

Génétique évolutive - Cours 2010

Joël Cuguen - SN2 bureau 205 – joel.cuguen@univ-lille1.fr

- ➔ 1. **Introduction : évolution, adaptation et sélection naturelle**
- 2. Evolution des caractères quantitatifs
- 3. Evolution dans un environnement variable

<http://www.cosmolearning.com/video-lectures/the-nature-of-evolution-selection-inheritance-and-history-6684/>

Questions proximales et distales

La biologie évolutive essaye de répondre à des questions distales ou ultimes : comment se sont mises en place au cours du temps les caractéristiques biologiques des organismes et des populations qu'on observe actuellement ? Ces questions complètent des questions proximales ou immédiates dont les exemples sont :

- quels sont les mécanismes actuels du fonctionnement de la vie, à travers la biologie cellulaire, la physiologie ou la biochimie ?
- un caractère de comportement est-il acquis ou inné ?
- à quoi sert une caractéristique particulière en termes de survie et reproduction d'un individu donné ?

La dernière question se situe dans le domaine de l'écologie et est la plus proche des questions distales : la réponse nous renseigne sur les pressions de sélection que subissent les individus dans les populations

Explications distales (ultimes) : quelques exemples de caractéristiques qui sont le résultat d'une évolution mais qui ne sont pas directement compréhensibles au point de vue simplement physiologique et mécanistique.

1. La dormance des graines.

Bien que les conditions (température, humidité etc.) soient favorables certaines graines ne germent pas, mais attendent un moment ultérieur. Ce peut être une stratégie pour éviter que les plantules germent avant une période défavorable au lieu d'après, ou pour étaler le risque face à des mauvaises conditions imprévisibles.

2. La sénescence.

Notamment chez les organismes sémelpares (qui se reproduisent une fois et meurent) il y a une détérioration rapide de l'individu dans son fonctionnement physiologique. La stratégie évolutive sous-jacente est ici que ce dysfonctionnement peut être compensé par une plus grande fertilité immédiate.

Définitions

L'**adaptation** aux conditions environnementales locales tend à s'améliorer au cours de l'**évolution** par la **sélection naturelle**.

Evolution

Darwin : "descent with modification". En termes modernes : le changement dans la composition génétique d'une population au cours des générations. On parle ici de la micro-évolution ; la macro-évolution étudie les changements sur une plus grande échelle de temps sur laquelle il se manifestent des successions d'espèces comme résultat de spéciations et d'extinctions

Sélection naturelle

Processus par lequel, au cours des générations, les formes qui augmentent en fréquence sont celles qui survivent et se reproduisent le plus

Définitions

L'**adaptation** aux conditions environnementales locales tend à s'améliorer au cours de l'**évolution** par la **sélection naturelle**.

Adaptation: plusieurs sens

1. Caractéristique d'un organisme qui lui permet de survivre et se reproduire dans son environnement, mieux que sans cette caractéristique, ou mieux que dans un autre environnement
2. Le processus évolutif qui produit cette caractéristique, donc acquérir génétiquement des adaptations : impossible au cours de la vie des individus, mais possible pour une population au cours des générations
3. Le changement phénotypique d'un individu au cours de sa vie avec comme résultat l'amélioration de ses possibilités de survie et/ou reproduction (= adaptation phénotypique)

Valeur sélective (fitness)

(L'espérance de) la contribution (absolue ou relative) d'un individu (ou des individus d'un certain génotype) aux pools géniques des générations suivantes

L'adaptation aux conditions environnementales tend à s'améliorer au cours de l'évolution par la sélection naturelle

Question 1

L'évolution peut-elle se dérouler sans sélection naturelle ?

Les changements dans les phénotypes et la composition génétique d'une population ne sont pas forcément associés à la sélection naturelle, ce qui implique qu'il n'y a pas forcément des conséquences adaptatives.

Notamment le hasard peut jouer un rôle (la dérive génétique aléatoire).

On parle alors d'une évolution neutre. En revanche il est difficile de comprendre l'évolution de caractéristiques adaptatives sans intervention de la sélection.

L'adaptation aux conditions environnementales tend à s'améliorer au cours de l'évolution par la sélection naturelle

Question 2

La sélection naturelle joue-t-elle toujours sur l'adaptation ?

Pas forcément: le principe fondamental de la sélection est qu'augmente en fréquence tout réplicateur (par exemple allèle = forme d'un gène) plus efficace dans sa propre transmission que d'autres réplicateurs, c'est-à-dire tout réplicateur dont le phénotype est plus « efficace » dans son environnement.

Ex: La sélection sexuelle joue sur le succès de réaliser des accouplements plutôt que sur l'adaptation à l'environnement.

Ex: Il existe même des gènes ou d'autres réplicateurs qui n'ont pas d'autre effet "favorable" que de promouvoir leur propre transmission :

- distorateurs de ségrégation
- éléments transposables
- chromosomes "B"
- gènes mitochondriaux causant la stérilité mâle

L'adaptation aux conditions environnementales tend à s'améliorer au cours de l'évolution par la sélection naturelle

Question 3

L'adaptation peut-elle aussi s'améliorer sans sélection naturelle ?

Seulement les adaptations phénotypiques. Ces adaptations ne sont en général pas transmises aux générations suivantes (contrairement à ce que pensait Lamarck). Ce qui est transmis, sur la base de gènes, c'est la possibilité de réaliser ces adaptations phénotypiques.

(Récemment on a découvert la possibilité de transmission de modifications épigénétiques aux descendants, c'est-à-dire des modifications héritables du phénotype sans modification de la séquence).

L'évolution culturelle (qui a considérablement augmenté l'adaptation de l'homme à son milieu) est pourtant lamarckienne de nature. Les connaissances acquises sont transmises à la descendance (transmission verticale) mais aussi à d'autres individus (transmission horizontale, beaucoup plus efficace). Cependant les structures cérébrales qui permettent cette évolution culturelle sont certainement le résultat d'une sélection naturelle.

L'adaptation aux conditions environnementales tend à s'améliorer au cours de l'évolution par la sélection naturelle

Question 4

L'adaptation aux conditions environnementales augmente-t-elle dans un sens absolu au cours de l'évolution ?

L'adaptation locale tend à s'améliorer par la sélection naturelle. Si les conditions ne changeaient pas, on pourrait s'attendre à une adaptation de plus en plus parfaite. En réalité les conditions environnementales changent, y compris les conditions biotiques (car les autres espèces évoluent aussi). Le niveau d'adaptation peut donc théoriquement rester constant ou même diminuer malgré une sélection naturelle continue (l'hypothèse de la reine rouge).

S'il existe plusieurs niveaux de sélection, par exemple individus et groupes d'individus, la valeur sélective peut même directement diminuer par la sélection naturelle.

L'adaptation aux conditions environnementales tend à s'améliorer au cours de l'évolution par la sélection naturelle

Question 5

L'évolution fournit-elle des résultats prévisibles ?

Il faut distinguer entre des processus déterministes (dont le résultat est prévisible et répétable) et stochastiques (ou aléatoires, sujets au hasard ; les résultats ne sont pas répétables, bien qu'il puisse y avoir des tendances).

Dans l'évolution il y a deux processus stochastiques, la mutation et la dérive, qui font que leur résultat n'est pas prévisible.

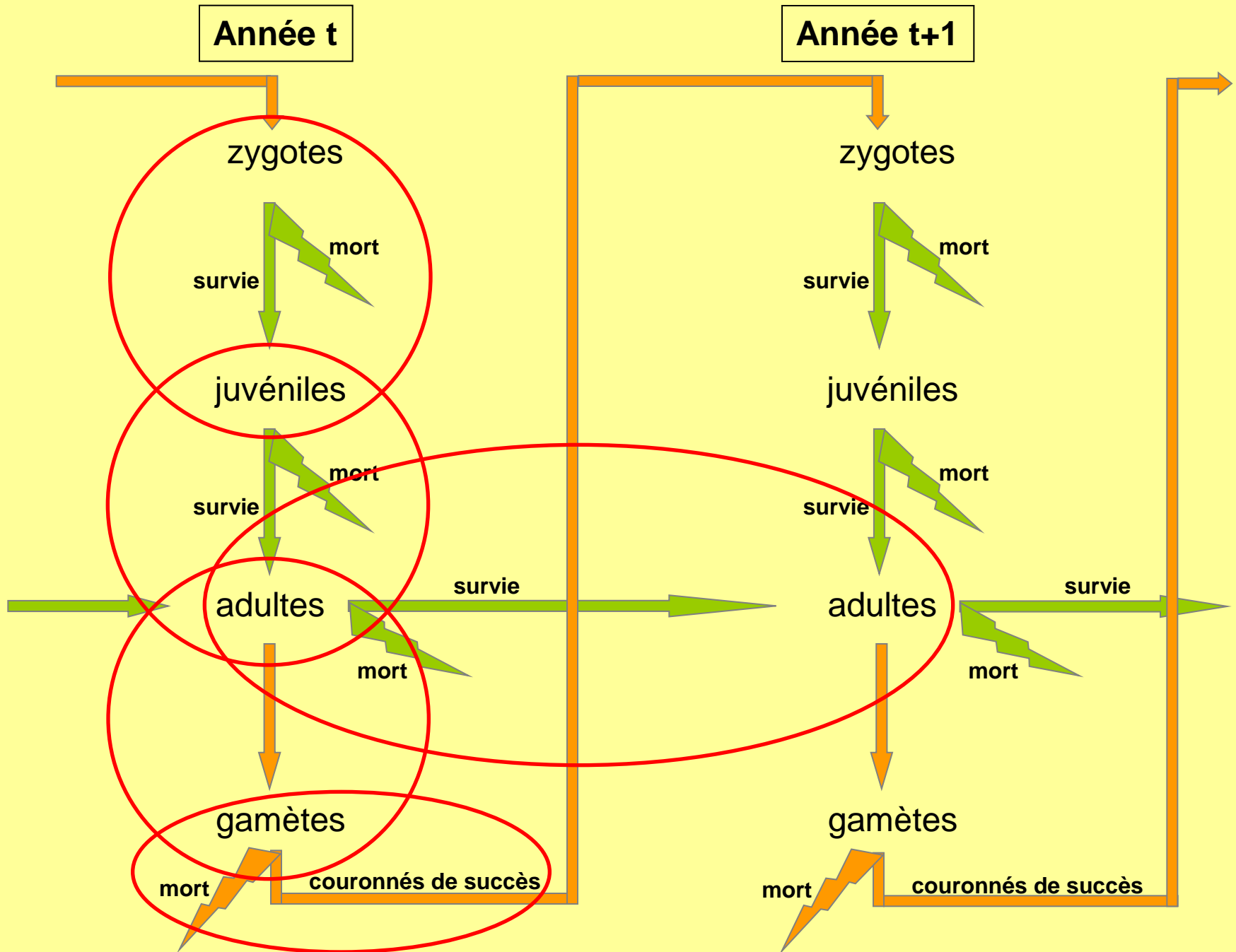
En plus, une même pression de sélection qui agit sur des situations initiales différentes peut conduire à des solutions différentes pour le même problème.

Le cycle de vie et la sélection naturelle

Il y a quatre périodes dans un tel cycle de vie où la sélection naturelle se manifeste :

1. la survie entre zygotes et juvéniles, parfois influencée par les parents dans le cas de soins parentaux au sens large
2. la survie entre juvéniles et adultes
3. la survie des adultes d'une année à l'autre
4. la production de gamètes et leur succès

Les périodes 1-3 concernent une réduction par la mortalité. Il faut que cette réduction soit non-aléatoire sinon elle n'a pas de conséquences évolutives. La période 4 concerne la fécondité et peut être subdivisée en : la quantité des gamètes, leur qualité et la probabilité que les gamètes se combinent avec des gamètes de l'autre sexe (dans le cas d'une reproduction sexuée). La sélection sexuelle concerne ce dernier aspect.



Mode d'action de la sélection naturelle

La sélection s'exerce sur le **phénotype**. En absence de lien entre génotype et phénotype (donc si les différences entre les phénotypes sont entièrement dues à un environnement variable) il n'y a pas de sélection naturelle efficace, car il n'y a pas de conséquences sur la descendance. On dit que le caractère en question n'est pas héritable et il n'évoluera pas.

Rappel : les critères de l'évolution par la sélection naturelle selon Darwin qui sont essentiels pour un changement adaptatif :

1. Il faut de la variation phénotypique (morphologique, physiologique ou comportementale) parmi les individus d'une population.
2. Il faut de la variation dans la valeur sélective de ces individus dans le sens où certains phénotypes se reproduiront plus que d'autres.
3. Il faut que ces variations soient héritables (ressemblances entre enfants et parents).

Mode d'action de la sélection naturelle

La page suivante montre un exemple simplifié pour un seul caractère avec seulement 2 gènes (sans interactions) qui influent sur le caractère. En réalité, la sélection naturelle joue simultanément sur l'ensemble des caractères ; pour chaque caractère une autre présentation réduite pourrait être réalisée.

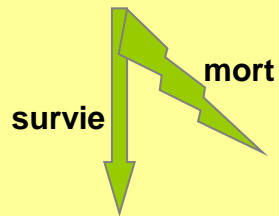
Le locus B a un plus grand effet sur le caractère que le locus A ; l'environnement influe également sur le caractère (plasticité phénotypique).

Fréquences alléliques

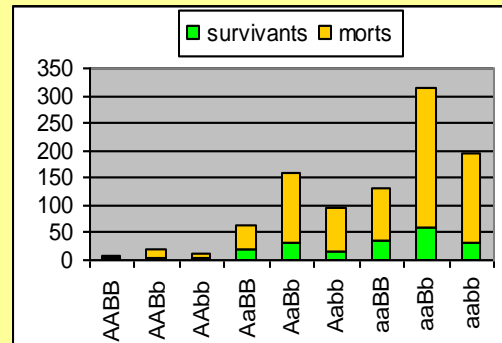
avant réduction

| | allèle 1 | allèle 2 |
|---------|----------|----------|
| locus A | 0,20 | 0,80 |
| locus B | 0,45 | 0,55 |

1000 juvéniles



200 adultes



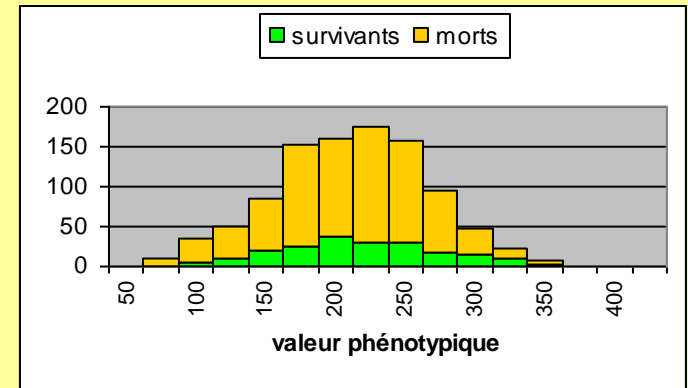
après réduction

| | allèle 1 | allèle 2 |
|---------|----------|----------|
| locus A | 0,21 | 0,79 |
| locus B | 0,53 | 0,48 |

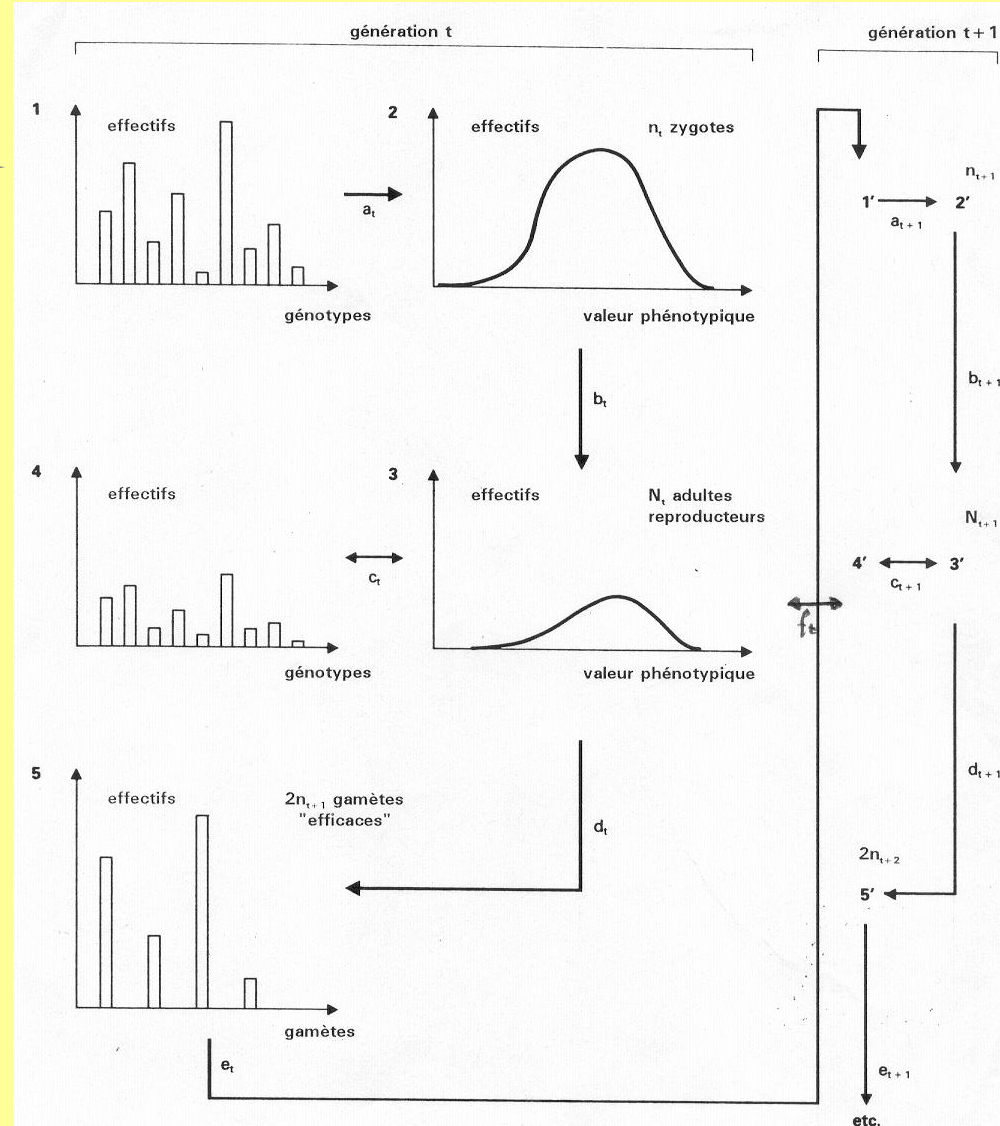
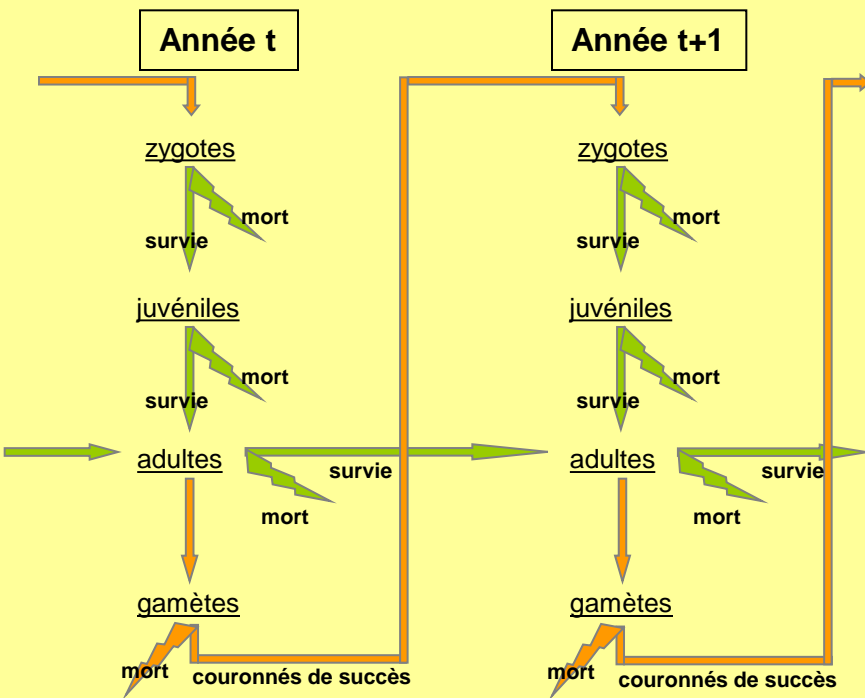
Valeurs phénotypiques

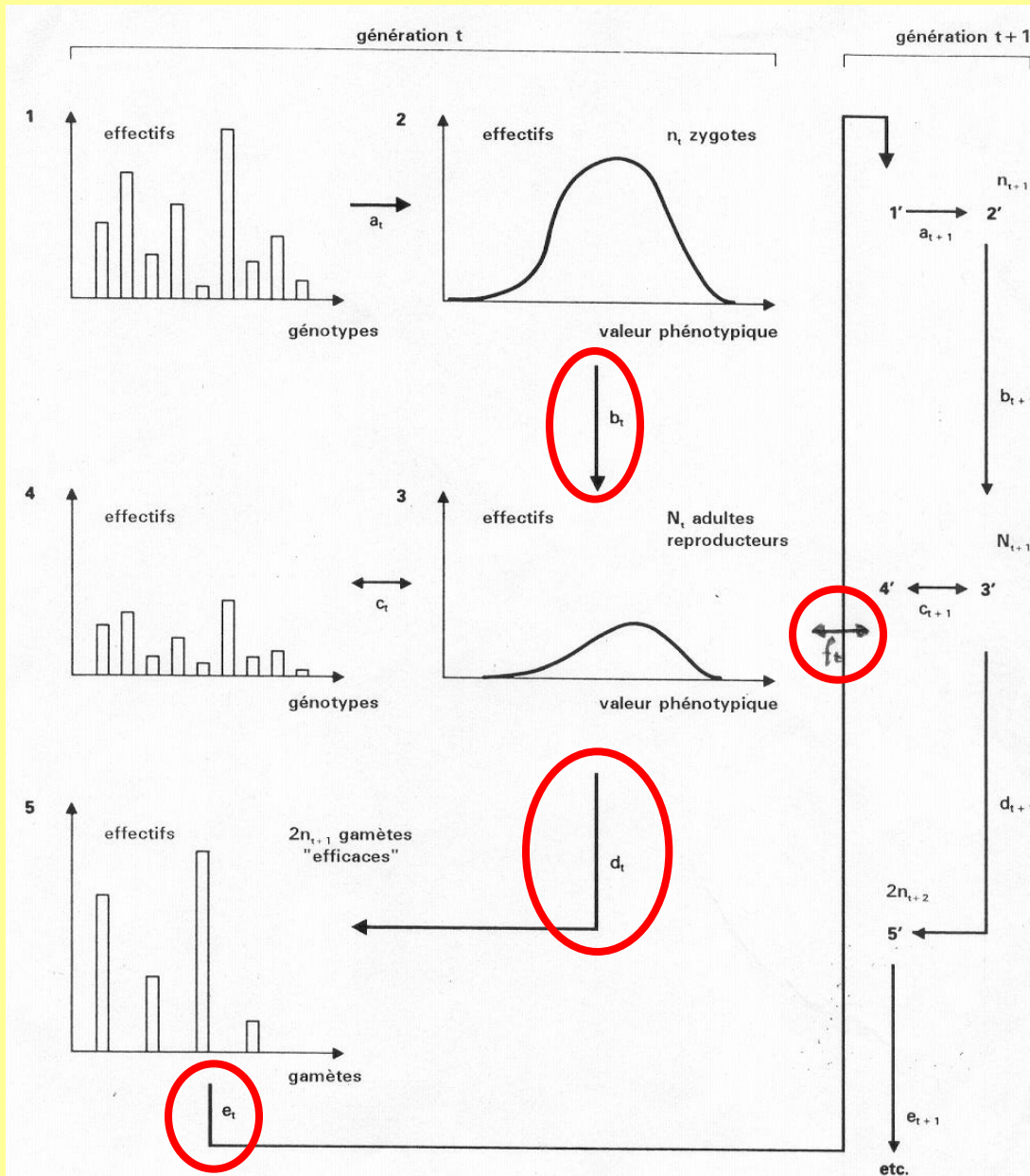
moyenne avant réduction : 198,84

| | a | d | μ' | e |
|---------|----|---|--------|----|
| locus A | 5 | 5 | 210 | 50 |
| locus B | 20 | 0 | | |



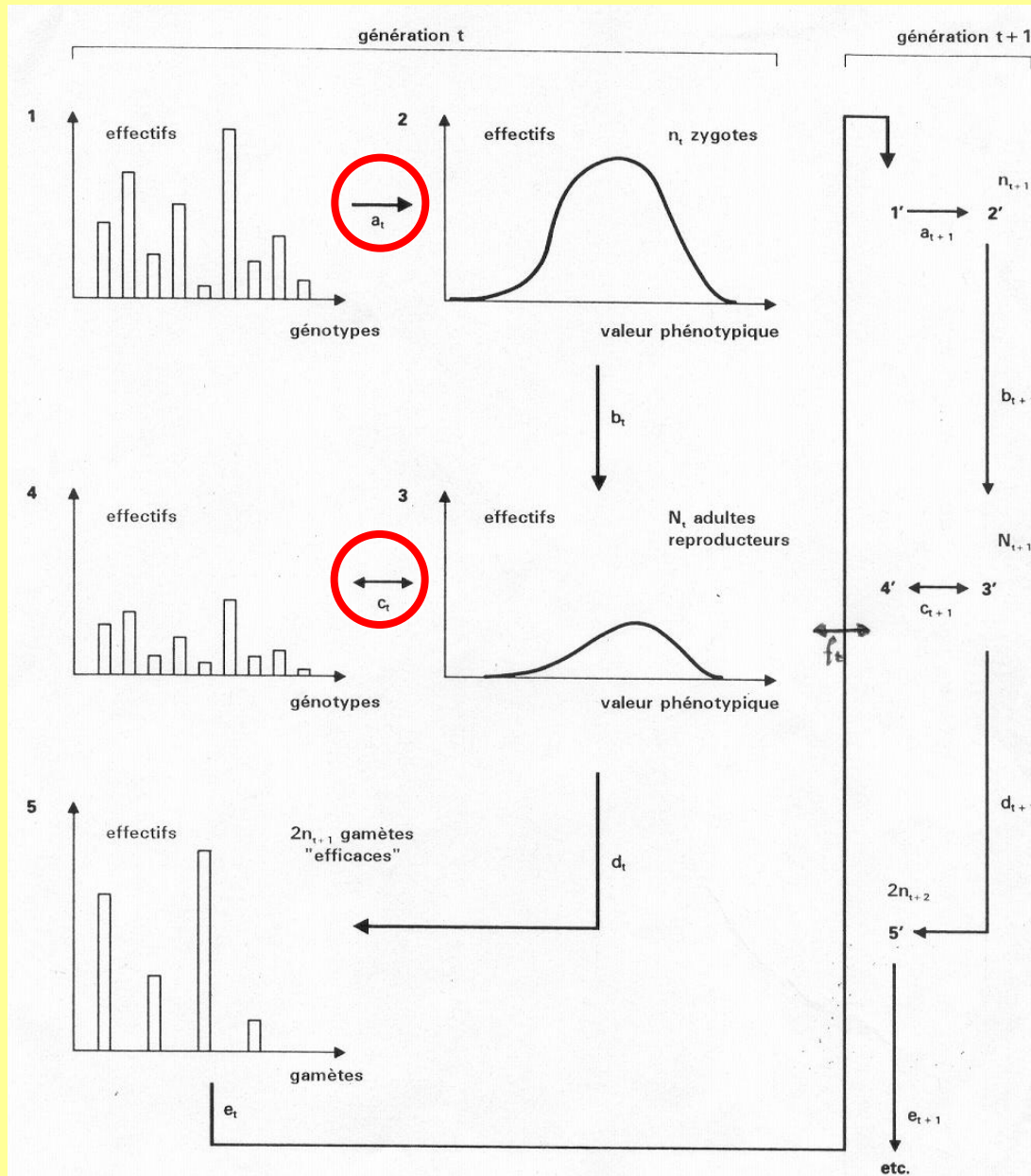
moyenne après réduction : 204,67





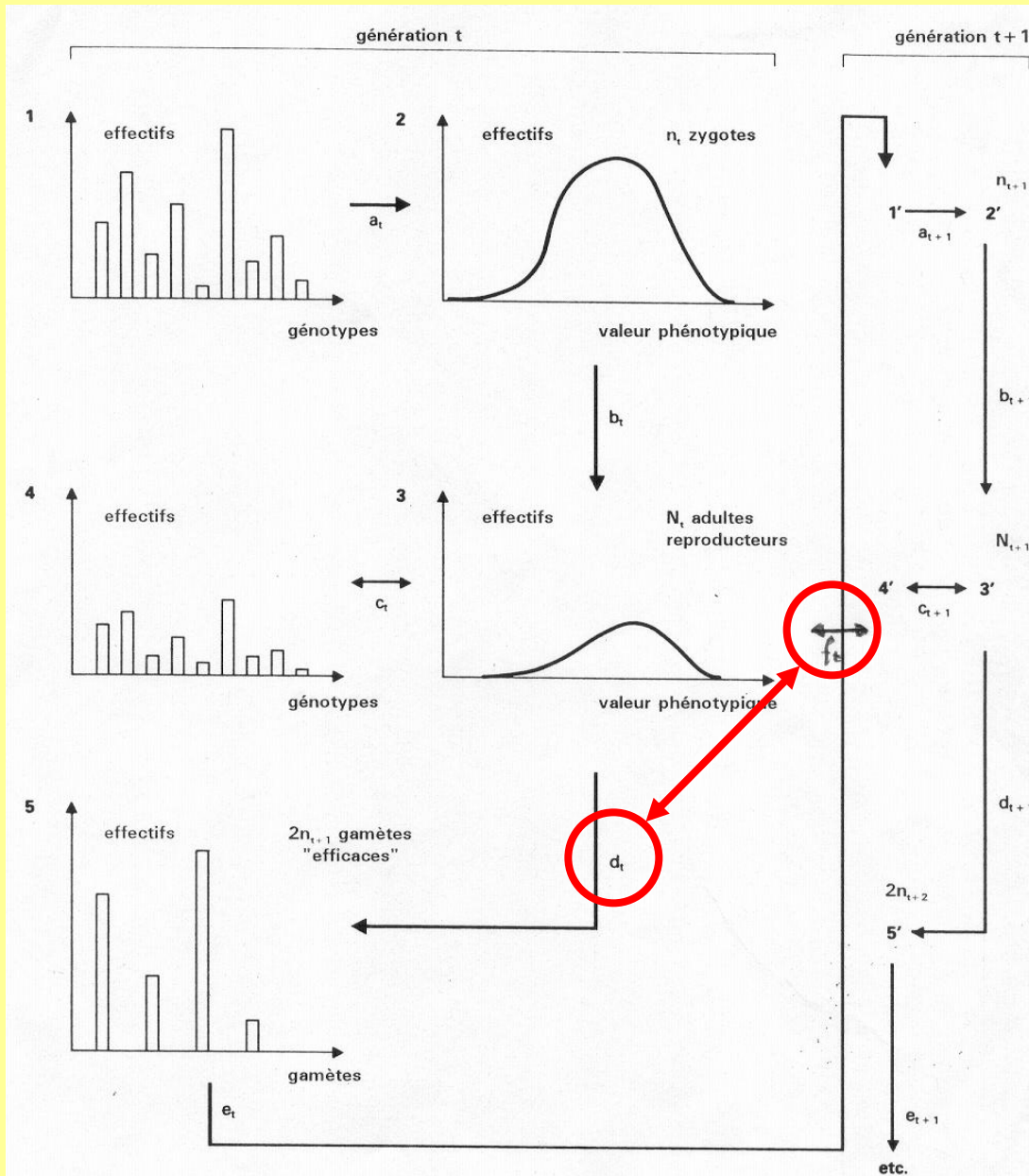
Récapitulation : où peut s'exercer de la sélection naturelle ?

- La réduction des effectifs (flèches **b** et **f**)
- La production de gamètes (flèche **d**)
- Le succès des gamètes (flèche **e**)



La relation entre génotype et phénotype.

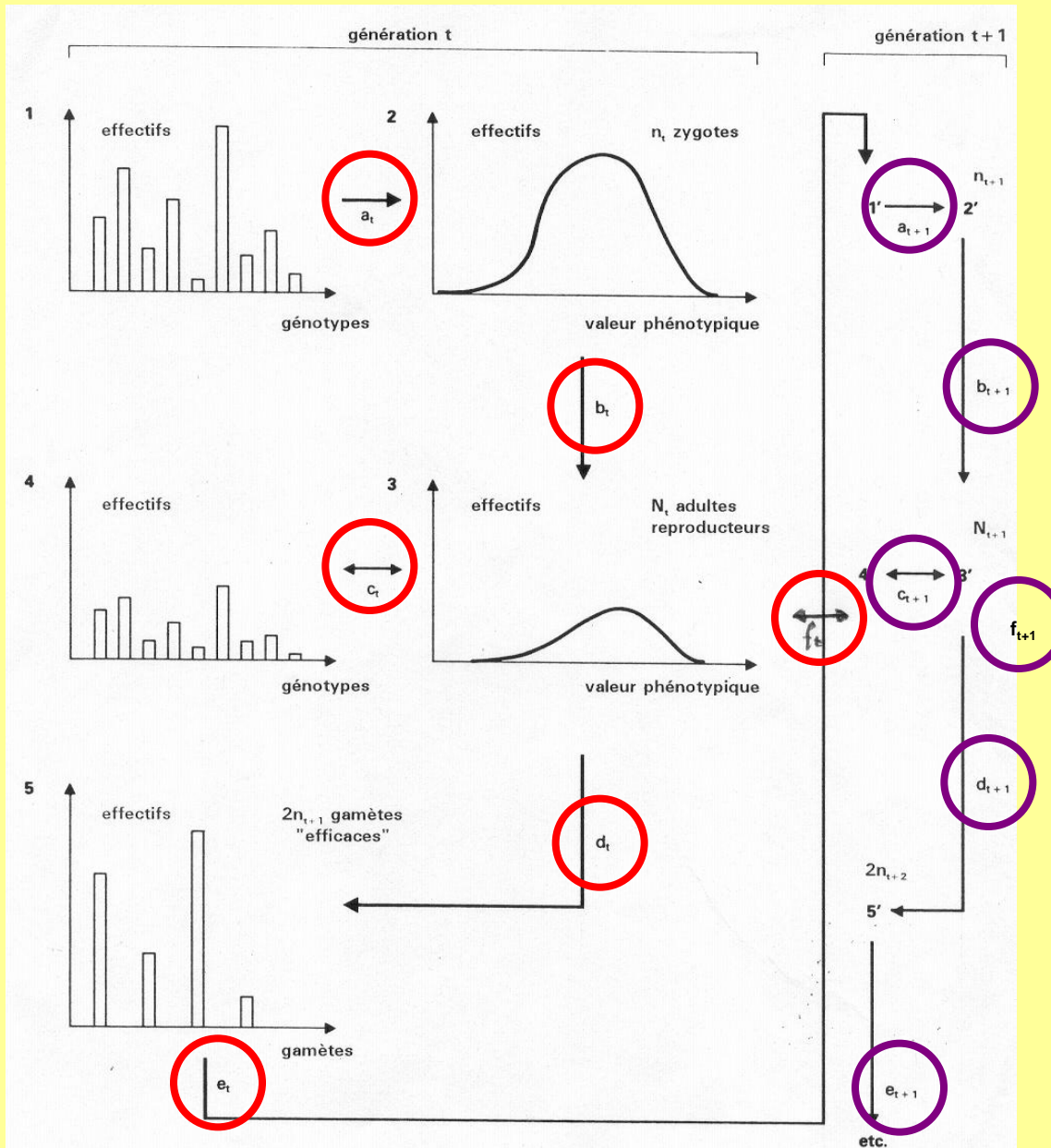
Les flèches **a** et **c** indiquent les relations entre génotype et phénotype, mais ne représentent que deux moments. Cette relation change continuellement pendant l'ontogenèse et par des changements éventuels de l'environnement au cours du temps, même à l'intérieur d'une génération. Environnement et ontogenèse peuvent être interdépendants: la sensibilité à certains facteurs environnementaux est parfois limitée à une période particulière dans le développement.



Génération chevauchantes.

Le schéma sans la flèche **f** considère les générations comme non-chevauchantes. Un grand nombre d'espèces ont des populations structurées par âge, et chaque âge a sa propre fertilité et son propre taux de survie. Dans une telle situation il vaut mieux décrire les changements par période de temps (souvent année) que par génération, puisque cette dernière notion a perdu son sens au niveau de la population, au sein de laquelle les individus ne sont pas forcément synchrones, et surtout parce que la durée de vie est un caractère qui est lui-même soumis à la sélection naturelle.

Ici se manifestent des alternatives intéressantes (trade-off) entre investir dans la reproduction (favoriser le chemin par **d** et **e**) ou investir dans la survie (favoriser le chemin via **f**).



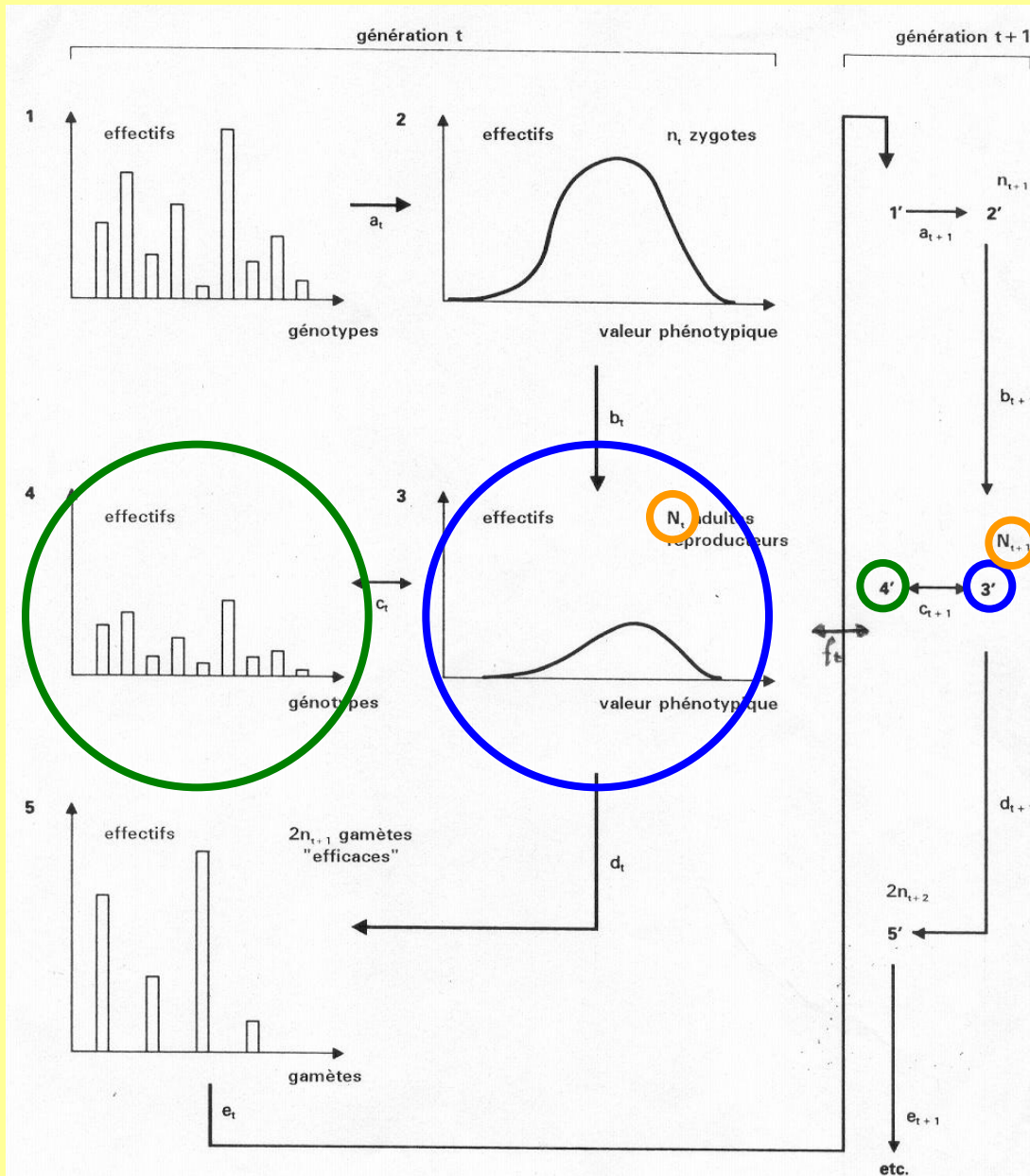
Variabilité spatiale et temporelle ; fréquence et densité-dépendance.

Toutes les transitions de **a** à **f** sont influencées par les conditions environnementales. Dans le cas d'une hétérogénéité spatiale ces relations ne sont donc pas nécessairement identiques pour un génotype donné. En outre, les relations a_t à f_t ne sont pas forcément les mêmes que a_{t+1} à f_{t+1} .

En plus les interactions avec les congénères peuvent changer. Il y a deux cas:

1. la densité de l'espèce considérée peut jouer un rôle. Si $N_t \neq N_{t+1}$, ce seront notamment les relations **b** et **d** et en moindre mesure **f** qui sont affectées : il y a **sélection densité dépendante**.

2. Si la composition génétique de la population influe sur les relations **b**, **d** ou **f**, il y a **sélection fréquence dépendante**.



Autres remarques sur le schéma.

Pour étudier les changements entre générations on doit comparer la population au même stade mais dans des générations différentes. La **génétique des populations** compare les fréquences génotypiques ou alléliques de 4 avec celles de 4'. La **génétique quantitative** compare les distributions phénotypiques 3 et 3'. En **dynamique des populations** c'est N_t qui est comparé avec N_{t+1} .

Certains caractères doivent être étudiés au niveau de la **métapopulation**.

La **sélection artificielle** ne maximise pas la valeur sélective mais la valeur économique.

Elle peut être accélérée par la modification génétique (\rightarrow OGM)

Niveaux hiérarchiques dans la sélection

Il a été vu plusieurs exemples de sélection à deux niveaux dans le cours de Biodiversité 1 (LS5) :

- gène – génome entier
- organites/noyau – cellule eucaryote
- cellule – organisme multicellulaire
- individu – groupe

La "**sélection individuelle**" s'oppose ici à la "**sélection de groupe**"

S'il existe un conflit entre deux niveaux de réplicateurs, il sera en principe gagné par le niveau le plus bas, sauf si des "mesures" sont prises pour garantir la coopération (qui est en faveur du niveau le plus haut). Dans tous les cas l'égoïsme du niveau bas doit être transformé en un comportement altruiste afin que le niveau haut fonctionne correctement.

- **gène – génome entier**

L'arrangement en chromosomes impose une réplication simultanée des différents gènes ce qui garantit une uniformité de réplication entre les gènes : mais junk DNA, transposons.

- **organites/noyau – cellule eucaryote**

Le transfert de la plupart des gènes des organites vers le noyau fait que les organites ont perdu leur autonomie. La transmission uniparentale des organites limite la vitesse de leur évolution: mais stérilité mâle cytoplasmique.

- **cellule – organisme multicellulaire**

Chaque cellule porte le même génome, malgré la différenciation qui est effectuée par des systèmes épigénétiques: mais cancer, dérégulation de la coopération cellulaire.

- **individu – groupe**

La structure sociale, qui repose sur la coopération entre individus, peut se stabiliser par des bénéfices réciproques, par des sanctions juridiques contre l'égoïsme ou par des relations familiales entre individus (sélection de parentèle): mais il existe quand même des comportements égoïstes.

Jusqu'au années 60 du dernier siècle, l'idée que la sélection naturelle fonctionne en faveur du **groupe** ou même de **l'espèce**, était acceptée de manière répandue. Notamment l'altruisme était vu dans cette optique: bon pour l'espèce.

Dans certain cas le groupe peut effectivement fonctionner comme une unité de reproduction (réplicateur) : si la fondation de nouveaux groupes dépend du succès des groupes en terme d'accroissement en individus via l'envoi de migrants colonisateurs, la coopération augmente la valeur sélective au niveau du groupe.

Le problème est que l'égoïsme des individus peut facilement être plus profitable que l'altruisme, même si la vie en groupe est préférable à la vie en solitude.

Pour les autres exemples présentés ci-haut la vulnérabilité à l'égoïsme au niveau bas est évidente :

- la distorsion de la ségrégation et les éléments transposables dans le cas des gènes ;
- la mutation "petite" chez la levure dans le cas des organites ;
- les cancers dans le cas de cellules.

La sélection de parentèle

Un des mécanismes qui favorisent l'altruisme des individus repose sur les relations familiales. Le critère est la part des gènes en commun entre deux individus. Cette part **r** s'appelle le **coefficient d'apparentement**. C'est la possibilité qu'un allèle du premier individu soit également présent chez le deuxième individu.

L'interaction altruiste concerne dans sa forme la plus simple un individu qui subit un coût **c** en conséquence de son altruisme et un individu receveur qui en profite avec un bénéfice **b**. La valeur sélective du premier individu diminue de **w** en **w - c**, la valeur sélective du deuxième augmente de **w** en **w + b**.

Pour qu'un allèle altruiste puisse s'installer dans la population, il faut que :

$$w - c + r(w + b) > w + rw$$

Les valeurs sélectives que l'on compare dans cette inégalité s'appellent les **valeurs sélectives globales** ou **inclusives** (inclusive fitness).

En simplifiant : **c/b < r** (la **règle de Hamilton**, 1964).

Cela signifie plus concrètement que la transmission de l'allèle de l'altruisme doit augmenter plus chez le(s) receveur(s) qu'elle ne diminue chez l'individu altruiste.

Il faut bien faire la distinction entre :

r_{PQ} : le coefficient d'apparentement (coefficient of relatedness) de deux individus P et Q = la probabilité que Q produise un gamète qui contient un gène que P possède aussi.

f_{PQ} : le coefficient de parenté (coefficient of kinship) = la probabilité que deux individus P et Q produisent chacun un gamète qui porte le même allèle identique par ascendance.

F_X : le coefficient de consanguinité (inbreeding coefficient) = la probabilité d'être "autozygote", porter 2 fois la même copie, par ascendance, d'un gène.

Si deux individus P et Q ont un descendant X, $f_{PQ} = F_X$

A quelques exceptions près (consanguinité), $r_{PQ} = 2f_{PQ}$

Chez plusieurs espèces d'hyménoptères, notamment chez les abeilles, la sélection de parentèle peut expliquer pourquoi il existe des colonies avec des ouvrières, qui sont extrêmement altruistes : elles renoncent à avoir une propre descendance et par contre aident la reine avec la production des sœurs.

Chez ces espèces c'est l'haplo-diploïdie (femelles diploïdes, mâles haploïdes) qui fait que pour une ouvrière la ressemblance génétique (r) avec une autre ouvrière (sœur) est plus forte que la ressemblance génétique avec une fille.