

L'équilibre de Hardy-Weinberg (1908)

La couleur des pétales de la Belle de nuit est déterminée par les allèles R et B d'un gène.

La fréquence de l'allèle R est p, celle de l'allèle B est q.

Il n'y a que ces deux allèles, donc $f_R + f_B = 1$ c'est-à-dire $p + q = 1$

Si les individus se croisent au hasard (= panmixie), à l'issue de la fécondation, la fréquence des différents génotypes des zygotes sera: $R//R = p^2$, $R//B = 2pq$ et $B//B = q^2$



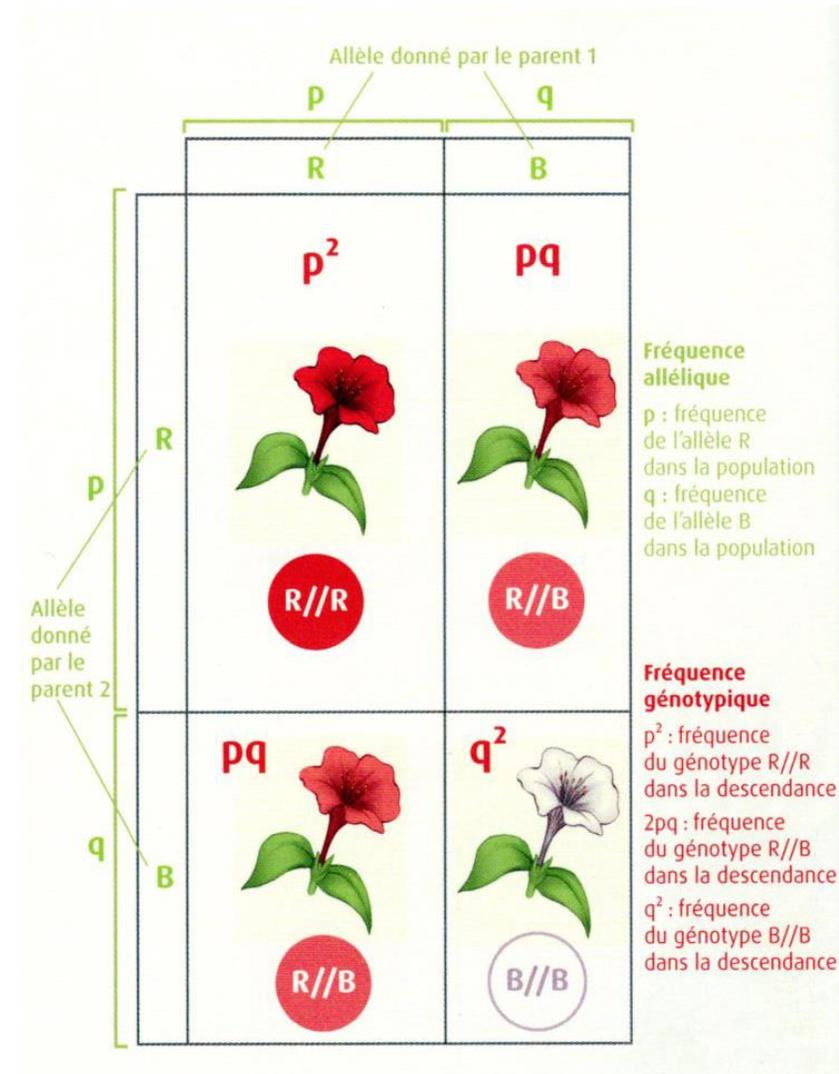
La loi de Hardy-Weinberg énonce que, dans une population où il y a **panmixie** et pour un gène donné, la fréquence des génotypes des **zygotes** issus de la fécondation est prévisible si l'on connaît la fréquence des allèles chez les parents. On dit alors que la **structure génétique** de la population suit la loi de Hardy Weinberg.

• La loi de Hardy-Weinberg énonce que, dans une population où il y a **panmixie** et pour un gène donné, la fréquence des génotypes des **zygotes** issus de la fécondation est prévisible si l'on connaît la fréquence des allèles chez les parents. On dit alors que la **structure génétique** de la population suit la loi de Hardy Weinberg.

• De plus, si les conditions ci-dessous sont respectées, alors les fréquences alléliques et génotypiques chez les **individus** sont stables dans le temps : c'est ce qu'on appelle l'**équilibre de Hardy-Weinberg**.

Conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg

1. Les croisements entre individus s'effectuent au hasard (panmixie).
2. Il y a absence de mutation à l'origine de nouveaux allèles.
3. Il n'y a pas de sélection naturelle agissant sur les allèles.
4. Il n'y a pas de flux génétique, c'est-à-dire pas de migration.
5. La population est de grande taille.



L'équation du modèle théorique de Hardy-Weinberg s'écrit, à chaque génération: $p^2 + q^2 + 2pq = 1$

Les limites du modèle théorique de Hardy-Weinberg

● **Élevage de drosophiles dans des « cages à populations »**

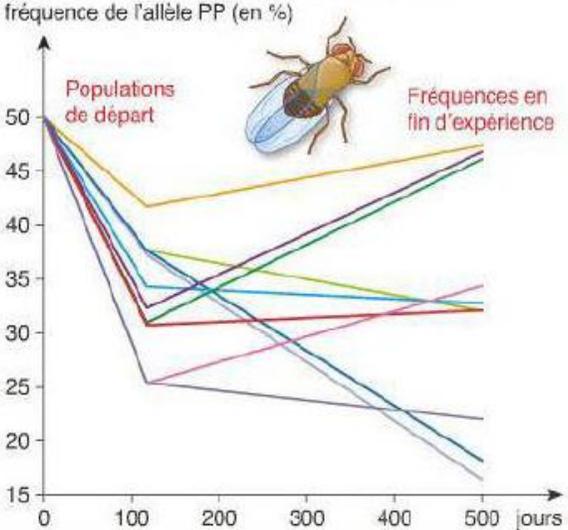
Des drosophiles sont élevées dans des « cages » pouvant contenir au maximum 4 000 mouches. Chaque femelle peut pondre plusieurs centaines d'œufs ; on peut ainsi obtenir jusqu'à 20 générations sur une année.

Dans les années 1950, le généticien T. Dobzhansky réalise les expériences suivantes :

– Il place dans 10 cages des **populations de grande taille** (4 000 mouches des deux sexes) et dans 10 autres cages des **petites populations** (10 mâles et 10 femelles). Dans toutes ces cages, la fréquence d'un **allèle** (nommé PP) est de 50 %.

– Il suit ensuite l'évolution de la fréquence de l'allèle PP au sein de chaque population pendant 500 jours. Le *graphe ci-contre* traduit les résultats obtenus pour les petites populations de départ. Dans le cas des grandes populations de départ, la fréquence de l'allèle PP au bout de 500 jours est comprise, selon la population, entre 25 et 40 %.

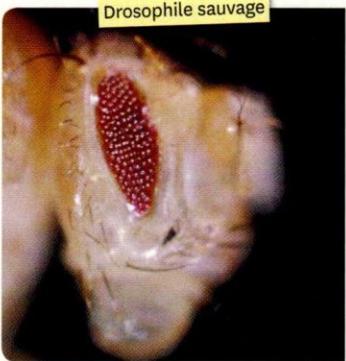
● **Résultats : évolution de la fréquence de l'allèle PP pour les 10 petites populations de départ**



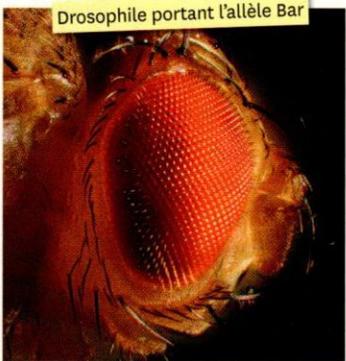
Q1: comment évoluent les fréquences alléliques dans ces deux exemples ?
 Q2: Proposez une explication

Au milieu des années 1930, Georges Tessier et Philippe L'Héritier étudient une population de drosophiles enfermées dans une cage. Elles portent l'allèle Bar, qui perturbe la structure et la fonction de l'œil. Mais quelques mouches de type

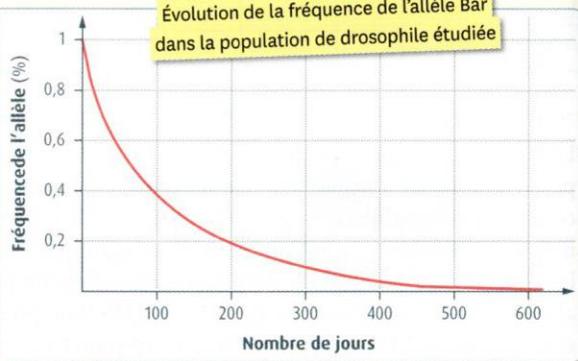
sauvage sont par erreur introduites dans la cage. Ils décident alors de suivre cette population mixte durant cinq mois. Une fois par mois, ils prélèvent les nouvelles drosophiles écloses, analysent leur génotype puis les rendent à la population.



Drosophile sauvage



Drosophile portant l'allèle Bar



Évolution de la fréquence de l'allèle Bar dans la population de drosophile étudiée

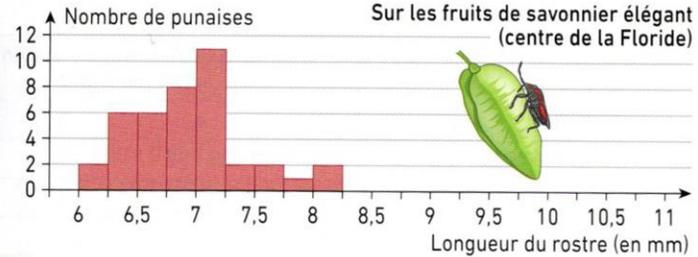
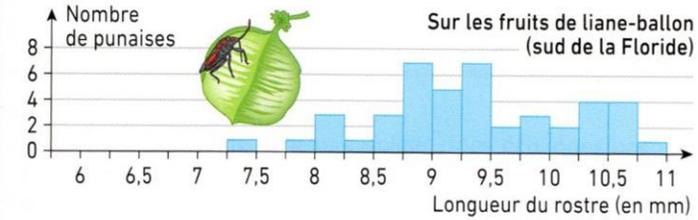
L'étude d'une population de drosophiles.

- La punaise du savonnier (*Jadera haematoloma*) se nourrit exclusivement de graines d'arbres de la famille des Sapindacées grâce à un rostre* long et fin en forme d'aiguille, qui lui permet de percer l'enveloppe du fruit pour atteindre la graine (A).

Des chercheurs ont étudié la longueur du rostre dans deux populations de punaises, vivant dans deux régions de Floride (B) : dans le sud, les punaises vivent sur la liane-ballon, à fruit renflé, tandis que dans le centre, elles se développent sur le savonnier élégant, arbre dont le fruit est beaucoup plus plat.



A Punaise du savonnier enfonçant son rostre dans un fruit de liane-ballon pour en atteindre la graine.



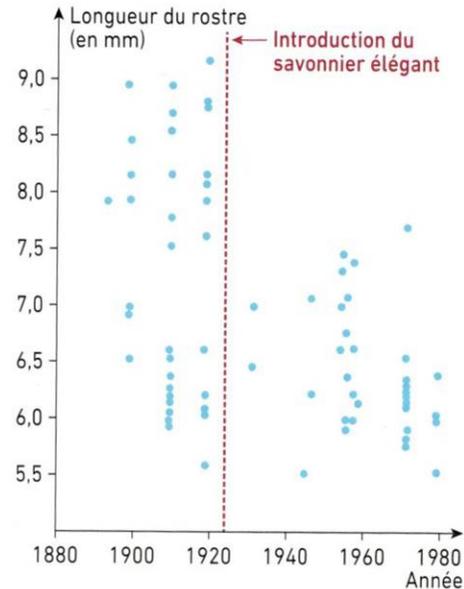
B Longueur du rostre des deux populations de punaises.

- En Floride, l'espèce indigène de Sapindacées est la liane-ballon, surtout présente dans le sud, plus rare dans le centre. Dans les années 1920, le savonnier élégant, originaire d'Asie, a été introduit dans le centre de la Floride où il s'est largement répandu.

L'étude de spécimens de punaises du savonnier conservées dans des musées a permis de reconstituer l'évolution de la taille du rostre dans la population du centre de la Floride au cours du temps (C).

Par ailleurs il a été démontré :

- que l'accès aux graines permet aux femelles d'augmenter leurs chances de reproduction (cette nourriture permet en effet la maturation des ovules) ;
- que la longueur du rostre est un caractère héréditaire*, génétiquement déterminé ;
- que les punaises sont sédentaires (il n'y a pas eu d'événements de migration entre les deux régions).



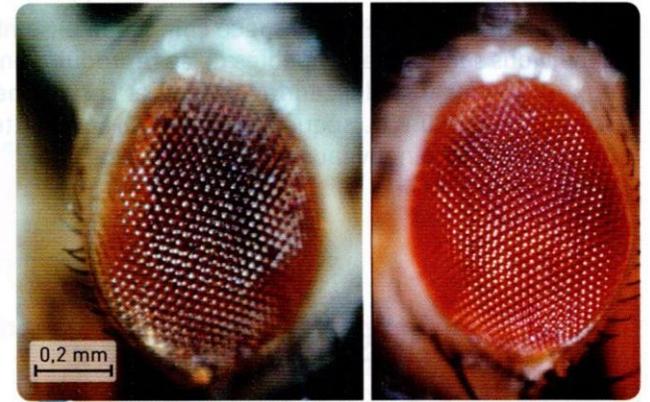
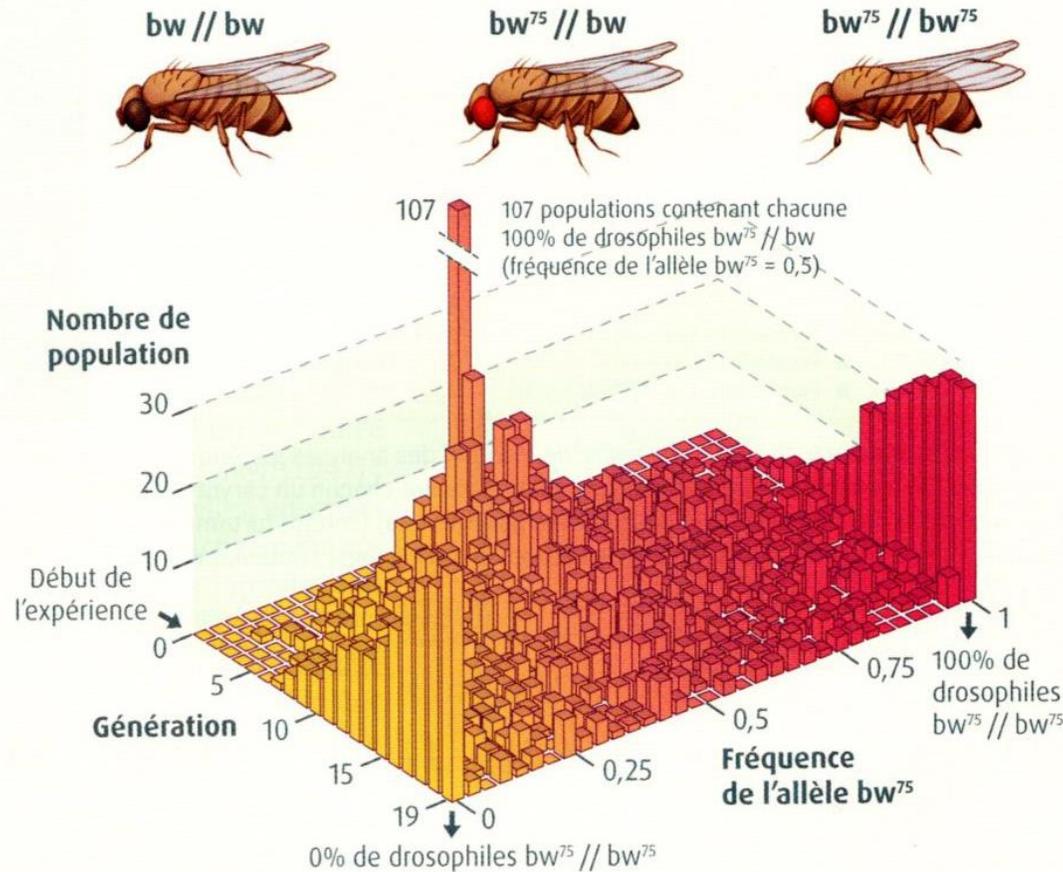
C Évolution de la taille du rostre des punaises du savonnier au cours du temps (un point correspond à un individu).

D'après S. Carroll et C. Boyd : « Host race radiation in the soapberry bug », 1992.

Sélection naturelle et évolutions des populations

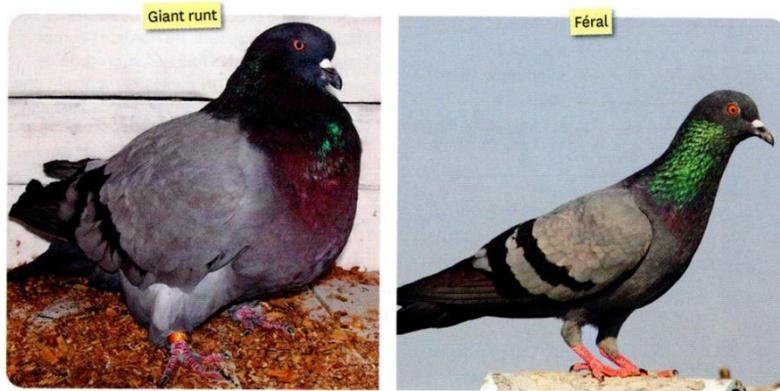
Etude expérimentale de la dérive génétique chez la drosophile

Ces résultats expérimentaux ont été publiés en 1956 par Peter Buri. Les allèle bw^{75} et bw du gène Bw déterminent la couleur des yeux des drosophiles. Des chercheurs ont obtenus 107 populations de 16 drosophiles hétérozygotes $bw^{75} // bw$, pour moitié mâles et pour moitié femelles. Ils ont suivi ces populations sur 19 générations en ne conservant à chaque génération que 8 mâles et 8 femelles choisis de manière aléatoire. À chaque génération, la fréquence de l'allèle bw^{75} chacune des 107 populations a été mesurée. Les mouches de chacun des trois génotypes ont le même succès reproducteur et le même taux de survie.

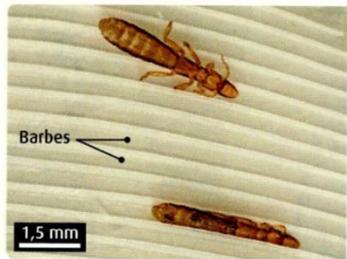


Œil d'une drosophile porteuse de la mutation « brown eye » (à gauche) et œil d'une drosophile de phénotype sauvage (à droite).

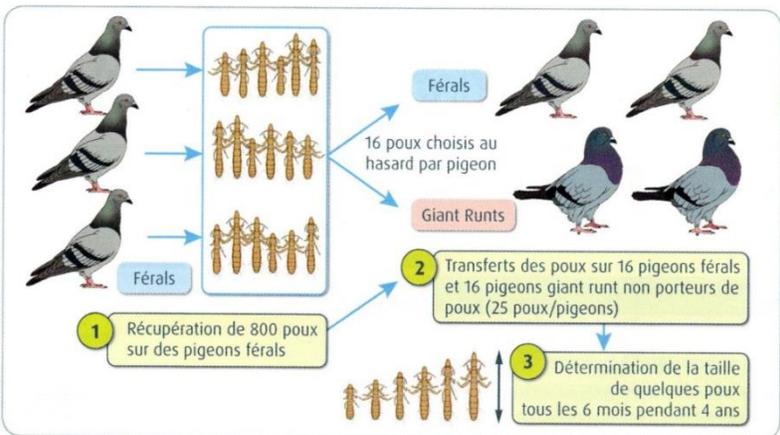
Exercice: montrez que la sélection naturelle liée aux conditions écologiques du milieu peut engendrer une spéciation



1 Deux pigeons de race différente. L'espace entre les barbes des plumes des pigeons Giant runt est 20% plus important que celui des pigeons férals.

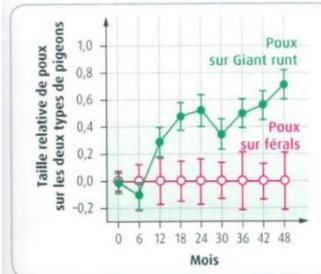


Les poux de l'espèce *Colombicola columbae* parasitent spécifiquement les pigeons. Ils nichent dans les plumes de ces oiseaux quelle que soit leur race. Les pigeons se débarrassent des poux en lissant leurs plumes avec leur bec. Les poux peuvent y échapper en se cachant entre les barbes des plumes. La taille des poux est héréditaire : plus les parents sont grands, plus leur descendance est, en moyenne, de grande taille. Comme tous les caractères, la taille présente une forte variabilité interindividuelle. Par ailleurs, plus les poux sont grands, plus ils se déplacent rapidement, plus le nombre d'œufs pondus par femelle est élevé. Les grands poux ont toutefois plus de difficultés à se cacher entre les barbes des plumes de pigeon de petite taille.

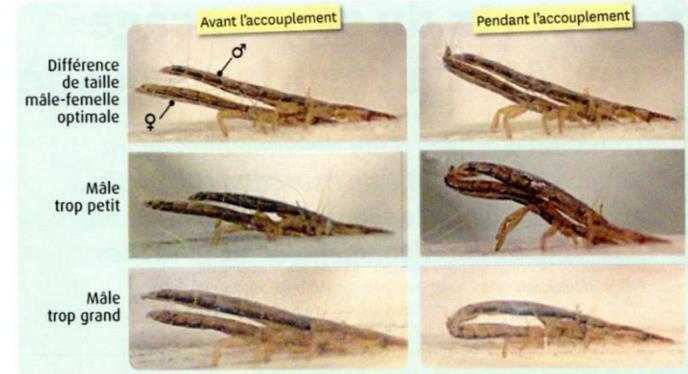


2 Des pigeons et des poux.

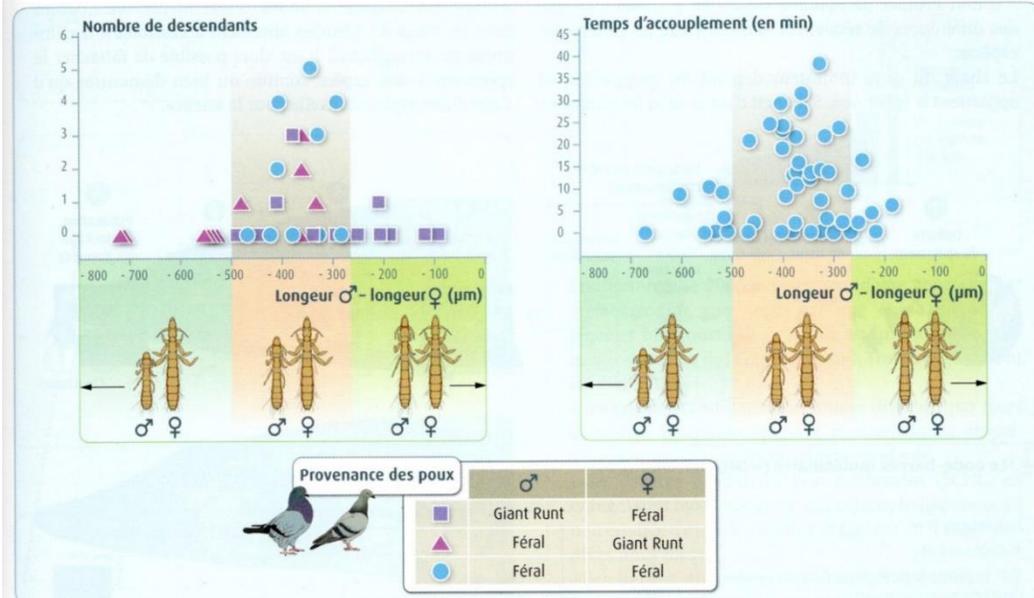
3 Une expérience réalisée pendant quatre ans sur les poux du pigeon. L'objectif était d'étudier les relations entre la taille des poux et la taille des pigeons qui les hébergent. Tous les six mois, les poux étaient anesthésiés, prélevés, observés individuellement sous la loupe binoculaire pour mesure de la taille, puis replacés sur les pigeons. Si un pigeon décédait au cours de l'expérience, les poux qu'il abritait étaient recueillis et déposés sur un nouveau pigeon au préalable débarrassé de ses poux.



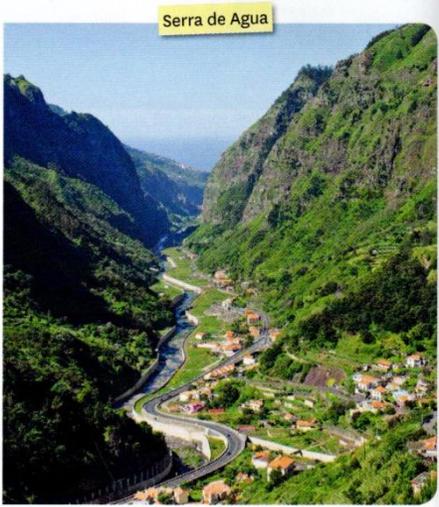
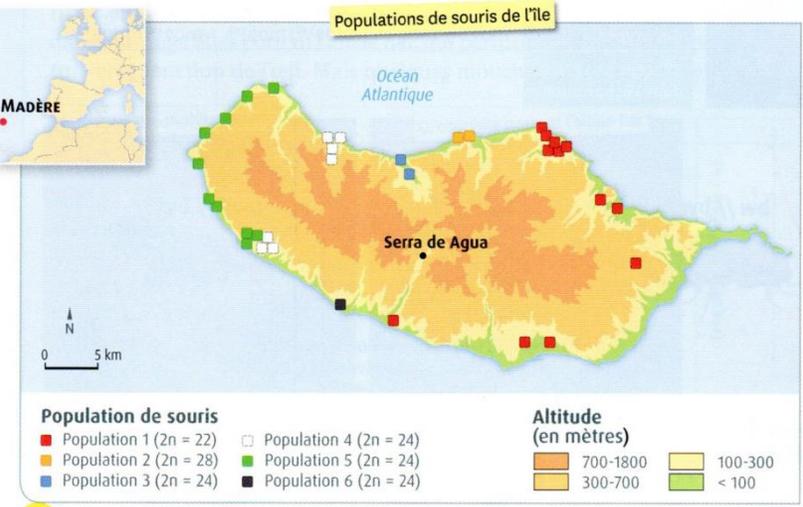
4 Évolution de la taille des poux au cours de l'expérience. Les poux ont été suivis pendant 4 ans, ce qui représente environ 60 générations. À chaque date, la taille moyenne des poux prélevés sur les pigeons férals a été prise pour référence et la taille relative des poux prélevés sur les pigeons Giant run a été déterminée.



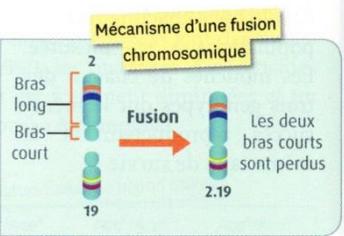
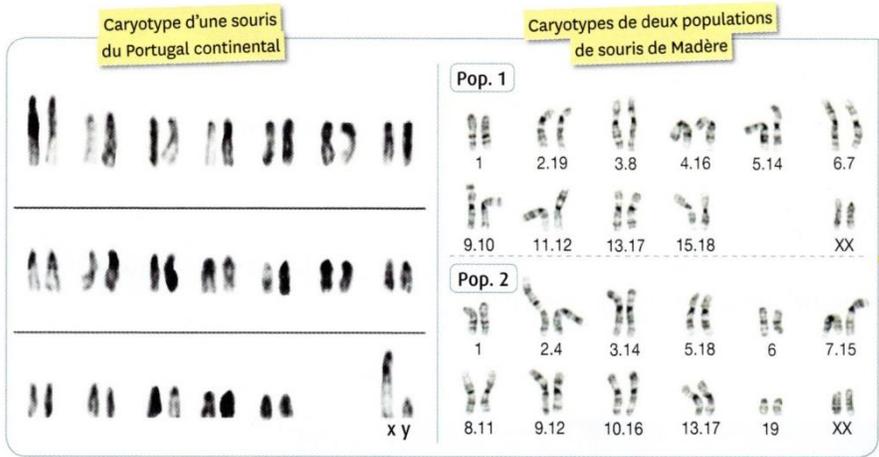
5 La copulation chez les poux du pigeon. Chez les poux, la copulation nécessite la mise en contact de l'extrémité de l'abdomen de la femelle (en bas) et du male (en haut). Si le mâle est trop grand ou trop petit, le contact des abdomens est rendu difficile.



6 Succès reproducteurs des poux en fonction de la différence de taille entre le mâle et la femelle. Trente-six couples de poux ont été placés sur des pigeons sauvages sans poux puis le nombre de descendants de chaque couple a été évalué. Pour treize couples, mâle et femelle avaient été prélevés sur des pigeons férals ; pour treize autres couples, le mâle avait été prélevé sur un pigeon Giant Runt et la femelle sur un pigeon féral ; pour les treize derniers couples, le mâle avait été prélevé sur un pigeon féral et la femelle sur un pigeon Giant Runt.



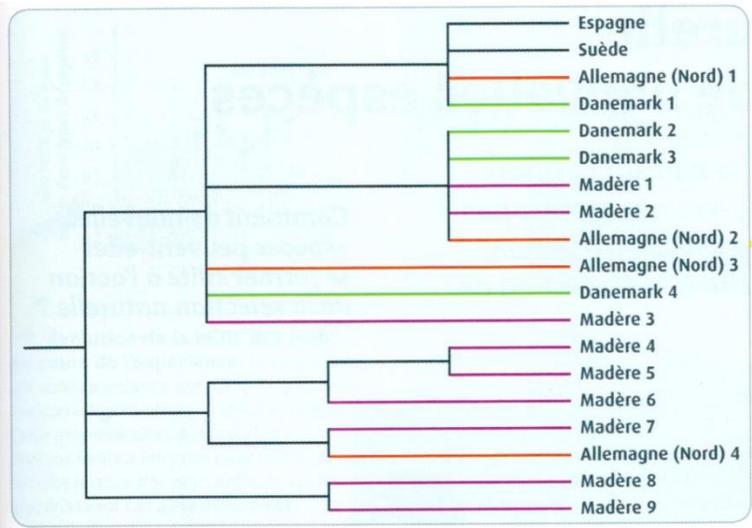
1 Les souris de Madère. Sur l'île portugaise de Madère, des analyses génétiques ont montré que toutes les souris ne possèdent pas le même caryotype. On a dénombré 6 ensembles populations ayant chacun un caryotype différent. Ces ensembles de populations sont séparés les uns des autres par des obstacles (sommets élevés par exemple) limitant fortement les échanges entre eux. Aucun caryotype ne correspond à celui que possèdent les souris dans le reste de l'Europe et au Portugal continental.



2 Les caryotypes des souris de Madère. Les souris ont normalement 20 paires de chromosomes (2n = 40). Ces chromosomes sont dits acrocentrique : le bras court est extrêmement réduit. Chez les souris de Madères, plusieurs chromosomes ont fusionné.

	% de cellules germinales mortes	Gamètes avec un nombre anormal de chromosomes
Souris parentales	28,3	Rares
Hybrides	50,9	Plus fréquents

3 Étude de l'interfécondité de différentes populations de souris de Madère. Une équipe scientifique a croisé au laboratoire deux populations de souris de Madère possédant des caryotypes différents. Les croisements donnent naissance à des hybrides. Les ovaires des femelles ne présentent pas d'anomalies, contrairement aux testicules des mâles. Les essais de reproduction de ces hybrides entre eux montre que leur fertilité est diminuée de 50 %.



Les souris colonisent de nouveau milieu comme les îles en étant transportés de manière involontaire par les humains sur leurs bateaux. À Madère, deux événements successifs de colonisation ont sans doute eu lieu. Les premières souris arrivées sur l'île provenaient probablement d'Europe du nord, via des bateaux Vikings. Cet événement est non documenté par les archives historiques, mais les Vikings danois ont fait des raids sur la côte ibérique au 9^e siècle. Plus tard, des souris provenant du Portugal ont probablement débarqué à Madère suite à l'échouage accidentel d'un vaisseau sur l'île en 1419.

L'origine des souris de Madère : un scénario.

Exercice: montrez que les souris de Madère sont constituées de populations différentes qui pourraient à terme être à l'origine d'espèces différentes, en précisant les mécanismes génétiques en jeu.

La définition d'une espèce

Pour définir une espèce, il convient de prouver, à partir de différents critères, qu'un ensemble d'individus appartient à une communauté de reproduction ayant une histoire évolutive autonome. Étant donné la diversité des êtres vivants,

• Le critère phénétique

Ce critère repose sur le fait que les individus d'une espèce se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux individus des autres espèces. C'est le critère le plus facile et le plus pratique à mettre en œuvre pour reconnaître une espèce. Il se fonde sur la ressemblance, dans la mesure où celle-ci traduit un apparentement. Mais cela n'est pas toujours vrai, car il peut y avoir ressemblance sans parenté ou parenté sans ressemblance.



Deux espèces différentes ? Non, simplement un dimorphisme sexuel : à gauche un mâle, à droite une femelle de l'espèce *Orgyia recens*.

• Les critères biologiques

L'interfécondité : ce critère repose sur la définition, dite biologique, de l'espèce.

« Une espèce est une population ou un ensemble de populations dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles. » (Ernst Mayr, 1942)

Ce critère, formellement très efficace, est néanmoins difficile à utiliser en pratique car on ne peut pas toujours observer ou étudier des croisements. C'est notamment le cas des espèces fossiles.



Une ou deux espèces ? Le Fuligule milouin (*Aythya ferina*, à gauche) est manifestement bien différent du Fuligule morillon (*Aythya fuligula*, à droite). Pour les ornithologues, ce sont deux espèces différentes. Pourtant, il a été démontré qu'ils peuvent s'hybrider et donner des descendants fertiles. Cependant, ces canards plongeurs ayant des habitats très différents, ils ne se rencontrent pas et les hybrides sont très rares.

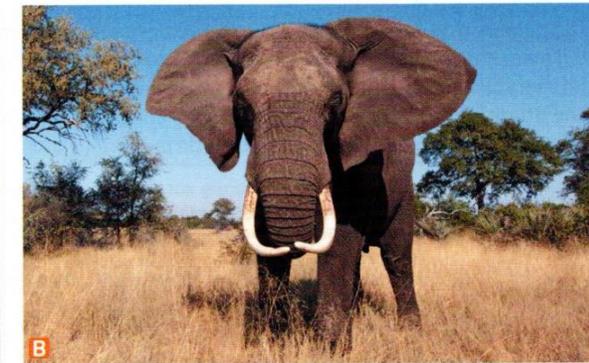
Les études moléculaires : elles permettent de mettre en évidence la présence ou l'absence de flux de gènes entre des populations. S'il n'y a pas d'échanges génétiques entre les individus de deux populations qui peuvent pourtant se rencontrer, il faut alors considérer qu'il s'agit de deux espèces distinctes (cas de *Formica*, ci-contre).



Une même espèce ? Jusqu'en 1996, *Formica lugubris* (à gauche) et *Formica paralugubris* (à droite) étaient considérées comme une espèce unique. Les données moléculaires ont démontré le contraire.

il paraît évident qu'un critère unique ne suffira pas. Parmi les nombreux critères utilisés (phénotypiques, génétiques, biologiques, écologiques, etc.), les deux critères les plus opérationnels sont présentés ici.

Jusqu'au début des années 2000, on distinguait deux espèces d'éléphants, sur la base de nombreux critères, morphologiques et géographiques : l'éléphant d'Asie et l'éléphant d'Afrique. En Afrique, les éléphants de forêt et les éléphants de savanes étaient alors considérés comme deux populations de la même espèce, coexistant, se fréquentant peu mais pouvant *a priori* s'accoupler.

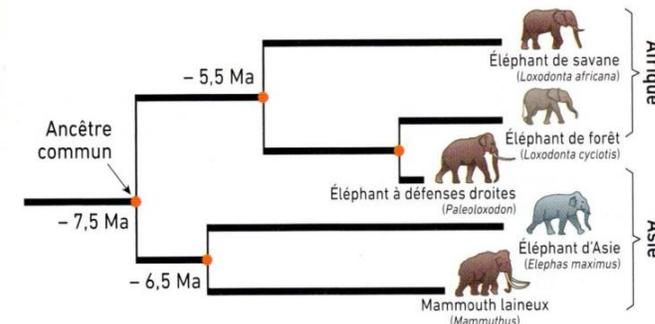


Les éléphants de forêt (A) sont plus trapus que les éléphants de savane (B) et leurs défenses plus longues. Ils sont plus rares et se reproduisent moins (les femelles ne sont fertiles que vers 20 à 25 ans et le temps entre deux gestations est de 5 à 6 ans).

Entre 2010 et 2018, plusieurs équipes de chercheurs ont analysé l'ADN des éléphantidés actuels et d'éléphantidés aujourd'hui disparus (le mammouth laineux et l'éléphant à défenses droites). Quatorze génomes ont ainsi été séquencés et analysés et ont permis de reconstituer un arbre phylogénétique* (C). Alors que des phénomènes d'hybridation sont souvent observés entre espèces apparentées, les chercheurs n'ont trouvé aucune

trace d'hybridation entre les génomes appartenant aux éléphants de forêt et ceux de savane.

Il n'y a plus de doute : l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*) et l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis*), bien que vivant dans des milieux géographiquement proches, n'échangent plus de gènes depuis au moins 500 000 ans : ils doivent être considérés comme deux espèces distinctes.

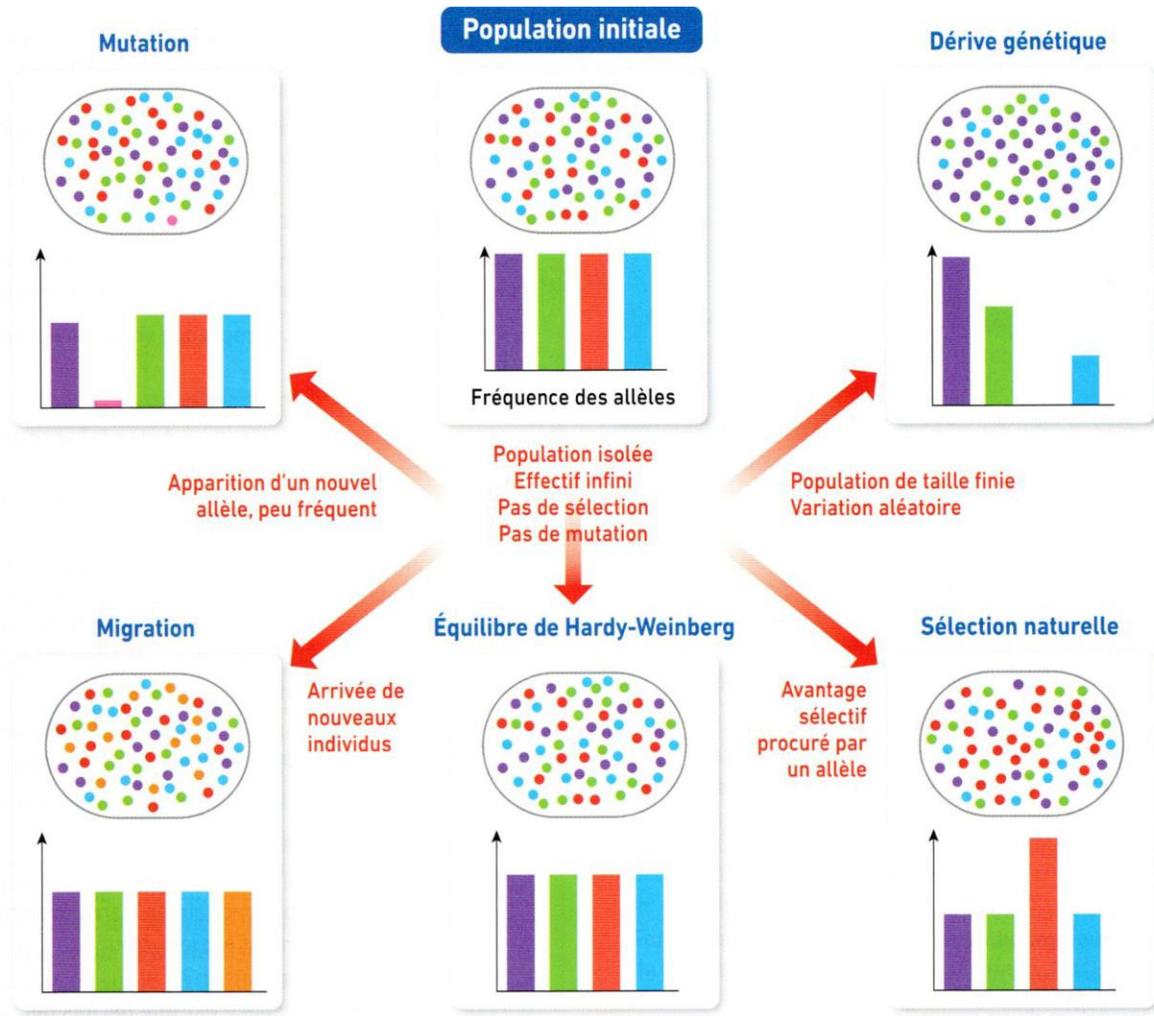


C Arbre phylogénétique établi par analyse d'ADN de différentes espèces d'éléphantidés.

Le principe de construction d'un arbre phylogénétique

- À partir de l'analyse de séquences d'ADN, les chercheurs établissent le pourcentage de similitudes entre les génomes. Logiquement, on considère que plus deux espèces partagent des similitudes, plus elles ont un ancêtre commun récent.
- À partir de différentes données (datation des fossiles, estimation du taux de mutations), on peut dater approximativement la divergence des lignées.

Bilan: évolution des génomes au sein d'une population



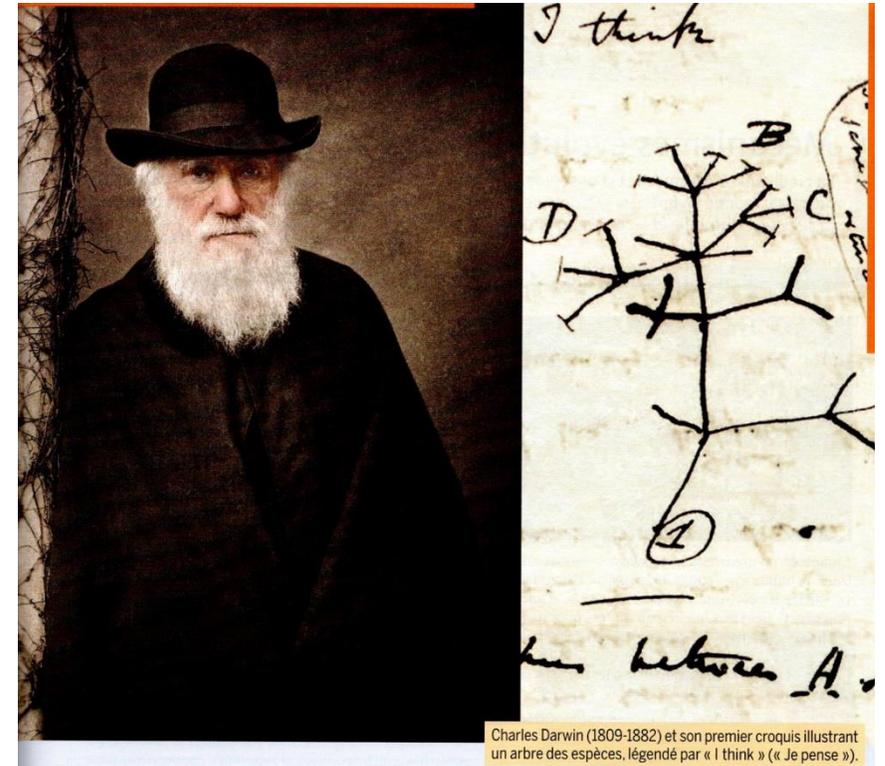
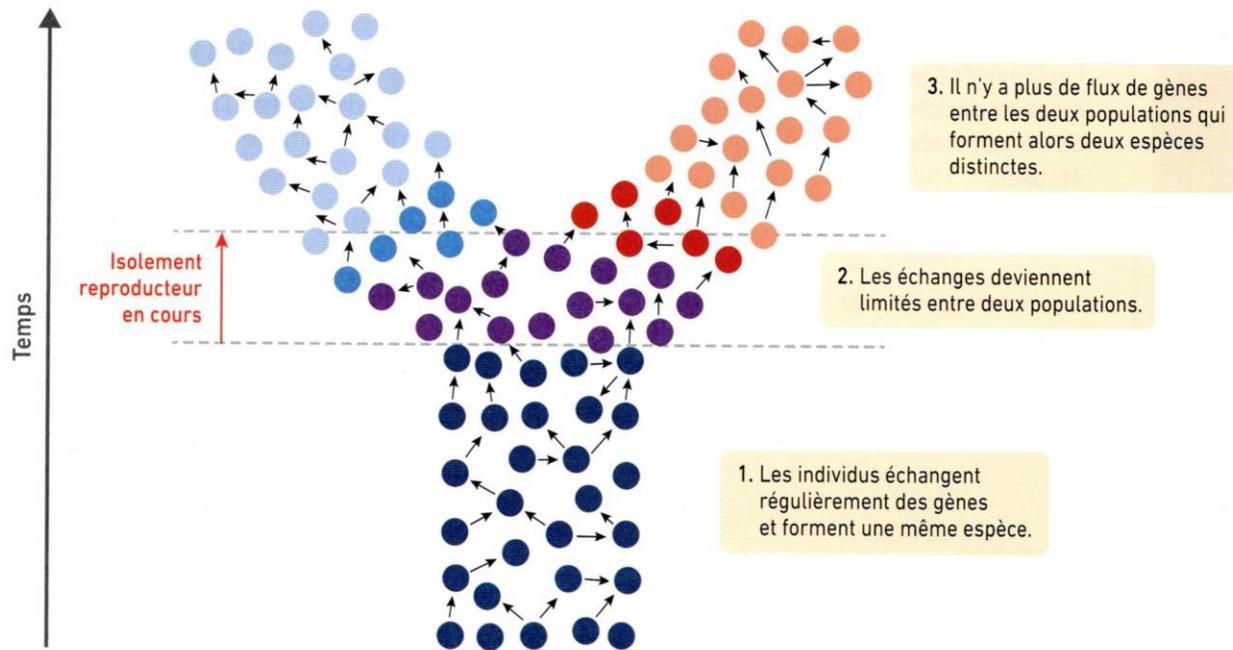
Dans les populations eucaryotes à reproduction sexuée, le modèle théorique de Hardy-Weinberg prévoit la stabilité des fréquences relatives des allèles dans une population. Dans les conditions réelles, cet équilibre n'est jamais parfaitement atteint pour plusieurs raisons.

Par mutations, de nouveaux allèles apparaissent. Souvent du fait de leur rareté dans une population, leur impact sur l'évolution des fréquences alléliques est modeste. Mais certaines mutations peuvent conférer un avantage sélectif à l'allèle muté, de fait sa fréquence va augmenter dans la population en même temps que la fréquence des allèles défavorables va baisser.

De plus la taille d'une population n'est jamais infinie et la fréquence d'un allèle peut varier par le simple effet du hasard, d'autant plus que la taille de la population est petite: c'est la dérive génétique.

Enfin les populations ne sont pas toujours isolées, les migrations apportent de nouveaux allèles et les échanges d'allèles à tendance à rendre les populations plus homogènes.

Notion d'espèce et spéciation



Des populations placées dans des environnements différents d'un point de vue biotique (nature des espèces présentes) et abiotiques (conditions physico-chimiques) évoluent de manière différente. Peu à peu, elles peuvent ne plus être capable de se reproduire entre elles, ce qui limite les échanges d'allèles et accentue les différences. Ainsi cet isolement génétique provoque un isolement reproducteur et conduit à la spéciation c'est-à-dire la formation d'espèces nouvelles.

Une espèce est donc une entité temporaire formée d'un ensemble hétérogène de populations qui évoluent dans le temps qui prend fin lorsque un isolement reproducteur génère une ou plusieurs nouvelles espèces.