sexuée biparentale avec mâles et femelles (pas de parthénogenèse)
- Type sexuel héréditaire (faux pour « reptiles »)
- Population panmictique

Prédiction du modèle mathématique de Fisher (1935):

« Le sex ratio est ajusté par la sélection naturelle de telle sorte que la dépense énergétique des parents concernant la descendance des deux sexes soit égale. »

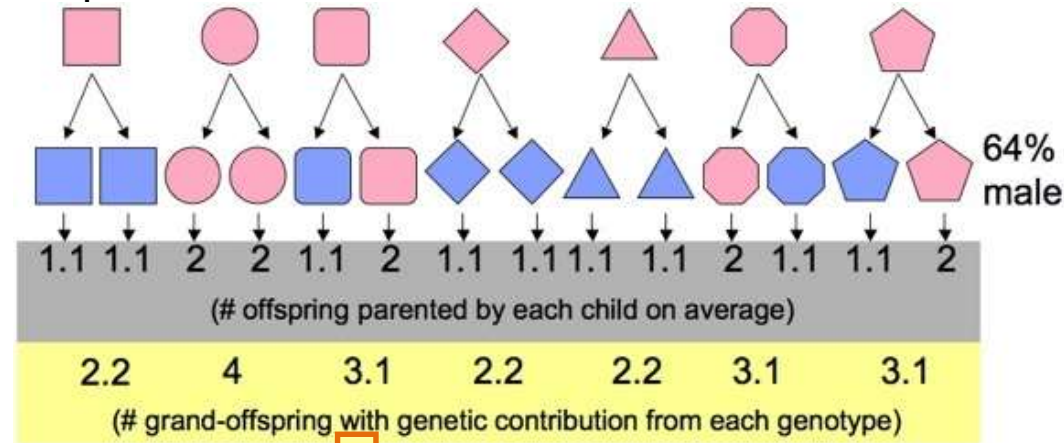
Dans ce cas, la sélection n'est pas directionnelle, elle ne tend pas à éliminer un des deux phénotypes/génotypes. Au contraire, **c'est elle qui maintient la stabilité du sex ratio. On parle de sélection balancée.**



Démonstration du sex ratio de Fisher sur un exemple simple

Hypothèses pour cet exemple:

- Considérons que le nombre de descendant mesure la valeur sélective d'un individu (on suppose donc une viabilité équivalente des descendants)
 - Chaque couple parental donne 2 descendants
 - Les femelles ne s'accouplent qu'une fois avec un seul mâle
- 7 femelles déjà fécondées
 - Hyp : chacune a 2 descendants mais le sex ratio est de 64% de mâles
 - Ces descendants s'accouplent entre eux. Chaque femelle produit 2 descendants
 - mais seulement 5 mâles sur 9 s'accouplent; donc en moyenne un mâle ne produit que $(5/9)*2=1,1$ descendant



La valeur sélective (fitness) des 7 femelles initiale est la somme de leurs descendants. **Les femelles qui ont produit le sexe le plus rare (ici des femelles) ont une meilleure fitness** -> elles vont davantage transmettre leurs gènes, y compris ceux qui sont responsable d'une forte production de femelles -> **le sex ratio va se rééquilibrer** en faveur des femelles -> 50/50



Fisher parle d'égal « investissement parental »
et pas simplement du nombre de descendants mâles et femelles,
car ceux-ci peuvent ne pas consommer la même énergie

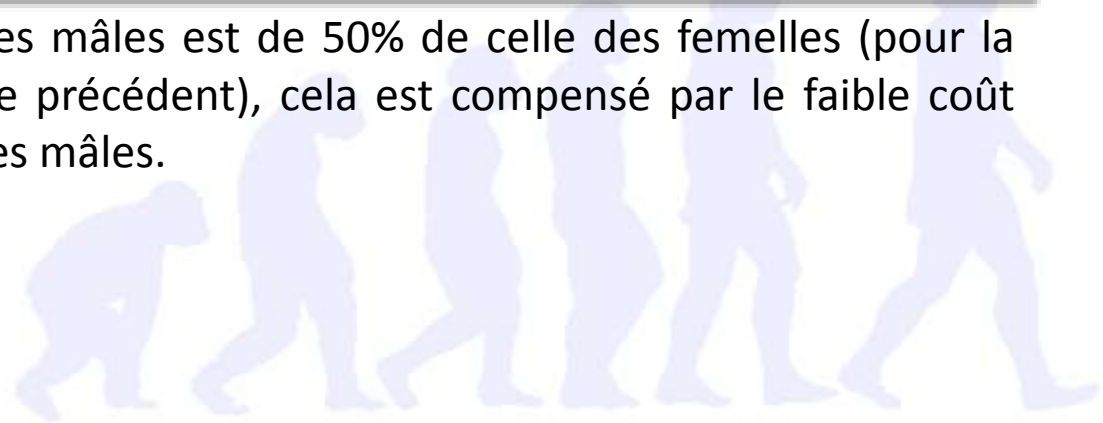
Exemple simple :

- supposons une espèce où les jeunes femelles soient beaucoup plus grosses que les jeunes mâles (araignées)
- Supposons que « produire » une femelle coûte deux fois plus d'énergie qu'un mâle (œuf plus gros ou soins aux petits). Notons « 1 unité » ce coût énergétique
- Si une femelle a comme énergie de reproduction 2 « unités », elle pourra produire soit 2 femelles, soit 4 mâles, soit 1 femelle et 2 mâles.



D'après Fisher, dans cette population à l'équilibre qui consomme deux fois plus d'énergie pour produire des femelles, il y devrait y avoir deux fois plus de mâles que de femelles.

car si à ce sex ratio, la fitness des mâles est de 50% de celle des femelles (pour la même raison que dans l'exemple précédent), cela est compensé par le faible coût énergétique de « production » des mâles.



La sélection naturelle peut conserver le polymorphisme, c'est la sélection balancée

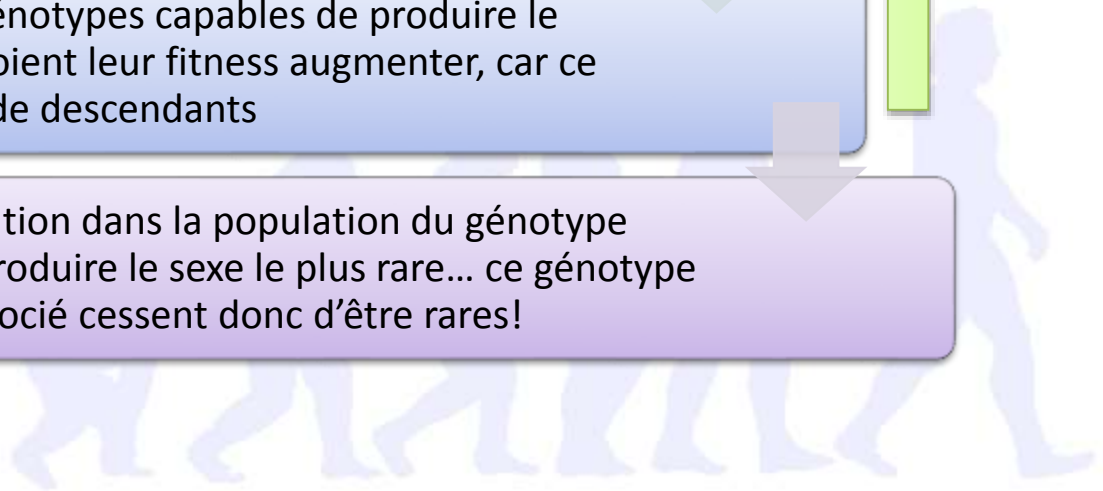
Perturbation du sex ratio de Fisher

Les individus du sexe le plus fréquent ont des difficultés à se reproduire

La valeur sélective de leur génotype baisse car ils ont moins de descendants

Inversement les génotypes capables de produire le sexe le plus rare voient leur fitness augmenter, car ce sexe produit plus de descendants

Il y a propagation dans la population du génotype capable de produire le sexe le plus rare... ce génotype et le sexe associé cessent donc d'être rares!



23.2. ... à condition que cette population soit panmictique

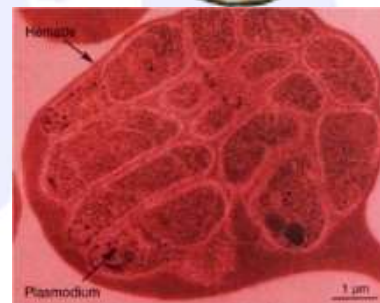
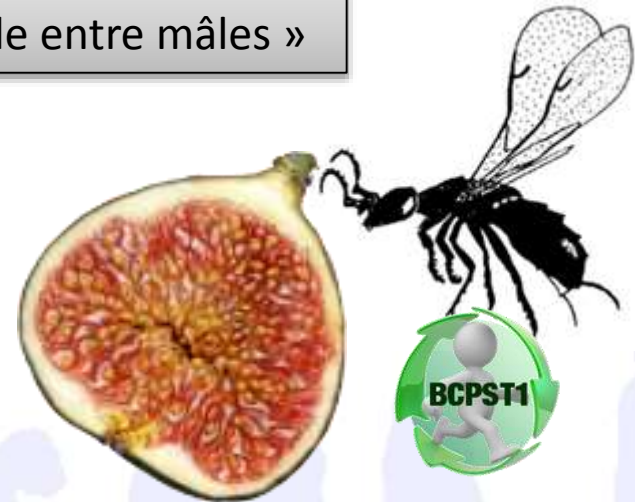
Pour les populations **fragmentées**, où les descendants du couple parental sont tous **confinés dans le même espace et s'accouplent ensemble**, la sélection peut favoriser un sex ratio qui n'est pas déterminé par la dépense énergétique relative de production des individus de chaque sexe. (Hamilton 1967)

Il y a **compétition locale entre mâles** pour l'appariement (avec leurs sœurs), et dans ce cas, **la sélection favorise la formation de femelles** qui de toute façon trouveront des mâles en ce lieu fermé pour s'accoupler.

Modèle de « la compétition locale entre mâles »

Exemple :

- Le pollinisateur de la figue (*Blastophaga psenes* L. ou blastophage), pollinisateur, compétition entre tous les descendants d'une même ponte dans une figue. Appariement avant que les femelles ne quittent la figue;
- *Plasmodium falciparum* (malaria, paludisme) dans une hématie



1. La sélection naturelle

- a) est la lutte des organismes pour leur survie
- b) est la survie de l'individu le mieux adapté
- c) est la reproduction de l'individu le mieux adapté
- d) est une hypothèse qui n'est pas testable
- e) s'exerce sur tous les caractères
- f) ne concerne que les individus à reproduction sexuée

2. l'adaptation

- a) est le résultat de la sélection naturelle dans un milieu stable
- b) est le processus de sélection naturelle, qui en triant parmi les phénotypes, crée une population plus performante dans ce milieu
- c) concerne tous les caractères d'une espèce
- d) est visible dans le plan d'organisation d'un animal

3. La phalène du bouleau est un exemple de

- a) sélection naturelle
- b) d'adaptation
- c) mélanisme industriel
- d) d'évolution rapide
- e) du fait que l'évolution n'a pas de direction prédéfinie, qui serait un progrès des espèces.
- f) de l'évolution d'une espèce

4. La valeur sélective

- a) s'applique seulement aux génotypes
- b) est la fertilité d'un individu
- c) est la survie d'un individu
- d) est l'adaptation d'un organisme à son milieu, c'est pourquoi le mot anglais est fitness
- e) est le coefficient de sélection
- f) indépendant de la fréquence du génotype considéré
- g) indépendant du milieu
- h) indépendant des autres allèles présents dans le génome

5. la sélection

- a) est dite naturelle si elle aboutit à une adaptation de l'organisme à son milieu
- b) tend toujours à l'adaptation de l'organisme à son milieu
- c) tend vers la complexification des organismes
- d) peut éliminer le polymorphisme
- e) peut maintenir le polymorphisme

6. les animaux sont "adaptés à leur milieu" car

- a) ils ont eu une stratégie adaptative au cours du temps
- b) c'est la direction de l'évolution
- c) la sélection favorise les génotypes les plus adaptés
- d) leur milieu n'a pas changé pendant une longue période

La diversité génétique d'une population est maintenue ou réduite par la sélection

Apparition de variants héréditaires dans la population

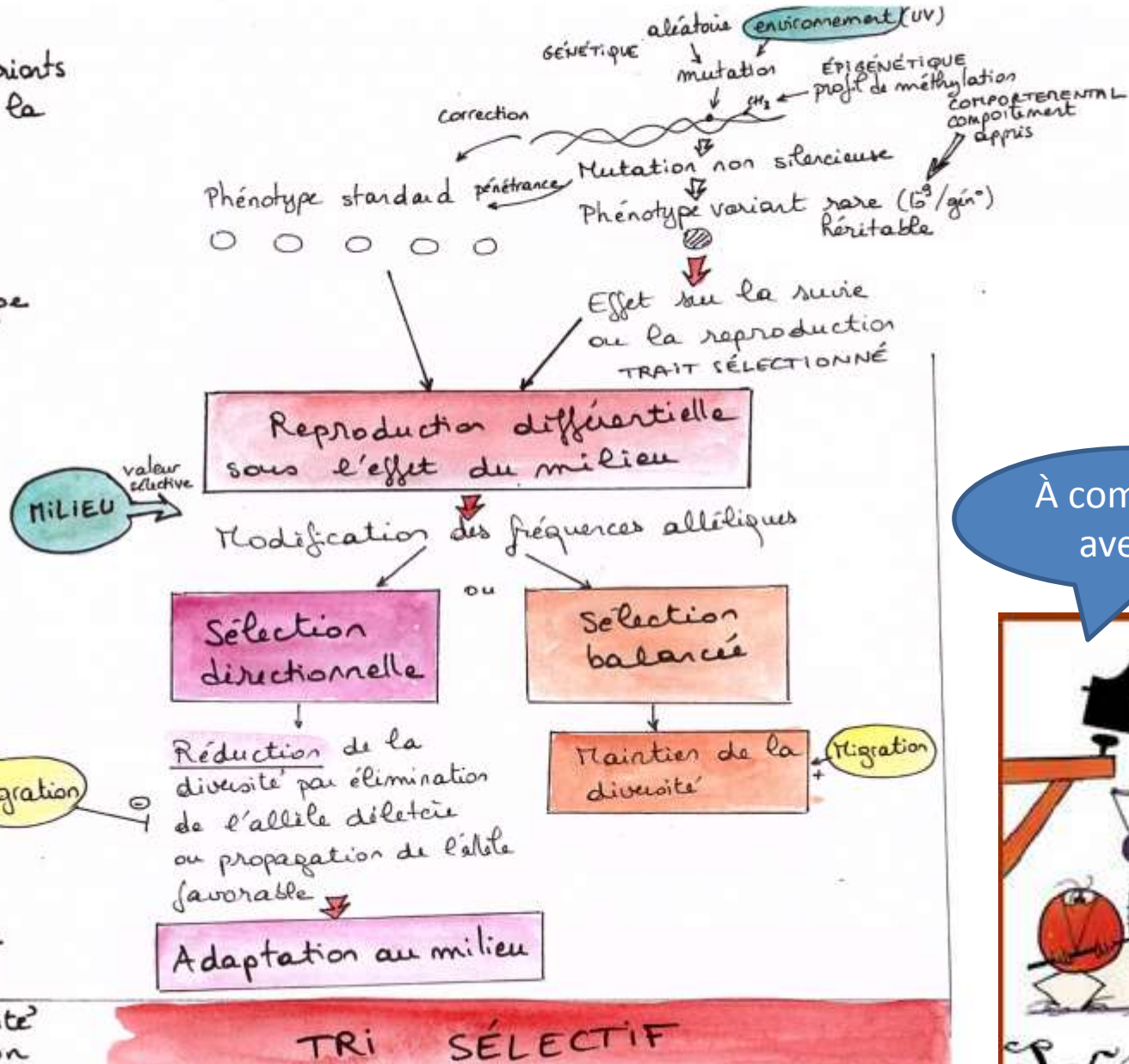
Effet selon le type de variant

Mécanismes

Effet à court terme

Effet à long terme

Effet sur la diversité de la population



À compléter avec III



Schéma bisan



A RETENIR

La sélection naturelle **trie** les variants apparus par mutation, et ne conserve que les plus avantageux en terme de **succès reproducteur potentiel**.

- Généralement la sélection conduit à une **réduction de la diversité génétique** par une sélection directionnelle, mais parfois la sélection (dite balancée) maintient au contraire cette diversité.
- **Seuls les caractères hérithables présentant des variations et ayant une influence sur la survie et la fertilité sont soumis à la sélection naturelle**
-> **tous les organismes évoluent** (pas de « fossile vivant », ni d'organisme vivant « primitif »)
- La **valeur sélective** d'un caractère hérithable est sa contribution au succès reproducteur potentiel. Inversement, on définit le **coefficient de sélection** de ce caractère.
- La valeur sélective d'un caractère **dépend du milieu** (environnement + congénères), et parfois de la fréquence du caractère dans la population. Elle peut donc **changer** avec le temps.
- L'évolution n'est pas un « progrès » ou une « complexification croissante », elle peut parfois être simplificatrice (évolution régressive de parasites).
- **Elle n'a ni direction, ni but** puisqu'elle change avec le milieu, et donc le temps.



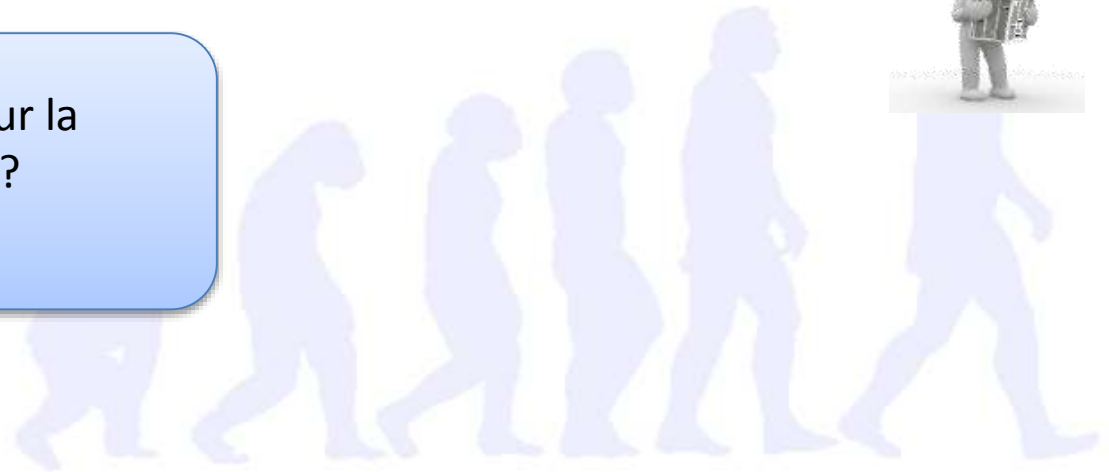
Avons-nous besoin de l'hypothèse
d'un Horloger/ Dessen intelligent?

« Et Dieu dans tout ça ? » Lorsque Napoléon demanda au physicien Pierre-Simon de Laplace pourquoi il ne faisait jamais référence au Créateur dans les cinq volumes de *Mécanique céleste*, le savant répondit sans ambages : « Sire, je n'avais pas besoin de cette hypothèse. »

Pourquoi?

Et les caractères sans effet sur la
reproduction ou la survie?
Ils n'évoluent pas?

Culture
générale



3. La dérive génétique exerce un tri aléatoire d'autant plus important que la population est petite, et peut agir sur les traits neutres

Problématique



La sélection est-elle le seul mécanisme de l'évolution?

d'où vient le fort polymorphisme des séquences génétiques, puisque la sélection réduit voire élimine la diversité?



3.1. Dans une petite population, il y a fixation aléatoire d'un des deux allèles : c'est la dérive génétique

31.1. La dérive génétique exerce un tri aléatoire des allèles : expérience de Buri (1956) sur les drosophiles

- *Drosophila melanogaster* = mouche du vinaigre
- Mutant obtenu par rayons X puis croisements (Hunt Morgan, gènes liés) →
- Allèles bw et bw^{75}
- Exp précédentes → pression de sélection = 0
- Tubes toujours de 16 individus seulement; 8 mâles + 8 femelles hétérozygotes bw^{75}/bw = 50% de chaque allèle
- 107 bouteilles (=populations) indépendantes
- 19 générations
- Éclosion au bout de 10j → sélection au hasard de 8 de chaque sexe → description des phénotypes → remis (seuls) dans le tube → fécondation 4j plus tard



Figure 18 Recessive sex-linked white.

bw/bw = [blanc]
 bw^{75}/bw = [orangé]
 bw^{75}/bw^{75} = [yeux brun foncé],



Figure 20 Red eye of wild type.



Figure 21 Recessive autosomal sepia.

<http://www.cas.vanderbilt.edu/bsci111b/drosophila/flies-eyes-phenotypes.jpg>



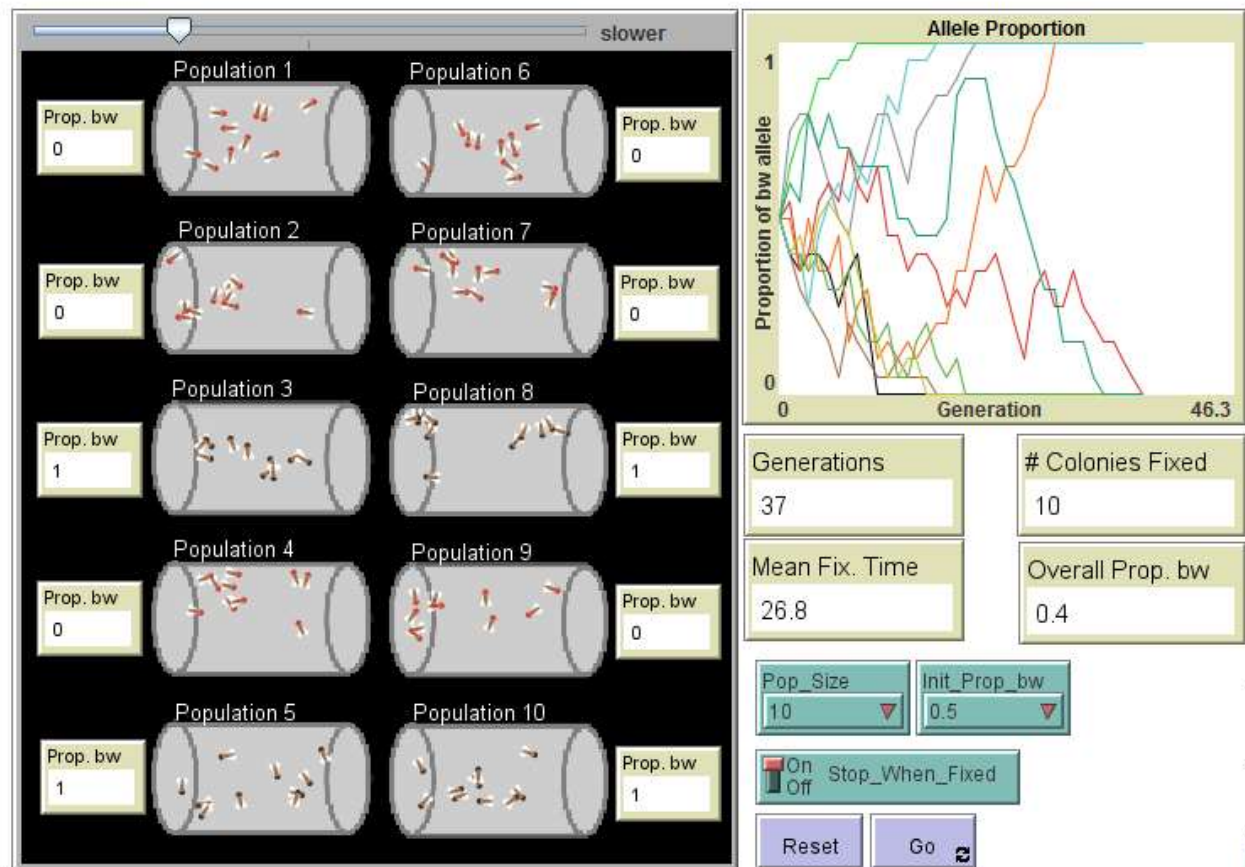


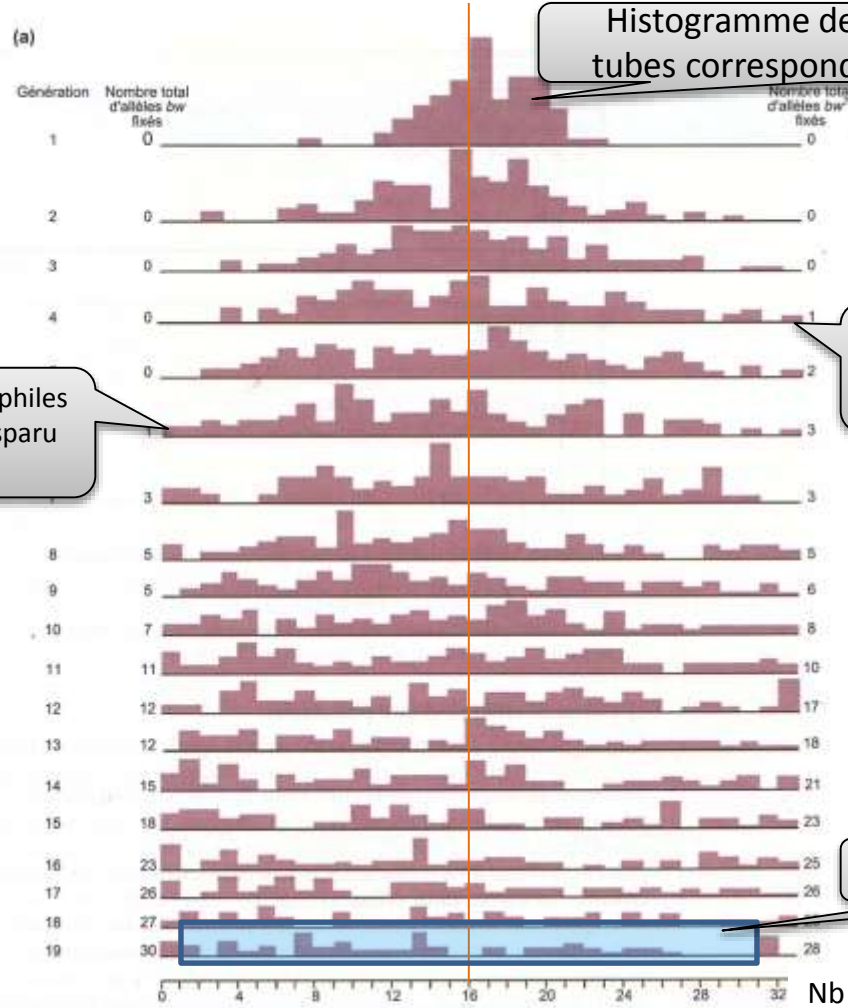
Refaire l'expérience de Buri... *in silico*!

→ virtualbiologylab.org/NewModels/Model_GeneticDrift.html
 Google Apps | bcpst | dessin | japon | Nature AMAP Porte | taiji | santé | musique | bouddhisme | Lycée Le

<http://virtualbiologylab.org/GeneticDrift.htm>

(!application bloquée par java, régler les paramètres de sécurité de java au mini, mettre la vitesse à 50% du réglage par défaut)





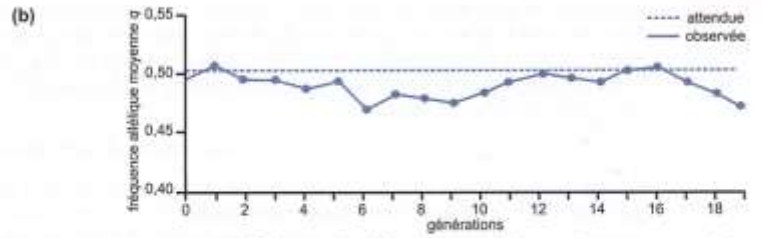
Histogramme de fréquence = nb de tubes correspondant à ce nb d'allèles

1 tube ne contient que des drosophiles à œil blancs -> l'allèle *bw75* a disparu de cette population

1 tube ne contient que des drosophiles à œil bruns -> l'allèle *bw* a disparu de cette population

Populations polymorphes

Nb d'allèles *bw⁷⁵* dans la population de 16 drosophiles



Pourtant la fréquence moyenne des allèles dans l'ensemble des 107 populations n'a pas varié

FIGURE 14.17 Évolution de la fréquence allélique dans une population d'effectif fini illustrée par l'expérience de Buri (1956).

(a) Distribution de l'allèle *bw⁷⁵* au cours de 19 générations de *Drosophila melanogaster* ; la population initiale comporte 16 individus dont le nombre est maintenu à chaque génération. Les histogrammes colorés correspondent à la distribution des 32 allèles. (b) Fréquence allélique moyenne observée de *bw⁷⁵* et attendue au cours des 19 premières générations.



Conclusion :

- **Une population évolue sans pression de sélection -> toutes les populations évoluent tout le temps, pour tous leurs caractères. L'évolution est un principe général et permanent.**



- En absence de pression de sélection, il y a avec le temps perte ou fixation aléatoire d'un des deux allèles. C'est la **dérive** génétique.
- La dérive génétique **réduit la diversité génétique de la population** (comme la sélection directionnelle), mais de façon **aléatoire**

Avec le temps, s'il n'y a pas de nouvelle mutation, les hétérozygotes disparaissent.



Certains caractères sont soumis à la sélection naturelle, et d'autres à la dérive génétique

Caractères qui ont un **effet** sur le succès reproducteur

Sélection naturelle

Tri des variants selon leur valeur sélective (fitness) pour ce **milieu**

Fixation dans la population de l'allèle le plus avantageux pour le succès reproducteur dans ce milieu

Adaptation

Caractères **sans** effet sur le succès reproducteur

Pas de sélection
= **dérive génétique**

Processus **aléatoire** influencé par la **taille** de la population

Fixation ou élimination **aléatoire** de certains variants

Polymorphisme

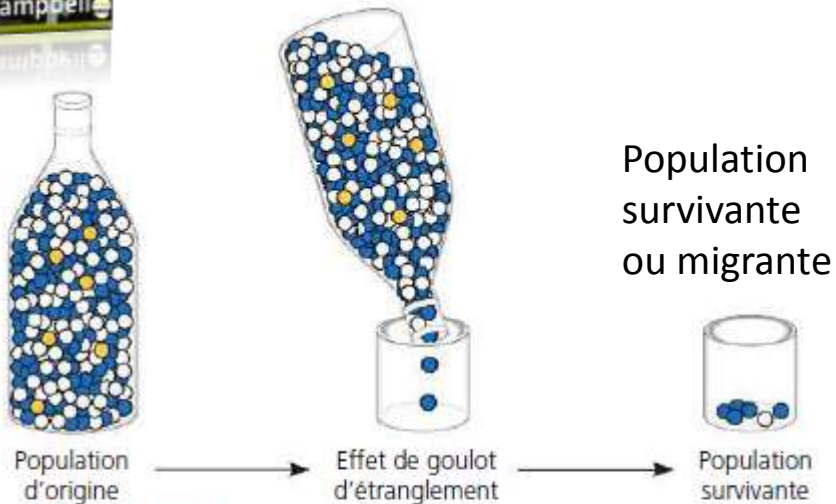


31.2. L'effet fondateur est un cas de dérive à cause d'un goulot démographique (effet bottleneck)

Un goulot démographique est une réduction très importante de la taille de la population



= goulot démographique
= effet *bottleneck*



▲ **Figure 23.10** L'effet de goulot d'étranglement. Pour illustrer l'effet de goulot d'étranglement et la réduction brutale et draconienne d'une population décimée par une catastrophe naturelle, on remplit une bouteille de billes de différentes couleurs. On l'agite ensuite pour en faire glisser quelques-unes par le goulot jusque dans le verre. Remarquez que, par hasard, dans la nouvelle population, les billes bleues sont surreprésentées par rapport aux blanches; quant aux billes jaunes, elles sont carrément absentes.

Ré-échantillonnage du pool de gènes

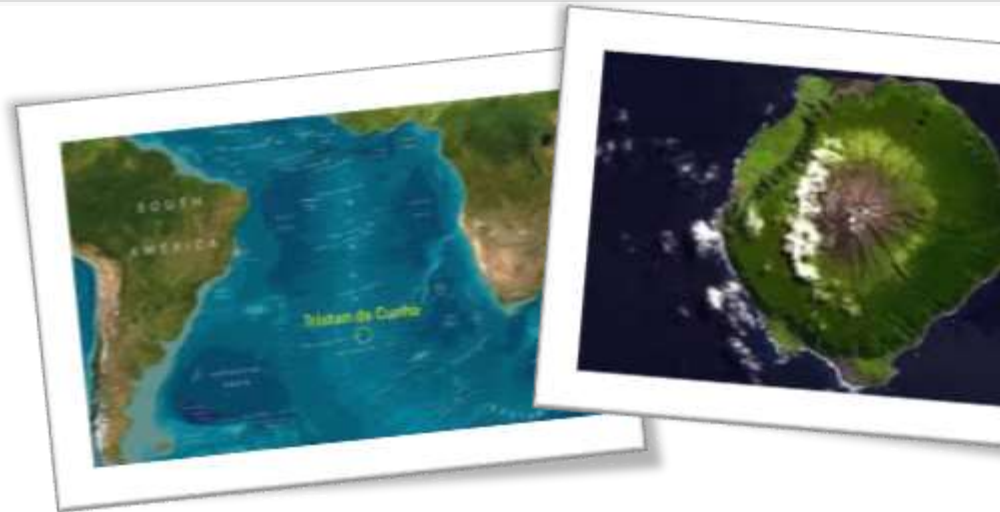
- > La nouvelle (petite) population n'est pas représentative de l'ancienne :
- > modification des fréquences alléliques
- > réduction de la diversité allélique

Causes de la réduction :

- Climat
- Environnement fluctuant
- Destruction ou pollution de l'environnement par l'homme
- **Migration d'un petit nombre d'individus qui colonisent une autre niche écologique dont l'espèce est absente = effet fondateur**



L'effet fondateur sur l'île de Tristan da Cunha reconstitué par la génétique



- Histoire dit :
« Colonisation par 7 femmes et 8 hommes en 1816 »
- 7 noms de famille typiques de l'île
- Comparaison des haplotypes du chr Y par les microsatellites
- Identification des généalogies, d'une mutation (3^e), et l'apport d'un étranger (4f) pas répertorié dans l'histoire-> Les noms correspondent bien à des descendants de 7 « mâles fondateurs »

European Journal of Human Genetics (2003) 11, 705–709.
doi:10.1038/sj.ejhg.5201022

Table 1 Y chromosome haplotypes found in the seven families on Tristan da Cunha

Family ^a	No. of males ^b	Haplogroup ^c	Haplotype ^d
1	5/5	R-M207	15-12-25-10-14-13
2	3/3	R-M207	14-12-24-11-13-13
3	9/13 4/13	R-M207 <i>R-M207</i>	14-12-23-11-13-13 <i>14-12-23-10-13-13^e</i>
4	8/9 1/9	R-M207 <i>R-SRY10831.2</i>	14-12-24-10-13-14 <i>16-12-25-10-11-13^f</i>
5	16/19 3/19	R-M207 I-M170	14-12-23-10-14-13 14-14-22-10-11-13 ^g
6	10/11 1/11	I-M170 R-M207	16-13-24-10-11-13 14-12-23-10-14-13 ^g
7	14/16 2/16	I-M170 R-M207	14-14-22-10-11-13 14-12-23-10-14-13 ^g

^aOut of respect for the sensitivities of the present inhabitants of Tristan da Cunha, numbers were arbitrarily assigned to the families in order to avoid identification. ^bNumber of males with the haplotype relative to the number of males tested in the family. ^cHaplogroups are defined by mutation as suggested by YCC.¹² ^dMicrosatellite haplotypes are based on the alleles (repeat numbers) at the following loci in the order DYS19, DYS388, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393. ^eMost likely derived from the haplotype associated with family 3 because of a single-step mutation at DYS391. ^fDue to introduction from the 'outside' – it does not match any Y lineages associated with surnames on the island. This haplotype differs from all other island haplotypes by the mutation SRY10831.2, a G to A reversion at the SRY10831 locus. ^gMost likely introduced from another family on the island.

Note: Haplotypes shown in bold are associated with the families or surnames on Tristan da Cunha. The two additional haplotypes are shown in italics.

La diversité génétique d'une population issue de l'effet fondateur dépend du nombre de fondateurs et des fréquences alléliques initiales

Comment lire ce graphique?

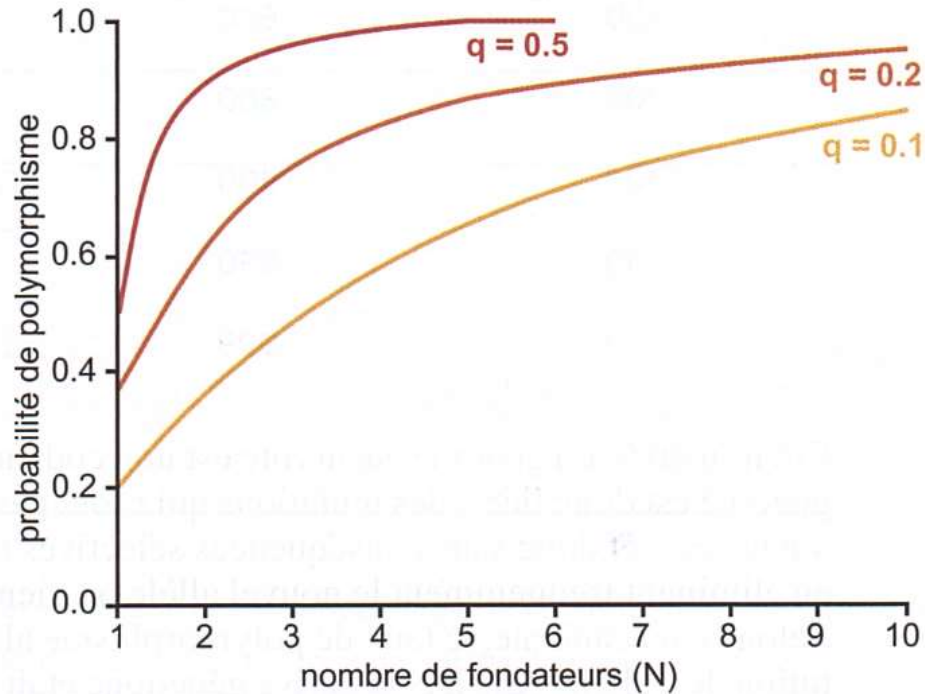
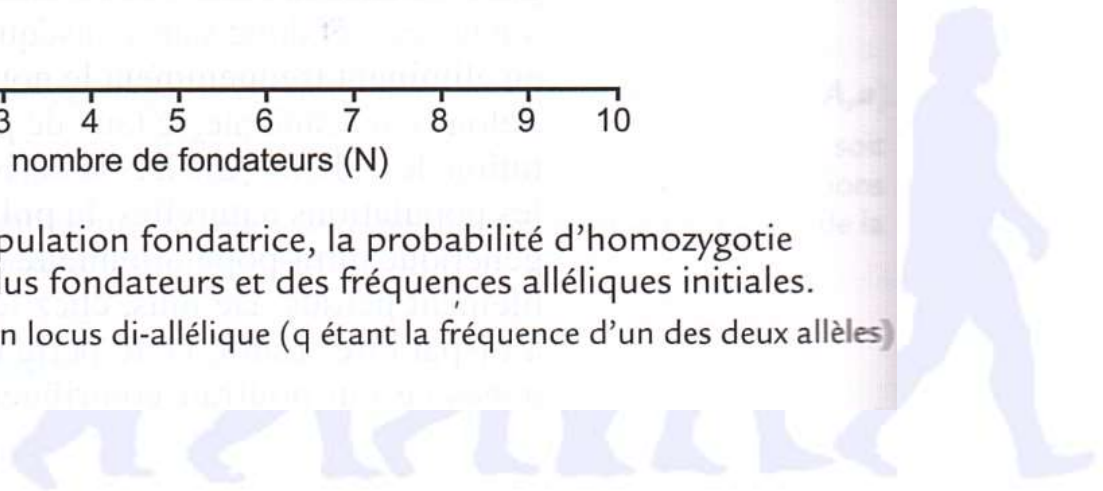


FIGURE 14.19 Pour une population fondatrice, la probabilité d'homozygotie dépend du nombre d'individus fondateurs et des fréquences alléliques initiales.

Ici, le polymorphisme correspond à un locus di-allélique (q étant la fréquence d'un des deux allèles) (Modifiée d'après Ridley, 1997).



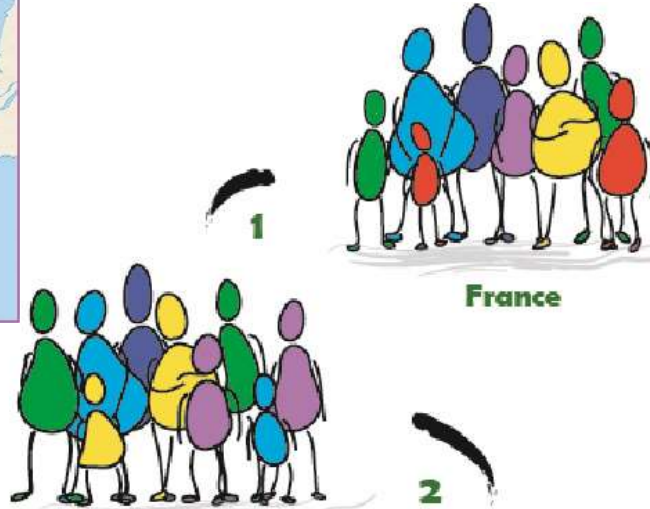


L'effet fondateur explique l'existence de zones de forte prévalence de maladies génétiques rares



1. Début du 17e siècle

10 000 immigrants de l'ouest de la France
-> vallée du Saint-Laurent
-> 6 millions de francophones du Québec.

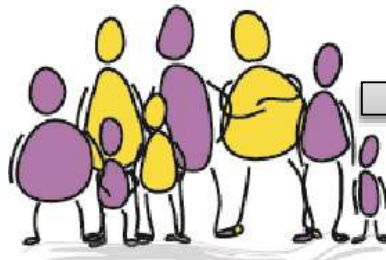
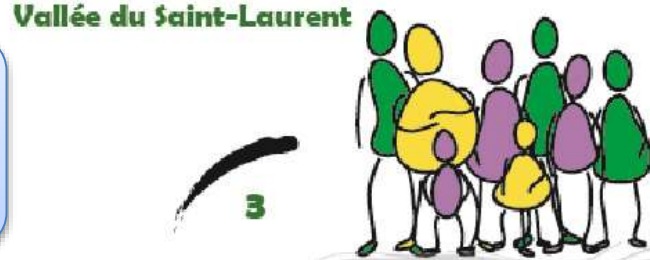


Vallée du Saint-Laurent

Québec : une zone présente un triple effet fondateur

Expliquez le lien entre effet fondateur et prévalence des maladies génétiques

2. Fin du 17e siècle:
Québec -> Charlevoix. La population s'accroît rapidement en raison d'une fécondité élevée.



Saguenay-Lac-Saint-Jean

- maladies héréditaires :
- **Spécifiques** de la région : l'ataxie de Charlevoix-Saguenay
 - **Surreprésentées** : la fibrose kystique
 - quasi **inexistantes** : l'hémophilie



3. Vers 1840:

Surpeuplement à Charlevoix -> Saguenay-Lac-St-Jean.



Dérive génétique



Change les **fréquences** alléliques de façon aléatoire

Réduit la diversité génétique en éliminant certains allèles

A un effet inversement **proportionnel** à la **taille** de la population

Peut **fixer** dans une très petite population des allèles **délétères**



L'effet fondateur, en réduisant la diversité génétique crée une sous-population qui peut produire un écotype voire une nouvelle espèce, si l'immigration est faible

Population initiale diversifiée

Effet fondateur = Émigration d'un nombre réduit d'individus



Perte de diversité génétique

Par **l'échantillonnage** des allèles à partir de la population initiale

- Changement des fréquences alléliques
- Certains allèles ne sont pas « choisis »

Par **réduction de l'effectif**

- Augmente fortement la **dérive génétique**
- La dérive élimine certains allèles

dérive

La nouvelle population peut former

Un écotype local

Une nouvelle espèce

Immigration faible ou absente

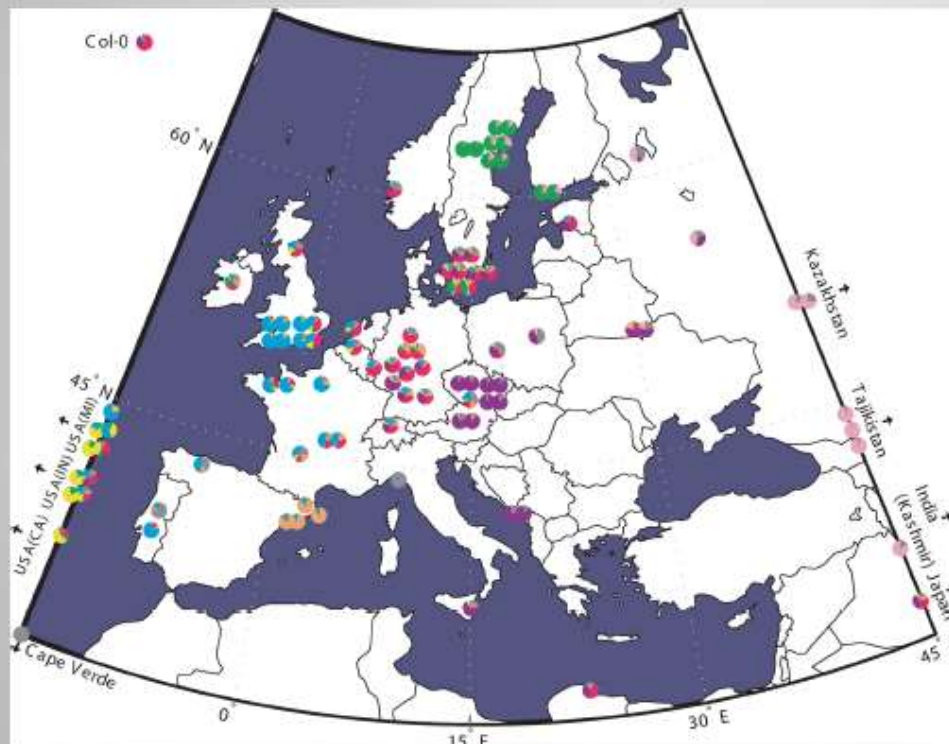


3.2. La dérive génétique est la seule à agir sur les traits neutres, mais est à l'origine du polymorphisme des traits sélectionnés

Problématique



Variation entre populations



Arabidopsis thaliana

- 17 000 polymorphismes (SNPs ou indels) issus de l'analyse de 876 séquences obtenues parmi 96 individus (44 000 000 pb)



Problématique



Taux de polymorphisme

- Proportion moyenne de *loci* polymorphe dans la population



Taux d'hétérozygotie

- Nombre moyen de *loci* hétérozygote chez un individu



Variabilité
génétique



Réduite
par la
sélection

Pourquoi ne disparaît-elle
pas avec la sélection?



Motoo Kimura



32.1. Les traits neutres subissent seulement l'action de la dérive génétique

La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire (1980)

Pourquoi y a-t-il autant de polymorphisme?
La sélection ne peut pas l'expliquer!

Hypothèse: la plupart des polymorphismes ne font pas l'objet de la sélection car ils sont « neutres » = aucun effet sur la survie ou la fertilité.
Ex: ADN non codant et non régulateur, 3^{ème} position des codons et mutation synonymes)

Étant neutres, ils subissent la dérive génétique (aléatoire).



Justifiez les exemples

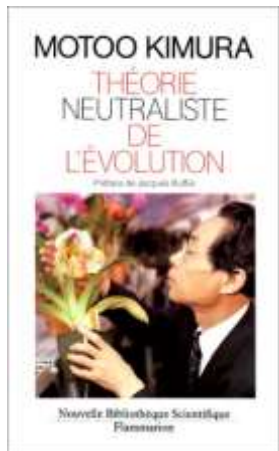


Kimura teste cette hypothèse à l'aide d'un modèle mathématiques basé sur les équations de diffusion, et qui suppose :

1. Le taux de mutation est constant dans le temps
2. La taille de la population est stable
3. Il y a un équilibre entre les mutations (qui créent des allèles) et la dérive (qui en supprime)



Motoo Kimura,
prix Darwin 1992



La dérive génétique des caractères neutres est à l'origine du polymorphisme

Métapopulation

Sous population 1

Sous population 2

Sous population 3

Dérive génétique pour le caractère neutre A

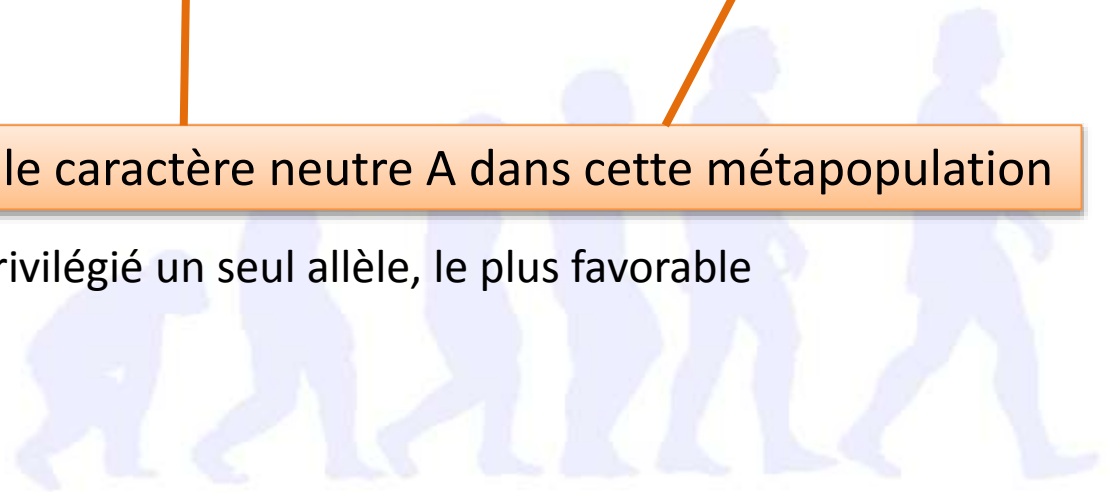
Fixation par hasard de l'allèle A1 et élimination des autres allèles

Fixation par hasard de l'allèle A2 et élimination des autres allèles

Fixation par hasard de l'allèle A3 et élimination des autres allèles

Il y a un **polymorphisme** pour le caractère neutre A dans cette métapopulation

La sélection aurait privilégié un seul allèle, le plus favorable



Les traits neutres évoluent seulement de façon aléatoire, par dérive génétique



Pas d'effet sur la survie
ni la reproduction
TRAIT NEUTRE

Transmission aléatoire
des variants à la descendance
DÉRIVE GÉNÉTIQUE

ENVIRONNEMENT
Côté biologique
effet fondateur

Résultat imprévisible

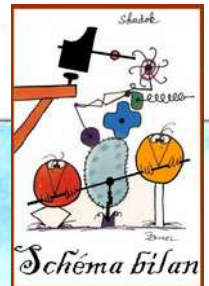
taille de la population
vitesse du processus

Fixation ou élimination
(aléatoire) du variant
Réduction de la diversité

Migration

Polymorphisme

PROCESSUS ALÉATOIRE





Les hypothèses de la théorie neutraliste ne sont pas toujours vérifiées

- taux de mutation n'est pas constant dans le temps. Sous certaines conditions de stress, par exemple, ce taux s'accroît sous l'influence des protéines de choc thermique (HSP).
- la taille des populations est rarement constante
- l'état d'équilibre mutation-dérive est rarement respecté.

...mais ce modèle reste « le modèle 0 »
qui permet de savoir si un caractère est sélectionné

- But : montrer qu'une mutation a une valeur adaptative = revient à tester l'hypothèse de neutralité selon les modèles de diffusion et à rejeter cette hypothèse.
- On calcule la diffusion de la mutation au sein de la population grâce aux équations fournies par la théorie
- on compare le résultat obtenu avec les observations par le biais de tests statistiques. Si les résultats théoriques diffèrent des observations, la mutation a une incidence sur l'adaptabilité de la population considérée.

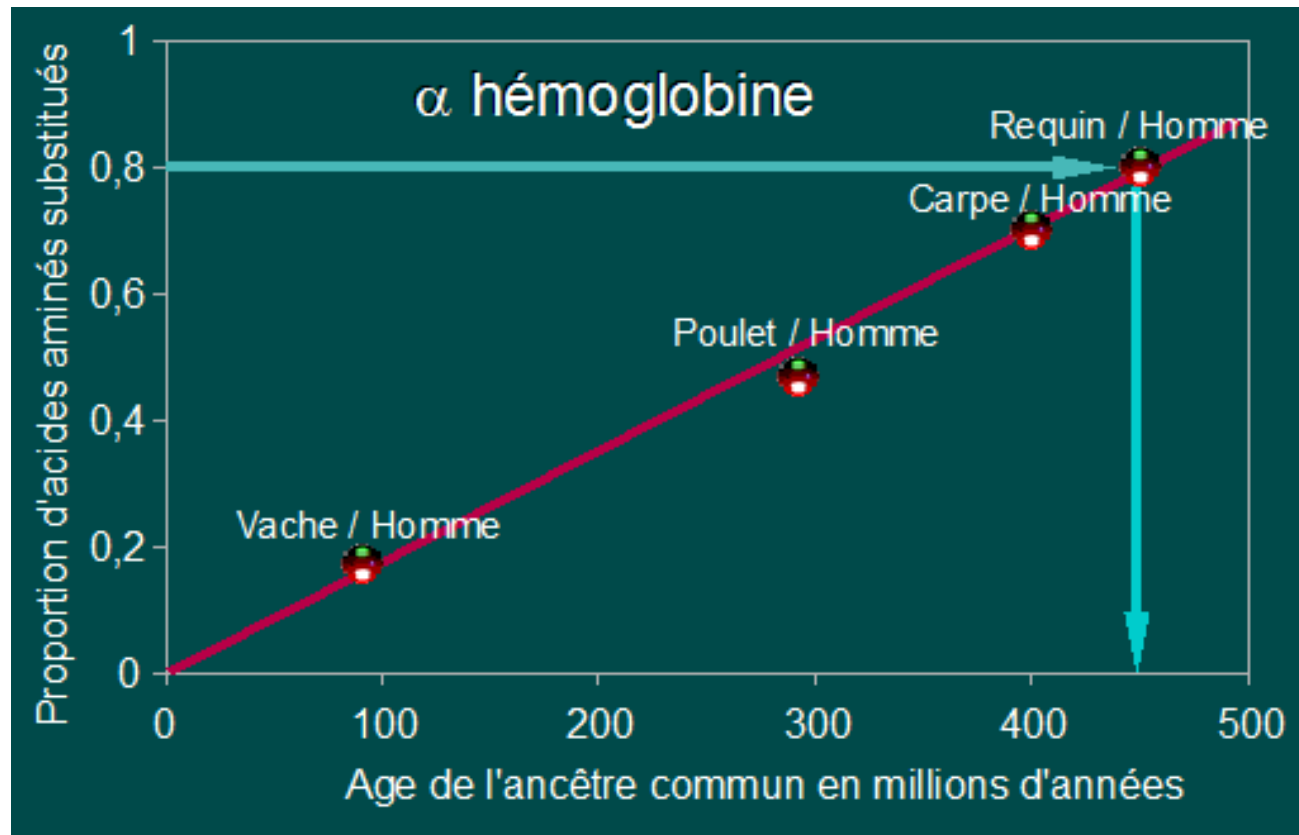




Source : Guy Drouin

32.2. Les gènes codant les traits neutres soumis à la dérive peuvent être utilisés comme horloge moléculaire

- 1962, Emile Zuckerkandl et Linus Pauling -> mutations des gènes codant pour l'hémoglobine-> vitesse proportionnelle au temps géologique-> hypothèse de l'horloge moléculaire



BCPST1



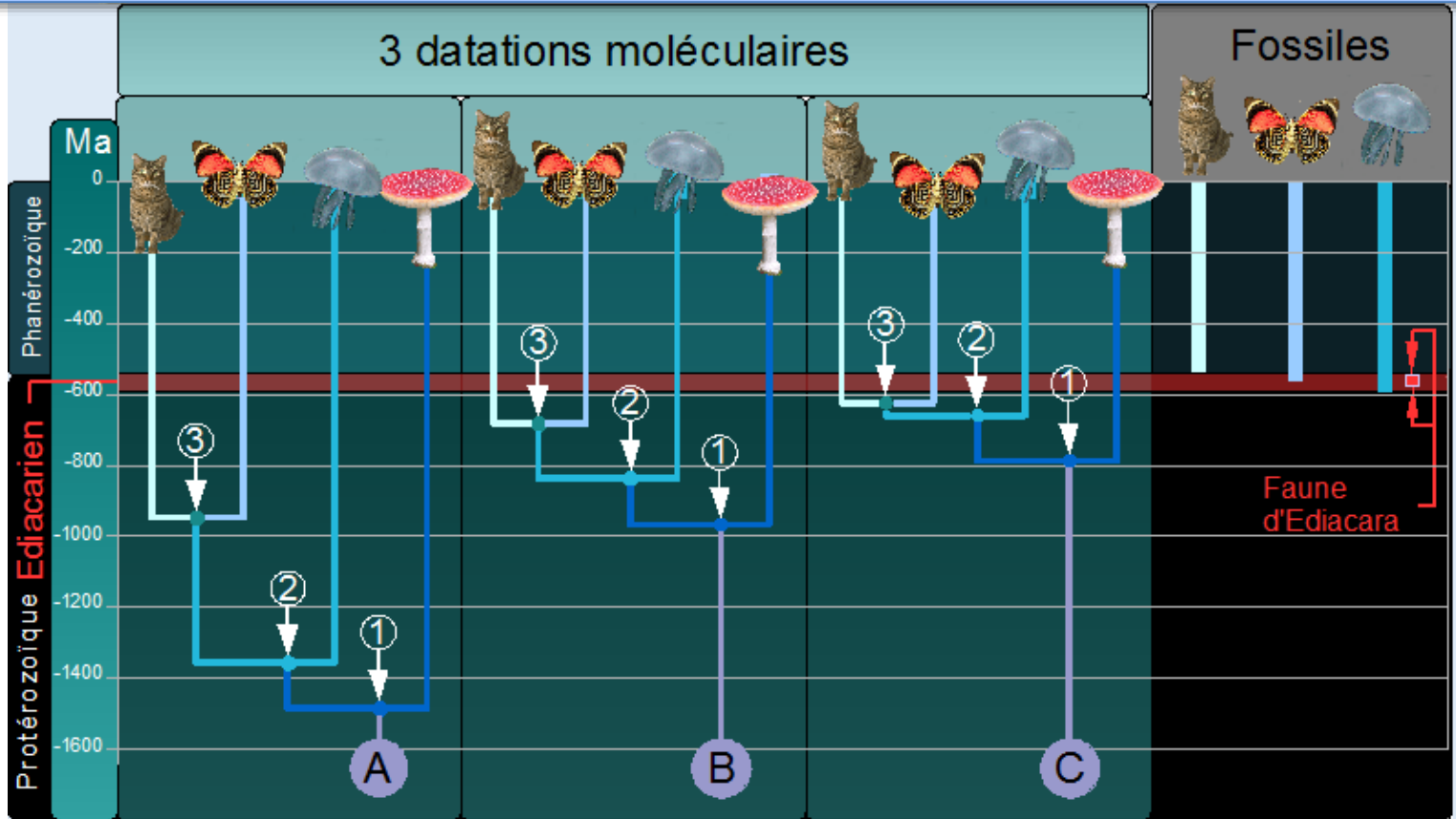
Réutiliser

phylogénie



Selon les horloges choisies ... on obtient une date différente!

Recul critique



Les arbres phylogénétiques ci-dessus ont été simplifiés de manière à ne conserver que les noeuds suivants :

- 1 - ancêtre commun des Opisthochontes (Métazoaires et Champignons)
- 2 - ancêtre commun des Métazoaires.
- 3 - ancêtre commun des Bilatéraliens.

A - d'après Hedges et al, 2004 (64 protéines, calibration : Vertébrés) ;

B - d'après Douzery et al, 2004 (129 protéines, calibration : Végétaux, Champignons, Vertébrés, Arthropodes) ;

C - d'après Petersen et al, 2005 (7 protéines, calibration : Insectes, Echinodermes, Mollusques).



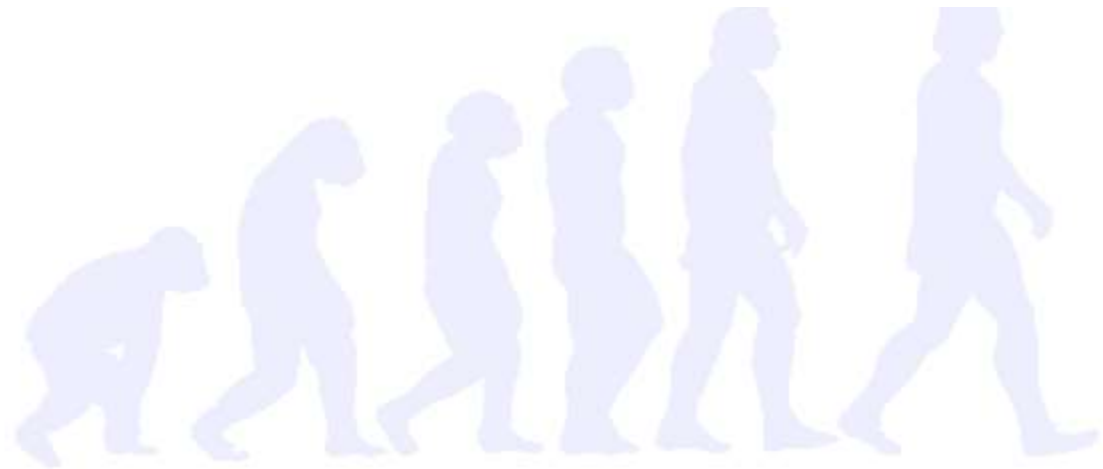


Faiblesses de l'hypothèse :

Recul critique



- **aucune idée du mécanisme à cette époque.**
- L'hémoglobine n'existant que chez les Vertébrés on ne pourra pas dater de divergence antérieure
- L'horloge ne fonctionnait pas à la même **vitesse** chez toutes les protéines. Celle du cytochrome C fonctionne 4 fois moins vite que celle de l'hémoglobine
- l'horloge d'une même protéine ne fonctionnait pas à la même vitesse dans toutes les lignés descendants d'un même ancêtre commun.
- Les datations paléontologiques sont entachées d'une certaine erreur et il faut parfois recalibrer les horloges



Solutions :

- un grand nombre de protéines prises chez un grand nombre d'êtres vivants appartenant à des lignées aussi différentes que possible.
- repérer les décalages dans les vitesses des horloges et de les corriger -> informatique :



- assouplir l'horloge moléculaire par des modèles statistiques plus sophistiqués (maximum de vraisemblance, méthodes bayésiennes) -> horloge moléculaire relaxée.
- plus précis, et plus en accord avec les données paléontologiques.

Recul critique



Ccl: l'utilisation de l'horloge moléculaire telle qu'on vous la propose en exercice (1 seule molécule et mutation à vitesse parfaitement constante) est une caricature de l'utilisation faite en recherche.



Quel est mécanisme de l'horloge moléculaire?



Gène codant un caractère neutre



Polymorphisme

des gènes codant des traits neutres

Horloge moléculaire
(avec une grande population)



Hypothèse de Kimura :

- mutation à vitesse constante pour les traits neutres
- Corollaire : *la comparaison des séquences **neutres** doit permettre de dater la divergence de deux espèces*
- Datation en phylogénie





Source : Guy Drouin



Mutation des traits neutres
Qui s'accumulent par dérive génétique



Oui, mais l'hypothèse de l'horloge reposait sur l'hémoglobine.
C'est bien une protéine qui a un effet sur la survie, non?



32.3. La dérive génétique « produit » du polymorphisme dans toutes les séquences, même celles des traits sélectionnés

Un « trait » neutre soumis à la dérive génétique peut être

- Un **caractère** neutre = sans effet sur la survie ni la fertilité (par ex une variation de couleur du pelage qui ne change pas le taux de prédation ni la sélection par les femelles)
- Une **séquence** neutre =
 - une partie non codante et non régulatrice d'un gène qui code pour un caractère sélectionné
 - La 3^{ème} base du codon dans une zone codante

Caractère sélectionné

Dérive génétique sur les séquences non codantes, non régulatrices, et la 3^{ème} base des codons

Sélection naturelle sur les séquences codantes et régulatrices

Caractère neutre

Dérive sur toutes les séquences

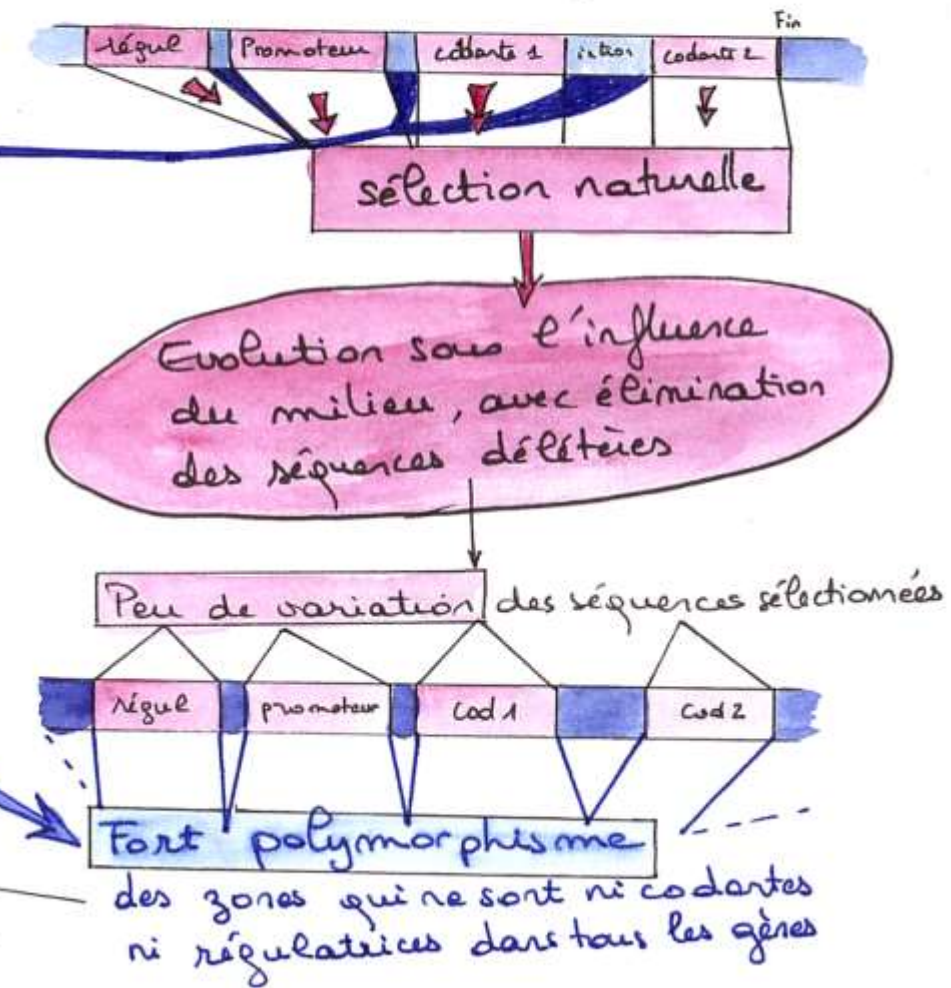
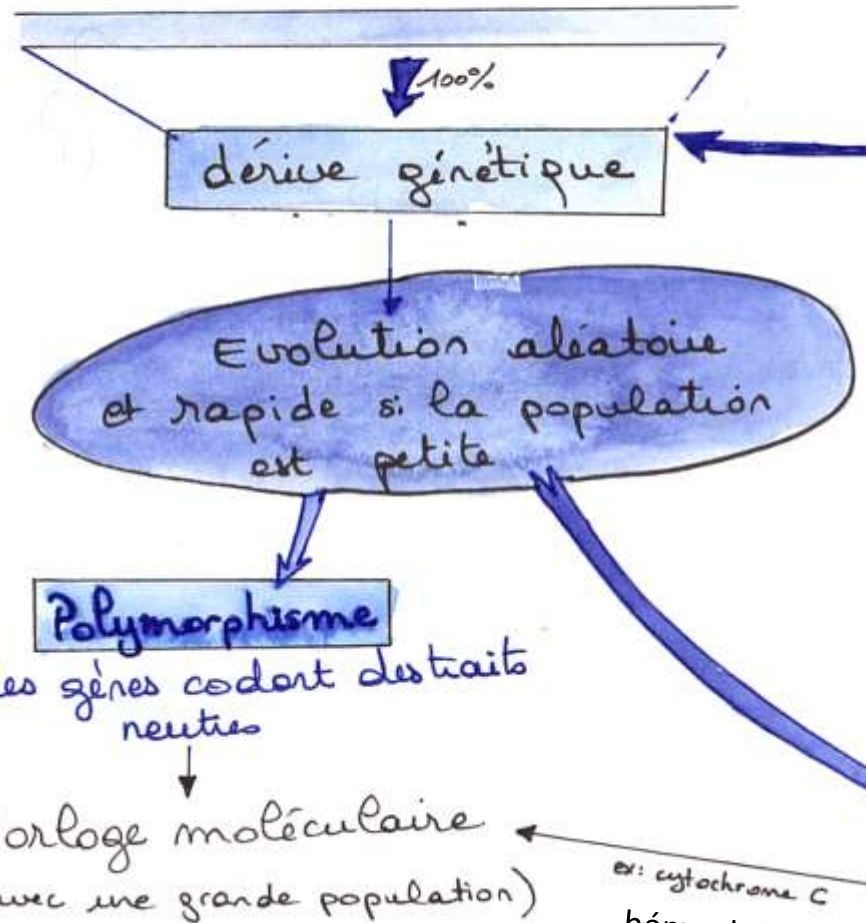


Les séquences génétiques évoluent par sélection et dérive



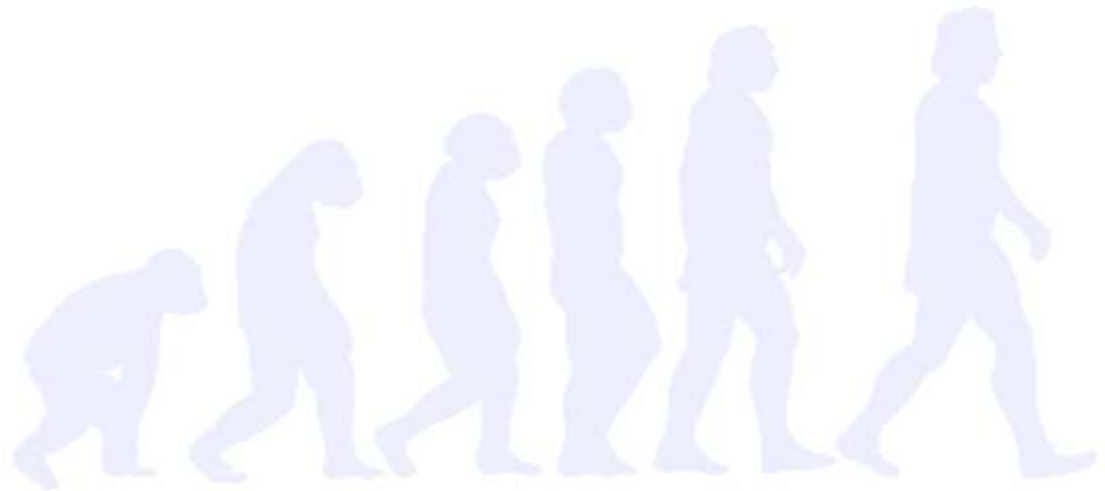
Gène codant un caractère neutre

Gène codant un caractère qui influence le succès reproductif de son porteur



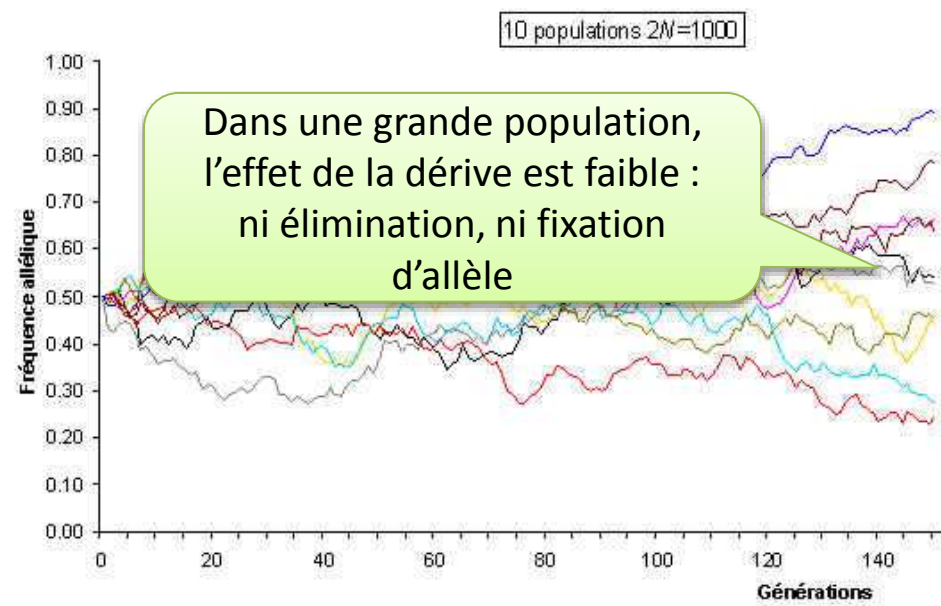
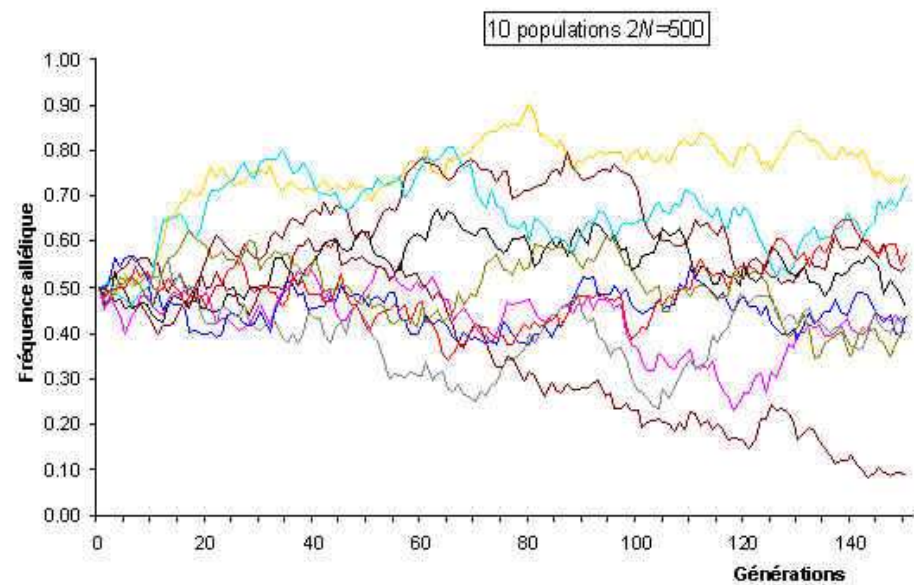
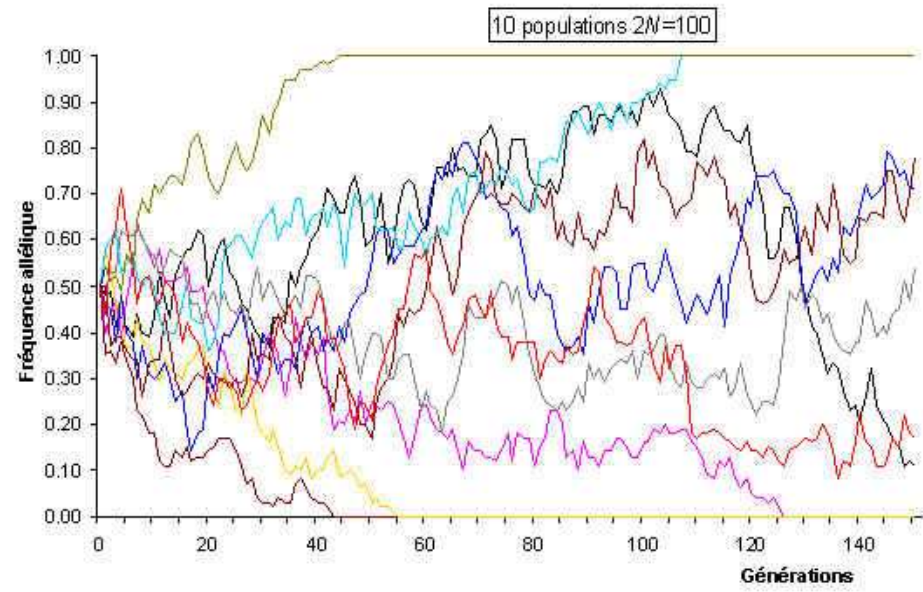
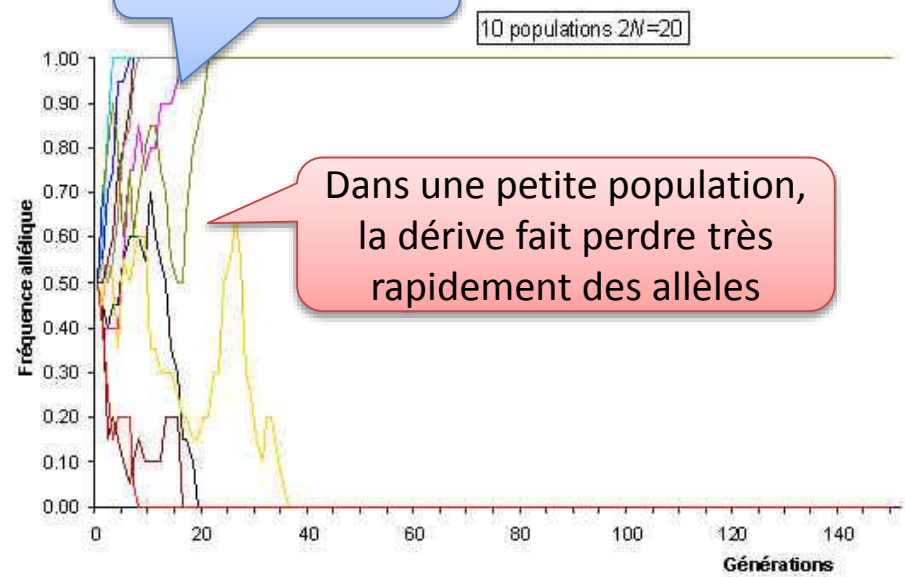
3.3. La taille de la population détermine la vitesse de la dérive génétique

Maths : http://genet.univ-tours.fr/EXCOFFIER/Laurent/GMDP_drift.htm#derive

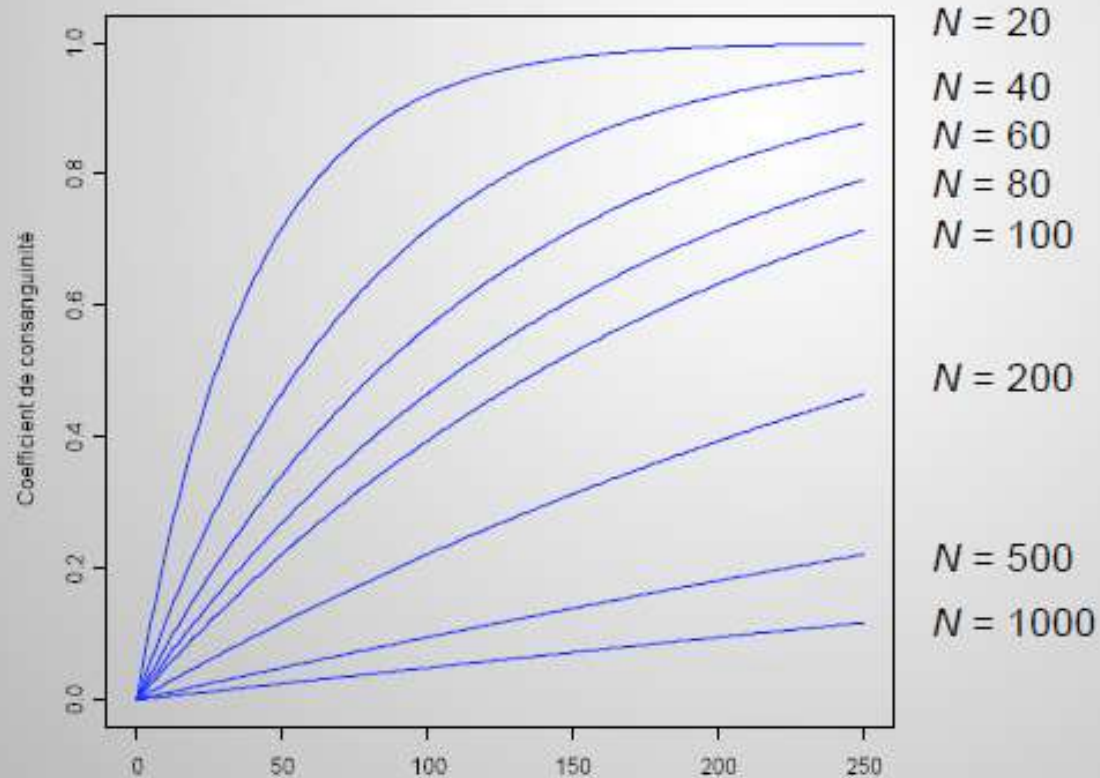


33.1. Plus la population est petite, et plus la fixation ou l'élimination d'un allèle est rapide

analysez



- La population tend d'autant plus vite vers l'identité (**homozygotie**) qu'elle est de petite taille



Pourquoi une population de petite taille évolue de façon imprévisible?

Pas à savoir!

Soit $Y[t+1] = X[t+1] / N = p[t+1]$, la fréquence de A à la génération ($t+1$), on a :

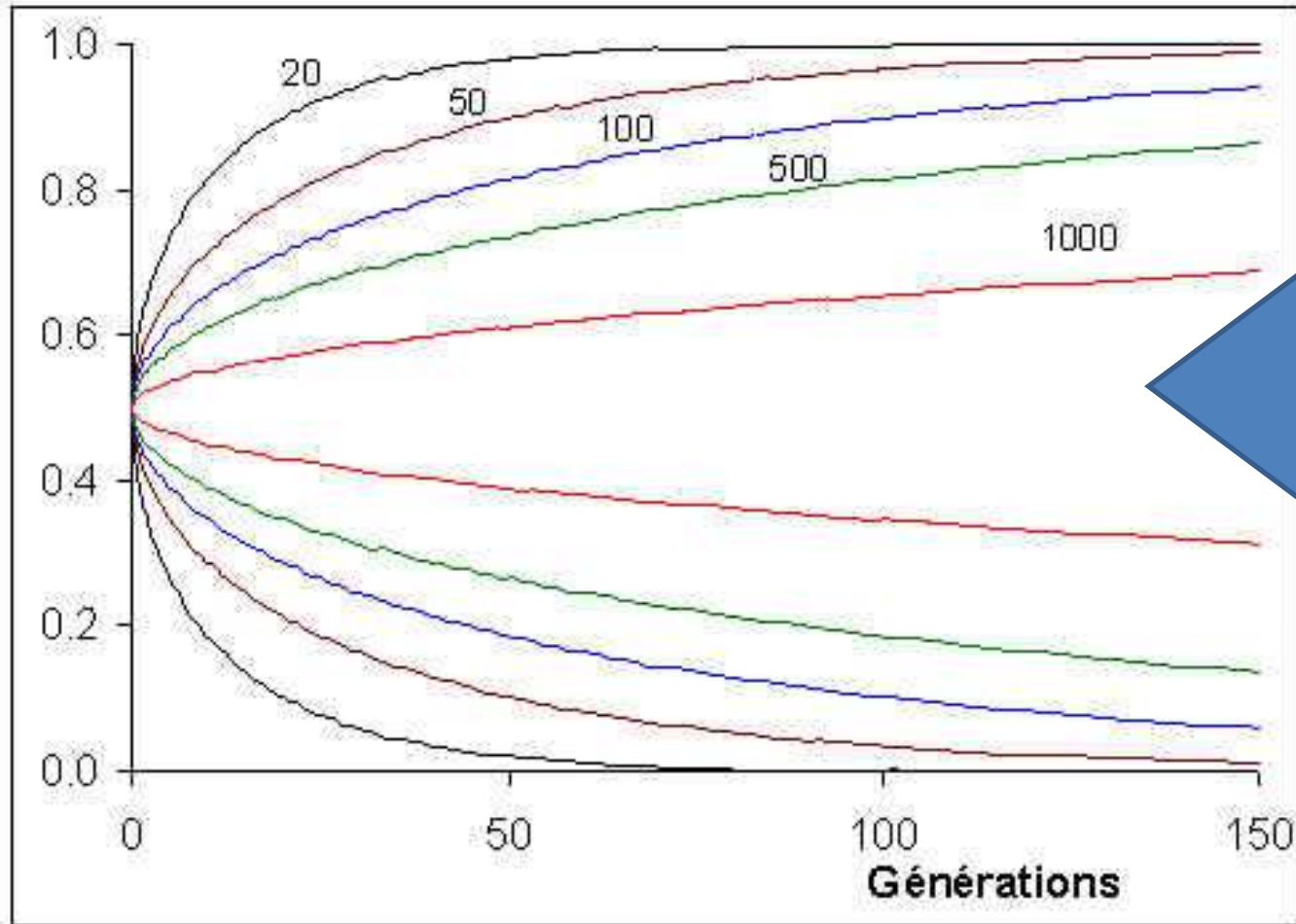
$$E(Y[t+1]) = E(p[t+1]) = E\left(\frac{X[t+1]}{N}\right) = \frac{E(X[t+1])}{N} = p[t]$$

$$V(Y[t+1]) = V(p[t+1]) = V\left(\frac{X[t+1]}{N}\right) = \frac{V(X[t+1])}{N^2} = \frac{p[t]q[t]}{N}$$

En **espérance**, la fréquence **ne change pas** d'une génération à l'autre, mais la **variance** est d'autant **plus grande** que **N est petit**



Sur la figure suivante, on a représenté, pour différents nombres d'individus ($2N$) dans la population, l'enveloppe $p_0=0.5 \pm \sigma(t)$.



Cette augmentation régulière de la variance des fréquences alléliques peut être utilisée pour calculer le temps de séparation de 2 grandes populations (sans migration), voire d'espèces



Source : Guy Drouin



33.2. L'effectif efficace est la taille de la population idéale pour laquelle la dérive s'effectue à un taux constant qui est celui de la population réelle

Problème : tous les individus ne participent pas forcément au processus reproductif, -> l'effectif de la population qui détermine le rythme de la dérive génétique n'est pas égale à la taille de la population -> c'est celui de **l'effectif des reproducteurs**, mais il faut aussi tenir compte de la structure reproductrice de la population (parentés et héritage des allèles) -> modèle mathématique



Ronald A Fisher



Sewall Wright

1920-1930

population idéale de Wright-Fisher :

- **taille constante,**
- **1 seule reproduction tous en même temps,**
- **pas de chevauchement des générations,**
- **pas de mutation**
- **pas de sélection**

C'est un modèle mathématique simplifié, pas la réalité!





On définit donc **l'effectif efficace de la population (ou taille efficace) N_e** comme l'effectif d'une population **idéale** (de Wright-Fisher) pour laquelle on aurait un degré de dérive génétique* **constant** équivalent à celui de la population réelle.

*même taux de dérive et même augmentation de consanguinité, ou de variance de fréquences alléliques.

N_e ne représente donc le nombre d'individus reproducteurs de la population **que dans le cas d'une population IDEALE.**
C'est un modèle mathématique simplifié, pas la réalité!



Je me reproduis plusieurs fois mais je cohabite avec mes descendants -> compétition

J'ai du mal à rencontrer des femelles car mon territoire est très fragmenté (par l'homme)

Je subis des mutations et la sélection naturelle, et ma fertilité est très faible...



Calculons l'effectif efficace N_e dans le cas de sexes séparés

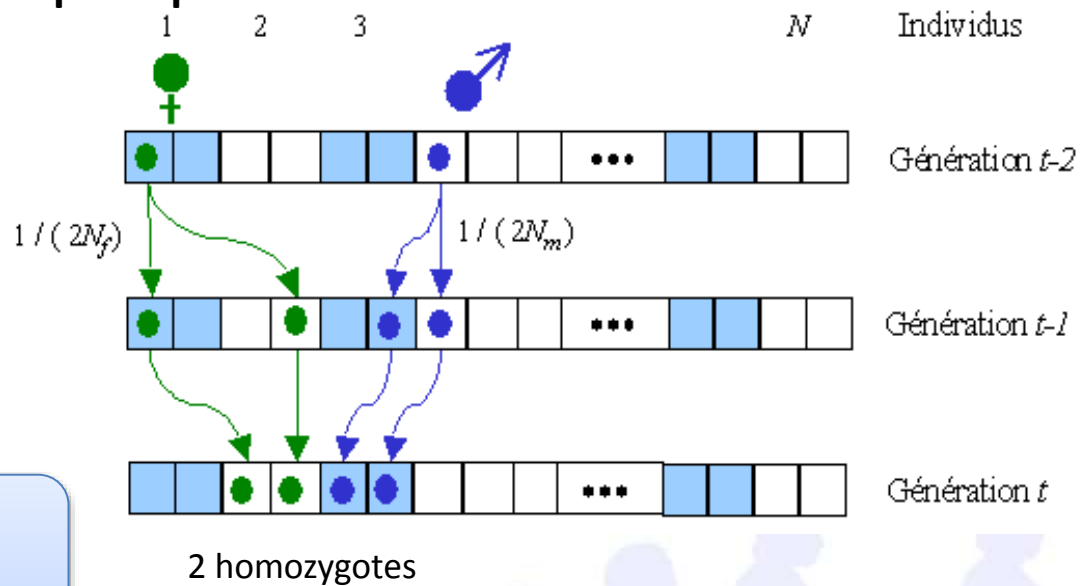
Prenons un cas très simple de

- reproduction sexuée avec sexes séparés
- Maturité sexuelle immédiate (simplificateur!)

1) **Sex ratio équilibré 50/50** -> $N_e = N = N_m + N_f$

2) Dans le cas où le **sex ratio n'est pas équilibré** :

Contrairement au modèle de Wright-Fisher, dans une population avec des sexes séparés, deux allèles ne peuvent être identiques chez un individu que par ascendance que 2 générations auparavant.



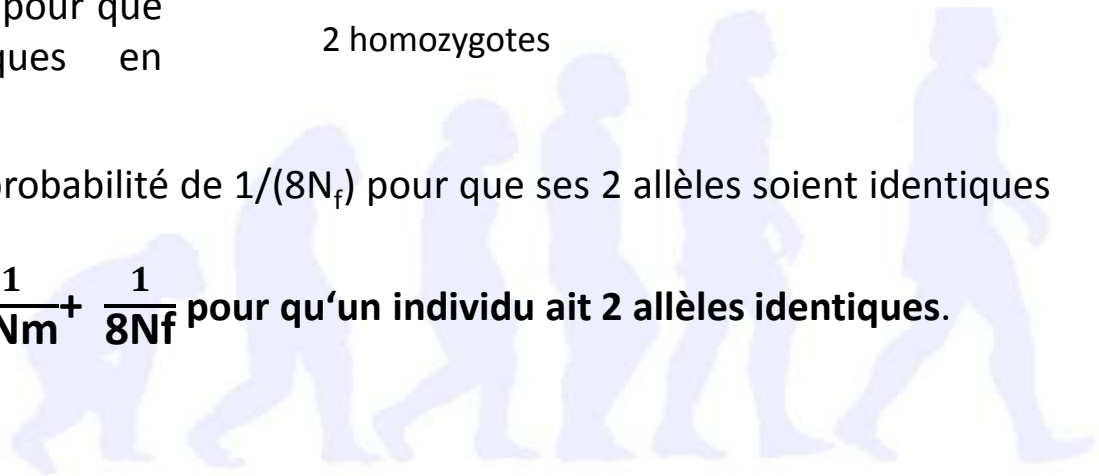
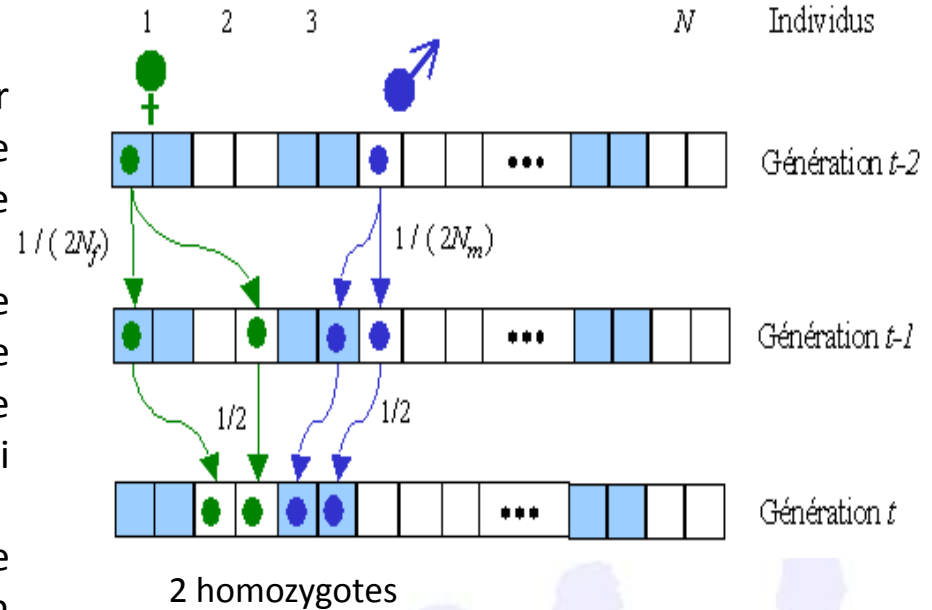
Quelle est la probabilité de transmission d'un gène d'une génération t-1 à la génération t?

Quelle est la probabilité de transmission d'un allèle d'une génération t-1 à la génération t?



Quelle est la probabilité d'obtenir un vrai homozygote ?

- Pour un individu quelconque, il peut avoir 2 allèles d'un gène identiques venant de son grand-père ou de sa grand-mère.
- N_m mâles et N_f femelles dans la population.
- Les individus de la génération $t-1$ peuvent avoir l'allèle bleu venant d'un mâle avec une probabilité $1/(2N_m)$ car chaque mâle a un autre allèle pour ce gène.
- Chaque parent de la génération $t-1$ a une probabilité $1/2$ de lui transmettre son allèle bleu, et donc une probabilité totale de $1/4$ que les deux allèles identiques de ses parents lui soient transmis.
- Il y a donc une probabilité de $1/(8N_m)$ pour que ses deux allèles soient identiques en provenance de son grand-père.
- Par le même raisonnement, il y a une probabilité de $1/(8N_f)$ pour que ses 2 allèles soient identiques en provenance de sa grand-mère.
- Il y a donc une **probabilité totale de $\frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$ pour qu'un individu ait 2 allèles identiques.**



Calculons l'effectif efficace

- Il y a donc une **probabilité totale** de $\frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$ pour qu'un individu ait 2 allèles identiques.
- Soit une population idéale (de Fisher-Wright) de taille N. Dans une population idéale, le taux de consanguinité (homozygotie) est $1/2N$ [admis]
- Par analogie, l'**effectif efficace de consanguinité** dans une population avec sexe séparé est:

$$\frac{1}{2N_e} = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f} \quad \rightarrow \quad N_e = 4 \frac{N_m \cdot N_f}{N_m + N_f}$$

Exemple : 100 mâles et 250 femelles. Calculez l'effectif efficace et interprétez. S'il s'agissait d'une espèce protégée, combien en voudriez-vous pour votre réserve naturelle?



Exercice de cours

$N_e = 285$ (et non 350!) et $N_e/N = 0,81$ -> Tout se passe comme si seulement 81% des individus participaient à la reproduction.

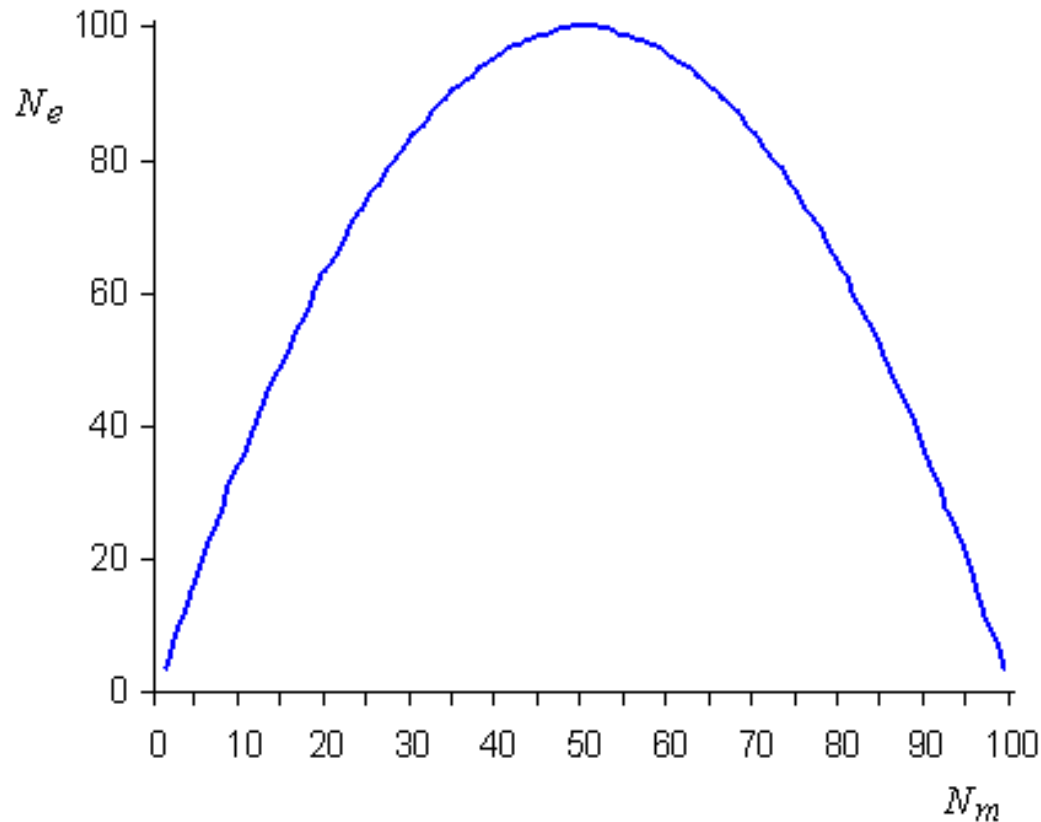
Il n'est donc pas nécessaire de nourrir 250 femelles (dont 81% se reproduisent) pour avoir la même évolution (dérive) que dans la nature. Si cette espèce est idéale, 100 mâles et 100 femelles donneront la même dérive, et 100% se reproduiront. Les 150 femelles restantes peuvent intéresser une autre réserve, qui a trop de mâles.

Suffirait-il d'en avoir 10 et 10?



Ccl : lorsque le nombre de mâles et de femelles différent dans une population, l'effectif efficace de la population va être considérablement réduit.

Dans le cas d'un appariement unique avec libre rencontre des partenaires:
Taille efficace en fonction du nombre de mâles dans la population



3.4. La dérive phylogénétique a réduit la diversité des dinosaures lors de la crise KT (crétacé-tertiaire)

En 2010, 41 scientifiques se sont accordés dans la revue Science sur le fait que la chute de l'astéroïde à l'origine du cratère de Chicxulub avait été l'événement déclencheur de l'extinction K-Pg (crétacé-paléogène)



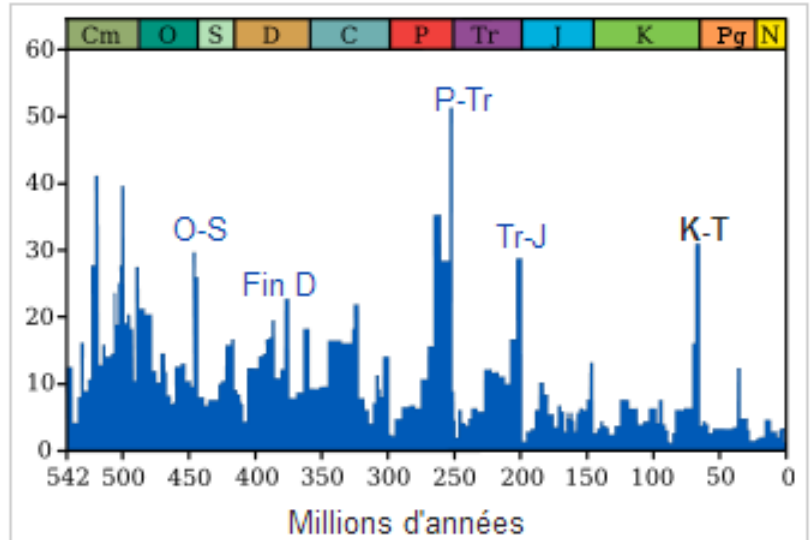
+ traps du Decan

La topographie radar indique l'anneau de 180 km de large du cratère de Chicxulub.



Wikipedia

Intensité des extinctions marines à travers le temps

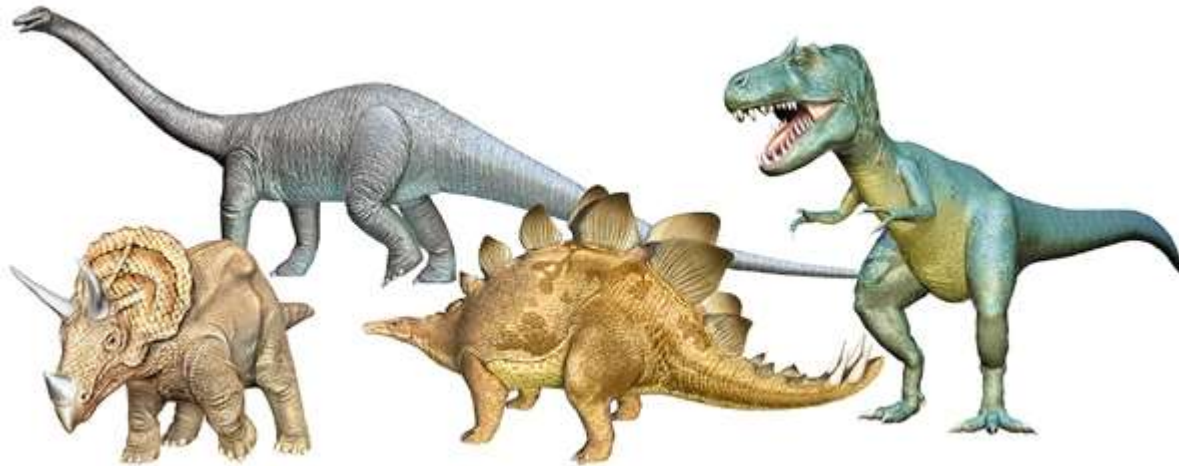


Le graphique bleu indique le pourcentage apparent (pas en nombre absolu) de genres d'animaux marins ayant disparus au cours d'un intervalle de temps. Il ne représente pas toutes espèces marines, mais seulement les espèces marines fossiles. Les 5 plus grandes extinctions sont liées, voir les extinction massives pour plus de détails.

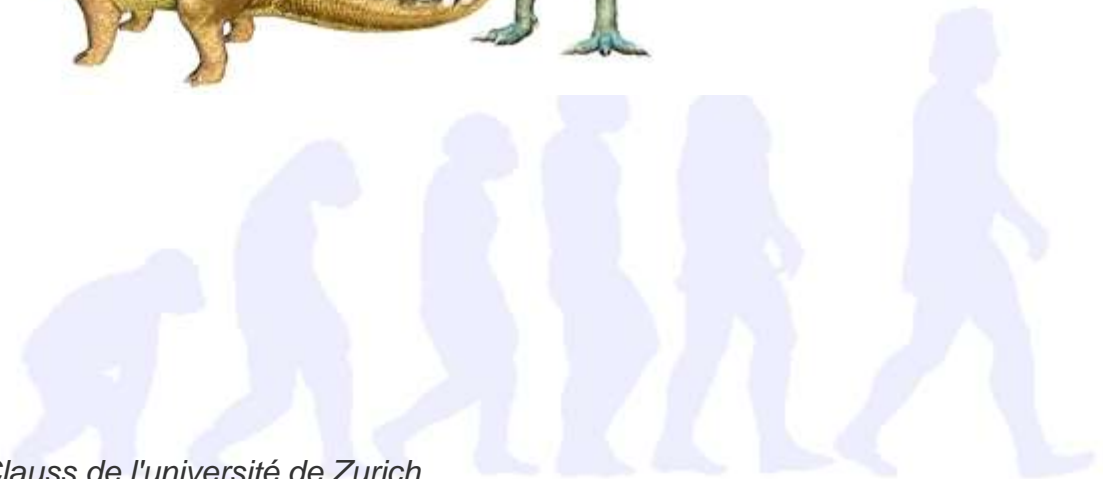


- Les chercheurs ont longtemps postulé que les grands animaux pesant entre 10 et 25 kilos ont disparus.
- De nombreux Mammifères dont le poids était inférieur à ce seuil, ainsi que les animaux plus gros sont apparus après cette disparition massive, **occupant les habitats délaissés**.
- Dans le cas des dinosaures, toutefois, aucune espèce n'est venue remplacer leur disparition. Ce qui a mené à leur extinction totale,excepté les oiseaux.

Pourquoi?

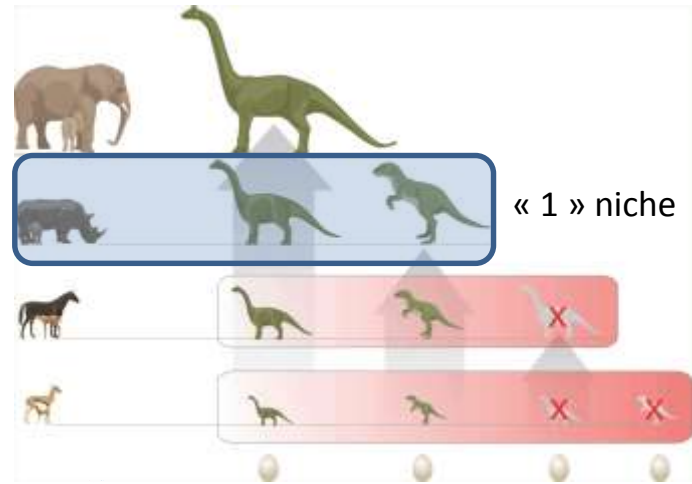


Daryl Codron et Marcus Clauss de l'université de Zurich



- Il y aurait une diminution de la diversité des dinosaures 10 Ma avant la crise crétacé – tertiaire. Ce constat a été établi sur les sites fossilifères d'Amérique du Nord, mais il a été montré qu'on ne peut PAS le généraliser à la planète, car à cette époque il y a diversification en Afrique et Asie. (David Fastovsky 2004)
- Un élément présente peu de diversité : **œufs + grande taille**

On parle de **dérive phylogénétique** quand elle affecte tout un clade (ici les dinosaures)



- les mammifères occupent diverses niches écologiques via différentes espèces,
- les dinosaures occupèrent **les « mêmes » niches avec très peu d'espèces, au fur et à mesure de leur croissance.** Par conséquent, il n'y avait pas de place pour les espèces de petite et moyenne taille.
- cette absence de diversité fût désastreuse durant l'extinction des dinosaures : **il n'y eut pas assez de petites espèces survivantes pour réoccuper les niches laissées vacantes,** pour le plus grand bonheur des mammifères.



Pourquoi des petits si petits chez les Dinosaures?



- Une femelle éléphant est 22 fois plus lourde que son éléphanteau. Une maman dinosaure, pouvait être 2500 fois plus lourde que son bébé.
- L'énorme différence de taille entre les dinosaures bébés et leurs parents était causée par la **limite de la taille des œufs**. Plus l'œuf était gros, plus sa coquille était épaisse. L'embryon a besoin d'oxygène pour croître, et l'épaisseur de la coquille limite sa croissance.
- **Les bébés mammifères occupent les mêmes niches écologiques que leurs parents. Mais les dinosaures occupaient ceux de leurs parents et la leur** ; ainsi, ils devaient passer plusieurs stades de croissance : des animaux de petites tailles à la taille moyenne et ensuite aux animaux de grandes tailles.
- *"l'absence d'espèces de petites et de tailles moyennes était due à la concurrence entre dinosaures ; chez les mammifères, il n'existait pas un tel écart. »*
- Les données montrent que les dinosaures de petites et moyennes tailles n'avaient pas suffisamment d'espèces pour remplir cette niche de taille, ce qui n'était pas le cas des mammifères.

Codron, D. et al., [Ontogenetic niche shifts in dinosaurs influenced size, diversity and extinction in terrestrial vertebrates](https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0240), Biology Letters, 2012. doi:10.1098/rsbl.2012.0240



7. la dérive génétique

- a) est l'évolution au hasard de tous les caractères
- b) est l'évolution au hasard de certains caractères
- c) décrit l'évolution au cours du temps des populations
- d) explique le polymorphisme au sein d'une espèce
- e) augmente le polymorphisme au sein d'une population

8. l'effectif efficace est

- a) le nombre minimal de reproducteurs pour maintenir une espèce
- b) le nombre minimal de reproducteurs éviter la dérive génétique
- c) le nombre de reproducteurs réels dans cette population
- d) inférieur à l'effectif de la population si le sex-ratio n'est pas de 1-1
- e) supérieur à l'effectif de la population si le sex-ratio n'est pas de 1-1



A RETENIR

Il y a réduction (et parfois maintien) de la diversité génétique produite par mutation, soit par un tri sélectif, soit par un processus aléatoire (dérive génétique)

La dérive génétique est d'autant plus importante que la population est petite

- En cas de **goulot d'étranglement** dû à une catastrophe ou un effet fondateur, il y a une **très forte réduction de la diversité génétique** de la population survivante ou fondatrice à cause du goulot d'étranglement lui-même (échantillonnage), mais aussi à cause de la dérive génétique qui lui succède.
- Cela peut produire des populations avec des **maladies** génétiques anormalement fréquentes, mais aussi des populations qui évoluent différemment de leur population « mère » et peuvent finir par donner une nouvelle **espèce**.

À l'échelle moléculaire, la dérive concerne tous les gènes

- Les traits **neutres n'évoluent que par dérive** génétique (ADN non codant + gène sans effet sur la survie ni la fertilité)
- Les gènes codant pour des caractères sélectionnés ont des **séquences neutres** qui évoluent sous l'effet de la dérive (intron, 3^{ème} base)

La diversité génétique d'une population est maintenue ou réduite par la sélection et la dérive



Apparition de variants héréditaires dans la population

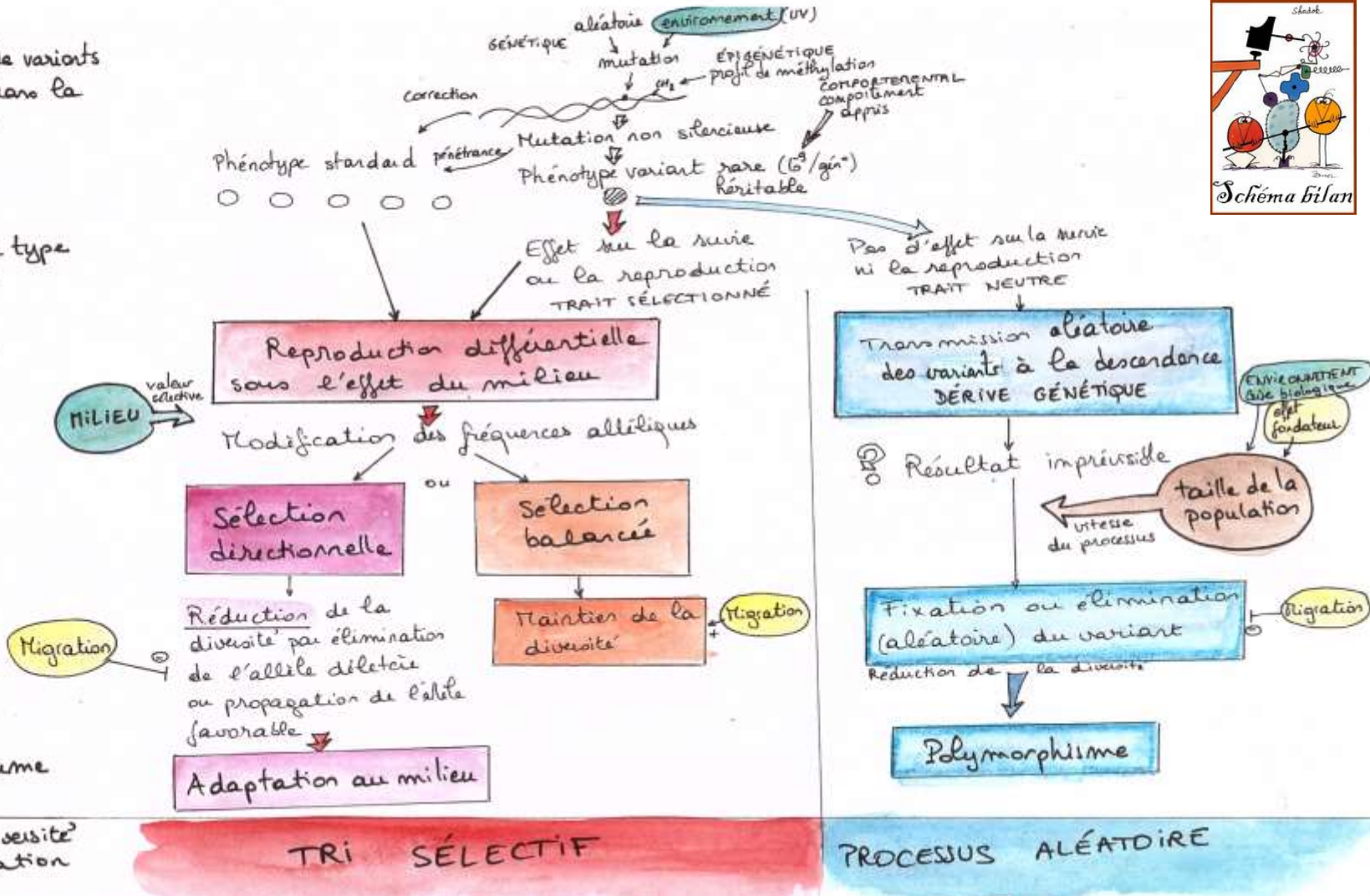
Effet selon le type de variant

Mécanismes

Effet à court terme

Effet à long terme

Effet sur la diversité de la population

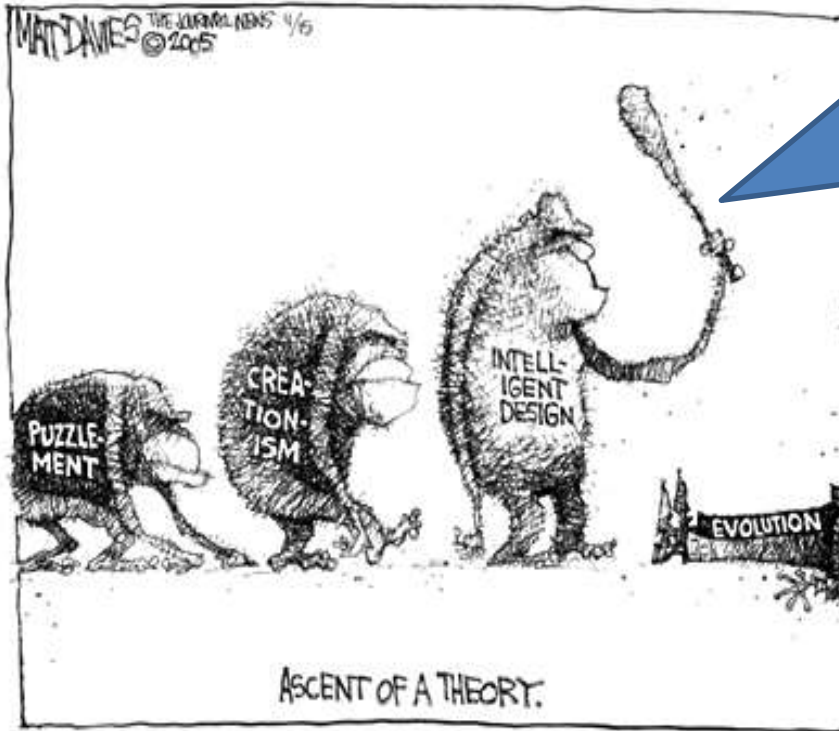


TRI SÉLECTIF

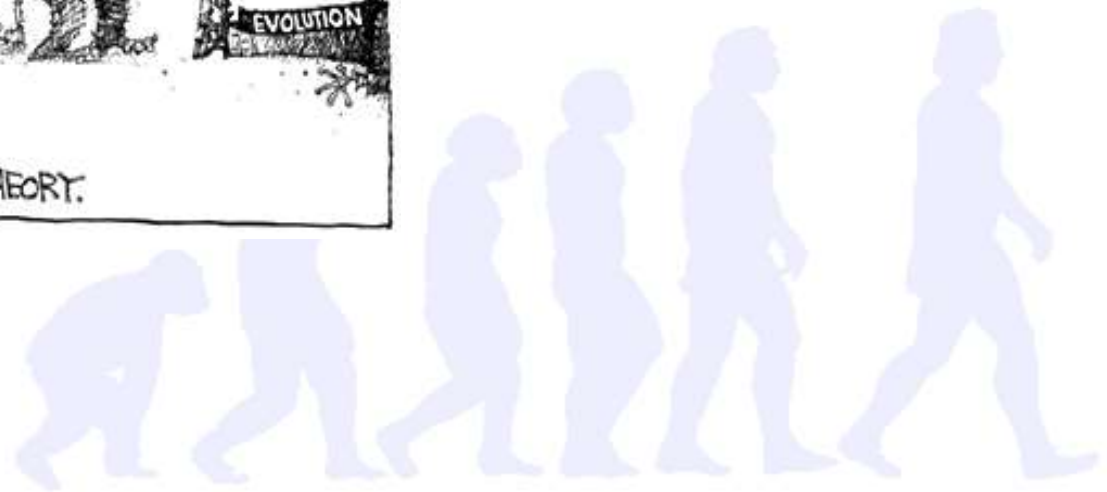
PROCESSUS ALÉATOIRE

4. Les isolements génétiques lors de la reproduction sexuée font apparaître les espèces, c'est la spéciation

Problématique



Tout ça c'est de la micro-évolution, vous n'expliquez pas du tout comment les espèces sont apparues!



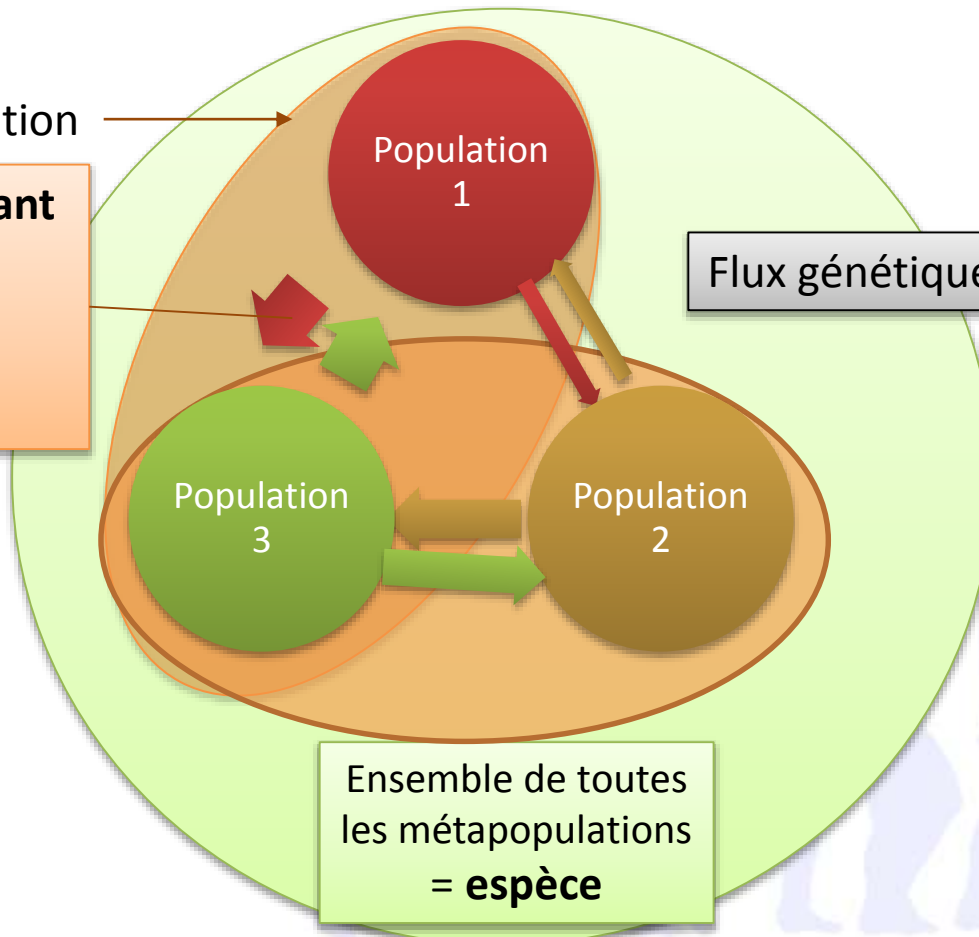
4.1. L'isolement reproducteur est à l'origine de la formation des espèces (au sens biologique)

41.1. Le flux génétique fait l'unité des métapopulations considérées comme étant une espèce

Une métapopulation

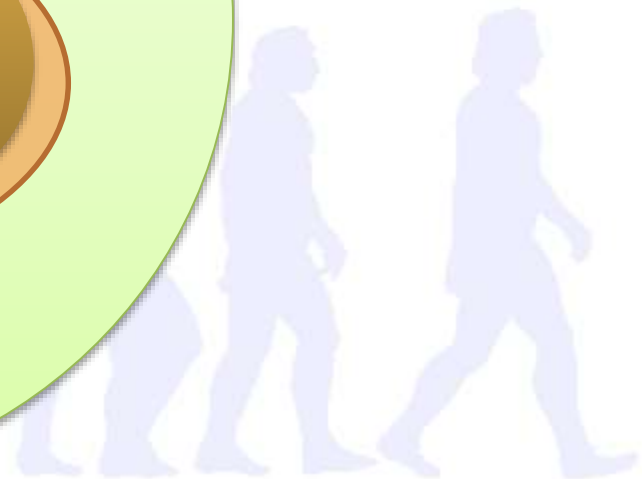
Flux génétique constant

- Migration,
- déplacement pour accouplement,
- transport du pollen



Flux génétique rare

Ensemble de toutes les métapopulations = **espèce**





Définition biologique de l'espèce (Ernst Mayr 1942)

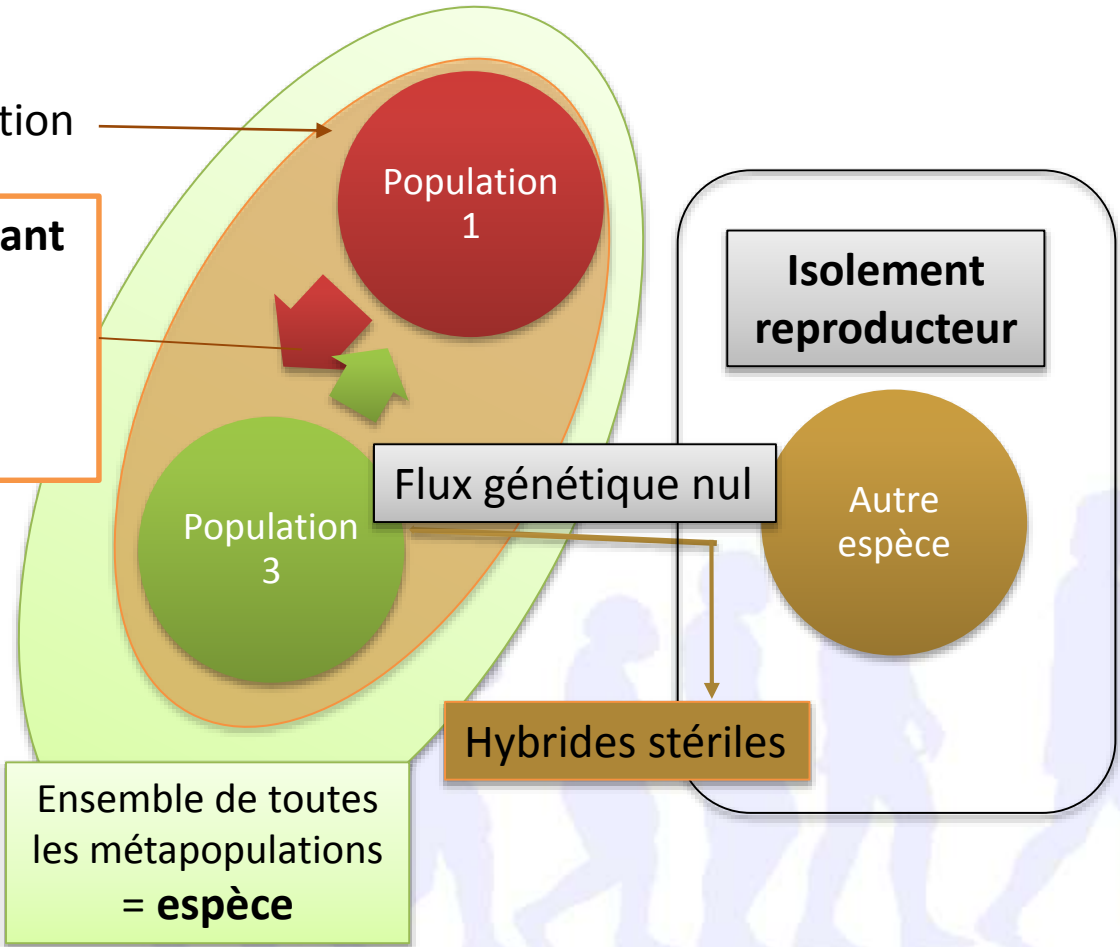
Ensemble de populations dont les membres peuvent se **reproduire les uns avec les autres** dans la nature et engendrer une **descendance viable et féconde**; mais ils sont dans l'impossibilité d'avoir une telle descendance avec les individus d'une autre population.



Une métapopulation

Flux génétique constant

- Migration,
- déplacement pour accouplement,
- transport du pollen



41.2. L'isolement reproducteur est généralement prézygotique

Isolement prézygotique :
Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes

Exemple

Une espèce aquatique et une terrestre dans le même habitat (serpent jarretière)

Reproduction décalée (plantes hâtives et tardives)

Oiseaux avec parade avant accouplement (couleur, offrande) ex: grèbe huppé

Escargot à coquilles enroulées en sens opposé

ZP différentes souris et hamster

Isolement postzygotique :
bloque la descendance

Zygote hybride non viable

Hybride non fertile biologiquement ou par comportement

Dégénérescence des hybrides fertiles : leur descendance est frêle ou stérile

Exemple

Salamandres *Ensatina*, développement anormal

Ane x jument = mulet, mule; ânesse x cheval = bardot

Riz commun, certaines lignées sont homozygotes pour des allèles délétères différents; les hybrides sont normaux mais leurs descendants petits et stériles



reproduction



Isolement prézygotique :

Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes

Exemple : Deux espèces de serpent jarrettière appartenant au genre *Thamnophis* vivent dans la même région ; cependant, une espèce est surtout aquatique (a), tandis que l'autre est surtout terrestre (b).



Lapins d'Australie / d'Europe



Ours brun
Forêt Am N

Il existe des zones de forêt très enneigées où les 2 espèces se côtoient



Ours blanc
Banquise
(y compris Am du N)



Isolement prézygotique :

Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes

Exemple: En Amérique du Nord, les aires de distribution géographique de deux espèces de moutettes tachetées se chevauchent; cependant, la moutette tachetée orientale (*Spilogale putorius*) (c) se reproduit vers la fin de l'hiver, alors que la moutette tachetée occidentale (*Spilogale gracilis*) (d) le fait vers la fin de l'été.



Le genre *Ulex* est constitué d'une série polyploïde d'une douzaine d'espèces, qui se seraient diversifiées récemment à partir d'un centre d'origine portugais. Trois espèces sont présentes en Bretagne



Ajonc d'Europe
Ulex europaeus



Ajonc nain
Ulex minor

Printemps

automne



Isolement prézygotique :

Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes



(a) **Similarité entre des espèces différentes.** La sturnelle des prés (*Sturnella magna*, à gauche) et la sturnelle de l'Ouest (*Sturnella neglecta*, à droite) ont une forme et des couleurs semblables. Elles constituent pourtant deux espèces distinctes, car leur chant et leurs comportements sont suffisamment différents pour que les femelles d'une espèce ne soient pas incitées à la reproduction par les mâles de l'autre espèce s'ils se rencontraient dans la nature.



Exemple: Les fous à pieds bleus (*Sula nebouxi*), qui vivent aux Galápagos, s'accouplent seulement après une parade nuptiale unique à leur espèce. Au cours de cette parade, le mâle lève les pieds bien haut pour en exposer le ton bleu vif à la vue des femelles (e).



<http://www.lpo.fr/>

PREPAANGERS.FR



PREPAANGERS.FR



Isolement prézygotique :

Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

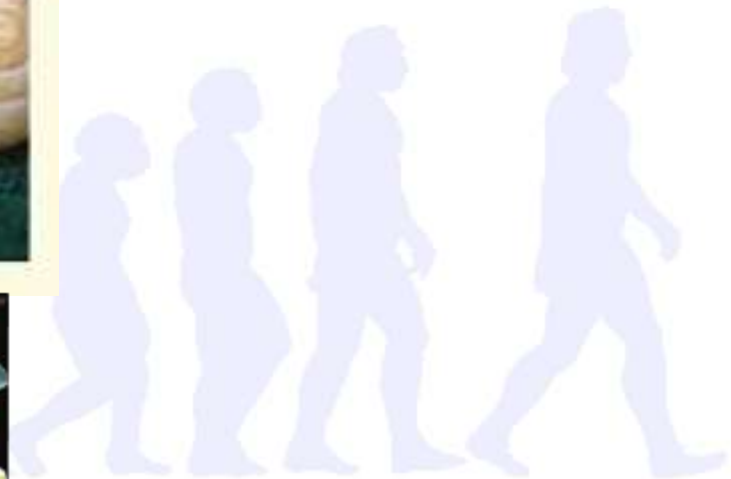
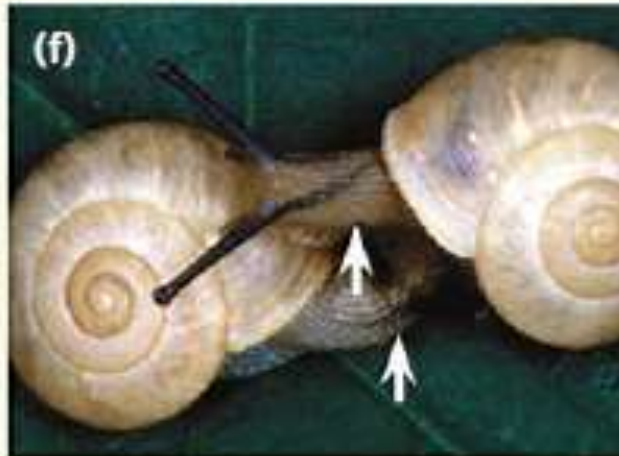
Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes

Exemple: Les coquilles hélicoïdales des deux espèces d'escargots du genre *Bradybaena* s'enroulent dans des sens différents: l'une est dextre et tourne dans le sens des aiguilles d'une montre (f, à droite), l'autre est sénestre et tourne en sens inverse (f, à gauche). Comme les ouvertures génitales des escargots sont situées sur le côté du corps (indiquées par des flèches), celles-ci ne peuvent s'aligner, empêchant tout accouplement.



Isolement prézygotique :

Bloque la possibilité de fécondation par

Isolement **écologique**

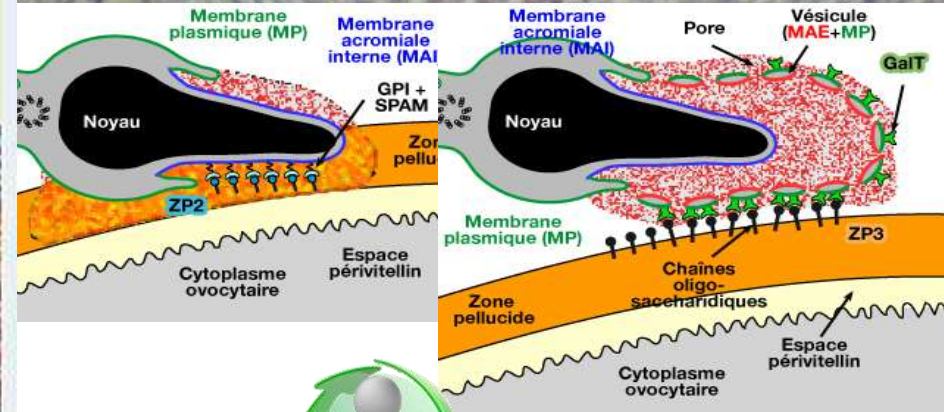
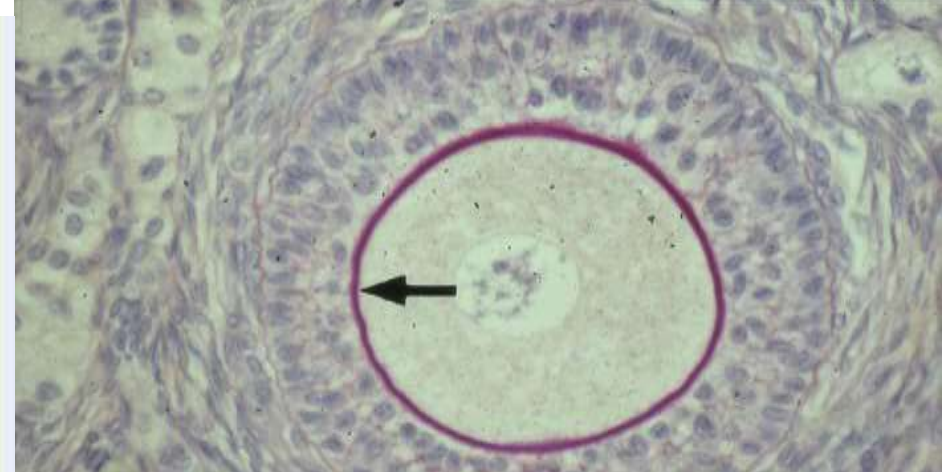
Isolement **temporel**

Isolement **éthologique** : Bloque le rapprochement (rituel, couleur ou odeur spécifique de l'espèce)

Isolement **mécanique** : Bloque l'accouplement (surtout pour accouplement interne, formes non complémentaires)

Isolement **gamétique** : Bloque la fécondation par reconnaissance de la zone pellucide et parfois des membranes des gamètes

Exemple : L'isolement gamétique sépare certaines espèces aquatiques étroitement apparentées, comme les oursins (g). Les spermatozoïdes et les ovules des oursins sont libérés dans l'eau environnante, où ils fusionnent et forment des zygotes. Les gamètes d'espèces différentes, comme ceux des oursins rouges et des oursins violets qu'on voit ici, peuvent difficilement fusionner parce que les protéines à la surface des ovules et des spermatozoïdes se lient difficilement les unes aux autres.



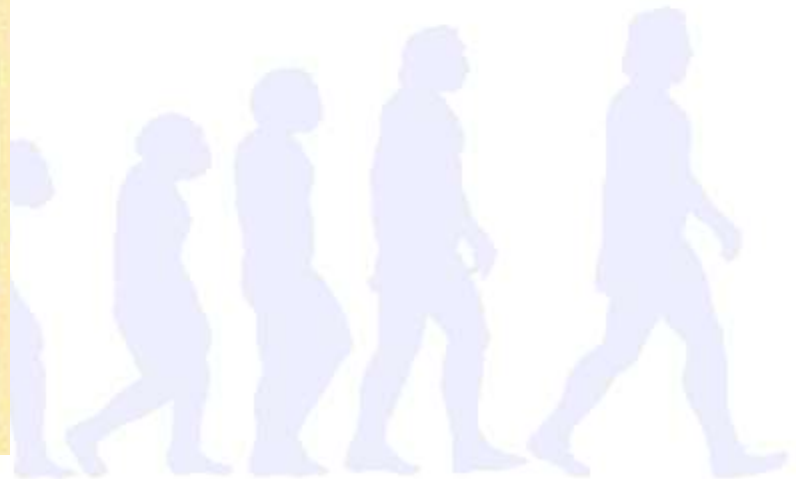
**Isolement
postzygotique :**
bloque la
descendance

Zygote hybride non
viable

Hybride non fertile
biologiquement ou
par comportement

Dégénérescence
des hybrides fertiles
: leur descendance
est frêle ou stérile

Exemple : Certaines sous-espèces de salamandres du genre *Ensatina* vivent dans les mêmes régions et habitats où elles peuvent s'accoupler occasionnellement. Mais la plupart des descendants hybrides n'arrivent pas à se développer complètement, et ceux qui y parviennent sont chétifs (h).



**Isolement
postzygotique :**
bloque la
descendance

Zygote hybride non
viable

Hybride non fertile
biologiquement ou
par comportement

Dégénérescence
des hybrides fertiles
: leur descendance
est frêle ou stérile

Mulet, mule = âne x jument
stérile



Bardot = ânesse x cheval
stérile



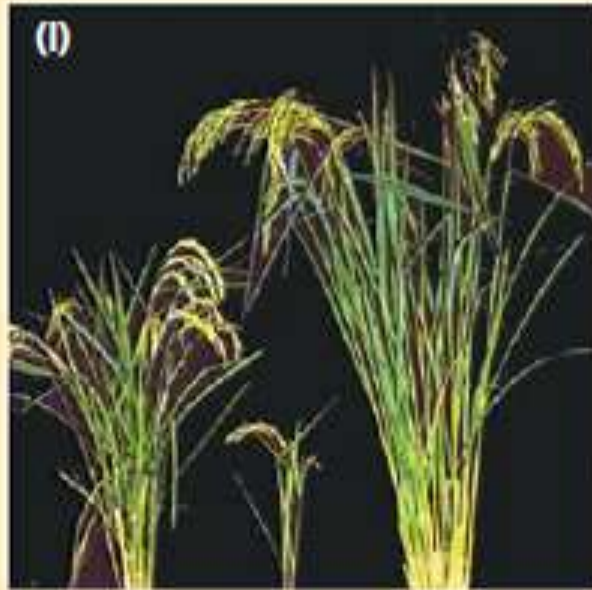
Isolement postzygotique :
bloque la descendance

Zygote hybride non viable

Hybride non fertile biologiquement ou par comportement

Dégénérescence des hybrides fertiles : leur descendance est frêle ou stérile

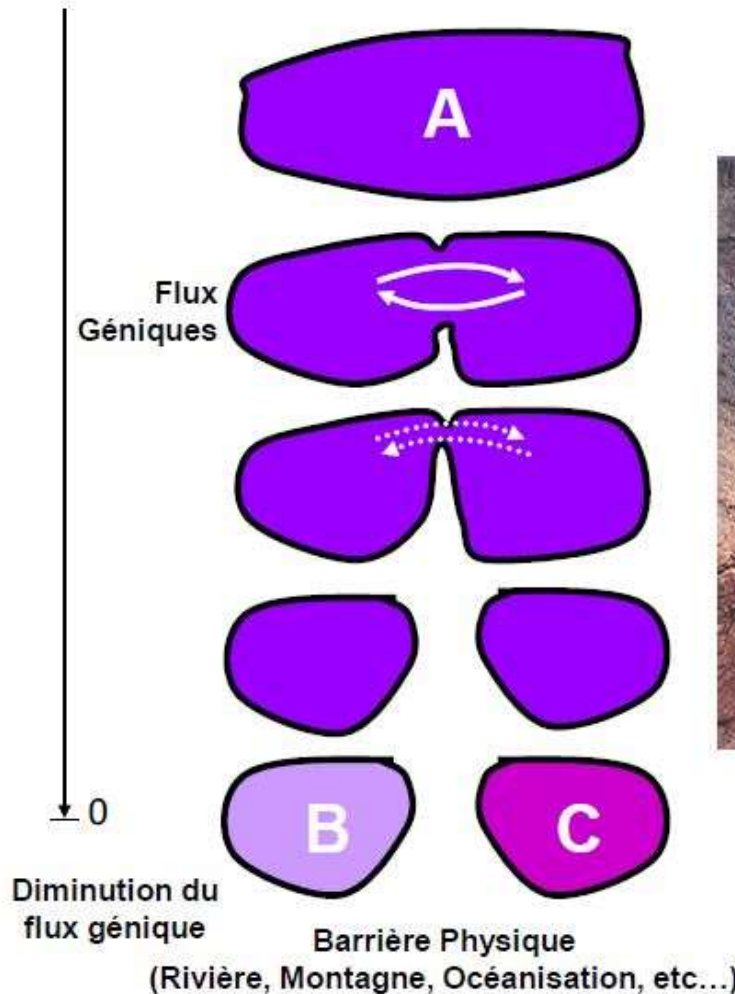
Exemple: Certaines lignées de riz commun ont accumulé des allèles récessifs mutants à deux loci au cours de leur divergence d'un ancêtre commun. Les hybrides issus de ces lignées sont vigoureux et féconds (I, à gauche et à droite), mais les individus de la génération suivante portent un trop grand nombre de ces allèles récessifs; ils naissent petits et stériles (I, au centre). Même si elles ne sont pas encore considérées comme des espèces distinctes, ces lignées de riz ont déjà commencé à être séparées par des barrières postzygotiques.



41.3. La spéciation des animaux se fait généralement par isolement géographique (allopatrique)

- *Allos* = autre
- 1942 Mayr sur goélands, mais contesté

Spéciation Allopatrique Par vicariance

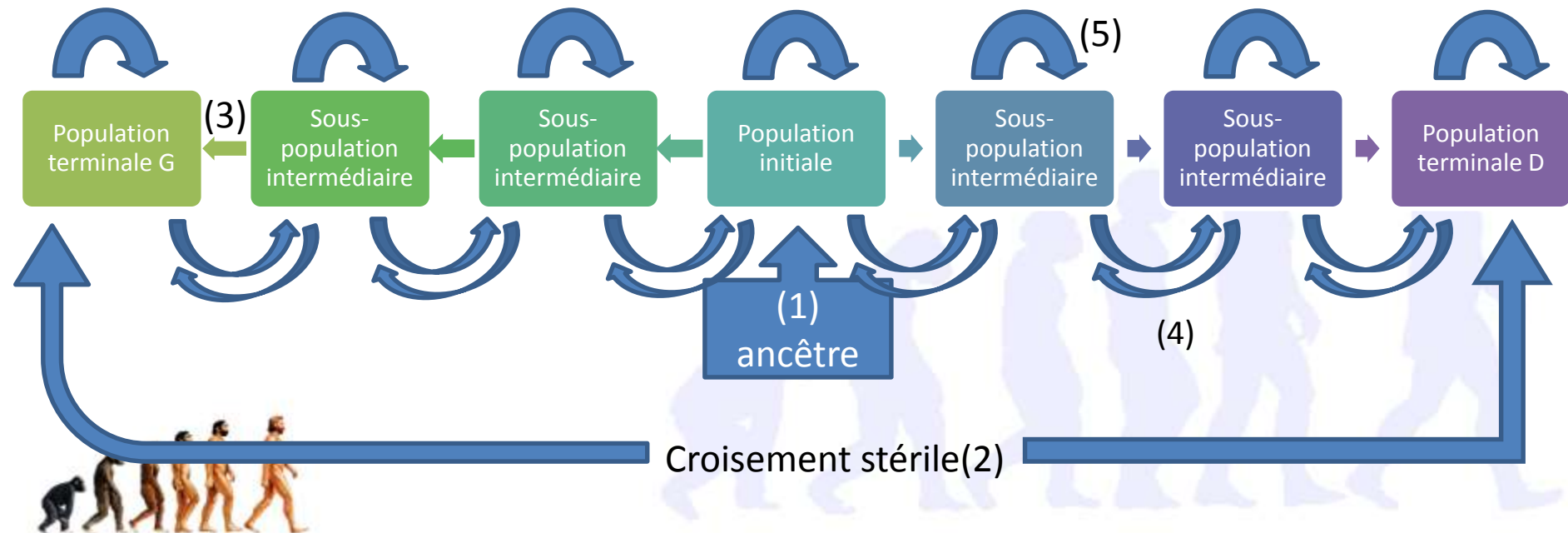


http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly/Intro_Bio/1-diversite_vivant.PDF



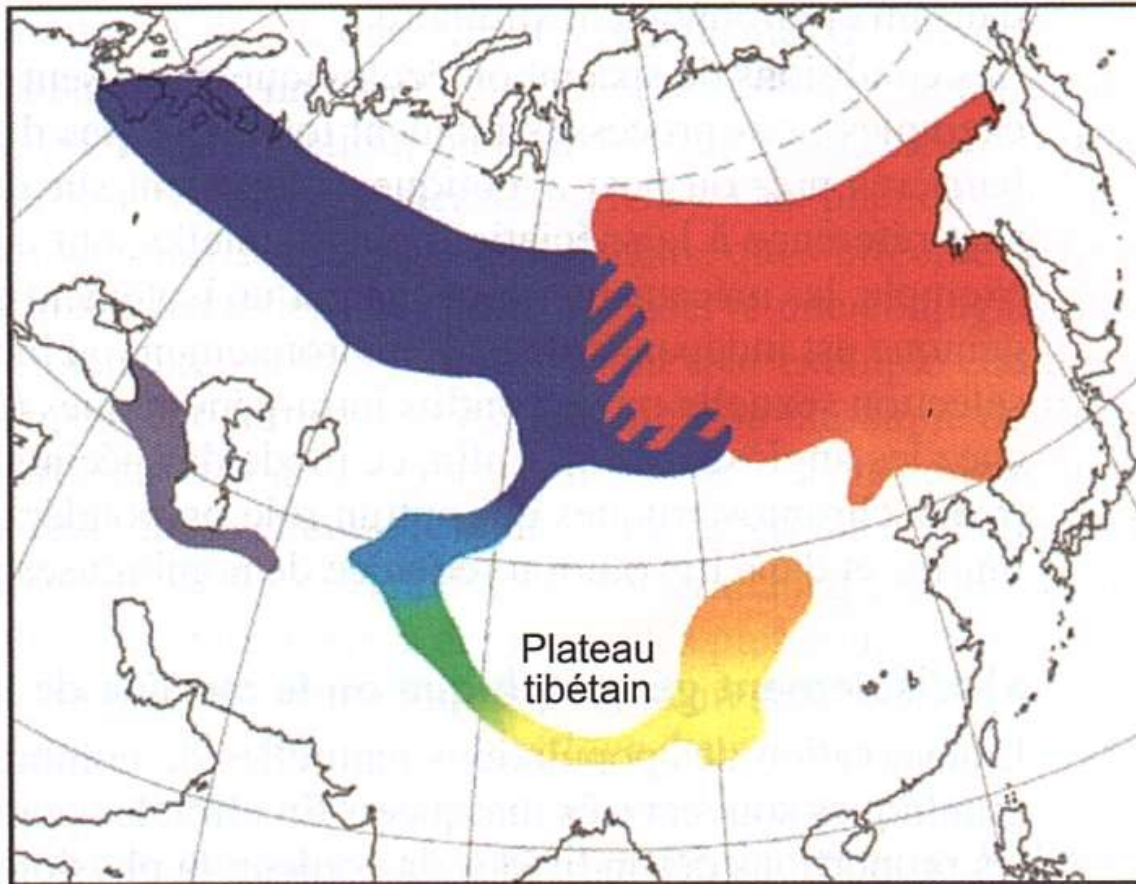
La spéciation progressive en anneau comme mécanisme de spéciation allopatrique

- Hypothèse : formation de sous-populations par **migration géographique progressive** + divergence progressive.
- On parle de spéciation en anneau si :
 1. Toutes les sous-espèces ont un unique ancêtre commun
 2. Les populations les plus éloignées ne sont pas interfertiles (sinon pas de spéciation au sens biologique)
 3. Les deux populations « terminales » sont les plus jeunes (âge d'apparition)
 4. Pas de barrière physique au flux génique sur l'ensemble de l'aire de répartition (= rencontre possible entre sous-populations)
 5. le flux génique local doit correspondre à la différenciation des sous-espèces



La spéciation progressive en anneau comme mécanisme de spéciation allopatrique

Le chant du mâle de l'espèce violette ne fait pas réagir le mâle de l'espèce rouge et réciproquement
-> isolement reproducteur avec sélection sexuelle



ADN_{mt}: les espèces les plus proches physiquement sont les plus proches phylogénétiquement
Date de divergence : - 2,5Ma

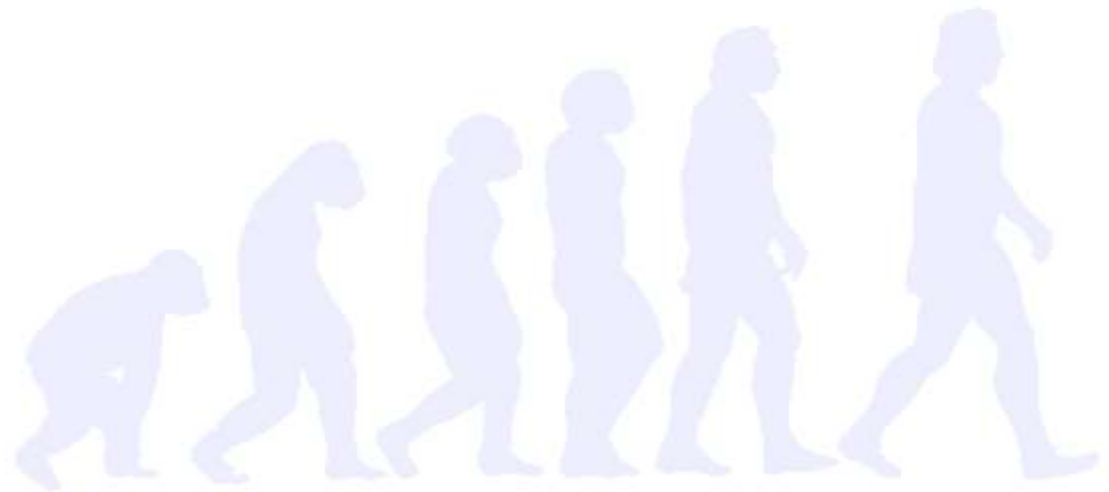
FIGURE 14.23 L'anneau de spéciation du pouillot verdâtre *Phylloscopus trochiloides* en Sibérie et autour du plateau tibétain.

Chaque couleur correspond à une sous-espèce. (Modifiée d'après Darren E. Irwin, Staffan Bensch, Jessica H. Irwin, Trevor D. Price, « Speciation by Distance in a Ring Species ». *Science* 307, no 5708 (21 janvier 2005): 414-416.)



Sélection sexuelle?

- Les femelles (oiseaux, insectes) choisissent préférentiellement les mâles qui portent un caractère précis
- Ex: diversité du chant (merles), couleur du plumage (paon, oiseau de paradis), longueur des cornes (insectes)



La spéciation allopatrique peut se faire avec une zone d'hybridation :
spéciation parapatrique

- Flux génique important
- Maintien de 2 espèces par sélection écologique (**renforcement** de la spéciation par désavantage des hybrides)

Hyp: spéciation allopatrique inachevée?

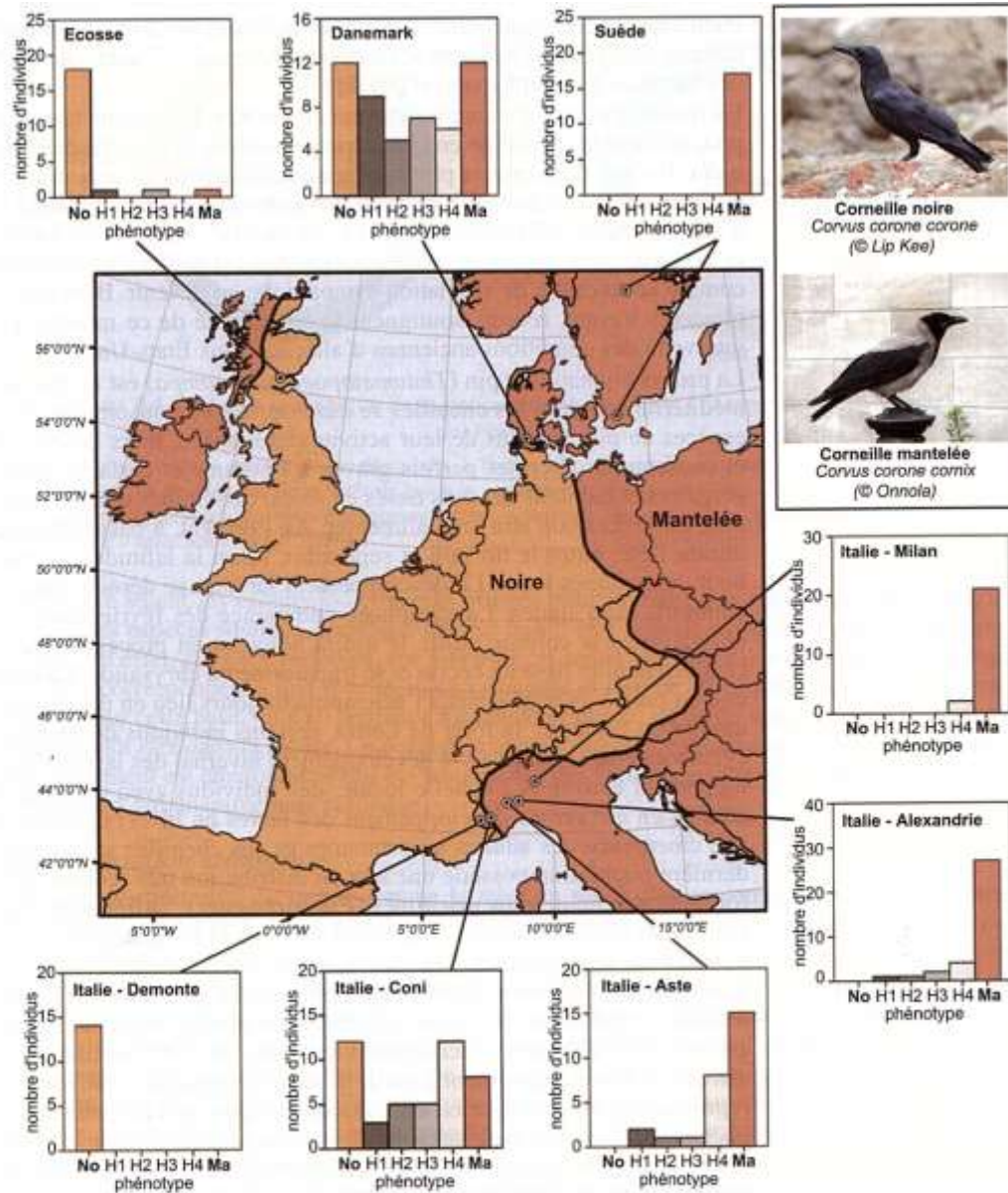


FIGURE 14.24 Le modèle parapatrique et l'isolement des corneilles noire et mantelée sur le territoire européen.

Carte montrant la zone d'hybridation (ligne épaisse) et les sites d'échantillonnage avec la proportion de chaque phénotype (No : phénotype noir ; H1-4 : quatre classes d'hybrides ; Ma : phénotype mantelé) (Modifiée d'après Fredrik Haas, Marie A. Pointer, Nicola Saino, Anders Brodin, Nicholas I. Mundy, et Bengt Hansson, « An Analysis of Population Genetic Differentiation and Genotype–phenotype Association across the Hybrid Zone of Carrion and Hooded Crows Using Microsatellites and MC1R ». *Molecular Ecology* 18, no 2 (2009): 294–305. John Wiley and Sons).

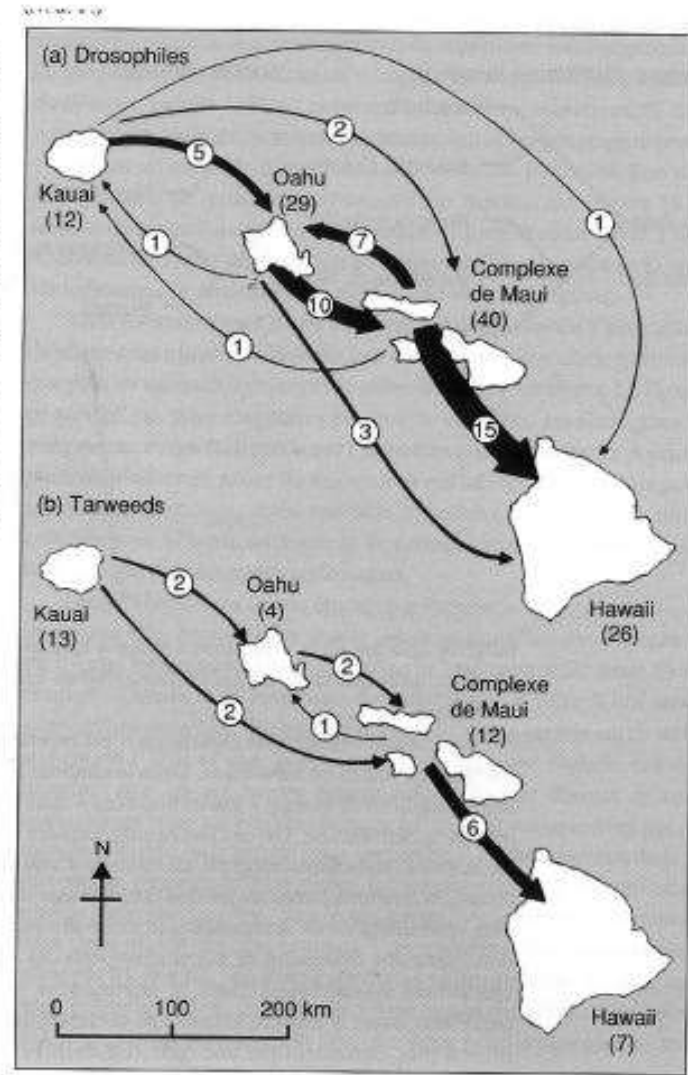
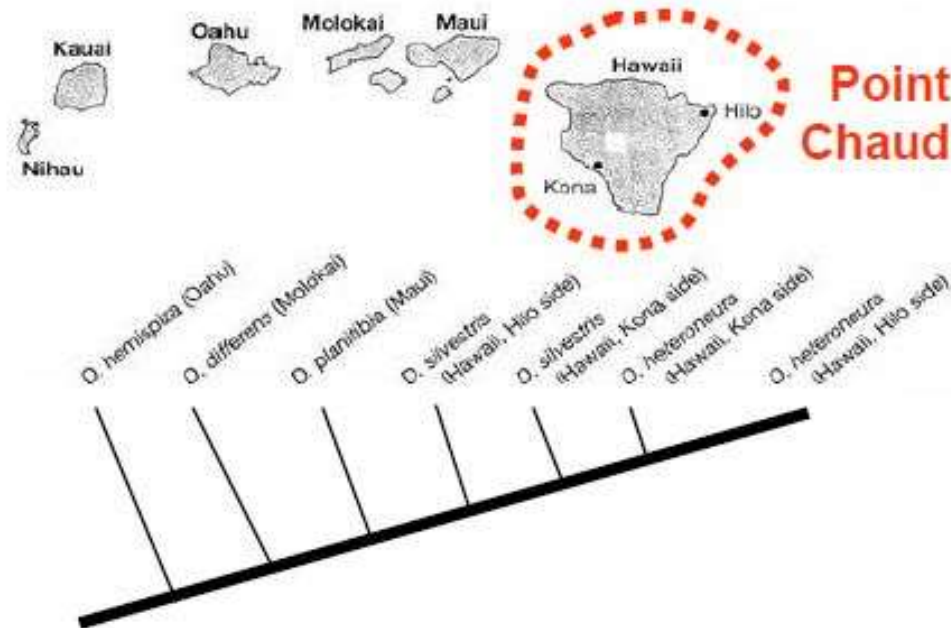


Spéciation Allopatrique

Par effet fondateur

Figure 18.11 La répartition des drosophiles à ailes décorées d'Hawaï suggère qu'elle est due à la dispersion. La phylogénie est représentée dans la figure 17.17 (les nombres indiqués dans les deux figures ne sont pas exactement les mêmes, parce que cette figure-ci est plus récente). Les nombres dans les flèches sont les nombres estimés d'épisodes de dispersion, les nombres entre parenthèses sont ceux des espèces endémiques à une île. (b) Figure correspondante pour une « tarweed ». L'histoire géologique de l'archipel nous apprend que les îles se sont formées successivement d'ouest en est, ce qui a imposé la même histoire biogéographique aux deux groupes. D'après Carr *et al.* (1989), avec l'autorisation de l'éditeur.

Drosophiles des îles Hawaï

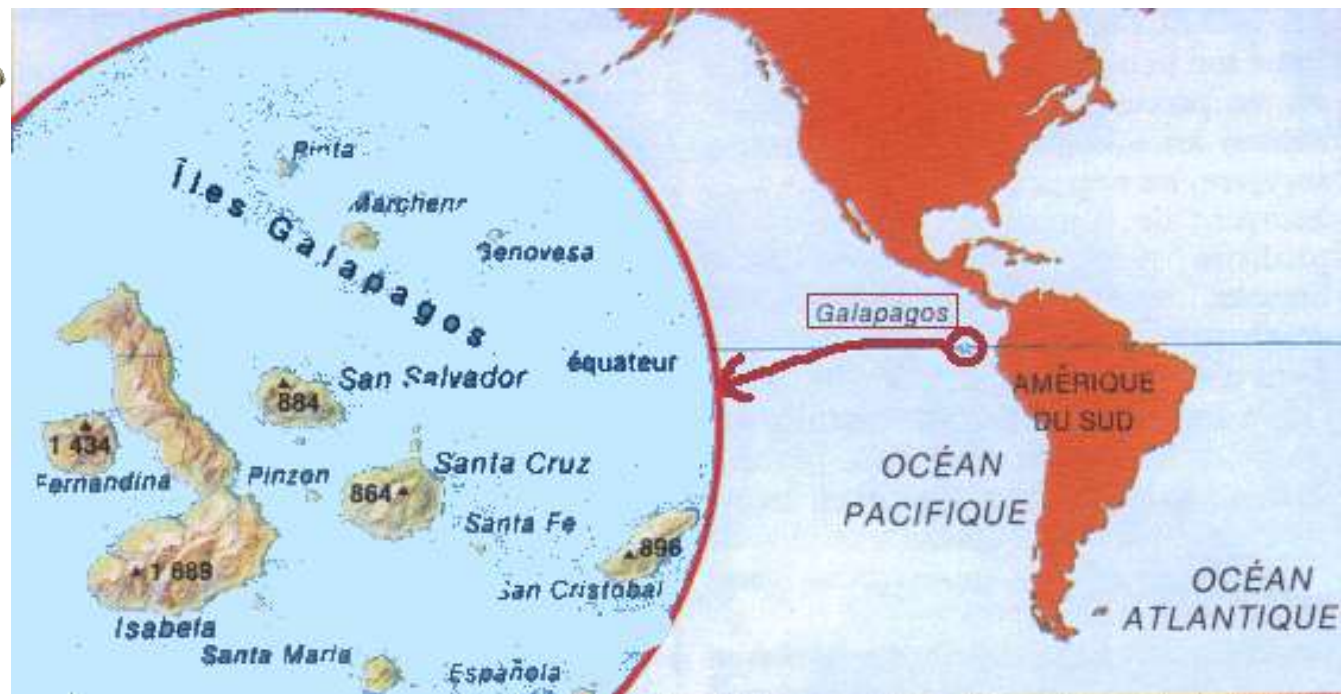




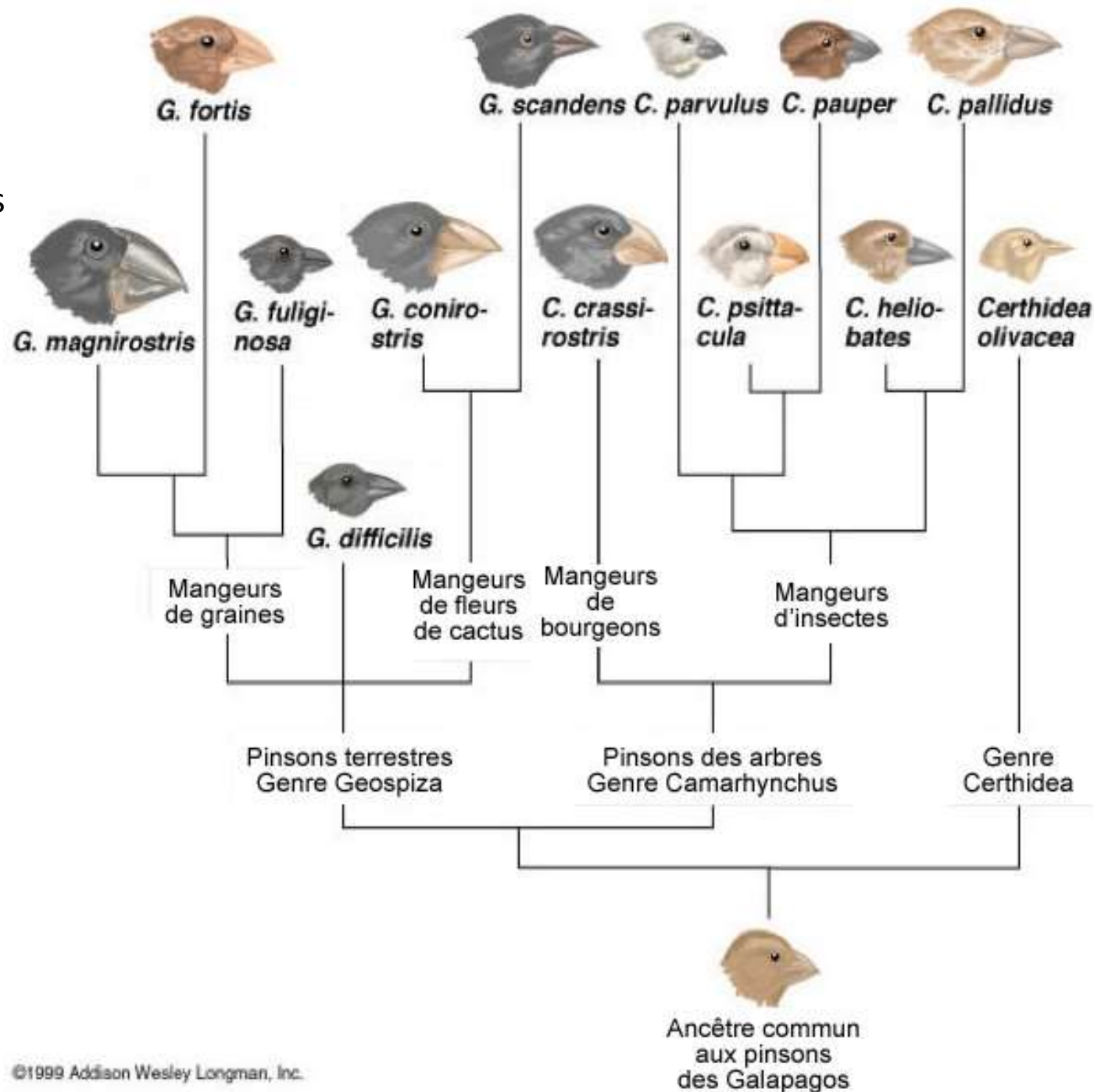
... et enfin, les fameux pinsons de Darwin

1^{er} exemple de spéciation

Mécanisme : allopatrique avec effet fondateur



Comme Darwin l'avait supposé, on a pu prouver que les pinsons des Galapagos sont tous les descendants d'un ancêtre commun



41.4. La spéciation des Végétaux se fait généralement sans changement de milieu (sympatrique)

Problématique



Comment peut-il y avoir isolement reproducteur sans isolement géographique?

- 30 à 70% des plantes sont polyploïdes, très fréquent aussi chez les Filicinées (95%!), et certains pensent que presque toutes les Angiospermes le sont!
- Le degré de polyploïdie varie beaucoup dans un même genre, par répétition d'un même lot de chromosomes. Ex: Rumex lot haploïde de 10 chromosomes, $2n=20$ à 200

Hypothèse : ancêtre commun du genre était diploïde, puis la spéciation s'est faite par polyploïdisation à partir du lot de chromosomes ancestraux





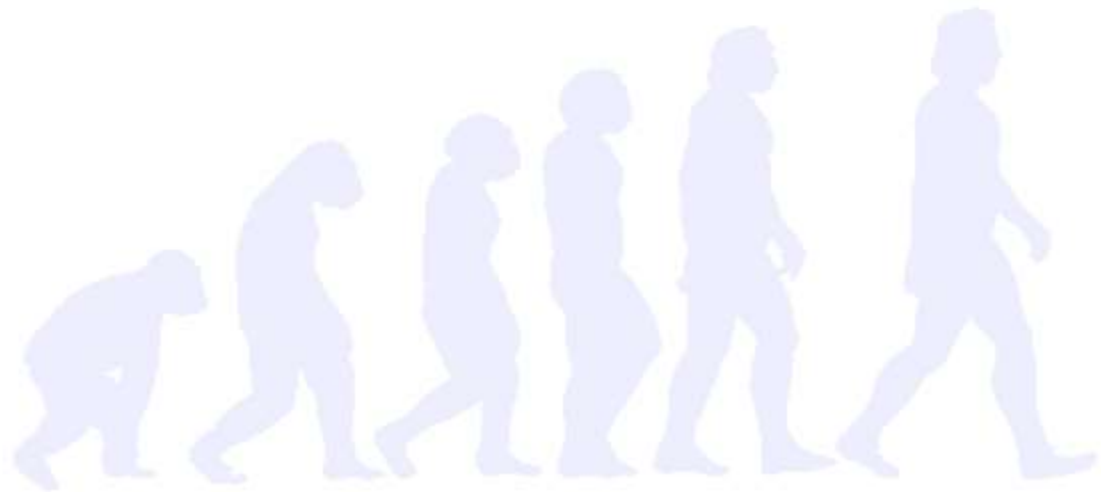
La spéciation sympatrique des Spartines

- Poacée du littoral
- Au XIXème siècle en Europe, une seule espèce *Spartina maritima* ($2n=60$ hexaploïde)
- 1829 importation de l'Amérique du Nord de *Spartina foliosa* (ballast des bateaux) ($2n=62$ tétraploïde)
- 1870 observation d'un hybride stérile ($2n=62$)

Proposez une hypothèse pour expliquer la stérilité de l'hybride

- 1892 hybride fertile polyploïde ($2n=122$) nommé *S. anglica*
 - Chaque lot de chr hérité d'une espèce parente a été doublé = **allopolyploïdie**
 $= 2 \times 30 + 2 \times 31 = 60 + 62 = 122$
- > appariement à la méiose
- Chloroplastes = ceux de *foliosa*

interprétez



Spéciation sympatrique par allopoloïdisation chez les Spartines

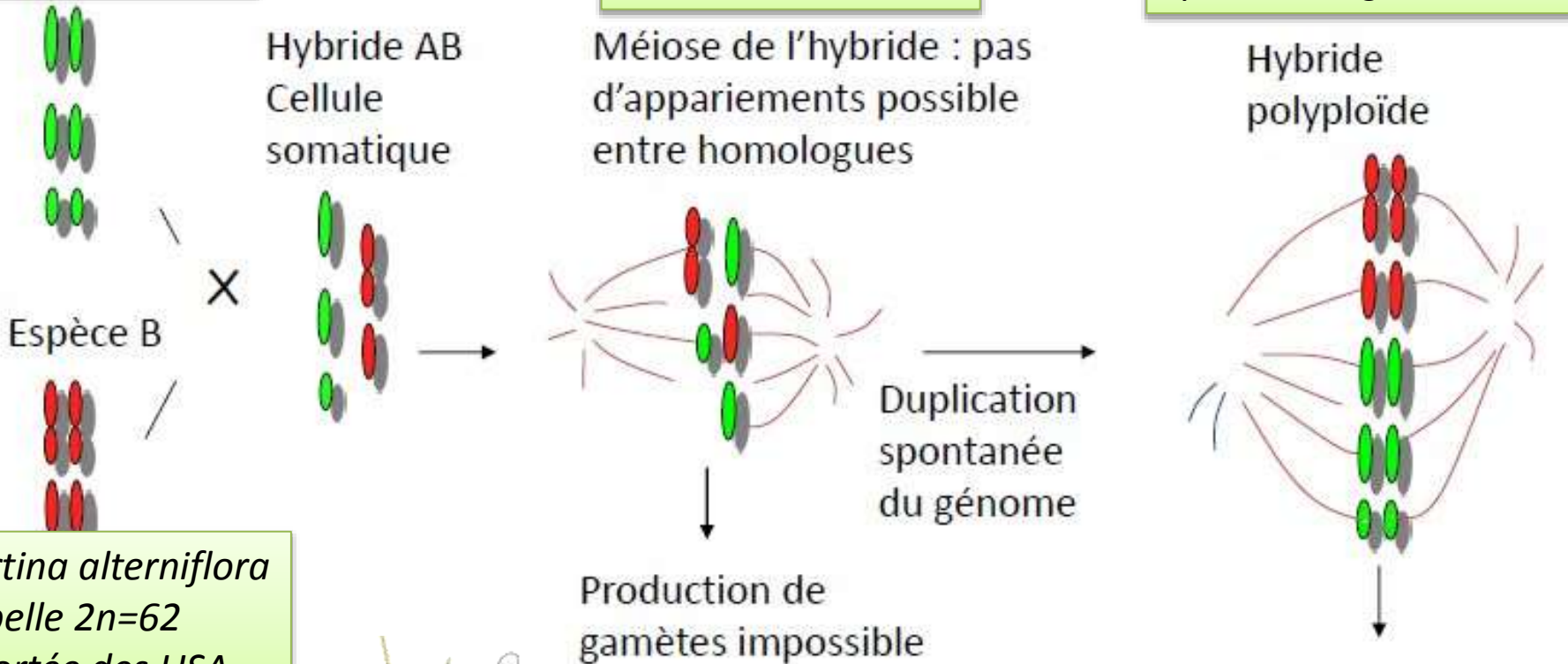
Spartina maritima
pollen $2n=60$
Angleterre

1829 Hybride **stérile**, se multiplie
par multiplication végétative

1870 Hybride **fertile**, se reproduit
par reproduction sexuée -> espèce

Spartina townsendii

Spartina anglica $2n=124$



Spartina alterniflora
Carpelle $2n=62$
Importée des USA



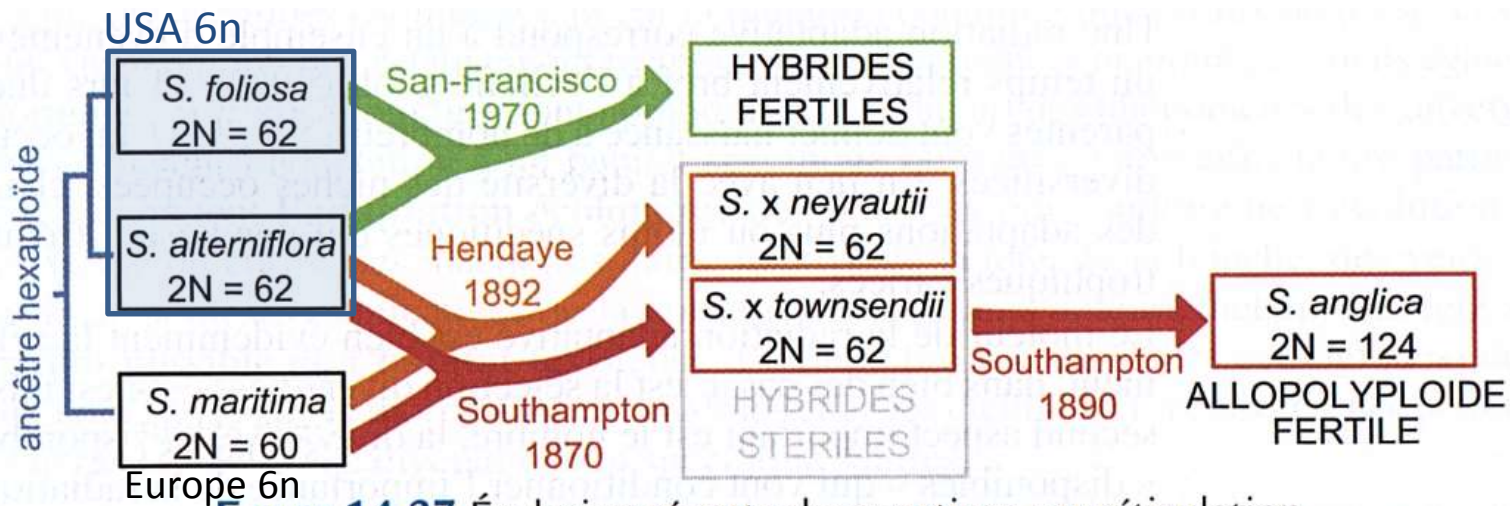


FIGURE 14.27 Évolution récente des spartines par réticulation
(Modifiée d'après Ainouche, 2012).



- Spéciation par un événement unique, ou un nb très réduit
- L'hybride *S. anglica* supporte de longues périodes de submersion + multiplication par rhizome -> succès écologique -> **invasive** en Australie
- **Épigénétique** : 30% du profil de méthylation des espèces parentes est altéré chez *S. anglica* (et chez l'hybride stérile)-> changement de niche écologique, grande plasticité phénotypique
- Aucun échange génétique avec ses espèces parentes
⇒ **espèce biologique + espèce écologique** (pas même écologie que les espèces parentes)



La spéciation sympatrique chez les Végétaux se fait par la polyploïdisation

- 25 à 50% espèces actuelles de plantes
- Probablement le mécanisme le plus fréquent chez les plantes, devant la spéciation allopatrique



1 espèce parente

Autopolyploïdie

Espèce similaire à l'espèce parente
autofécondation possible + multiplication végétative

Divergence

le changement de niche écologique

2 espèces parentes

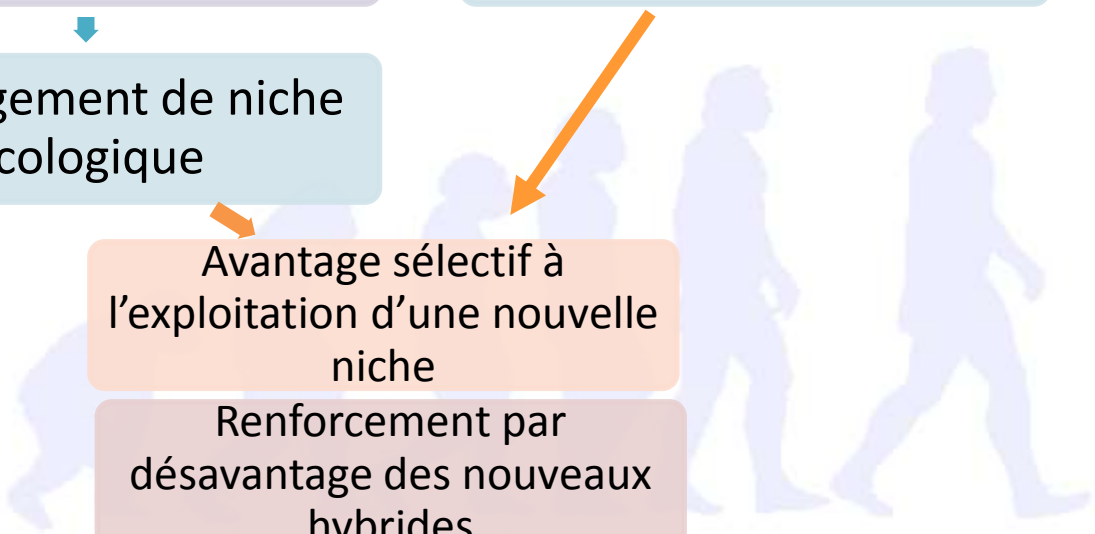
Allopolyploïdie

Espèce différente des 2 parents
autofécondation possible + multiplication végétative

changement immédiat de niche

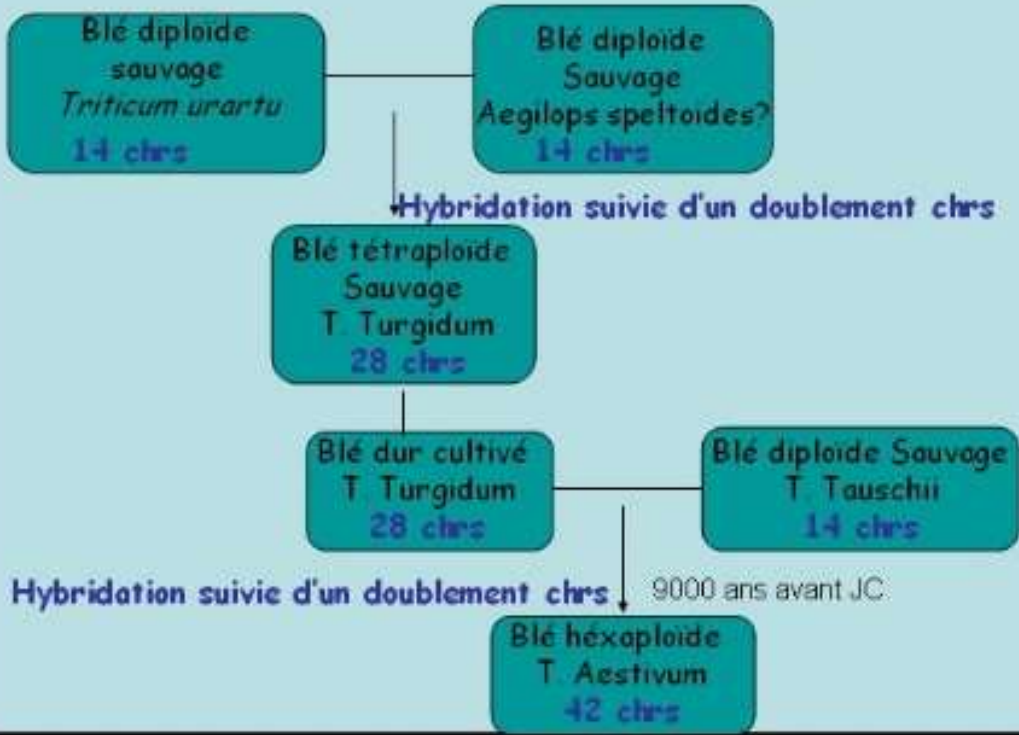
Avantage sélectif à l'exploitation d'une nouvelle niche

Renforcement par désavantage des nouveaux hybrides



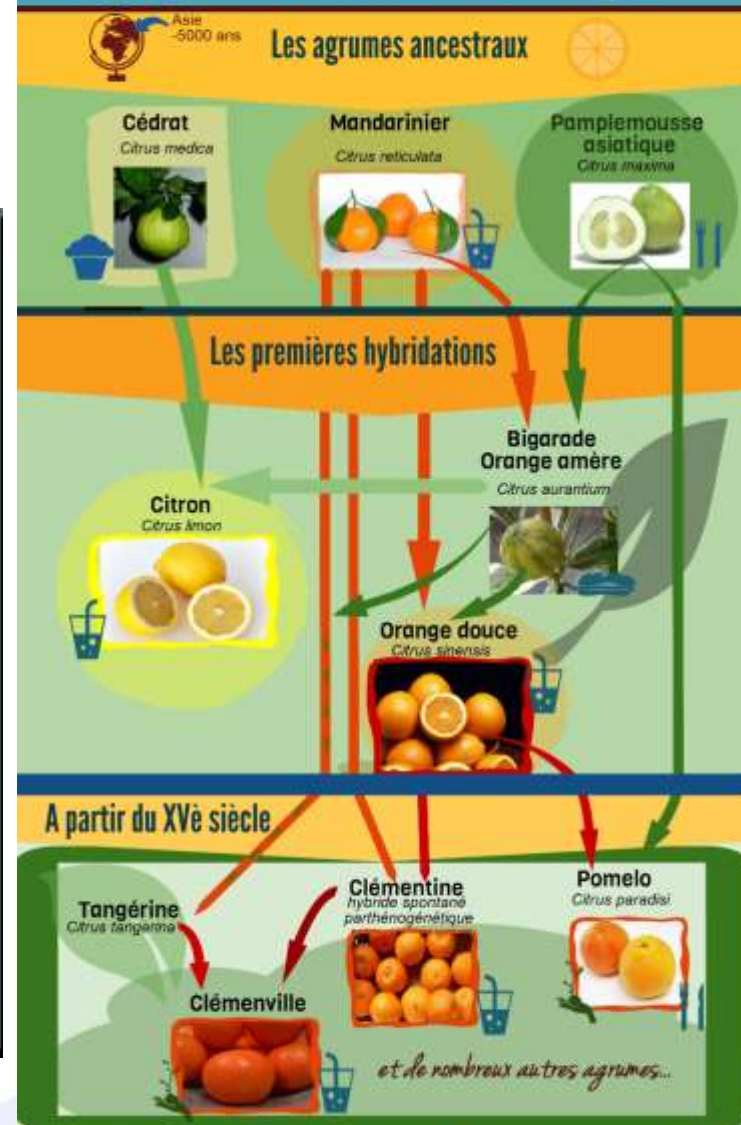
L'homme utilise largement la spéciation par polyploïdisation

L'histoire évolutive du blé



Spéciation par hybridation

Le cas des Agrumes

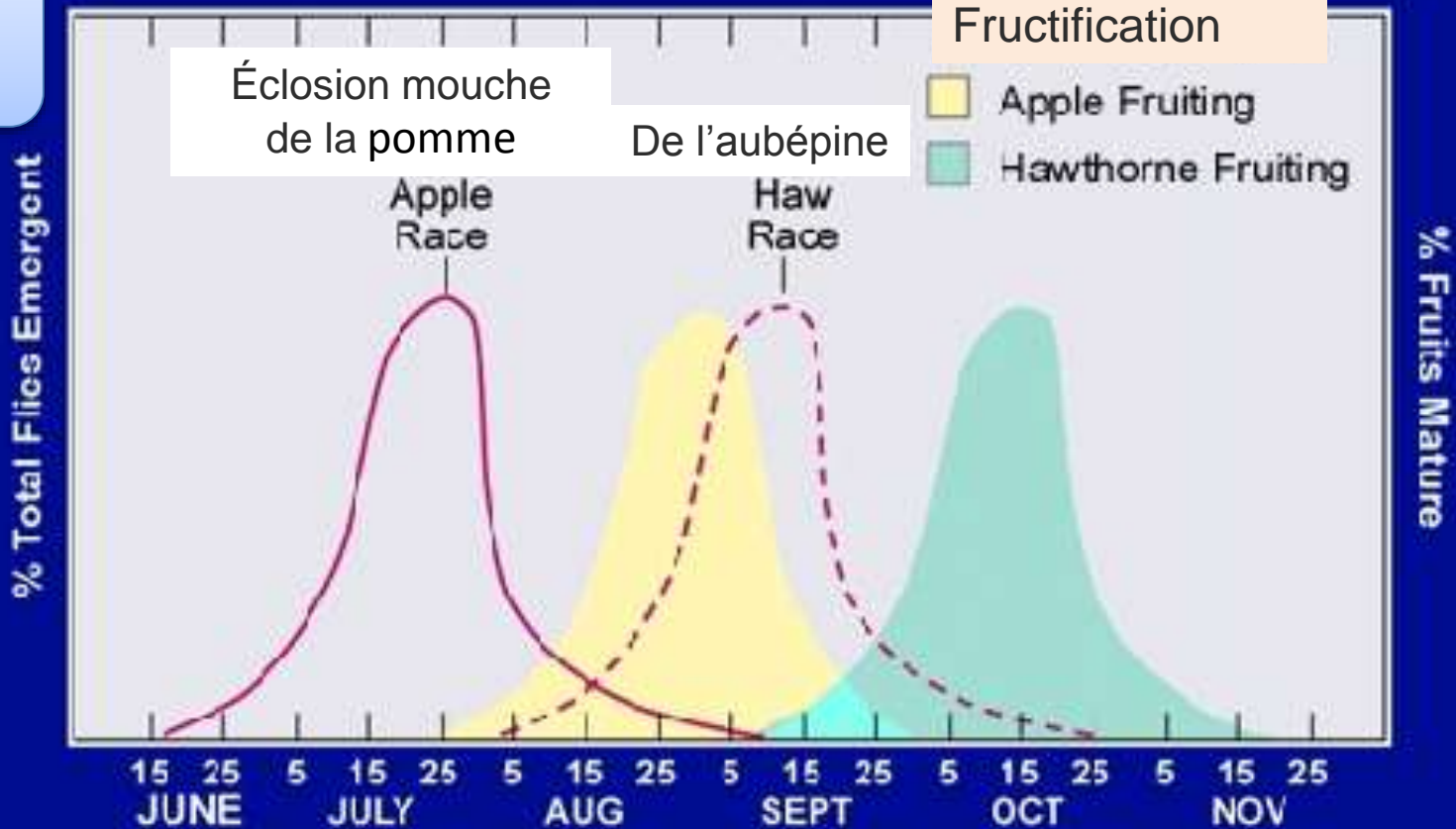


Et les animaux?

- Rare. (ex donné ici pour exo)
- La mouche de l'aubépine *Rhagoletis pomonella* -> 1864 attaque la pomme
- les mouches du pommier et celles de l'aubépine sont interfertiles en labo
- Les larves qui se développent dans les pommes donnent des mouches qui pondent préférentiellement dans les pommes; et réciproquement pour l'aubépine. Ponte dans la pomme en formation.
- Taux d'hybridation naturel 5%



S'agit-il de deux espèces? Si oui, pourquoi?



Exercice
concours

Guy L. BUSH, dans les années 1960 a étudié la reconnaissance olfactive spécifique des fruits de l'hôte par les mouches parasites.

La sensibilité olfactive antennaire de deux espèces de Mouches, *Rhagoletis pomonella* du Pommier et *Rhagoletis mendax* des Myrtilles a été testée.

- La capture des adultes et la ponte des mouches du pommier sont plus fréquentes sur des arbres ou sur des fruits artificiels parfumés à la pomme, que sur des arbres ou sur des fruits dépourvus d'odeur ou parfumés à la myrtille. Les expériences avec *R. mendax* donnent des résultats symétriques.

- L'odeur de pomme ou de myrtille est obtenue par un mélange de 9 esters principaux, qui ont été successivement testés chez les deux espèces. Les tests s'effectuent en volatilisant directement au contact des antennes chacun des esters ou le mélange total ; des électrodes permettent de recueillir le message nerveux consécutif.

Les Mouches utilisées dans cette expérience n'ont eu aucun contact préalable soit avec le pommier, soit avec la myrtille.

Interprétez

Exercice
concours

Jean-François Carion

http://www.pedagogie.ac-nantes.fr/1336903953704/0/fiche__ressourcepedagogique/

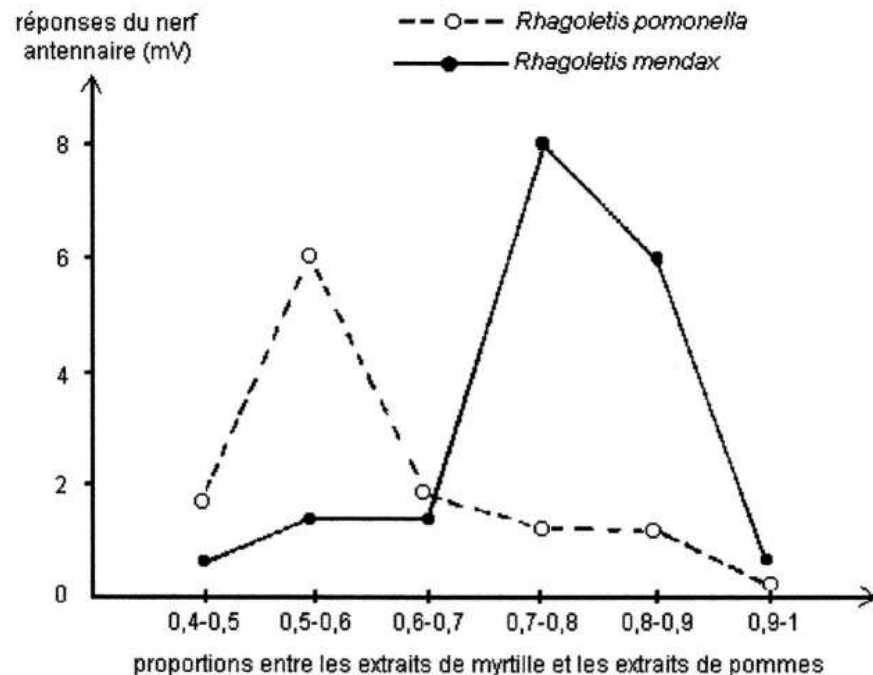


fig. 3.37 : Sensibilité du nerf antennaire de la Mouche du Pommier (*R. pomonella*) et de la Mouche de la Myrtille (*R. mendax*) à des extraits de fruits myrtille-pomme en proportions différentes. (D'après J. FREY et G. BUSH, "Rhagoletis sibling species and host races differ in host odor recognition", dans *Entomologia experimentalis et applicata*, 57 : 123-131, 1990).



- La spéciation en sympatrie est limitée par les échanges génétiques entre la population mère et la population en cours de spéciation -> plus rare qu'en allopatrie
- Sauf si un événement crée un **isolement reproducteur immédiat** :
 - Changement de la garniture chromosomique (**polyploïdisation**) qui empêche les croisement avec l'espèce parente -> semble fréquent chez les Angiospermes (exemple des Spartines)
 - Mutation qui modifie le **comportement reproducteur d'un animal**, en créant une barrière comportementale aux croisement avec l'espèce parente



4.2. L'isolement reproducteur des espèces est limité par les hybridations et les transferts horizontaux de gènes, ce qui remet en cause la notion d'espèce biologique

42.1. Les hybridations limitent l'isolement reproducteur chez les Eucaryotes

La barrière comportementale est parfois abolie par l'enfermement

1) **zoo** -> on supprime la barrière comportementale, et l'éloignement géographique (le lion vit sur le continent africain alors que le tigre vit sur le continent asiatique)

ligre = lion x tigresse

tigron = tigre x lionne.



li-tigron = lion mâle x tigron femelle.
Seul le tigron femelle est fertile.

2) animaux domestiques

Mulet, mule = âne x jument stérile



Bardot = ânesse x cheval



Ce type d'hybridation remet-il en cause la notion d'espèce biologique?



Les hybrides animaux naturels sont très rares et stériles, mais pas tous!

- Les **Lépidoptères** s'hybrident facilement, mais rares sont les cas où l'hybridation amène à l'apparition d'une nouvelle espèce.



Heliconius heurippa

pizzly (alias prizzly, ou encore grolar, anglicisme) : ours polaire + grizzly

- Fertile!
- Arctique canadien 5 hybrides vivants sauvages en 2014 –ADN
- Réchauffement -> Ours polaire descend vers sud
- Urbanisation -> ours brun remonte => territoire commun depuis 2006 lors de la période de reproduction! = **disparition de la barrière géographique**



◀ Grizzly (*U. arctos*)



▼ Ours blanc (*U. maritimus*)



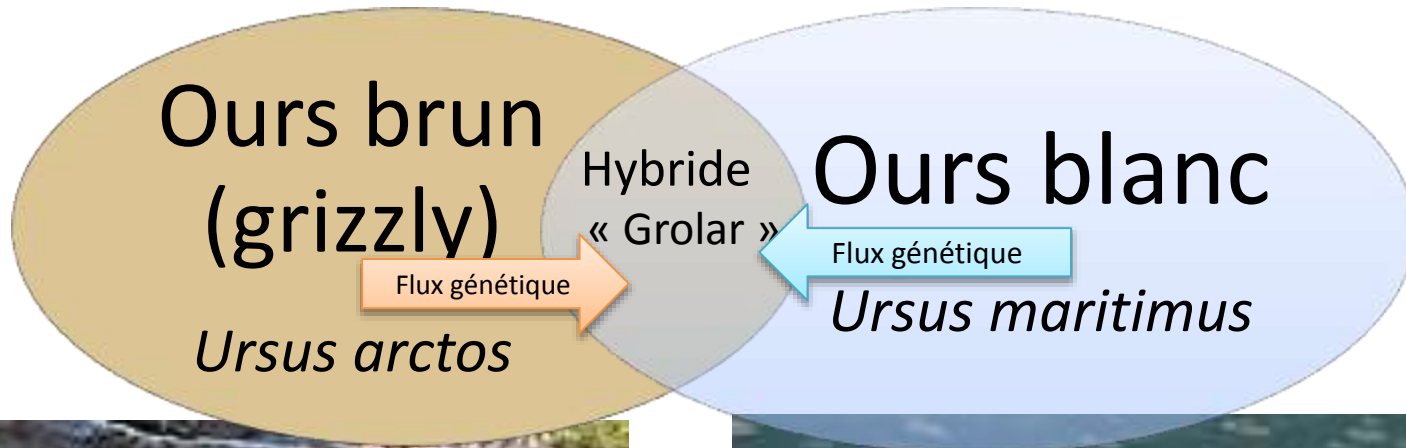
▲ Hybride (*grolar*)

▲ **Figure 24.4** L'hybridation de deux espèces du genre *Ursus*.



campbell

Les ours blanc et bruns se reproduisent ensemble et font des hybrides fertiles, mais constituent pourtant deux espèces distinctes



Sélection naturelle
maintient la séparation morphologique
et écologique des deux espèces

Les hybrides végétaux fertiles sont très courants

ex: Le *Citrus paradisi* (pomélo), originaire de la zone antillaise est sans doute issu d'une hybridation spontanée entre les agrumes introduits dans la région.



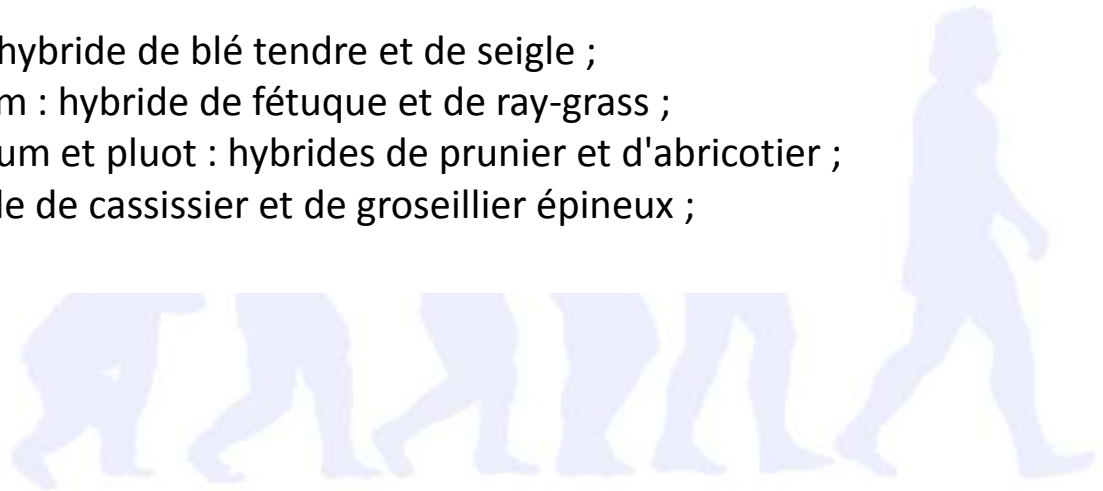
Pamplémoussier asiatique
= le vrai pamplémousse!
Citrus maxima

l'oranger doux
Citrus sinensis

Pomélo
Citrus paradisi

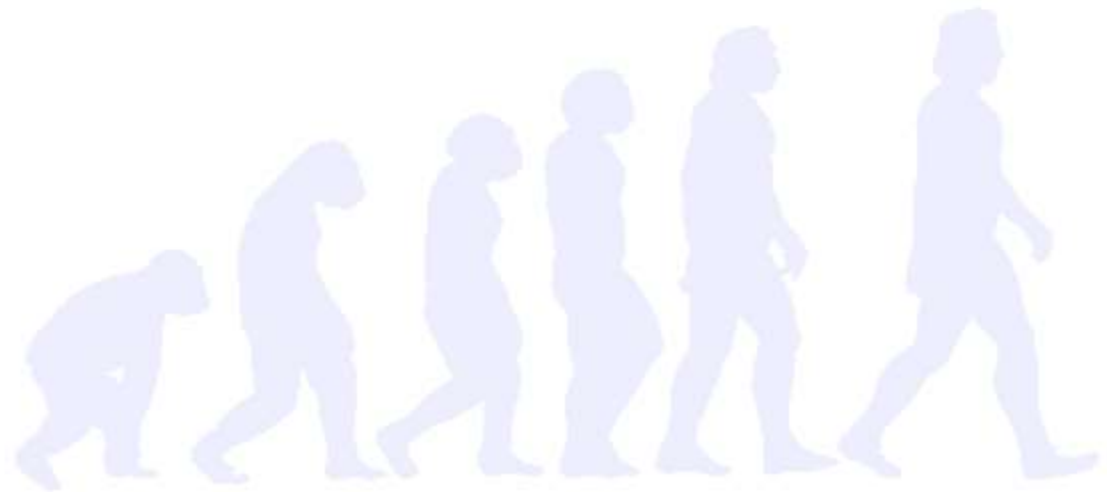
Les hybrides fertiles concernent beaucoup de familles:

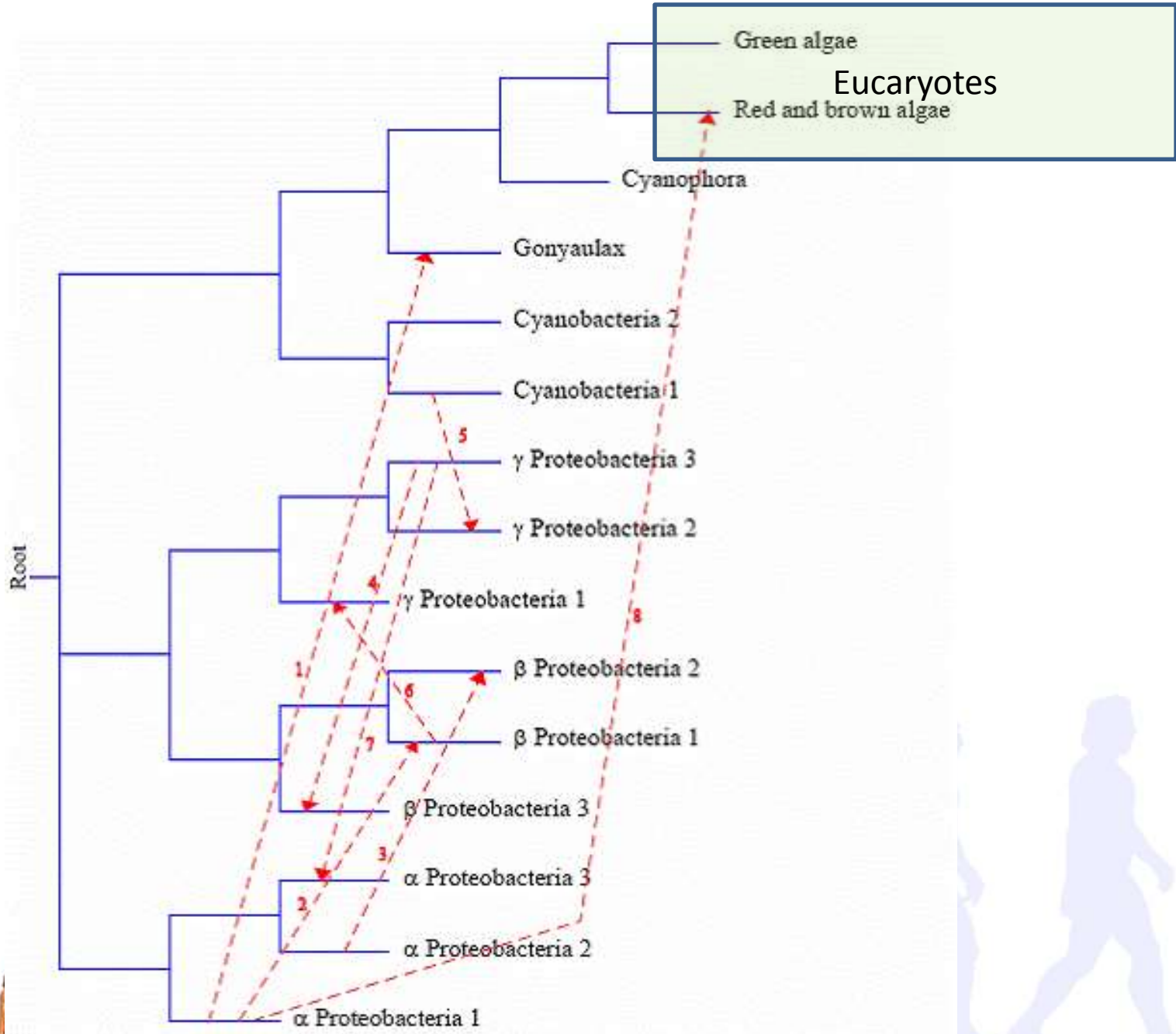
- Poacées:
 - triticales : hybride de blé tendre et de seigle ;
 - festulolium : hybride de fétuque et de ray-grass ;
 - Rosacées : aprium et pluot : hybrides de prunier et d'abricotier ;
 - caseille : hybride de cassissier et de groseillier épineux ;
- Etc.



42.2. Les transferts horizontaux de gènes sont très fréquents chez les bactéries

- Le transfert horizontal de gènes (HGT) correspond à tout transfert de matériel génétique qui se fait en dehors de celui parent(s)-descendant(s).
- « horizontal » s'oppose à l'héritage vertical à partir de cellules parentes
- Fréquent chez Archée et Eubactéries,
- 3 mécanismes :
 - Conjugaison : au sein de l'espèce
 - Transduction via les virus : limité par la spécificité d'hôte
 - Transformation : pas de barrière d'espèce (au sens morphologique ou ADN) ni même de genre



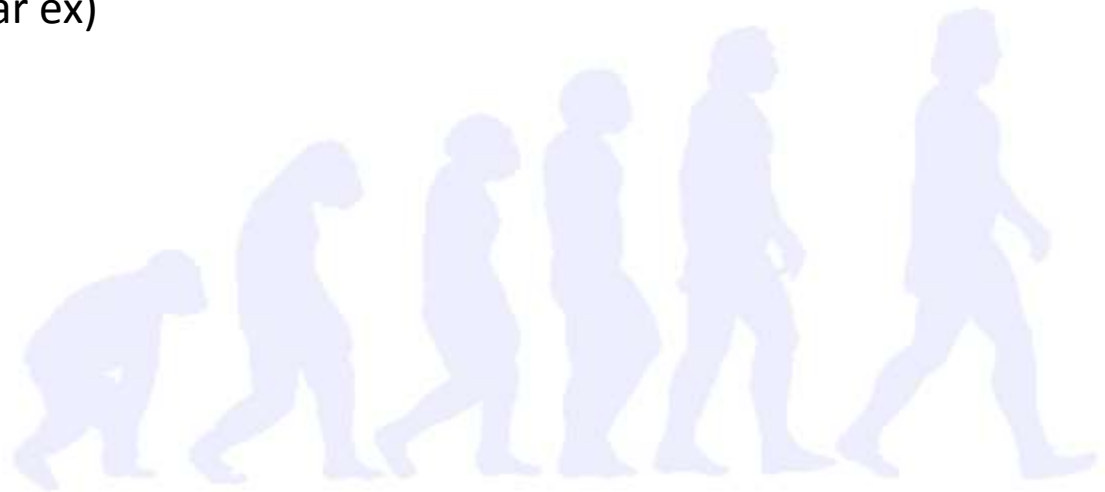


Difficulté de définir une « espèce bactérienne » car

- Peu de caractère morphologiques
- Les séquences « typiques » d'une espèce peuvent se transférer à une autre espèce -> pas de bar code ADN fiable
- Par convention : si séquence ADN différentes à plus de 70% = 2 espèces différentes

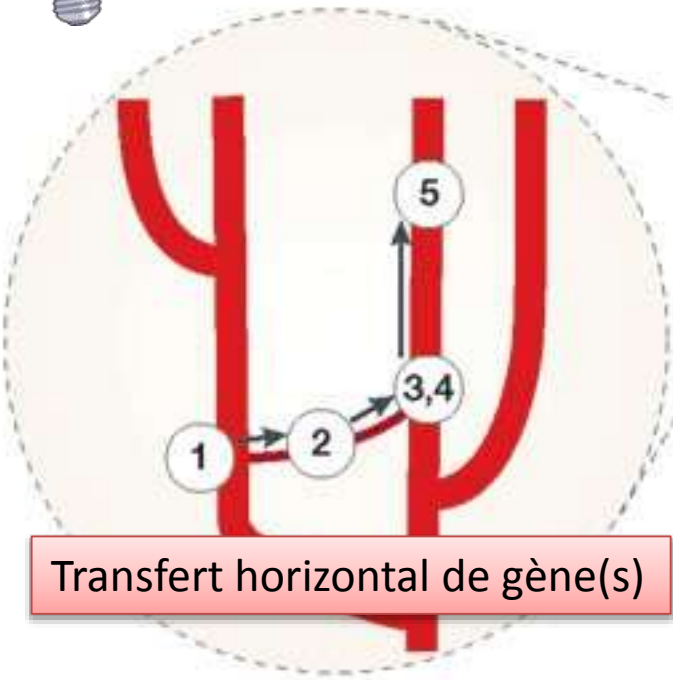
Pour les bactéries, les Genres sont bien établis mais les espèces sont un concept flou

Beaucoup de bactéries ne sont connues(!) que par quelques séquences lors de séquençage aléatoire (sol par ex)





42.3. L'évolution est réticulée à cause des hybridations et des transferts horizontaux

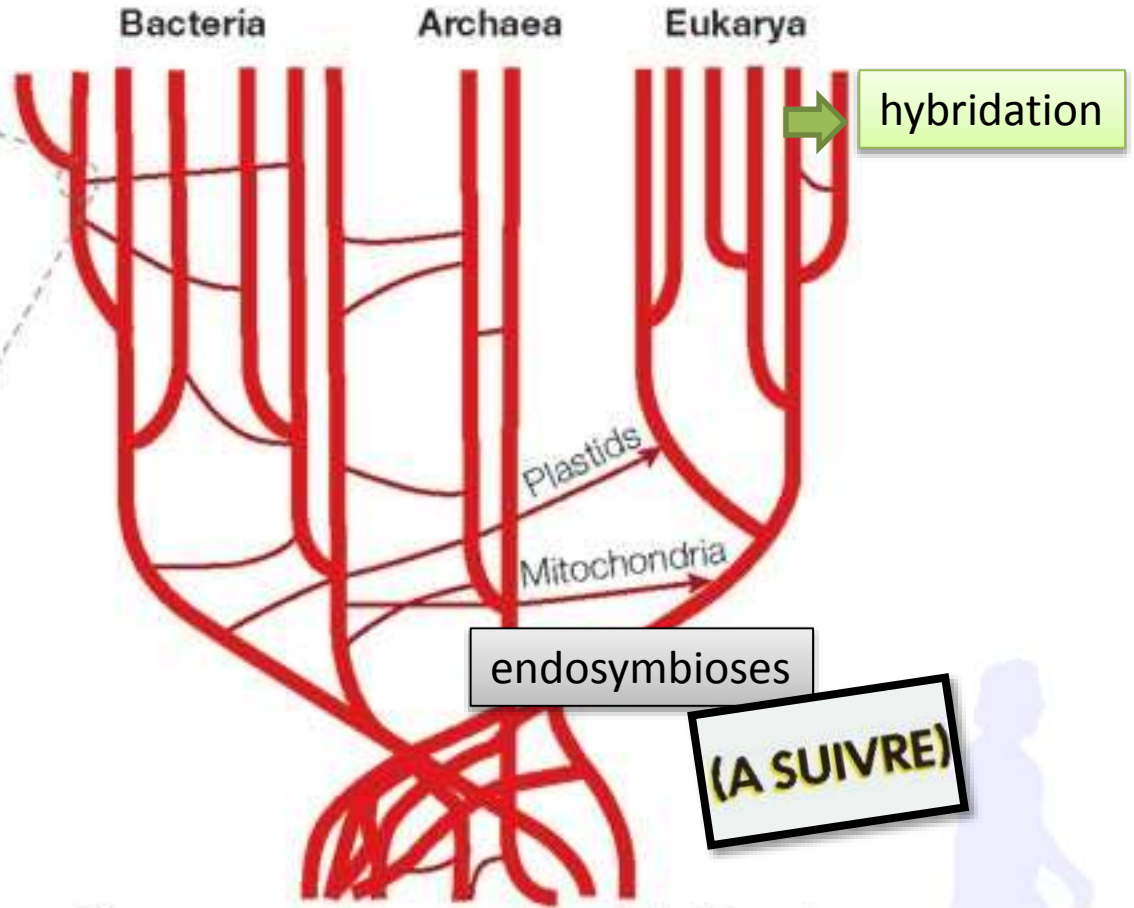


Transfert horizontal de gène(s)



Réutiliser

phylogénie



Common ancestral community of primitive cells

Copyright © 2005 Nature Publishing Group
Nature Reviews | Microbiology





Les limites de la notion biologique d'espèce

Le concept biologique d'espèce, qui la définit par son isolement reproducteur,

1) *n'est pas applicable à l'ensemble des organismes:*

- **fonctionne bien pour la très grande majorité des animaux** (normal, elle a été énoncée par des zoologistes), mais pas tous;
- Fonctionne très mal pour les Angiospermes qui forment fréquemment des hybrides fertiles
- Est un non sens pour les procaryotes qui échangent du matériel génétique (flux génétique) en dehors de toute reproduction et sans barrière d'espèce (transfert horizontal de gènes)
- Est inapplicable aux fossiles

2) *Présente une faiblesse conceptuelle, qui est d'ignorer la sélection*

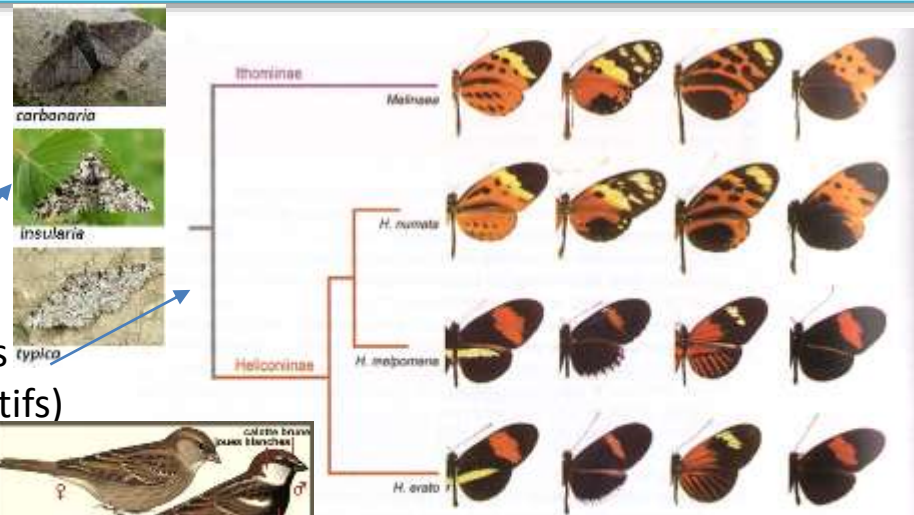
- Fait une trop grande place au flux génétique, en négligeant le fait que la sélection naturelle peut maintenir deux espèces clairement distinctes bien qu'interfertiles dans une zone d'hybridation.



4.3. Il existe d'autres définitions de l'espèce

5.1. L'espèce phénotypique est définie par ses caractères morpho-anatomiques

- **morphologie** (Approche phénétique)
-> **catégories** basées sur certains critères discriminants (=approche typologique)
- Problèmes :
 - 1) la variation !
 - par ex chez une espèce unique de papillons (*Héliconius numata*, bcp de variation de motifs)
 - Écotypes, espèces insulaires (H de Java?)
 - Dimorphisme sexuel



2) La ressemblance

- Espèces jumelles (quasi identiques mais ne se reproduisent pas ensemble)
- Convergence évolutive (ex: papillon monarque amer *Danaus plexippus* et son mime *Limenitis archippus*)



Relations phylogénétiques entre trois espèces polymorphes d'*Heliconius* (*Heliconiinae*) et différentes espèces de leurs modèles *Melinaea*.

L'ensemble de ces espèces sont toxiques : il s'agit de mimés mullériens. Les quatre morphes d'*H. numata* miment les quatre espèces de *Melinaea* (présentées au-dessus) dans quatre localités indépendantes. Quant aux morphes des deux espèces d'*Heliconius* *melpomene* et *evato*, ils se miment deux à deux dans différentes stations (Modifiée d'après Joron et coll., « A conserved supergene locus controls colour pattern diversity in *Heliconius* butterflies » © 2006 oct., *Plus Biol.*).



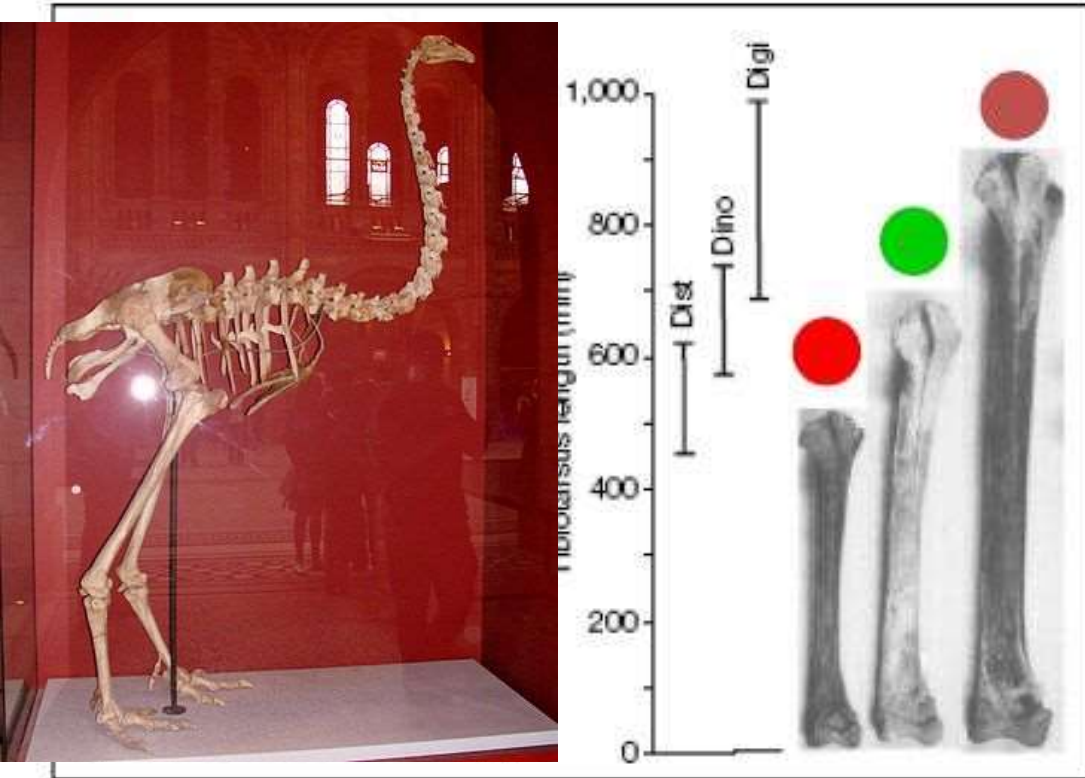
(a) **Similarité entre des espèces différentes.** La sturnelle des près (*Sturnella magna*, à gauche) et la sturnelle de l'Ouest (*Sturnella neglecta*, à droite) ont une forme et des couleurs semblables. Elles constituent pourtant deux espèces distinctes, car leur chant et leurs comportements sont suffisamment différents pour que les femelles d'une espèce ne soient pas incitées à la reproduction par les mâles de l'autre espèce s'ils se rencontraient dans la nature.





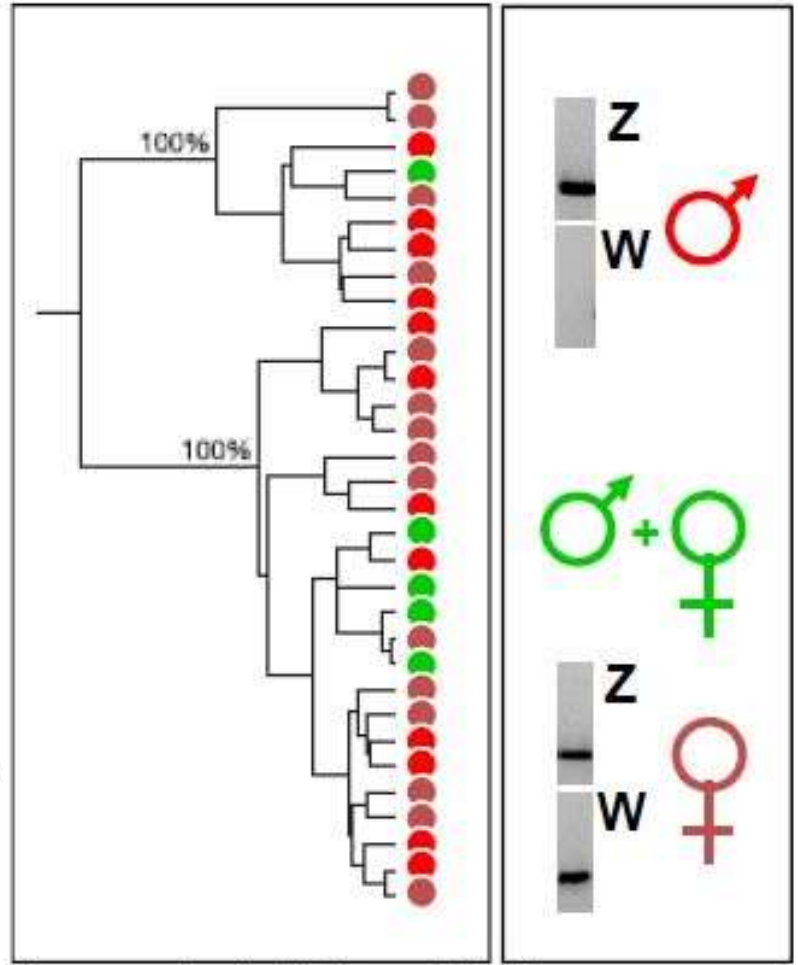
Pour les fossiles, les variations au sein d'une même espèce sont difficiles à détecter

Moas dinornis, sorte d'émeu de Nouvelle Zélande (3m, non volant). Ils ont disparu après l'arrivée des ancêtres des Māori dans l'archipel au xiii^e siècle.



• Trois espèces morphologiques (● ● ●)

CONCLUSION → Une espèce génétique
→ Dimorphisme sexuel



Bunce et al., Nature 2003

Espèce phénotypique

- Atout = fossiles (même sans ADN)
- Indépendant du type de reproduction (sexuée ou non)
- **Inadapté pour Procaryotes**, car peu de différences morphologiques; sauf si on considère que 2 souches bactériennes appartiennent à la même espèce si l'hybridation de leur ADN montre plus de 70% de similarité.



Limites

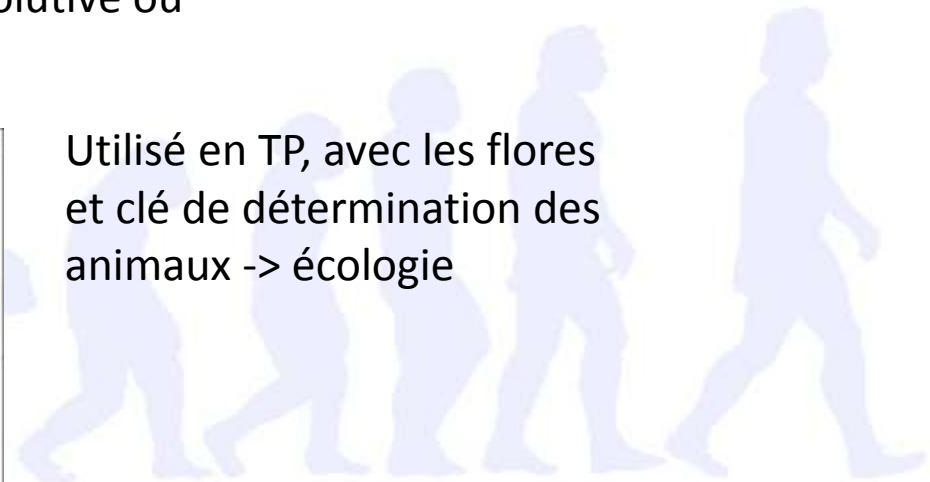


(Comparaison de séquence hors phylogénie = phénétique moléculaire)

- **Espèces cryptiques** = identiques morphologiquement (convergence évolutive ou divergence récente)



Utilisé en TP, avec les flores et clé de détermination des animaux -> écologie



5.2. L'espèce écologique est définie par la niche écologique qu'elle occupe exclusivement

- La notion d'espèce biologique remise en cause par botanistes, à cause de l'**introgression**.
- **introgression** (ou « *introgressive hybridization* » pour les anglophones), désigne le transfert naturel ou contrôlé par l'homme de gènes d'une espèce vers le pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche pour qu'il puisse y avoir **interfécondation**



AGRICULTURE : Le terme est aussi utilisé lors des croisements entre races (vaches par ex, pour transférer les qualités d'une race à une autre; par ex on introgresse une race à viande dans une race mixte pour améliorer ses qualités bouchères).
Notez que **dans ce cas, il ne s'agit pas d'espèces!**

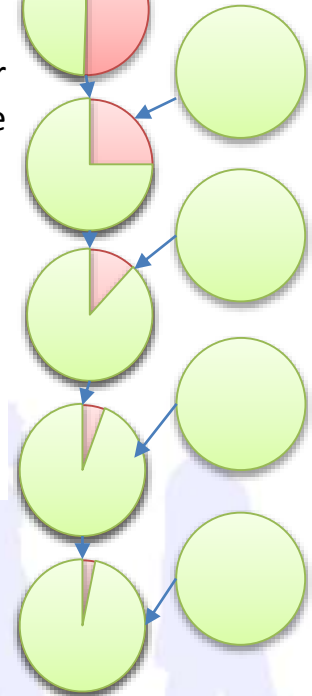
- Ce transfert de gènes se fait par hybridation d'individus suivie de rétrocroisements successifs avec des représentants de l'espèce hôte => flux génétiques importants entre ces populations

Génome donneur gén. receveur



hybridation

Hybride fertile



Rétrocroisements avec la lignée hôte

Tout se passe comme si certains gènes de l'espèce rouge avaient été transférés à l'espèce verte

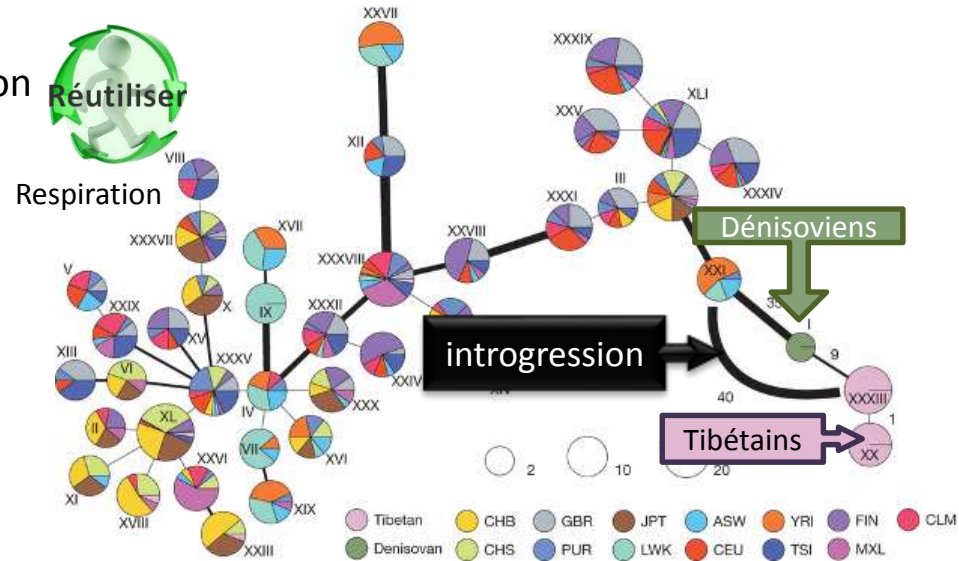




L'introgression dans la lignée humaine :

1) l'adaptation à l'altitude des Tibétains provient d'un segment chromosomique dénisovien

- Gène *EPAS1* : facteur de transcription induit par l'hypoxie; sous sa forme tibétaine -> surproduction de globules rouges -> augmente le transport de l'oxygène
- chez 87% des Tibétains (8% des chinois) -> peuvent vivre dans un milieu qui a perdu 40% de son O₂ (4000m)
- Séparation phylogénétique chinois/tibétains = 3000 ans
- Exemple de sélection naturelle d'une mutation
- En fait, séquence « tibétaine » très particulière : 78% de différence avec celle des Han, en 3000 ans! -> ne peut pas s'être formée par accumulation de mutation à partir de la séquence Han;
- identique à celle des dénisoviens!



Citation: *Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA,*
<http://dx.doi.org/10.1038/nature13408>

- Denisoviens (Homo), découvert en 2010 au nord de la Mongolie entre 1 Ma et 41 000 ans
- Ancêtre commun avec Hss et Néanderthal il y a 1Ma; génétiquement plus proche de Hss (ADN mt)
- Ont donné 4 à 6% ADN Mélanésiens



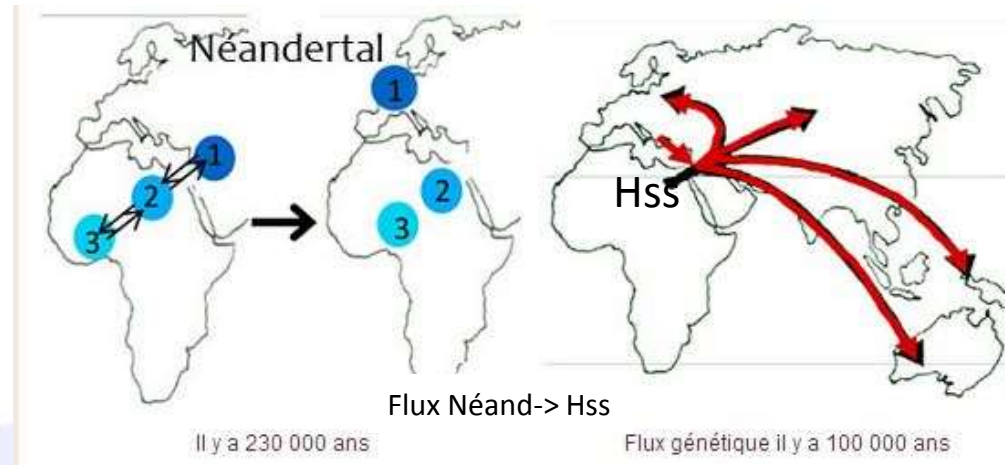


L'introgression dans la lignée humaine : 2) Les Européens et les asiatiques ont 4% de gènes de l'homme de Néandertal



film français de Jacques Malaterre, "Ao, le dernier Neandertal", 2010

- Néandertal (*Homo neanderthalensis*) en Europe entre -200 000 et -30 000
 - **4%** de gènes néandertaliens dans le génome d'européens et asiatiques (mais pas africains)
 - si l'on met bout à bout tous les morceaux d'ADN néandertalien éparpillés dans les individus d'origine européenne ou asiatique, ce serait au total **20 % du génome de Néandertal qui subsisterait globalement dans les populations modernes.** (Science 2014)
- Gènes -> gènes liés à kératine -> meilleure protection dans les milieux froids -> sélection positive du trait -> n'a pas été éliminé du génome
 - Aucun gène sur X ni pour formation testicules -> éliminé par sélection naturelle
 - Gènes du métabolisme (stockage des graisses) -?-> prévalence des maladies métaboliques en Occident et Asie? (diabète et maladie de Crohn)





- L'environnement -> sélection -> parfois divergence de l'espèce hôte et de celle issue de l'introgression (même si au début elles restent interfertiles) -> deux espèces (plantes)
- => Van Valen (1976) propose donc le concept **d'espèce écologique**

Une espèce écologique est un ensemble d'individus ayant les mêmes capacités à exploiter des ressources identiques, c'est-à-dire à **occuper la même niche écologique**.



2.1. Une niche écologique est l'utilisation globale qu'une espèce fait des ressources biotiques et abiotiques de son milieu

Analogie d'Eugène Odum : l'habitat d'une espèce représente son « adresse », sa niche est sa « **profession** ».

La niche est une propriété de l'espèce, ce n'est pas le biotope!

Ex: Les Fabacées et les Graminées de la prairie vivent dans le même biotope, mais ne l'utilisent pas de la même manière (azote) -> Elles n'ont pas la même niche.



À venir : écologie



Cette définition vous semble bizarre? Il vous semble que plusieurs espèces phénotypiques ou biologiques occupent la même niche?



Patience! Nous démontrerons dans le cours d'écologie (en mars) qu'avec l'évolution il y a un seul type d'organisme (espèce) qui se nourrit de cette manière et se nourrit et se reproduit de cette façon dans cet espace. Il y a d'autres espèces dans le même espace, mais elles utilisent les ressources différemment!

(A SUIVRE)

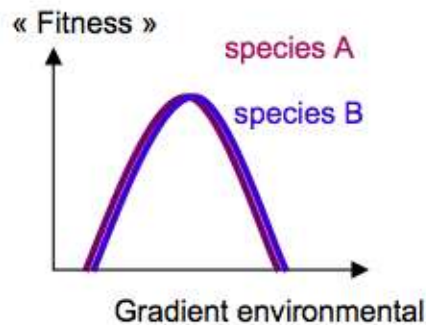
Prenons un exemple simple :

Soit un habitat nommé « cédraie du lycée Le Fresne », c'est le biotope. Dans ce biotope, il y a des ressources alimentaires pour la chenille processionnaire, ce sont les aiguilles de Pin. Dans ce même biotope, l'écureuil roux se nourrit des graines des cèdres. Ils ont donc deux niches écologiques différentes.



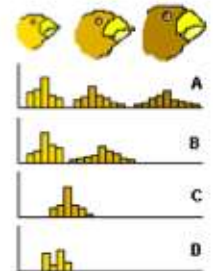
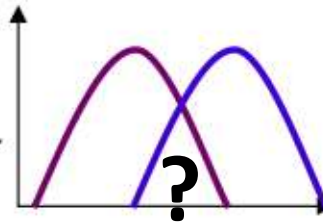


- Cycle de vie : la **larve** et l'adulte d'une même espèce n'occupent pas la même niche (habitat différent ou nourriture différente) -> évite la compétition larve/adulte
- **Chevauchement partiel des niches** : la sélection « déplace les caractères » de façon continue, avec chevauchement.

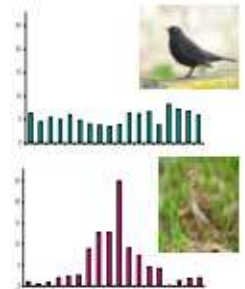
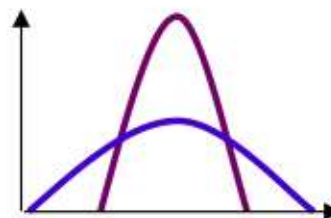


Evolution

Déplacement de caractère
différentes positions de niche



Variation de largeur de niche
différentes stratégies de niche



Espèce écologique

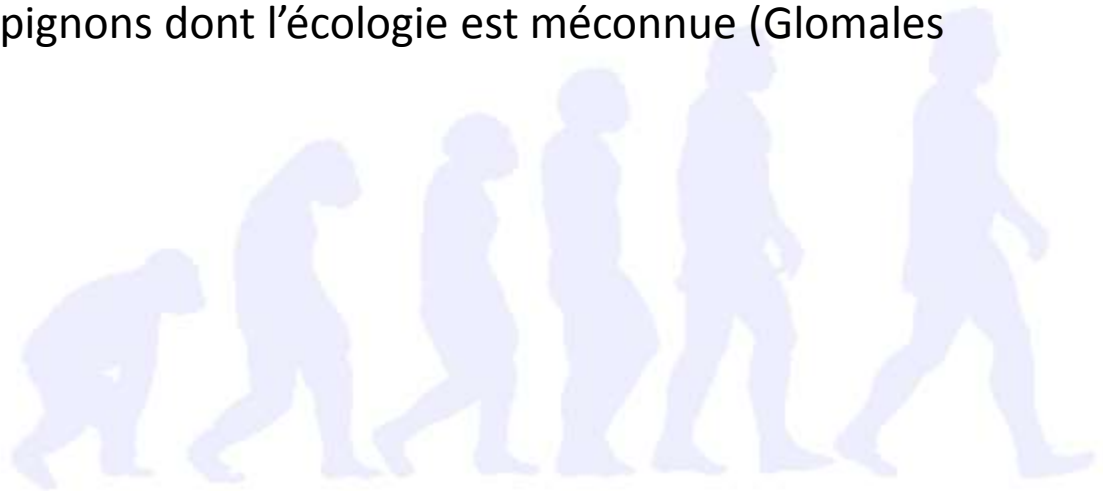


- Indépendant du type de reproduction (sexuée ou pas)
- Identification d'espèces jumelles ou mimétiques



- Difficulté de réalisation :
 - 1) il faut connaître toutes les ressources utilisées par l'espèce pour définir sa niche
 - 2) L'observation doit se faire en milieu naturel, car l'élevage modifie le comportement (effet de la densité de population)

- Inapplicable à:
 - Bactéries (très peu de choses connues)
 - Nombreux champignons dont l'écologie est méconnue (Glomales par ex)
 - fossiles



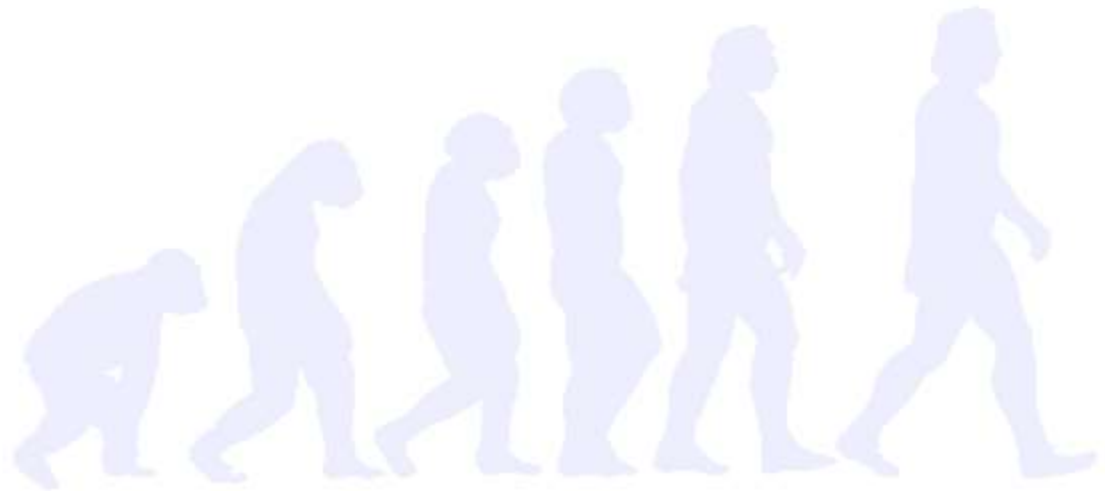
5.3. L'espèce phylogénétique est définie par des caractères innovants exclusifs (synapomorphies)



À venir
phylogénie

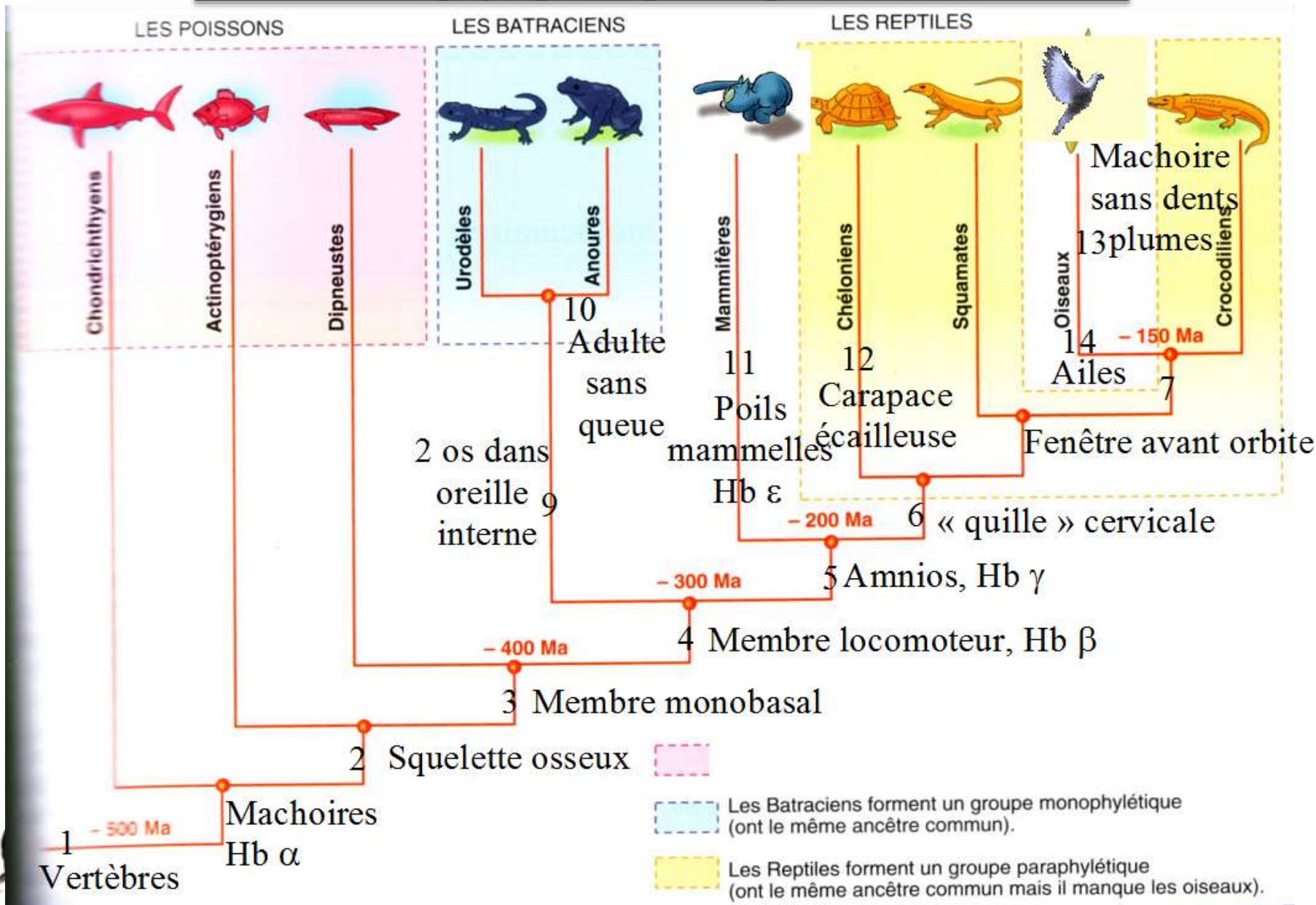
- 1966 William Hennig (entomologiste allemand)
- Classification phylogénétique = cladistique = qui reflète l'évolution
- Tous les individus d'un groupe (clade) ont le même ancêtre commun exclusif = groupe monophylétique
- L'appartenance au groupe est définie par des caractères partagés à l'état dérivé (= innovation évolutive). On appelle ces caractères des synapomorphies.

L'espèce phylogénétique est le plus petit groupe monophylétique (un ancêtre commun) d'individus défini par des caractères innovants exclusifs



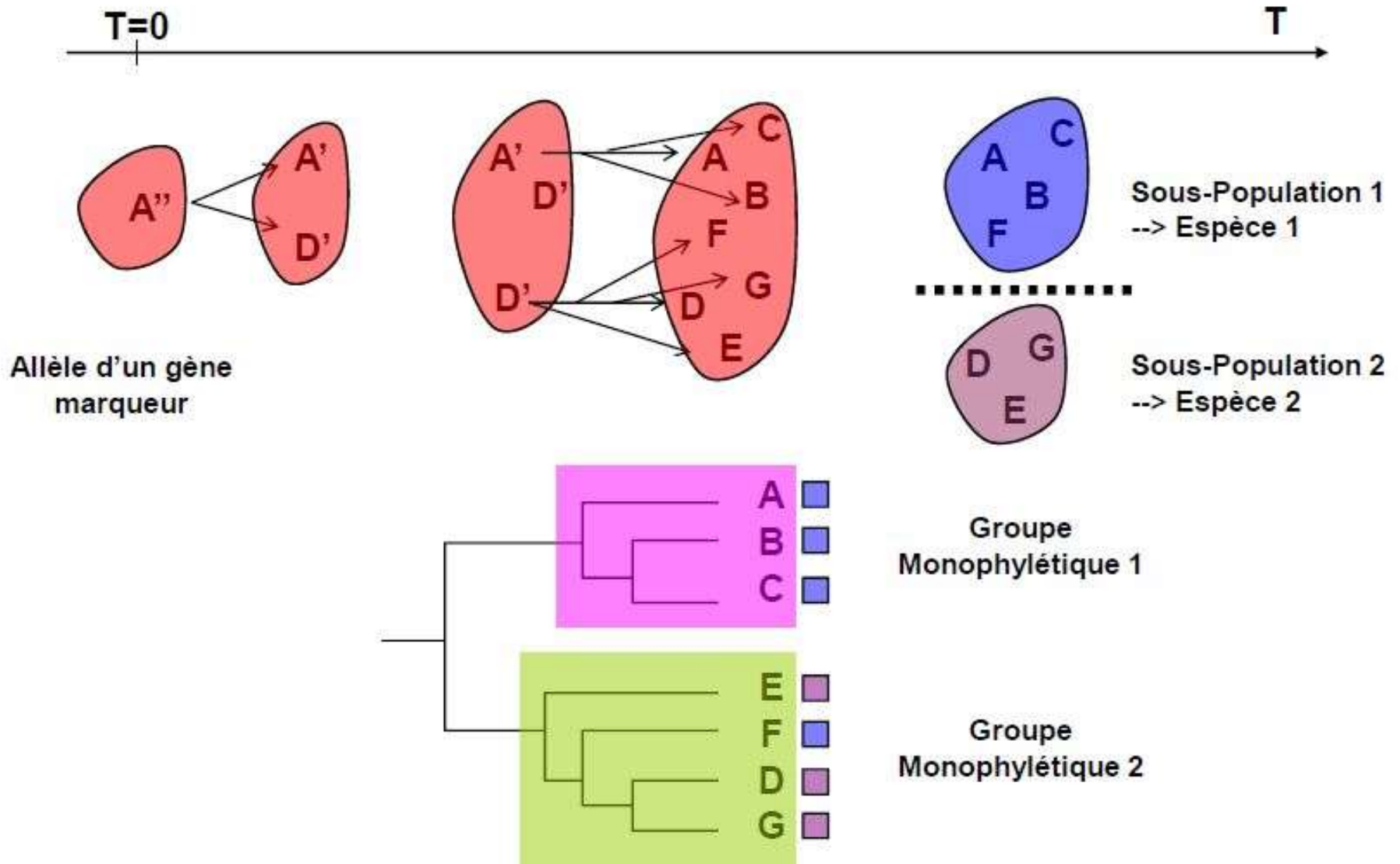
PAS À MÉMORISER!

Quelques exemples de synapomorphies de clades de Vertébrés





La phylogénie ignore les spéciations en cours, elle fait comme si elles étaient toutes terminées!





La classification inclut tous les organismes sur lesquels on a de l'information (quelque soit le type d'information, morphologique ou ADN)

- Utilisable pour les **fossiles**
- Utilisable pour les **organismes non identifiés** (séquençage en aveugle du plancton, du sol)
- Utilisable pour les virus!
- Indépendant du type de reproduction (sexuée ou pas)

Les limites entre espèces ne sont pas **arbitraires mais résultent du processus** objectif de classification



- On prend quelques individus dans une population, à un moment donné et on considère qu'ils représentent l'espèce -> fait comme si les populations étaient homogènes et avaient cessé d'évoluer!
- Peu pratique sur le terrain ou en TP (critères de développement embryonnaire ou ADN)
- Considère que toute la parenté est issue de l'héritage vertical des caractères -> nie le transfert horizontal, les hybridations et introgressions, etc (reproduction réticulée et non hiérarchique)



5.4. L'espèce est définie aujourd'hui en intégrant ces multiples définitions

Phénétique

- Caractères morphologiques et ADN

Phylogénétique

- Caractères innovants exclusifs :

espèce

Biologique

- Interfécondité

Écologique

- Niche écologique commune exclusive



Exemple de définition intégrative des espèces de guêpes parasitoïdes braconides du Costa Rica

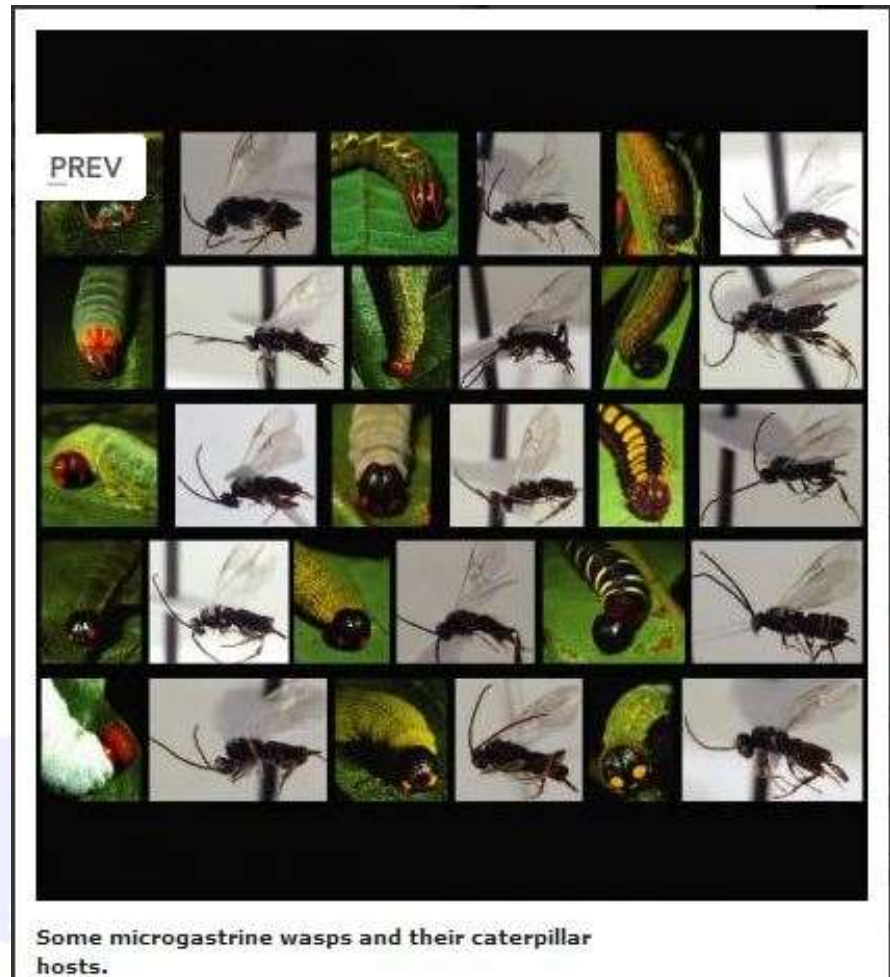


<http://www.pnas.org/content/105/34/12359.full>

- 1) Étude morphologique pour ne prélever que des braconides

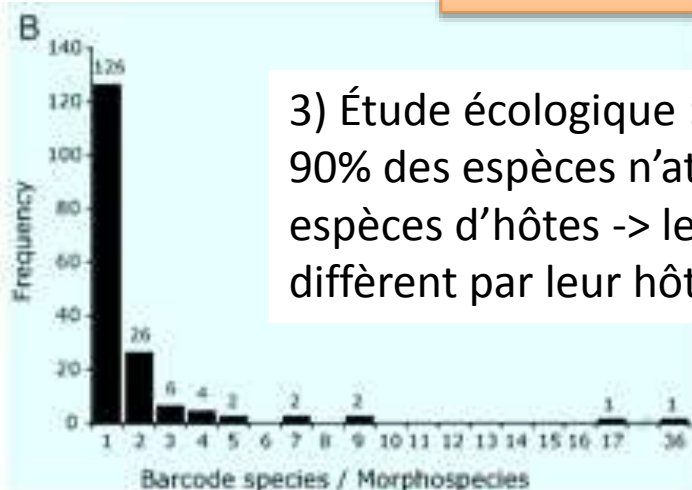
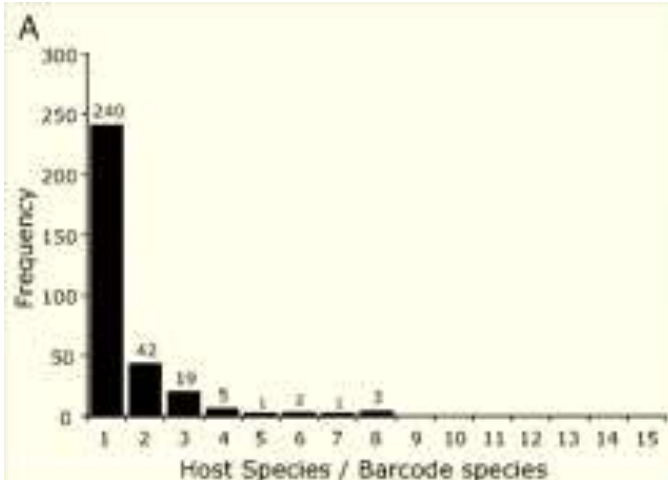


- Femelles de ces guêpes pondent des œufs dans les chenilles -> devt larves -> mort de la chenille
- Étude de 2 597 individus de la même forêt

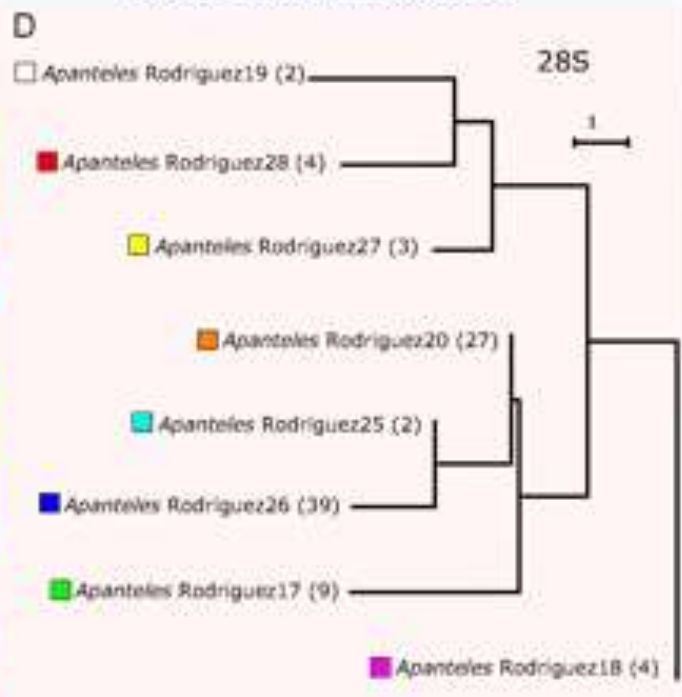
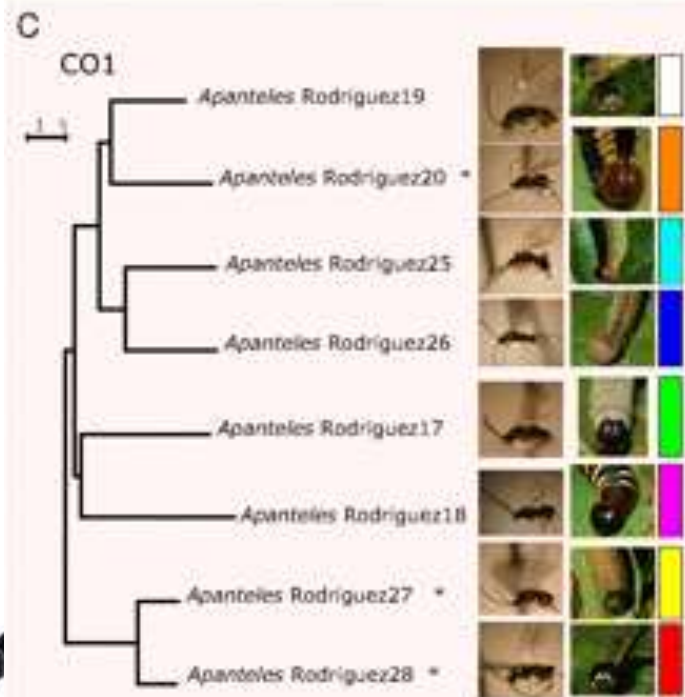


2) Phénétique moléculaire : la bar code révèle que « l'espèce » morphologique *Apanteles leucostigmus* = 36 espèces!

= Espèces cryptiques !



3) Étude écologique : spécificité d'hôte; 90% des espèces n'attaquent qu'une ou 2 espèces d'hôtes -> les espèces cryptiques diffèrent par leur hôtes!





Qu'est-ce qu'une espèce?

Phénétique

- Caractères morphologiques : TP et fossiles
- Séquence ADN et bar code : bactéries, virus, organismes non identifiés, parfois fossiles
- Espèce = **morphologie ou séquence identifiable** à l'aide d'une clé de détermination

Phylogénétique

- Caractères innovants exclusifs :
- espèce = **résultat de l'évolution**

Biologique

- Interfécondité : pluricellulaires à reproduction sexuée, en particulier les animaux
- Espèce = **résultat de l'isolement reproducteur**

espèce

Écologique

- Niche écologique commune exclusive : pluricellulaires observables dans leur milieu
- Espèce = **mode d'utilisation du milieu**

5.5. Mais les espèces ne sont pas pérennes, et toujours en perpétuelle évolution

Espèce initiale homogène A

← Espèce identifiable

Formation de deux sous-populations

Par isolement géographique (cas des animaux)

Par hybridation fertile (cas des Végétaux)

← ?

Isolement reproducteur incomplet

Sous-espèce A1

Sous-espèce A2

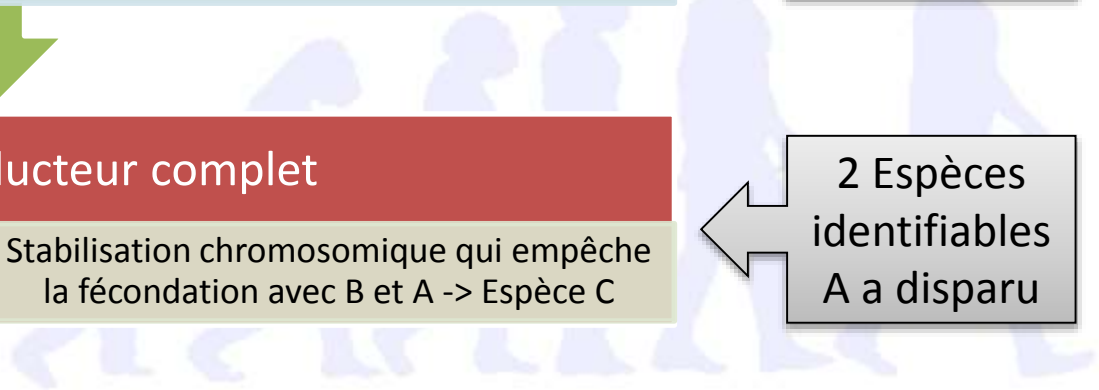
← ?

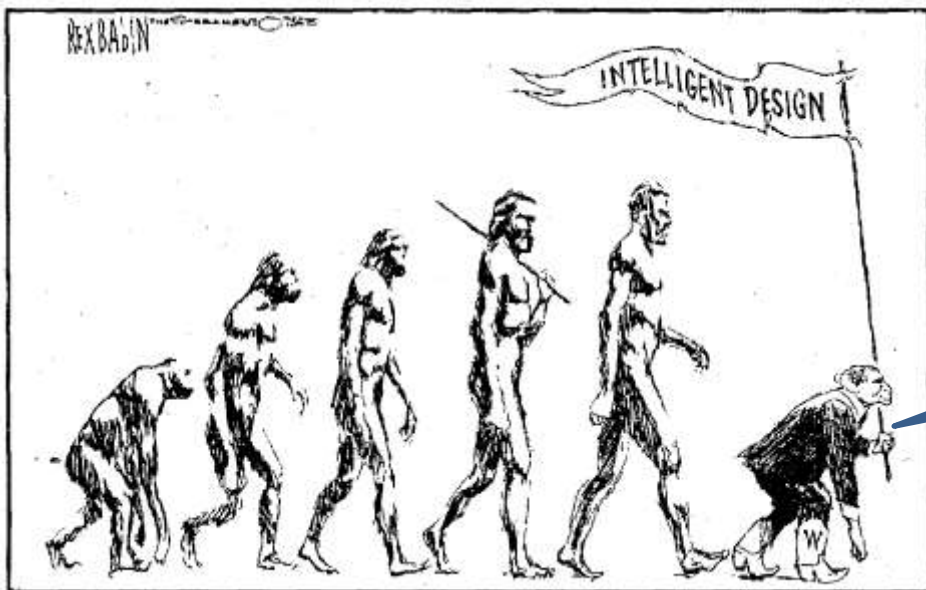
Isolement reproducteur complet

Arrêt de migrations entre les 2 sous-populations -> espèce B

Stabilisation chromosomique qui empêche la fécondation avec B et A -> Espèce C

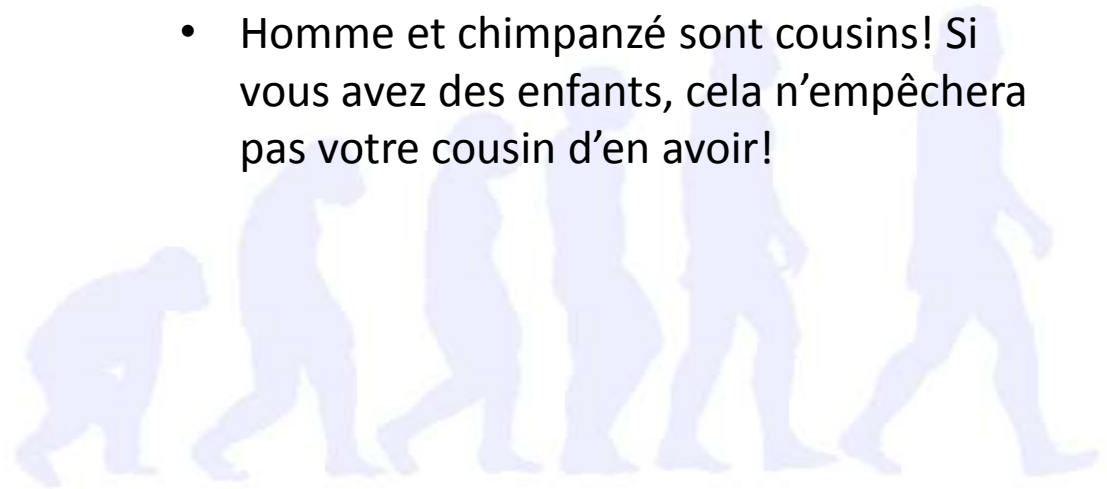
← 2 Espèces identifiables
A a disparu





Mais si l'homme descend du singe,
pourquoi reste-t-il des singes?
(authentique!)

- L'homme ne descend pas du singe (Darwin ne l'a jamais écrit, il était trop prudent pour parler de l'évolution de l'Homme. Ce sont ses détracteurs qui ont inventé cette phrase)
- Homme et chimpanzé sont cousins! Si vous avez des enfants, cela n'empêchera pas votre cousin d'en avoir!



7. L'isolement reproducteur c'est

- a) l'arrêt de l'échange de gènes entre deux populations
- b) le fait que les hybrides soient stériles
- c) une parade amoureuse qui ne s'établit qu'entre individus de la même espèce
- d) la reconnaissance entre les membranes plasmiques des gamètes de même espèce
- e) le décalage des périodes de reproduction de deux espèces
- f) le mécanisme de formation d'une espèce
- g) le mécanisme de maintien d'une espèce

8. une espèce se forme

- a) par isolement géographique
- b) par hybridation, si l'hybride est fertile
- c) par isolement reproducteur
- d) sélection naturelle ou dérive qui aboutit à un isolement reproducteur



9. une espèce est définie par

- a) des éléments de sa morphologie et de son anatomie qui sont des critères de détermination
- b) ce qui est à l'extrémité d'un arbre phylogénétique
- c) sa capacité à se reproduire durablement avec ceux de son espèce, mais pas avec ceux d'une autre espèce
- d) la niche écologique qu'elle occupe

10. l'évolution

- a) produit des structures de plus en plus complexes
- b) de certaines bactéries a cessé, c'est pour cela qu'on les appelle des archéobactéries
- c) conduit à des organismes optimaux, parce que c'est un processus qui va dans le sens d'un progrès, grâce à la sélection naturelle
- d) fait disparaître des espèces
- e) fait apparaître des espèces
- f) n'existe plus aujourd'hui pour l'être humain



A RETENIR

Les mutations créent la diversité sur laquelle la sélection peut agir, soit en la réduisant et donc en maintenant l'espèce (pour un temps), soit en modifiant l'espèce et cela peut produire une nouvelle espèce.

- Les espèces se transforment (les espèces ne sont pas pérennes) et on ne peut pas dire qu'il existe des « fossiles vivants », ni que l'évolution agit pour la « survie de l'espèce », ni pour la « propagation du gène égoïste ». L'évolution ne peut pas non plus être présentée en termes de « progrès », car elle peut être « simplificatrice », et elle n'a ni direction, ni but.
- Les mécanismes de l'évolution peuvent être approchés par l'évolution expérimentale. La diversité est créée par les mutations (voir BCPST1), il y a ensuite des mécanismes de maintien ou de réduction de la diversité produite, soit par des tris sélectifs, soit par des processus aléatoires.
- La sélection est un processus de reproduction différentielle, où la valeur sélective (« fitness ») se mesure au nombre de descendants produits. Elle exerce un tri orienté de la diversité génétique (qui induit une adaptation), mais peut aussi entretenir un polymorphisme.
- La dérive exerce un tri aléatoire dépendant de la taille des populations ; elle est seule à agir sur les traits neutres.

- La diversité du vivant varie au cours du temps et est le résultat d'une histoire passée : c'est l'évolution. On pourra retracer un scénario évolutif à l'aide de la phylogénie.
- Chez les Eucaryotes, les isolements génétiques liés à la reproduction sexuée permettent de définir des espèces biologiques. Néanmoins, les transferts horizontaux et les hybridations sont des limites à ces isolements.
- D'autres définitions de l'espèce sont utilisées (phénotypique, écologique, phylogénétique).

Ouverture : contestation par les créationnistes ; comment retracer cette évolution ?

