

La sélection en action

1. Mise en évidence de la sélection naturelle

Mutations + sélection => exploitation optimale du milieu

➤ Conditions artificielles

- ⇒ utilisation d'organismes produisant rapidement des pops très importantes (mutation + compétition entre variants), sans choix d'individus particuliers
- ⇒ ex : *E. coli* : compétition parents (congelés)- descendants / mesure : taux de croissance
- ⇒ modèle non déterministe car apparition aléatoire des mutations
- ⇒ Pour des organismes plus complexes : action de la sélection sur une variation déjà existante
- ⇒ ex : *Drosophila* avec 2 variants génétiques => gène défavorable 'Bar' / gène favorable 'yeux rouges' vs. 'yeux blancs'.

➤ Dans la nature

- ⇒ les exemples les plus édifiants font souvent intervenir l'action de l'homme, car modification radicale d'un facteur environnemental (pression sélective)

Sélection naturelle en action : moustiques et insecticides

Les étapes :

1972 : mutation (**surexpression** du gène) affectant la production d'une estérase impliquée dans la détoxification de la molécule d'insecticide
=> taux de survie ↗

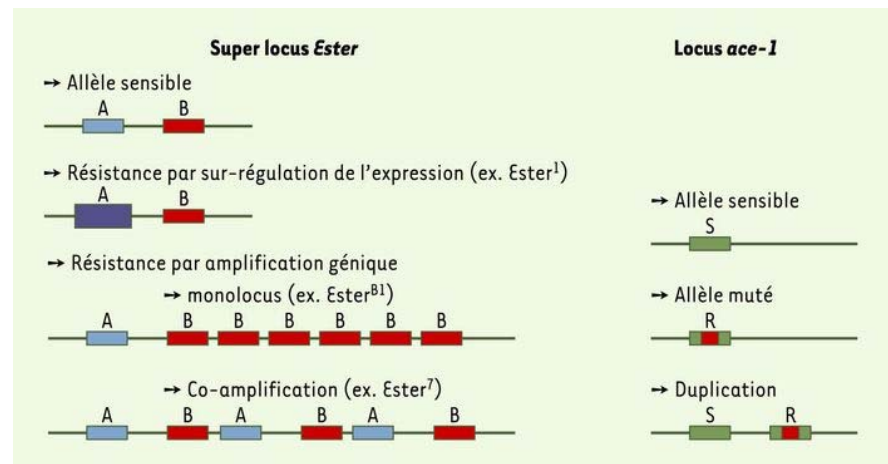
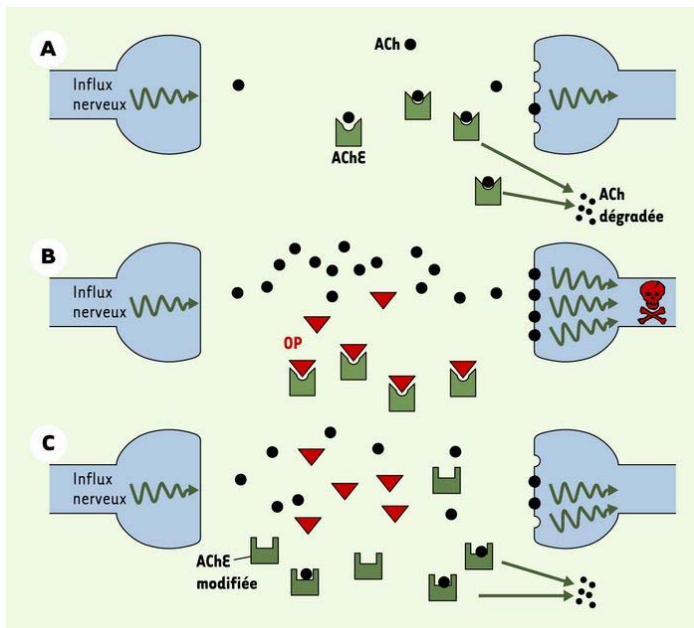
1977 : mutation sur le gène de l'acétylcholinestérase => sensibilité aux organophosphorés ↘ avec un coût : fonctionnement moins efficace ;

1984 : nouvelle mutation affectant l'activité estérase : **amplification** (série de duplications) de 2 gènes voisins codant chacun pour 1 estérase => production énorme d'enzymes

1994 : duplication associant (côte à côte) gène standard et gène 'résistant' => développement possible en environnement traité + restauration d'une valeur sélective 'normale' en environnement non traité

Les enseignements :

- différents mécanismes permettent l'adaptation à une même pression sélective
- dynamique de l'adaptation : au départ, mutations à fort effet sur w (mise en place de la résistance), puis progression plus lente vers un phénotype optimum si l'environnement reste constant (mutations initiales remplacées par d'autres légèrement plus efficaces)
- l'homme opère des changements brutaux => maximisation de la proba d'observer des mutations qui augmentent fortement w .



M Weill, O Duron, P Labbé, A Berthomieu et Ml Raymond

Titre : La résistance du moustique *Culex pipiens* aux insecticides

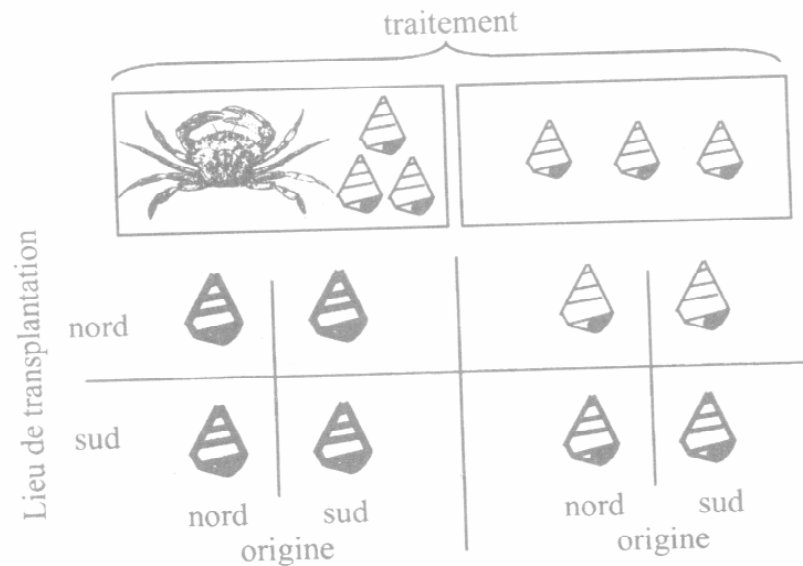
Revue : Médecine sciences

Sélection naturelle en action : bigorneau contre crabe

Les étapes :

- **XIXe** : littorines (*L. obtusata*) à coquille haute et épaisse
- **Entre 1895 et 1915** : ↘ de la hauteur de la spire ⇔ apparition de *Carcinus moenas* (cf expérimentations)
- **1980-90** : littorines à coquille arrondie et peu épaisse. Déterminisme génétique de la forme soutenu par la disparition des génotypes « pointus », ∇ l'habitat (absence des crabes)

1990-2000 : remontée du crabe vers le nord => corrélation entre présence de crabes et épaisseur de la coquille : mutation permettant de construire une coquille épaisse ou réaction physiologique ?



Protocole expérimental de l'expérience de Trussel & Smith (PNAS, 2000)

Résultats

- ⇒ en présence du crabe (effluves), les littorines fabriquent 1 coquille plus épaisse, $\forall$ leur origine et leur lieu d'implantation
- ⇒ les coquilles situées au nord sont toujours moins épaisses (eau plus froide moins riche en carbonates)
- ⇒ corrélation négative entre croissance corporelle et épaisseur de la coquille : trade-off survie / fécondité instantanée

Enseignements :

- l'analyse de la SN nécessite une échelle géographique et/ou temporelle adéquate : elle ne peut favoriser un variant dont les descendants subissent des pressions différentes ;
- changements rapides et imprévisibles => sélection d'une stratégie fondée sur la plasticité phénotypique ;
- tous les caractères ne sont pas équivalents : contraintes de développement $\pm$ fortes associées au changement d'état => **plasticité vs. variation génétique** : pour éviter le coût lié à ce changement lorsqu'il est inutile, option plasticité. Le changement de forme ne coûte *a priori* pas grand chose...

Sélection naturelle en action : la phalène du bouleau



milieu du XIXème siècle : forme *typica* largement majoritaire dans les pops anglaises

1848 : première capture d'un individu *carbonaria* dans la région de Manchester.

Accroissement de la fréquence de cette forme => individus mélaniques observés dans les autres régions industrielles de l'Angleterre.



Interprétations possibles :

- formes mélaniques plus facilement attirées par les pièges ?
- formes claires plus mobiles => recaptures moins fréquentes.
- survie inf. des formes claires
- **prédation différentielle par des oiseaux selon les régions (cf lichens)**
- **migrations des papillons entre régions**

Sélection naturelle en action : *Cepaea nemoralis*, un problème avec trop de solutions

➤ Polychromatisme de la coquille du genre *Cepaea* :

- ⇒ (i) *nemoralis* (péristome noir, 00000 et 00100), (ii) *hortensis* (péristome blanc, avec ou sans bandes)
- ⇒ Déterminisme génétique connu => complexe de locus étroitement liés (« super gène ») :
 - locus C (couleur coquille) : 3 allèles, par ordre décroissant de dominance / Cb, Cr, Cj ;
 - 3 locus pour le nb des bandes : B (présence) avec B0 épistatique sur tous les autres systèmes (U et T, non liés aux précédents).



➤ 20 ans de controverse :

- ⇒ sélection visuelle par un prédateur
- ⇒ sélection climatique (terrain et expérimentations physiologiques)
- ⇒ le grain de sable : dérive génétique et effets de zone

Sélection... sexuelle en action : *Helix aspersa*, une débauche d'énergie dans le sexe

➤ Une parade de plus de 6h qui s'achève en transperçant le partenaire et...

=> 1 débauche d'énergie dans le sexe

=> Des covariances troublantes

=> Des structures inconstantes au niveau supra-spécifique

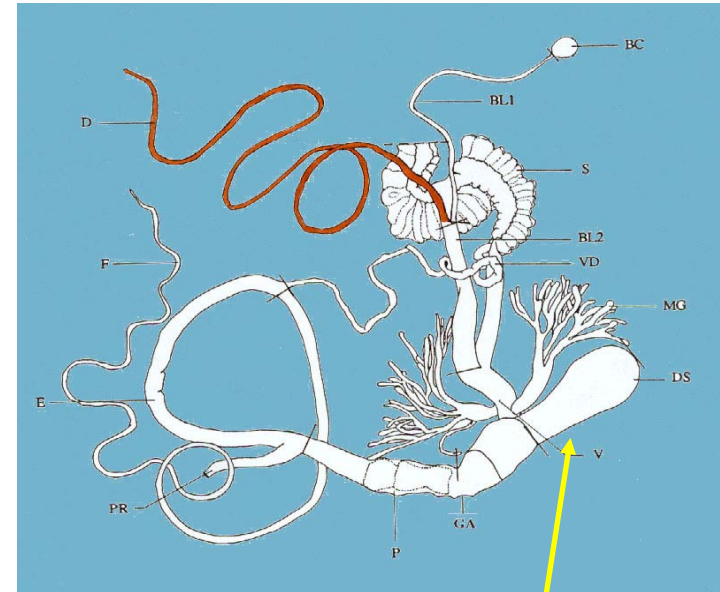


photo : R. Chase

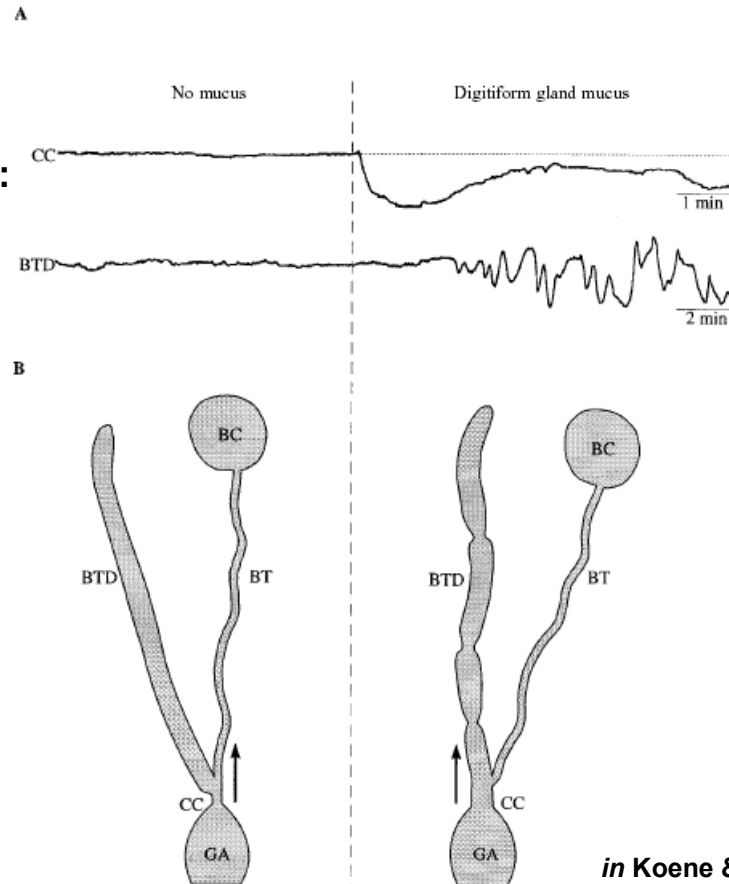
1 arme redoutable
=> Le dard

➤ La physiologie au secours de l'évolution

Effets (in vitro) d'extrait de glandes multifides :

- Contractions péristaltiques après application de l'extrait au niveau du canal de la BC (CC) et du diverticulum (BTD)
- Effet observé : reconfiguration du CC en relation avec le diverticulum

↓
Spermatophore dirigé vers le diverticulum



in Koene & Chase, 1998

➤ au final : conflit d'intérêt et course aux armements chez les hermaphrodites

2. Adaptation

état apomorphique qui a évolué en réponse à une fonction apomorphique « avantageuse » => généré par une sélection passée pour son propre rôle biologique (sinon exaptation) et utilité présente.

⇒ **déf. fonctionnelle** : réponse à un signal spécifique entraînant un gain de fitness. ! Attention à la définition des physiologistes !

⇒ **déf. phylogénétique** stricte (Coddington) qui ignore la variation intra-pop et l'adaptation en réponse à la sélection spécifique d'une lignée (voir aussi convergence)

⇒ **défs. opérationnelles 'microévolutives'** (optimisation, changement environnemental donné → changement d'état id. du trait) à l'intérieur d'un cadre phylogénétique rigide.

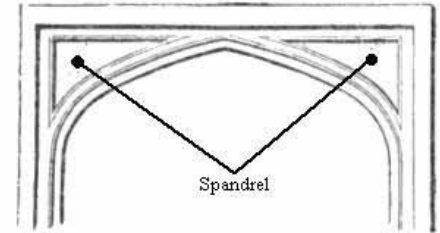
(⇒ **adaptations locales : écotypes**)

➤ Comment étudier l'adaptation ?

- ⇒ comparaison d'une forme 'idéalement' fonctionnelle avec les formes observées
- ⇒ manipulations phénotypiques ou manipulations de l'environnement
- ⇒ manipulations génétiques
- ⇒ méthodes comparatives

➤ Le programme 'adaptation(n)iste'

- ⇒ Voltaire (Pangloss), B. de St Pierre => logique de la Providence/Finalisme
- ⇒ La cathédrale 'San Marco' (Venise) (cf ouvrages de Gould)



➤ « Pas de phénotype immortel, inaccessible aux prédateurs et produisant un nombre infini de descendants » (Maynard-Smith) => adaptations imparfaites

- ⇒ adaptation non optimale à tous les **niveaux d'organisation** ;
- ⇒ **anachronisme évolutif** : adaptations surannées (ex : fruits surprotégés contre une faune qui n'existe plus) ;
- ⇒ **contraintes génétiques** (ex : HbS et anémie falciforme) et **phylogénétiques** (historiques)
- ⇒ **contraintes de développement** (cf pléiotropie / *Lucilia* et insecticides => résistance et asymétrie contrecarrée par une sélection canalisante sur gènes modificateurs)
- ⇒ notion de compromis entre les fonctions : **stratégie d'histoire de vie**

3. Notion d'espèce et spéciation

➤ *Le concept d'espèce est-il utilisable ?*

- ⇒ seule catégorie considérée comme naturelle...
- ⇒ de 'l'ordre de la création' (espèce comme unité élémentaire) à la reconstitution de l'histoire des taxons. La première étape a bien fonctionné jusqu'aux inventaires du XVIIIe d'espèces provenant des 4 coins du monde...
- ⇒ Le problème de sa définition : Darwin lui-même ne la définit pas dans un ouvrage qui traite pourtant de son origine !!
- ⇒ partage de propriétés biologiques et pas seulement un niveau de hiérarchie
- ⇒ une définition doit intégrer la nature de l'espèce et le moyen de la reconnaître (concept opérationnel)

➤ Définitions du statut d'espèce

- ⇒ **définition intuitive** : mêle ressemblance physique et continuité généalogique, intuition très souvent efficace (cf. Nouvelle Guinée : 120 sps pour les ornithos contre 110 pour les indigènes)
- ⇒ **définition essentialiste** : type 'idéal' et réalité qui s'en approche (cf catégories linnéennes => Dieu a créé les types / individus biologiques = matérialisation)
Conception fixiste (variation contingente sans rôle pour l'avenir de l'espèce)
- ⇒ **définitions typologiques** : entités pratiques définies par les méthodes de la taxinomie (cf phénétique) ; répondent au concept essentialiste
- ⇒ **(définition nominaliste)** : seul l'individu compte, extension à n'importe quel type de groupement ; Buffon et Lamarck l'ont été un moment
- ⇒ **définitions biologiques** : « groupe de pops naturelles réellement ou potentiellement interfécondes et reproductivement isolées d'autres groupes semblables » (E. Mayr) => disjonction facile à mettre en évidence (marqueurs moléculaires).
Problèmes : (i) instantanéité (relations entre individus contemporains), (ii) reproduction uniparentale ou biparentale facultative
- ⇒ **définitions phylogénétiques** : « portions du réseau généalogique qui, entre elles, ont des relations divergentes (arbre) », + concept de séparation permanente
=> relations entre espèces symbolisées par des dendrogrammes (pas de reproduction entre branches) et relations entre individus conspécifiques par un réseau généalogique.

Individus d'une même espèce unis par :

- **une relation de parenté (critère phylogénétique)**
- **la capacité de se reproduire entre eux (critère biologique)**

➤ Mécanismes de la spéciation

Mécanismes d'isolement reproducteur

- (i) **prézygotiques** : empêchent la fusion des gamètes (isolements temporel, éthologique, écologique, mécanique, gamétique)
- (ii) **postzygotiques** : empêchent les flux de gènes (hybrides léthaux, stériles ou peu fertiles).

⇒ **Spéciation allopatrique**

- (i) fragmentation de la population initiale (plus de rencontres) : distinction
spéciation par vicariance ou par dispersion
- (ii) fixation de variants génétiques différents
- (iii) différenciation génétique entre les populations / production de descendants
viables impossible si remise en contact :
 - isolement prézygotique / **renforcement** : contre-sélection des croisements
entre sous-espèces)
 - isolement postzygotique / mauvaise **coadaptation génomique** des hybrides :
D. simulans / généraliste & *D. sechellia* / spécialiste du morinda)

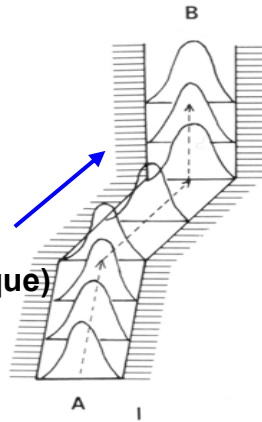
Sur du très long terme : le registre paléontologique

➤ évolution :

- anagenèse : transformation progressive d'une seule lignée par la dérive morphologique de la population => 'pseudo-extinction'
- cladogenèse : éclatement d'une lignée en plusieurs rameaux divergents

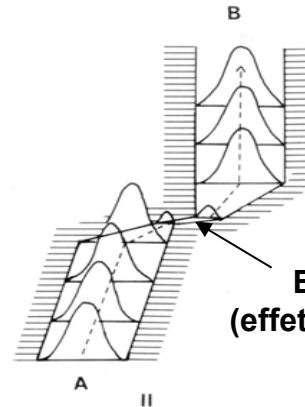
anagenèse graduelle

Changement graduel
(instabilité milieu / génétique)



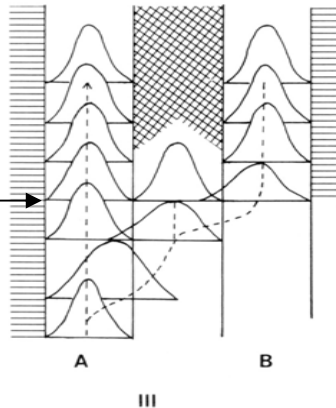
anagenèse quantique

Bottleneck
(effet de fondation)



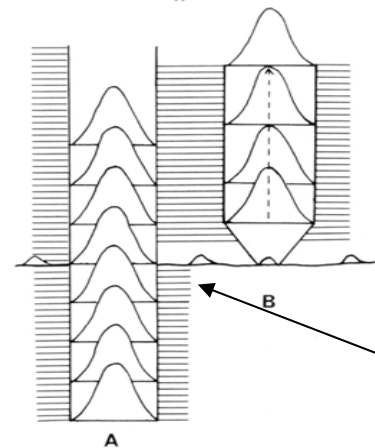
cladogenèse graduelle

Extension de l'aire +
diversité des niches
=> spécialisation



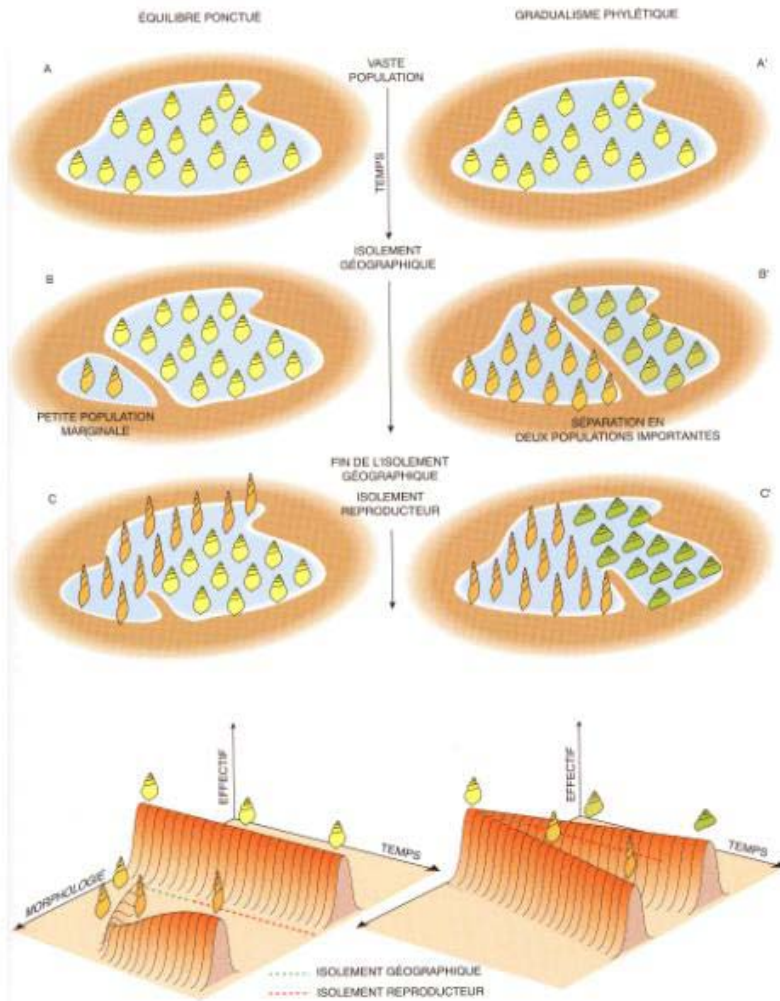
cladogenèse quantique

Nombreux isolats dont 1 se
développe en nouvelle espèce
=> Modèle ponctualiste



In Chaline et al., 1978

Gradualisme vs. équilibres ponctués



- **gradualisme** : anagenèse et cladogenèse découplées dans le temps

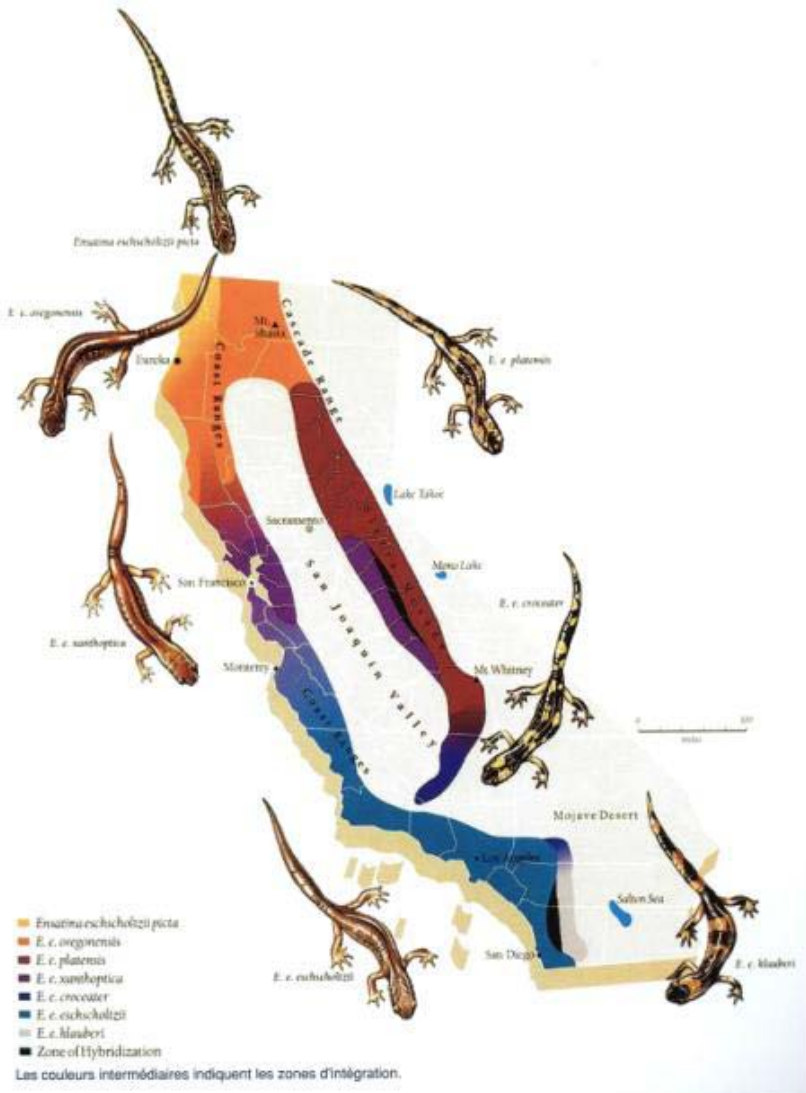
- **équilibres ponctués** : anagenèse et cladogenèse liées dans le temps (petites populations => dérive)



stase

+

changement évolutif rapide



anneau d'espèces : constat de la cohabitation de 2 vraies espèces, mais distinction délicate sitôt qu'on s'éloigne de la zone de contact :

- évolution de l'hybridation
 ⇒ 1 espèce se différencie de part et d'autre d'une barrière
 ⇒ lorsque la barrière disparaît, contacts stériles
- exs : *Ensatina* (salamandre – cf illustration), *Larus* (goëland)
- preuve d'une variation intraspécifique graduelle conduisant à une spéciation
 ⇒ continuité

⇒ **Spéciation parapatrique** : aires de répartition contiguës avec mise en place d'une zone hybride secondaire (ex : corneille)

⇒ **Spéciation sympatrique** : scission de l'espèce ancestrale sans subdivision de son aire de répartition. Sans doute générée par la mise en place par sélection d'un polymorphisme stable suivi d'accouplements homotypiques. Chez les végétaux : polyploïdisation

Autres : **évolution chromosomique** (*Mus musculus* / fusions robertsonniennes)

⇒ **Radiation adaptative** : diversification rapide d'un groupe monophylétique en liaison avec la colonisation d'habitats nouveaux ou dotés de peuplements peu concurrentiels (cf. notion de niche écologique)

Diversité des mécanismes de spéciation

