



CHAPITRE 20

Génétique des populations

Aperçu du chapitre

- 20.1 Variation génétique et évolution
- 20.2 Changements dans la fréquence des allèles
- 20.3 Cinq facteurs de changement évolutif
- 20.4 Quantifier la sélection naturelle
- 20.5 Rôle de la sélection naturelle dans le maintien de la diversité
- 20.6 Sélection qui agit sur les traits dépendant de plusieurs gènes
- 20.7 Études expérimentales de la sélection naturelle
- 20.8 Interactions entre forces évolutives
- 20.9 Limites de la sélection

Introduction

Aucun autre être humain n'est exactement comme vous (sauf si vous avez un jumeau identique). Souvent, les caractéristiques particulières d'un individu ont une influence importante sur sa survie, sur ses chances de se reproduire et sur la réussite de sa progéniture. L'évolution est déterminée par des facteurs tels que l'apparition et la disparition de différents allèles dans les populations. Ce sujet trompeusement simple est au cœur de la biologie de l'évolution, qui constitue le thème de ce chapitre et des chapitres 21 à 25.

20.1 Variation génétique et évolution

Objectifs

1. Définir évolution et génétique des populations.
2. Expliquer la différence entre l'évolution par sélection naturelle et l'hérédité des caractères acquis.

La diversité génétique, c'est-à-dire, les différences dans les allèles de gènes présents chez les individus d'une population, est le fondement de la sélection naturelle, qui sera décrite un peu plus loin. De telles variations sont très fréquentes dans les populations naturelles. Dans ce chapitre, nous explorons la variation génétique dans les populations naturelles et examinons les forces évolutives qui causent les changements de fréquence des allèles dans ces populations.

Le terme *évolution* est largement utilisé tant en sciences naturelles que sociales. Il désigne les changements qui surviennent au cours du temps dans une entité quelconque, qu'elle soit un système social, un gaz ou une planète. Bien que le développement du concept moderne d'évolution biologique remonte à l'ouvrage de Darwin, *L'origine des espèces*, les

cinq premières éditions de ce livre n'ont en fait jamais utilisé ce mot. Darwin utilisait l'expression « descendance modifiée ».

D'autres définitions, nombreuses et compliquées, ont été proposées, mais l'expression de Darwin respecte probablement le mieux la signification même de l'évolution biologique : avec le temps, une espèce accumule des variations ; en conséquence, les descendants diffèrent de leurs ancêtres. De cette manière, de nouvelles espèces se développent à partir de celles qui existaient déjà.

De nombreux processus peuvent conduire aux changements évolutifs

À propos du développement des idées de Darwin, vous avez déjà appris dans le chapitre 1, qu'il n'était pas le premier à proposer une théorie de l'évolution. Il suivait une longue lignée de philosophes et de naturalistes qui avaient déduit que les nombreux types d'organismes qui nous entourent avaient été produits par un processus évolutif.

À la différence de ses prédécesseurs, Darwin a proposé la sélection naturelle comme mécanisme de l'évolution. C'est elle qui est responsable des changements évolutifs qui surviennent lorsque des individus acquièrent certains caractères héréditaires qui assurent à leur progéniture une survie plus longue et un nombre de descendants plus important comparativement à des individus dépourvus de ces caractères. En conséquence, la population en vient à compter de plus en plus d'individus dotés des caractères avantageux. De cette manière, la population évolue et s'adapte mieux aux contingences locales.

Une théorie rivale, promue par l'éminent biologiste, Jean-Baptiste Lamarck, était la **transmission héréditaire des caractères acquis**. Selon lui, les individus transmettent à leur descendance les changements physiques et comportementaux acquis durant leur vie. C'est ainsi que Lamarck pensait que les girafes ancestrales à la nuque courte tendaient

leur cou pour atteindre les feuilles des arbres. Cette extension de la nuque aurait été transmise aux générations suivantes, aboutissant ainsi aux girafes au long cou (figure 20.1a). Pour Darwin, au contraire, la variation n'est pas créée par l'expérience, mais est le résultat de différences génétiques préexistant entre individus (figure 20.1b).

Une façon de contrôler comment les populations changent au fil du temps est d'examiner les changements dans les fréquences des allèles d'un gène d'une génération à l'autre. La sélection naturelle, en favorisant les individus avec certains allèles, peuvent entraîner des changements dans ces *fréquences alléliques*, mais ce n'est pas le seul processus qui en soit capable. Les fréquences des allèles peuvent également changer lorsque des mutations se produisent à plusieurs reprises, en changeant un allèle en un autre, et quand des migrants apportent des allèles dans une population. En outre, lorsqu'une population est petite, les fréquences des allèles peuvent changer de façon aléatoire du fait de l'échantillonnage d'un nombre limité de gamètes parmi l'ensemble des gamètes possibles d'une génération à l'autre.

L'évolution peut résulter de tout ce qui provoque un changement dans la composition génétique d'une population. Nous ne pouvons donc pas parler d'évolution sans envisager aussi la **génétique des populations**, l'histoire des allèles dans les populations.

La diversité génétique des populations est vaste

Les biologistes ont toujours voulu connaître l'étendue de la diversité génétique dans les populations naturelles. Répondre à cette question se heurtait à l'obstacle d'un manque de techniques permettant l'analyse des variations à différents niveaux : les protéines, les gènes et les génomes. À présent, l'histoire de la diversité génétique dans les populations naturelles peut être racontée grâce à des outils de plus en plus sophistiqués qui se sont avérés capables de relever les différences.

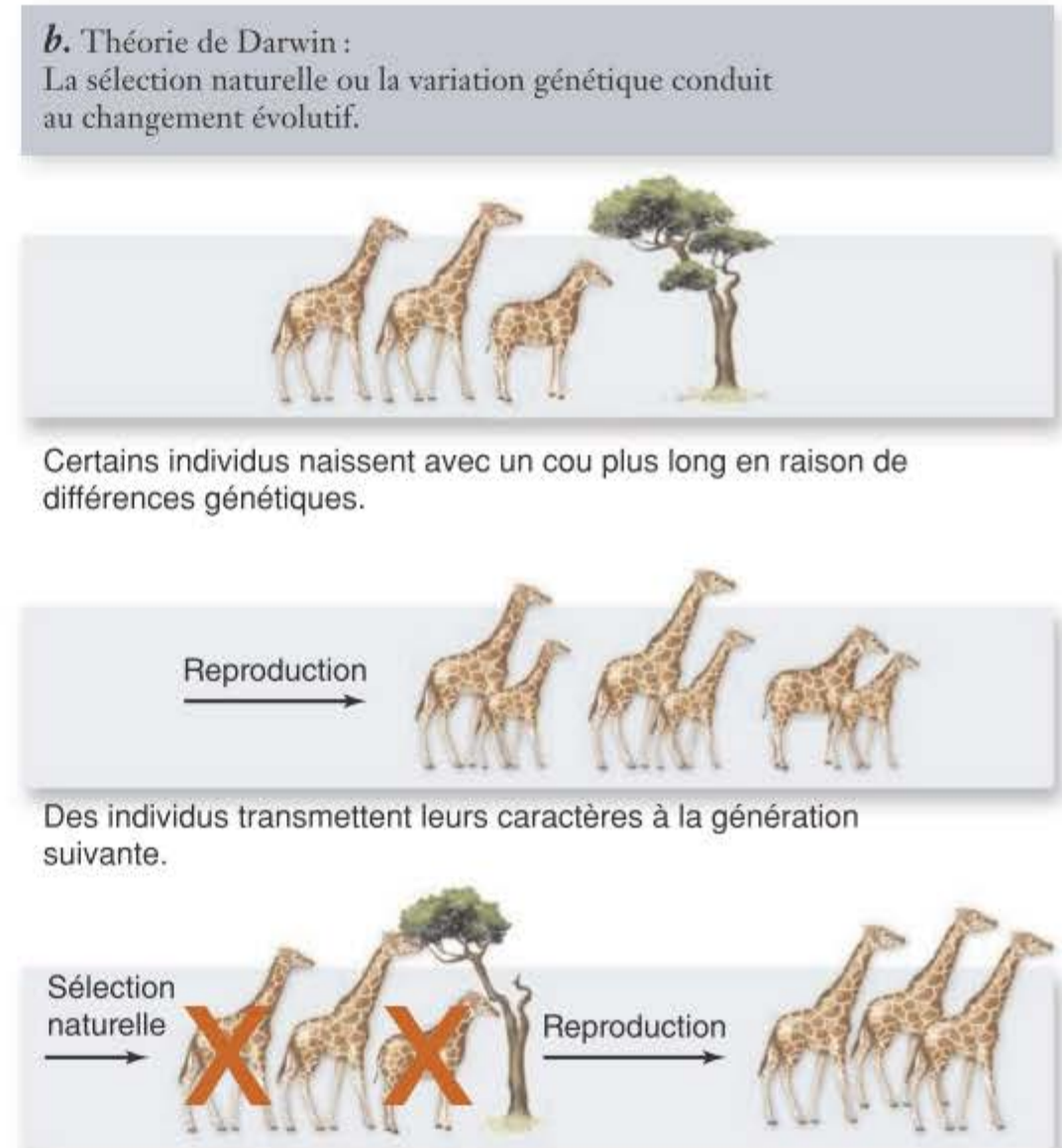
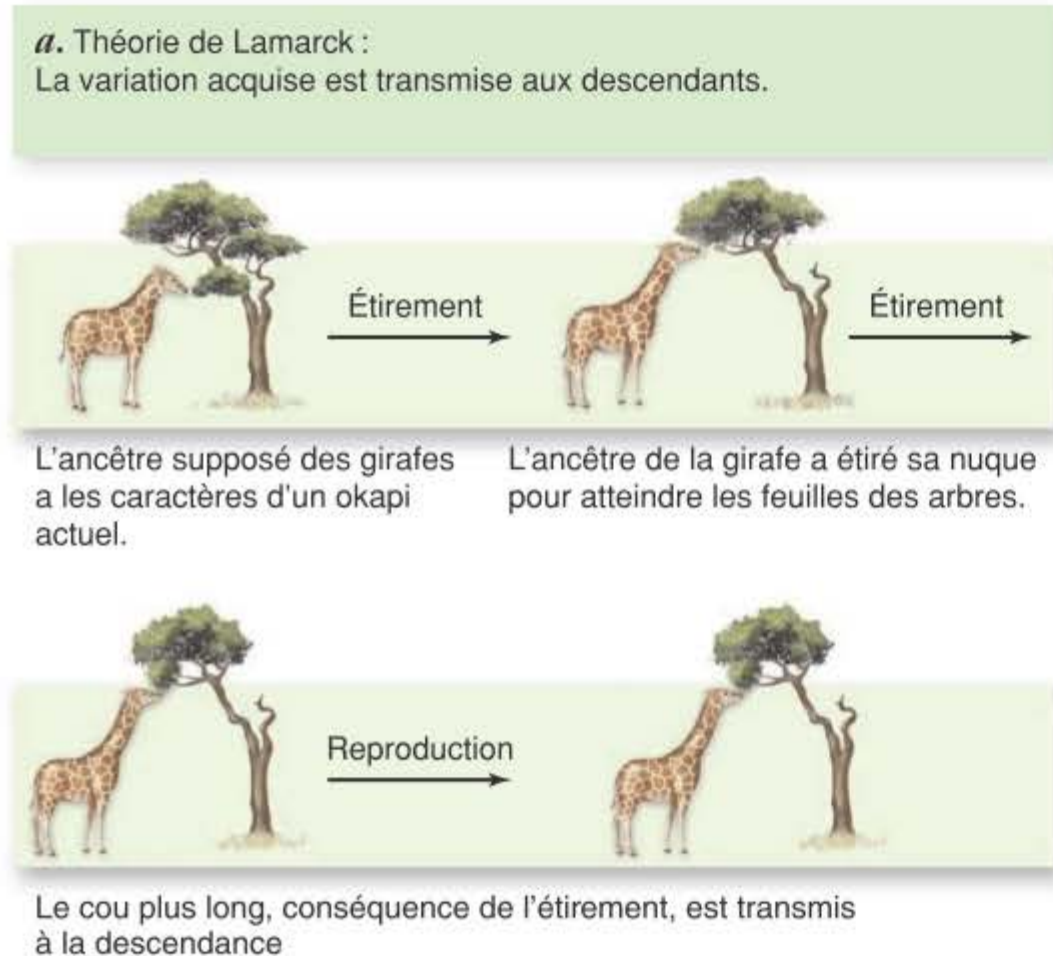


Figure 20.1 Deux idées expliquant comment les girafes auraient acquis un long cou.



Figure 20.2 Polymorphisme phénotypique. Cette population naturelle de salicaires communes, *Lupinus albus*, montre d'importantes variations dans la couleur des fleurs. Les différences individuelles sont héritées et transférées à la descendance.

Les premiers essais de compréhension de la diversité ont porté sur les différences les plus évidentes, qui étaient essentiellement morphologiques. Dans de nombreux cas, une telle variation phénotypique est la conséquence de différences génétiques sous-jacentes. Dans ces cas, des populations naturelles présentent généralement une diversité génétique importante, comme l'illustre la figure 20.2.

Un exemple plus proche de nous sont les gènes qui influencent les groupes sanguins chez l'homme. L'analyse chimique a identifié chez l'homme plus de 30 gènes de groupes sanguins, en plus du locus ABO. Au moins un tiers de ces gènes sont trouvés sous plusieurs formes alléliques dans les populations humaines. Par ailleurs, plus de 45 gènes variables codent d'autres protéines qui, bien qu'appartenant à des cellules sanguines humaines et au plasma, ne sont pas considérées comme groupes sanguins. Ainsi, ce seul système comprend de nombreux gènes variables.

La première méthode pour étudier directement la diversité génétique au sein des populations a été la séparation par électrophorèse des protéines produites par différents allèles de gènes codant des enzymes (voir chapitre 17). Avec le développement des outils d'analyse de l'ADN, on a pu les adapter à l'étude d'échantillons collectés dans des populations naturelles. Cela a conduit à des analyses de plus en plus détaillées allant du polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP, *Restriction Fragment Length Polymorphism*) et du polymorphisme de répétition des locus microsatellites (SSR, *Simple Sequence Repeat* ou STR, *Short Tandem Repeat*) au séquençage de gènes particuliers et, plus récemment, au séquençage de génomes entiers.

Un des outils les plus utiles, à la fois pour la cartographie génétique et l'analyse de la diversité au niveau des populations, a été le polymorphisme d'un seul nucléotide (SNP, *Single-Nucleotide Polymorphisms*). Ces variations sont définies comme des différences inter-individuelles intéressant une seule base et qui existent dans plus de 1 % la population (voir chapitre 24). Une étude d'envergure internationale a identifié plusieurs millions de SNP dans le génome humain.

Une telle variation est également en cours d'étude dans de nombreuses autres espèces d'intérêt. Pour la plupart, les résultats sont semblables à ceux des humains : plus on regarde, plus on trouve de variations. Une des raisons de l'attractivité des SNP est l'automatisation de l'analyse d'échantillons multiples. Cette méthodologie est appliquée à de nombreuses espèces d'intérêt scientifique et économique. Aux États-Unis, ces informations sont centralisées au National Center for Biotechnology Information (NCBI), qui dispose désormais d'une base de données reprenant les SNP trouvés dans plus de 100 espèces.

Les génomes étant séquencés de manière plus étendue, on trouve de plus en plus de diversité. Le séquençage du génome complet des individus, plutôt que des parties de celui-ci, est de plus en plus facile et financièrement plus abordable. Par conséquent, les chercheurs peuvent maintenant comparer l'importance des variations dans l'ensemble des génomes d'une population donnée.

Sans surprise, les études des populations humaines sont les plus avancées. Le projet 1000 génomes avait comme objectif, dans une première phase, de séquencer le génome de 1000 personnes, avec le but final d'inclure dans les analyses 2500 individus originaires de cinq régions représentatives de la planète. Ce projet en est encore à ses débuts, mais des variations génétiques étendues ont déjà été trouvées. Globalement, le projet a conduit à la détection parmi tous les individus de 14 millions de SNP, 1,3 million de courts segments dans lesquels de l'ADN a été inséré ou supprimé et 20.000 gènes dont les différences alléliques interindividuelles causent des changements significatifs dans les protéines correspondantes. En outre, on a trouvé chez chaque individu en moyenne 250 à 300 allèles qui rendent un gène inopérant, ainsi que 50 à 100 allèles connus pour être associés à des maladies héréditaires. Certaines portions du génome sont beaucoup plus diverses que d'autres. Les populations diffèrent relativement peu quant à l'étendue de leur diversité génétique, mais certaines variations concernent quelques gènes, dont certains paraissent liées à des adaptations aux divers environnements.

Des études des variations génomiques dans des populations naturelles viennent de commencer ; elles sont de moindre envergure, mais cela changera sans doute dans les années à venir. Une analyse de populations sauvages de *Drosophila melanogaster* a porté sur les génomes complets des individus appartenant à deux populations, l'une de Caroline du Nord (37 individus) et l'autre d'Afrique (6 individus). Les chercheurs ont trouvé une grande diversité dans les deux populations de *D. melanogaster*. Cependant, fait intéressant, comme chez les humains, certaines régions génomiques variaient plus que d'autres, et les types de variation différaient entre les populations. Incontestablement, au cours des prochaines années, le nombre d'espèces dont les individus seront soumis en grand nombre au séquençage va monter en flèche et augmenter ainsi nos connaissances en matière de diversité des populations.

Questions d'apprentissage 20.1

L'évolution peut être décrite comme une descendance modifiée. La sélection naturelle se produit lorsque les individus porteurs de certains allèles laissent plus de descendants que ceux qui n'ont pas ces allèles. Dans les populations naturelles, on trouve en général une variation génétique plus importante. La génétique des populations étudie cette variabilité par des analyses statistiques.

- Pourquoi la variation génétique dans une population est-elle nécessaire pour que l'évolution puisse avoir lieu?

20.2 Changements dans la fréquence des allèles

Objectifs

1. Expliquer le principe de Hardy-Weinberg.
2. Décrire les caractéristiques d'une population qui est en équilibre de Hardy-Weinberg.
3. Démontrer comment les processus évolutifs peuvent être détectés.

Au milieu des années 1800, la variation génétique dans les populations naturelles était une énigme pour Darwin et ses contemporains. On ignorait alors comment la méiose aboutissait à la ségrégation génétique chez les descendants d'un individu hybride. Et, bien que Mendel ait réalisé ses expériences durant cette période, son travail était en grande partie inconnu. Les scientifiques pensaient que la sélection devait toujours favoriser la tendance vers une forme optimale, ce qui aboutirait nécessairement à l'élimination de la diversité. À cette époque, la théorie de l'hérédité par mélange (*blending inheritance*), dans laquelle on s'attend à ce que la progéniture ait un phénotype intermédiaire par rapport à celui des parents, était largement admise. Si cette théorie avait été correcte, l'effet de tout nouveau variant génétique serait rapidement dilué jusqu'à ce qu'il disparaisse au cours des générations suivantes.

Le principe de Hardy-Weinberg permet de prévoir les fréquences des génotypes

À la suite de la redécouverte des travaux de Mendel, deux scientifiques ont résolu de manière indépendante l'énigme de la persistance de la variation génétique : Godfrey H. Hardy, un mathématicien anglais et Wilhelm Weinberg, un médecin allemand. Ils ont d'abord été troublés par la question suivante : pourquoi, après de nombreuses générations, la population ne finit-elle pas par être composée uniquement d'indi-

vidus dotés du phénotype dominant ? La conclusion à laquelle ils aboutirent de manière indépendante était la suivante : les proportions originales des génotypes dans une population resteront constantes de génération en génération aussi longtemps que les conditions suivantes seront rencontrées :

1. Aucune mutation ne survient.
2. Aucun allèle ne provient d'autres sources, c'est-à-dire aucune immigration n'a eu lieu.
3. Les fécondations sont aléatoires.
4. La population est très vaste.
5. Aucune sélection n'est exercée.

Puisque leurs proportions ne changent pas, les génotypes sont dits en **équilibre de Hardy-Weinberg**.

L'équation de Hardy-Weinberg avec deux allèles : un développement binomial

En termes algébriques, le principe de Hardy-Weinberg s'écrit sous forme d'équation. Considérons un échantillon de 100 chats dont 84 sont noirs et 16 sont blancs. Les fréquences des deux phénotypes sont de 0,84 (84 %) de noirs et de 0,16 (16 %) de blancs. Sur base de ces fréquences phénotypiques, pouvons-nous déduire la fréquence des génotypes ?

Si nous présumons que les chats blancs sont homozygotes récessifs pour un allèle que nous désignons *b*, et que les chats noirs sont homozygotes dominants *BB* ou hétérozygotes *Bb*, nous pouvons calculer les **fréquences des deux allèles** à partir de la proportion d'individus noirs et blancs, en assumant que la population est en équilibre de Hardy-Weinberg.

Désignons par la lettre *p* la fréquence de l'allèle *B* et par la lettre *q* la fréquence de l'autre allèle. Puisqu'il n'y a que deux allèles, la somme de *p* plus *q* doit toujours être égale à 1. En outre, nous savons que la somme des trois fréquences de génotype doit également être égale à 1. Si la fréquence de l'allèle *B* est *p*, alors la probabilité qu'un individu ait deux allèles *B* est tout simplement la probabilité que chacun de ses allèles soit un *B*. La probabilité de deux événements qui se produisent de façon indépendante est le produit de la probabilité de chaque événement ; dans ce cas, la probabilité que l'individu ait reçu un allèle *B* de son père est *p*, et la probabilité qu'il ait reçu un allèle *B* de la mère est également *p*, alors la probabilité

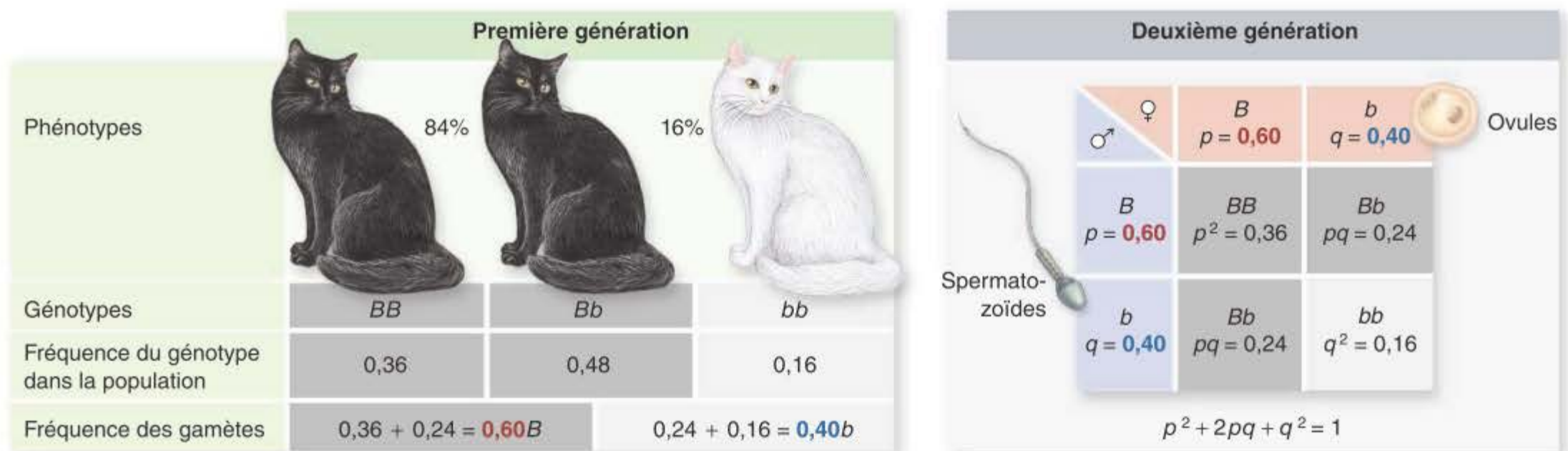


Figure 20.3 L'équilibre de Hardy-Weinberg. En absence de facteurs qui les modifient, les fréquences des gamètes, génotypes et phénotypes restent constantes au cours des générations successives.

Analyse de données Si tous les chats blancs mouraient, quelle serait la proportion de chatons qui seraient blancs à la génération suivante ?

qu'il ait reçu les deux est $p * p = p^2$ (figure 20.3). Par le même raisonnement, la probabilité qu'un individu ait deux allèles b est q^2 .

Qu'en est-il de la probabilité qu'un individu soit hétérozygote? Cela pourrait se produire de deux façons: l'individu pourrait recevoir un B de son père et un b de sa mère, ou vice versa. La probabilité du premier cas est $p * q$, et la probabilité du second est $q * p$. Puisque, dans les deux cas, le résultat est l'hétérozygotie de l'individu, sa probabilité est la somme des deux probabilités, ou $2pq$.

Pour résumer, si une population est en équilibre de Hardy-Weinberg avec les fréquences des allèles, p et q , la probabilité qu'un individu ait l'un des trois génotypes possibles est $p^2 + 2pq + q^2$. Vous constaterez qu'il s'agit d'un développement binomial:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

Enfin, nous pouvons utiliser ces probabilités pour prédire la distribution des génotypes dans la population, toujours en supposant que la population est en équilibre de Hardy-Weinberg. Si la probabilité que tout individu soit hétérozygote est $2pq$, alors, nous nous attendrions à ce que la proportion d'individus hétérozygotes dans la population soit $2pq$; de même, la fréquence des homozygotes BB et bb devrait être p^2 et q^2 .

Revenons à notre exemple. Rappelez-vous que 16 % des chats sont blancs. Si le pelage blanc est un caractère récessif, cela signifie que ces individus doivent avoir le génotype bb . Si la fréquence de ce génotype est $q^2 = 0,16$ (la fréquence des chats blancs), alors q (la fréquence de l'allèle b) = 0,4. Puisque $p + q = 1$, donc p , la fréquence de l'allèle B , serait de $1,0 - 0,4 = 0,6$ (rappelez-vous, les fréquences doivent être égales à 1). Nous pouvons maintenant calculer facilement les **fréquences génotypiques** attendues: les chats BB homozygotes dominants constitueraient le groupe p^2 , et la valeur de $p^2 = (0,6)^2 = 0,36$, ou 36 individus BB homozygotes dominants dans une population de 100 chats. Les chats hétérozygotes ont le génotype Bb et auraient la fréquence correspondant à $2pq$, ou $(2 * 0,6 * 0,4) = 0,48$, ou 48 individus Bb hétérozygotes.

Utiliser l'équation de Hardy-Weinberg pour prédire les fréquences dans les générations suivantes

L'équation de Hardy-Weinberg est une simple extension du tableau de gamètes décrit dans le chapitre 12, avec deux fréquences -allélique, p et q . La figure 20.3 permet de suivre à la trace le réassortiment génétique au cours de la reproduction sexuée et de voir comment il affecte les fréquences des allèles B et b à la génération suivante.

En construisant ce schéma, nous avons supposé que l'union du spermatozoïde et de l'ovule chez ces chats était aléatoire, de sorte que toutes les combinaisons des allèles B et b puissent se produire. Les allèles sont donc mélangés de façon aléatoire et sont représentés dans la génération suivante en proportion de leur représentation d'origine. Chaque ovule ou spermatozoïde individuel a 6 chances sur 10 de recevoir, à chaque génération, un allèle B ($p = 0,6$) et 4 chances sur 10 de recevoir un allèle b ($q = 0,4$).

À la génération suivante, dès lors, la chance de combinaison de deux allèles B est p^2 , ou 0,36, c'est-à-dire $0,6 * 0,6$, et approximativement 36 % des individus dans la population continueront à être du génotype BB . La fréquence des individus bb est q^2 ($0,4 * 0,4$), ainsi elle restera environ de 16 %, et la fréquence des individus Bb sera $2pq$ ($2 * 0,6 * 0,4$), en moyenne, 48 %.

Phénotypiquement, si la taille de la population est grande, nous aurons encore environ 84 % de noirs (avec les génotypes BB ou Bb) et 16 % de blancs (avec le génotype bb). Les fréquences d'allèles, de génotypes et de phénotypes sont restées inchangées d'une génération à l'autre, malgré le mélange des gènes qui survient durant la méiose et la reproduction sexuée. La dominance et la récessivité des allèles n'af-

fectent que le mode d'expression d'un allèle chez un individu et ne modifient pas les fréquences alléliques au cours du temps.

Un point important dont il faut se rappeler est que les termes « dominant » et « récessif » ne concernent qu'un phénotype hétérozygote ; en aucune manière, il n'implique qu'un allèle est sélectivement supérieur à un autre. Pour cette raison, dans l'équilibre de Hardy-Weinberg, lorsque la sélection n'opère pas, on ne s'attend pas à ce que les fréquences alléliques changent indépendamment de ce qu'un trait soit dominant par rapport à un autre.

Pour trouver des preuves de processus évolutifs, on peut recourir aux prévisions de Hardy-Weinberg

La leçon de l'exemple des chats noir et blanc, c'est que si les cinq hypothèses énumérées précédemment se vérifient, les fréquences d'allèles et génotypes ne changeront pas d'une génération à l'autre. Mais en réalité, la plupart des populations dans la nature ne respectent pas ces cinq hypothèses. L'utilité principale de cette méthode est de déterminer si un, ou plusieurs, processus évolutif touche une population et, le cas échéant, de suggérer des hypothèses sur la nature des mécanismes en jeu.

Supposons, par exemple, que les fréquences observées des génotypes BB , bb et Bb dans une population différente de chats soient de 0,6, 0,2 et 0,2, respectivement. Nous pouvons calculer les fréquences des allèles pour B comme suit: 60 % (0,6) des chats ont deux allèles B , 20 % en ont un, et 20 % n'en ont pas. Cela signifie que le nombre moyen d'allèles B par chat est de 1,4 [$(0,6 * 2) + (0,2 * 1) + (0,2 * 0) = 1,4$]. Puisque chaque chat a deux allèles pour ce gène, la fréquence est $1,4/2,0 = 0,7$. De même, vous devriez être en mesure de calculer que la fréquence de l'allèle $b = 0,3$.

Si la population était en équilibre de Hardy-Weinberg, selon l'équation reprise plus haut dans cette section, la fréquence du génotype BB serait $0,7^2 = 0,49$, inférieure à ce qu'elle est vraiment. De même, vous pouvez calculer qu'il y a moins d'hétérozygotes et d'homozygotes bb que prévu; dès lors, clairement, la population n'est pas en équilibre de Hardy-Weinberg.

Qu'est-ce qui pourrait causer un tel excès d'homozygotes et un déficit d'hétérozygotes? Diverses possibilités existent, notamment (1) la sélection naturelle favorisant plus les homozygotes que les hétérozygotes, (2) le choix des individus de s'accoupler avec des individus génétiquement semblables (car des accouplements $BB * BB$ et $bb * bb$ produisent toujours des descendants homozygotes, mais seulement la moitié des accouplements $Bb * Bb$ produit une progéniture hétérozygote; ces modes d'accouplement conduisent nécessairement à un excès d'homozygotes), ou (3) un afflux d'individus homozygotes de populations extérieures (ou l'inverse, l'émigration des hétérozygotes dans d'autres populations). En détectant un écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg, nous pouvons générer des hypothèses que nous pouvons alors étudier directement.

Le fonctionnement du processus évolutif peut être détecté d'une seconde manière. Comme indiqué précédemment, si toutes les hypothèses de Hardy-Weinberg sont respectées, les fréquences des allèles resteront les mêmes d'une génération à l'autre. Les changements dans la fréquence des allèles entre les générations indiqueraient que l'une des hypothèses n'est pas rencontrée.

Supposons, par exemple, que la fréquence de b était de 0,53 dans une génération et 0,61 dans la suivante. À nouveau, plusieurs explications sont possibles: par exemple, (1) la sélection favorise les individus avec b sur ceux porteurs de B ; (2) des porteurs de b ont immigré dans la population ou les porteurs de B ont émigré hors de la population; (3) les

mutations transformant B en b sont plus nombreuses que l'inverse. Une autre possibilité est la petite taille de la population; le changement est alors la conséquence de l'échantillonnage d'un nombre limité de gamètes parmi l'ensemble des gamètes possibles. Dans la suite du chapitre, nous allons discuter comment chacun de ces processus est étudié.

Questions d'apprentissage 20.2

Selon le principe de Hardy-Weinberg, la proportion d'allèles ne change pas à travers les générations si la population est grande, si la sélection n'intervient pas et si les accouplements sont aléatoires. Trouver une population qui n'est pas en équilibre de Hardy-Weinberg indique qu'une ou plusieurs forces évolutives interviennent dans le processus.

- Si vous connaissez les fréquences génotypiques dans une population, comment pouvez-vous déterminer si la population est en équilibre de Hardy-Weinberg?
- Que concluriez-vous si vous aviez trouvé une population non en équilibre de Hardy-Weinberg? Quelle serait votre démarche suivante?

20.3 Cinq facteurs de changement évolutif

Objectifs

1. Définir les cinq processus qui sont à la base des changements évolutifs.
2. Expliquez comment ces processus peuvent conduire des populations à s'écarter de l'équilibre de Hardy-Weinberg

Les cinq hypothèses du principe de Hardy-Weinberg indiquent également les cinq facteurs qui peuvent entraîner les changements évolutifs des populations. Il s'agit des mutations, du flux de gènes, de l'accouplement non aléatoire, de la dérive génétique dans les petites populations et

des pressions de la sélection naturelle. Chacun peut entraîner des changements dans les proportions d'allèles ou de génotypes.

Une mutation change des allèles

Une mutation d'un allèle en un autre peut évidemment changer les proportions d'allèles particuliers dans une population. Mais, les taux de mutation sont généralement si faibles qu'ils ont peu d'effet sur les proportions prévues par le principe de Hardy-Weinberg pour des allèles courants. Un gène typique mute environ une fois sur 100.000 divisions cellulaires. Puisque ce taux est si bas, d'autres processus évolutifs ont habituellement plus d'impact sur les changements de fréquence allélique.

Néanmoins, la mutation est la cause ultime de variation génétique et rend ainsi l'évolution possible (figure 20.4a). Il faut se rappeler, toutefois, que la probabilité d'apparition d'une mutation particulière n'est pas conditionnée par la sélection naturelle, c'est-à-dire que les mutations ne surviennent pas plus fréquemment dans des situations où la sélection naturelle les favoriserait.

Un flux de gènes se produit lorsque des allèles passent d'une population à l'autre

Le **flux génique** est le passage d'allèles d'une population à une autre. Il peut être un puissant facteur de changement. Parfois, le flux génétique est évident, par exemple quand un animal se déplace physiquement d'un endroit à un autre. Si les caractéristiques du nouveau venu diffèrent de celles des animaux déjà présents, et s'il est suffisamment bien adapté à son nouveau site pour survivre et se reproduire avec succès, la composition génétique de la population d'accueil pourra être modifiée.

D'autres formes importantes de flux génique ne sont pas aussi évidentes. Ces mouvements plus subtils sont notamment la dérive de gamètes et de formes immatures de plantes ou d'animaux marins d'un endroit à un autre (figure 20.4b). Le pollen, le gamétophyte des angiospermes, est souvent transporté à grande distance par des insectes et d'autres animaux qui entrent en contact avec les fleurs. Les semences peuvent également être emportées par le vent ou être transportées par des animaux vers de nouvelles populations éloignées du site d'origine. De plus, le flux génique peut aussi résulter de l'accouplement d'individus appartenant à des populations adjacentes.

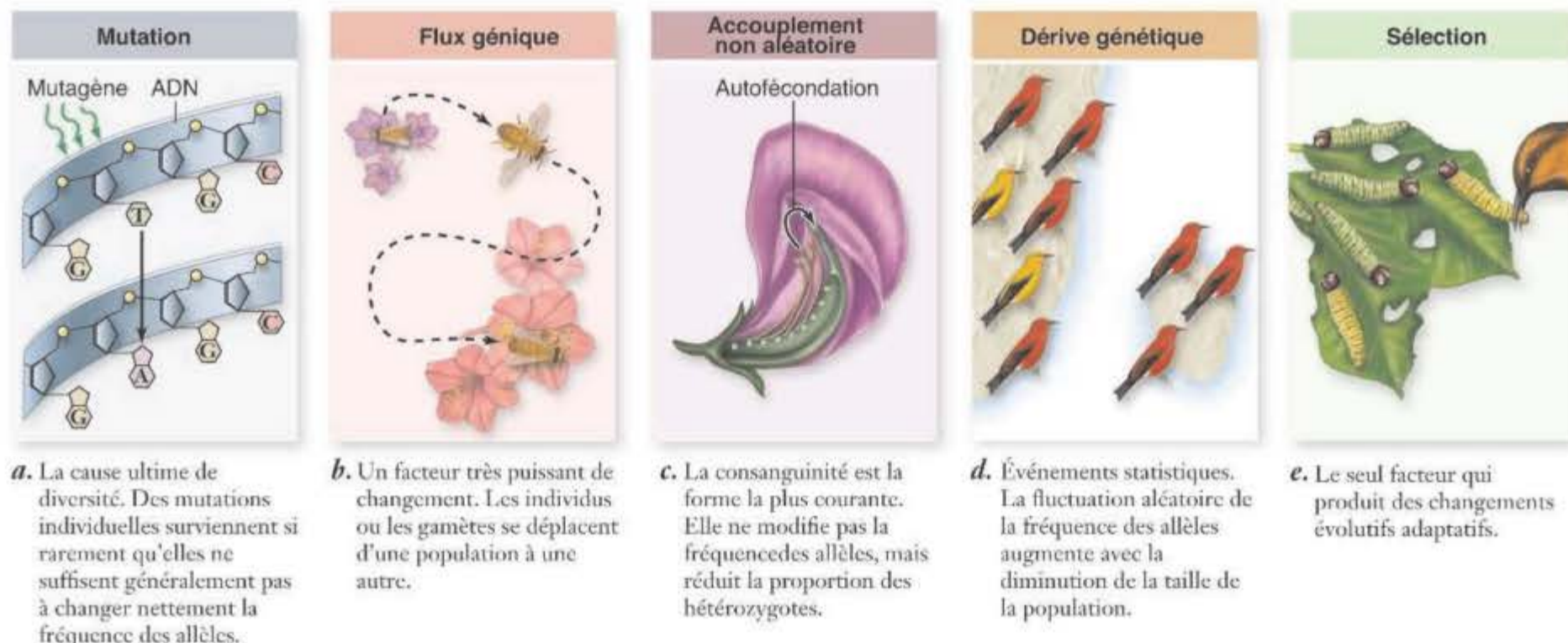


Figure 20.4 Cinq facteurs responsables de changements évolutifs. (a.) Mutation, (b.) flux génique, (c.) accouplement non aléatoire, (d.) dérive génétique, (e.) sélection.

Considérons deux populations dont les fréquences alléliques sont au départ différentes: dans la population 1, $p = 0,1$ et $q = 0,9$; dans la population 2, $p = 0,5$ et $q = 0,5$. Le flux génique tendra à disséminer l'allèle le moins fréquent dans chaque population. Ainsi, les fréquences alléliques changeront de génération en génération, et les populations ne seront pas en équilibre de Hardy-Weinberg. Ce n'est que lorsque les fréquences alléliques seront de $p = 0,3$ et $q = 0,7$ dans les deux populations que l'équilibre sera atteint. Cet exemple indique également que le flux génique tend à homogénéiser les fréquences alléliques dans les populations. Si un allèle rare (faible fréquence) est présent dans une des populations, il se propagera dans l'autre population.

Des accouplements non aléatoires changent les fréquences génotypiques

Les individus ayant certains génotypes s'accouplent parfois avec un autre plus souvent que prévu par le hasard, un phénomène connu sous le nom d'*accouplement non aléatoire* (figure 20.4c). L'**homogamie**, qui définit l'accouplement d'individus phénotypiquement semblables, est un type de reproduction non aléatoire qui explique que les fréquences de génotypes particuliers diffèrent grandement de ceux prévus par le principe de Hardy-Weinberg.

L'homogamie ne modifie pas la fréquence des allèles individuels, puisqu'elle ne change pas le succès reproductif des individus, mais elle change surtout le choix des partenaires. Puisque des individus semblables phénotypiquement sont probablement génétiquement semblables et sont ainsi amenés à produire vraisemblablement une progéniture dotée de deux copies du même allèle, l'homogamie augmentera la proportion d'homozygotes à la génération suivante. C'est pourquoi les populations de plantes qui s'autofécondent comprennent surtout des individus homozygotes.

L'endogamie est la conséquence d'un accouplement entre individus apparentés. Puisque ceux-ci sont génétiquement semblables, l'endogamie aura le même résultat que l'homogamie et augmentera la proportion d'homozygotes. En fait, puisque les sujets apparentés tendent à être phénotypiquement semblables, l'homogamie peut conduire à l'endogamie.

Au contraire, la **panmixie**, qui désigne l'union d'individus phénotypiquement différents, produit un excès d'hétérozygotes.

Une dérive génétique peut modifier des fréquences alléliques dans de petites populations

Au sein de petites populations, le hasard peut modifier fortement les fréquences de certains allèles. De tels changements aléatoires de fréquence allélique donnent l'impression que les fréquences dérivent, d'où l'expression, **dérive génétique** (figure 20.4d). C'est pour cette raison qu'une population doit avoir une taille critique pour atteindre l'équilibre de Hardy-Weinberg : plus petite est la population, plus grand est le changement des fréquences alléliques de génération en génération en conséquence de la dérive génétique.

Si les gamètes de quelques individus seulement forment la génération suivante, les allèles qu'ils portent ne sont pas nécessairement représentatifs de la population parentale dont ils proviennent, comme l'illustre la figure 20.5. Dans cet exemple, un petit nombre d'individus est libéré d'une bouteille qui en contient beaucoup. Par hasard, la plupart des individus qui s'échappent sont verts. La proportion d'individus verts dans la nouvelle population est donc plus élevée que dans la génération parentale.

Supposons, par exemple, que quatre individus soient responsables de la génération suivante et que, par hasard, ils soient deux hétérozy-

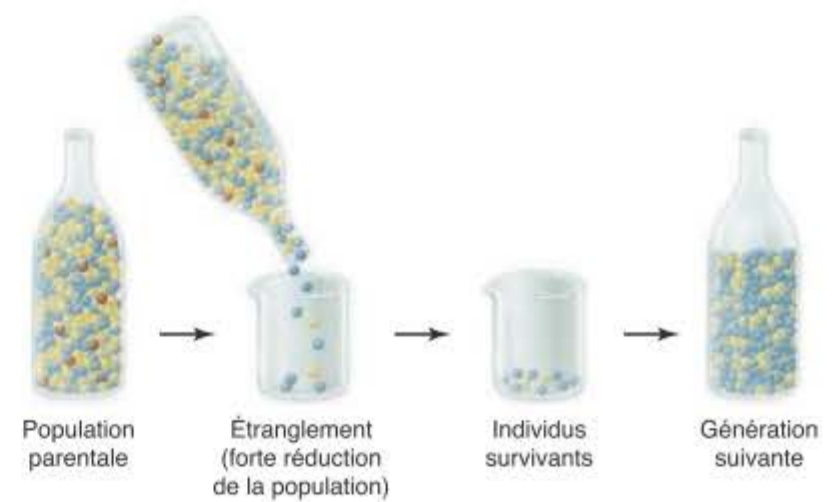


Figure 20.5 Effet goulot d'étranglement. La population parentale contient un nombre presque égal d'individus verts et jaunes et un petit nombre d'individus rouges. Par l'effet du hasard, les quelques individus restants qui contribuent à la génération suivante sont, pour la plupart, verts. L'étranglement se produit parce qu'un si petit nombre d'individus constitue la nouvelle génération, comme cela peut survenir après une épidémie ou une tempête catastrophique.

? **Question** En cas d'étranglement, pourquoi la probabilité de perte des allèles rares est-elle particulièrement grande?

gotes Bb et deux homozygotes BB , les fréquences alléliques dans la progéniture seront donc $p = 0,75$ et $q = 0,25$. Si vous deviez répéter cette expérience 1000 fois, chaque fois de manière aléatoire en tirant quatre individus de la population parentale, un des deux allèles viendrait à disparaître complètement à partir de 8 des 1000 expériences.

Ce résultat conduit à une conclusion importante : la dérive génétique peut aboutir à la perte d'allèles dans des populations isolées. Les allèles qui, initialement, sont rares sont particulièrement vulnérables (voir figure 20.5).

De petites populations isolées les unes des autres peuvent être amenées à se différencier profondément les unes des autres à cause de la dérive génétique, même si elles sont soumises aux mêmes forces de sélection naturelle. En fait, à cause de la dérive génétique, la fréquence d'allèles néfastes peut augmenter dans de petites populations, et cela malgré le désavantage vis-à-vis de la sélection, et des allèles favorables peuvent être perdus alors même qu'ils sont bénéfiques sur le plan de la sélection.

Bien que la dérive génétique se produise dans toute population, elle est particulièrement fréquente dans celles qui ont été fondées par quelques individus ou dans lesquelles la population a été réduite à un très petit nombre à un moment donné dans le passé. De tels effets fondateurs ou d'étranglement sont des exemples particulièrement évidents de dérive génétique.

L'effet fondateur

Parfois un ou quelques individus migrent et fondent une nouvelle population isolée, à distance de leur région d'origine. Il est probable que ces pionniers ne possèdent pas tous les allèles de la population dont ils proviennent. Ainsi, certains allèles peuvent être perdus et la fréquence d'autres peut changer fortement. Dans certains cas, des allèles qui étaient rares dans la population d'origine peuvent constituer une fraction significative de la dotation génétique transmise à la nouvelle population. C'est ce qui est appelé **effet fondateur**.

Les effets fondateurs ne sont pas rares dans la nature. De nombreuses plantes autopolinisées génèrent de nouvelles populations à partir d'une seule semence. Les effets fondateurs ont été particulièrement importants dans l'évolution des organismes présents sur des îles océaniques éloignées, comme les îles hawaïennes et les îles Galapagos. La plupart des organismes dans de telles régions dérivent probablement d'un ou de quelques rares fondateurs. Bien que rares, de tels événements sont parfois observés, par exemple lorsqu'une masse de végétation transportant plusieurs iguanes a

échoué sur le rivage de l'île des Caraïbes d'Anguilla en 1996, conduisant à l'établissement d'une population qui survit toujours là jusqu'à ce jour.

De la même manière, des populations humaines isolées fondées par un nombre relativement restreint d'individus ont souvent certains traits dominants hérités des fondateurs. Les populations Amish aux États-Unis, par exemple, ont plus fréquemment certaines anomalies, comme la polydactylie (la présence d'un sixième doigt).

L'effet goulot d'étranglement

Même si les organismes ne se déplacent pas, la taille de leurs populations peut se réduire brusquement, à la suite soit d'une inondation, d'une sécheresse, d'une maladie épidémique ou de tout autre catastrophe naturelle ou encore à cause de changements progressifs de l'environnement. Les quelques survivants peuvent constituer un échantillon génétique aléatoire de la population d'origine (à moins que certains individus ne survivent précisément à cause de leur génotype particulier). Les modifications résultantes et la perte de variabilité génétique correspondent à ce que l'on appelle un **goulot d'étranglement** (*bottleneck effect*).

Certaines espèces actuelles paraissent avoir été appauvries sérieusement sur le plan génétique, probablement à la suite d'un goulot d'étranglement dans le passé. L'éléphant de mer nordique, par exemple, qui se reproduit sur la côte occidentale de l'Amérique du Nord et sur les îles voisines, fut chassé pendant le 19^e siècle jusqu'à ce que l'espèce soit proche de l'extinction. Elle fut réduite à une seule population ne comprenant peut-être pas plus de 20 individus sur l'île de Guadalupe au large de la côte de Basse-Californie (figure 20.6). En conséquence de cet étranglement, cette espèce a perdu presque toute sa diversité génétique, alors que les populations de ces phoques ont rebondi, leur nombre actuel atteignant des dizaines de milliers; ils se reproduisent maintenant bien plus au nord, près de San Francisco.

Chaque fois qu'une population s'amenuise fortement, comme c'est le cas des espèces menacées, l'effet de goulot d'étranglement peut avoir des conséquences très négatives. Même si la taille de la population rebondit, le manque de variabilité peut signifier que l'espèce reste vulnérable à l'extinction, un sujet sur lequel nous reviendrons au chapitre 59.

La sélection favorise certains génotypes par rapport à d'autres

Comme Darwin le signalait, certains individus laissent derrière eux une descendance plus grande que d'autres, le rendement dépendant du phénotype et du comportement. On appelle **sélection** le résultat de ce processus (voir la figure 20.4e). En cas de *sélection artificielle*, un reproducteur sélectionne les caractéristiques désirées. En cas de *sélection naturelle*, ce sont les conditions de l'environnement qui déterminent quels sont les individus d'une population donnée qui produiront la plus grande progéniture. L'évolution par sélection naturelle survient lorsque les conditions suivantes sont remplies.

1. **Il faut une certaine variation entre les individus qui composent la population.** La sélection naturelle opère en favorisant les individus qui possèdent certains caractères par rapport à leurs congénères porteurs d'autres traits. Si la variation n'existait pas, la sélection naturelle ne pourrait pas s'exercer.
2. **La variation entre les individus aboutit à des différences dans le nombre de descendants à la génération suivante.** Il s'agit de la nature même de la sélection naturelle. À cause de leur phénotype ou de leur comportement, certains individus ont plus de succès que d'autres en matière de reproduction. Bien que de nombreux caractères soient variables phénotypiquement, des individus différents ne se distinguent pas nécessairement quant à leur réussite sur le plan de la survie ou de la reproduction.
3. **La variation doit être héritée génétiquement.** Pour que la sélection naturelle (voir le point 2) produise un changement évolutif, les différences sélectionnées doivent avoir une base génétique. Cependant, toute variation n'a pas nécessairement une base génétique; même des jumeaux génétiquement identiques peuvent avoir des phénotypes distincts s'ils grandissent dans des environnements différents. De tels effets environnementaux sont fréquents dans la nature. Dans de nombreuses espèces de tortues, par exemple, les individus qui éclosent à partir d'œufs pondus dans un sol humide sont plus lourds et ont une carapace plus longue et plus large que les individus nés dans un nid creusé en terrain sec.

Lorsque des individus phénotypiquement distincts sont génétiquement semblables, les différences dans le nombre de leurs descendants ne modifieront pas la composition génétique de la population de la génération suivante et donc aucun changement évolutif ne surviendra.



Figure 20.6 Goulot d'étranglement: étude de cas. Parce que les éléphants de mer (*Mirounga angustirostris*) vivent dans des eaux très froides, ces phoques les plus grands du monde ont une épaisse couche de graisse, pour laquelle ils ont été chassés de manière tellement intensive, qu'à la fin du dix-neuvième siècle, ils étaient proches de l'extinction. Au point le plus bas, une seule population est restée sur l'île de Guadalupe, où il ne restait plus que 20 individus; entre-temps, la diversité génétique s'est perdue au cours du processus de dérive génétique aléatoire. Depuis qu'elle est protégée, l'espèce a récupéré la plupart de son aire d'origine et compte aujourd'hui des dizaines de milliers d'individus, mais la variation génétique ne se rétablit que lentement au fil du temps en fonction de l'accumulation des mutations.

Il importe de ne pas confondre évolution et sélection naturelle. Les deux concepts sont souvent assimilés à tort. La sélection naturelle est un processus, tandis que l'évolution est l'enregistrement historique des changements survenus au cours du temps. L'évolution est un résultat et non un processus. La sélection naturelle (le processus) peut mener à l'évolution (le résultat), mais la sélection naturelle n'est qu'un des divers processus qui peuvent induire des changements évolutifs. De plus, la sélection naturelle peut survenir sans causer de changement évolutif; ce n'est qu'en cas de variation génétique que la sélection naturelle peut contribuer à l'évolution.

La sélection pour éviter les prédateurs

Le résultat de l'évolution guidée par la sélection naturelle est une meilleure adaptation progressive des populations à leur environnement. Parmi les exemples d'adaptation les mieux documentés, de nombreux cas impliquent des changements génétiques qui réduisent la probabilité de capture par un prédateur. Les chenilles du papillon coliaide de la luzerne, *Colias eurytheme*, sont habituellement de couleur vert pâle, ce qui leur assure un excellent camouflage quand elles se nourrissent des feuilles de luzerne. Une forme variante d'aspect jaune brillant n'existe qu'en nombre réduit parce que cette couleur rend les larves très visibles sur le fond vert de la plante dont elles se nourrissent. Elles sont ainsi une proie facile pour les oiseaux prédateurs (voir figure 20.4e).

Un des exemples les plus remarquables de mimétisme peut être observé sur les anciennes coulées de lave au milieu des déserts du sud-ouest américain. Dans ces régions, la lave refroidie a laissé des formations rocheuses dont le noir contraste fortement avec le reflet clair et brillant du sable dans le désert environnant. De nombreuses espèces animales vivent dans ces rochers, des lézards, des rongeurs et divers insectes, qui sont tous de couleur sombre, tandis que les populations habitant dans le voisinage sont de couleur beaucoup plus claire (figure 20.7).

La prédation est la cause probable de la sélection de ces différences de couleur. Des études en laboratoire ont confirmé que les oiseaux prédateurs, comme les hiboux, étaient doués pour repérer les



Figure 20.7 Souris à abajoues du bassin de Tularosa au Nouveau-Mexique. Des formations de lave noire sont entourées par le désert et, chez les souris à abajoues, la sélection favorise la couleur du pelage qui correspond à leur environnement. Les études génétiques indiquent que les différences dans la couleur du pelage tiennent à de petites différences dans l'ADN des allèles d'un seul gène.

proies potentielles qui se déplacent sur un terrain auquel elles ne sont pas adaptées.

La sélection pour l'adaptation aux conditions climatiques

De nombreuses études du processus de sélection se concentrent sur des gènes codant des enzymes parce qu'ainsi le chercheur peut évaluer directement les conséquences pour les organismes des changements dans la fréquence allélique.

On a souvent trouvé que les fréquences alléliques des enzymes variaient selon les latitudes; un allèle était plus fréquent dans les populations nordiques mais l'était progressivement moins dans les sites plus méridionaux. Un exemple très illustratif est celui du poisson choquemort (*Fundulus heteroclitus*), qui est distribué sur la côte orientale de l'Amérique du Nord. Chez ce poisson, les fréquences alléliques varient géographiquement pour le gène qui code la lactate déshydrogénase, qui catalyse la conversion du pyruvate en lactate (voir section 7.8).

Des études biochimiques montrent que les enzymes produites par ces allèles fonctionnent différemment selon la température, ce qui explique la distribution géographique. Par exemple, le type d'enzyme qui est plus fréquent au nord est un meilleur catalyseur à basse température que l'enzyme trouvée au sud. De plus, on a observé qu'à basse température les individus porteurs de l'allèle du nord nagent plus rapidement et survivent probablement mieux que les individus dotés de l'autre allèle.

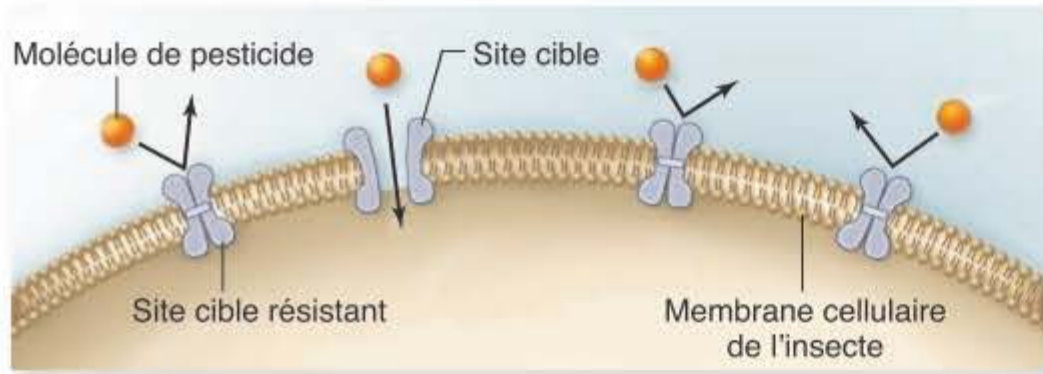
La sélection pour la résistance aux pesticides et aux microbes

Un exemple particulièrement évident de sélection dans les populations naturelles est fourni par les études de résistance des insectes aux pesticides, dont l'usage intensif a conduit au développement rapide de la résistance chez plus de 500 espèces nuisibles. Le coût de cette évolution, en termes de pertes de récolte et l'utilisation accrue de pesticides, a été estimé à 3-8 milliards de dollars par an.

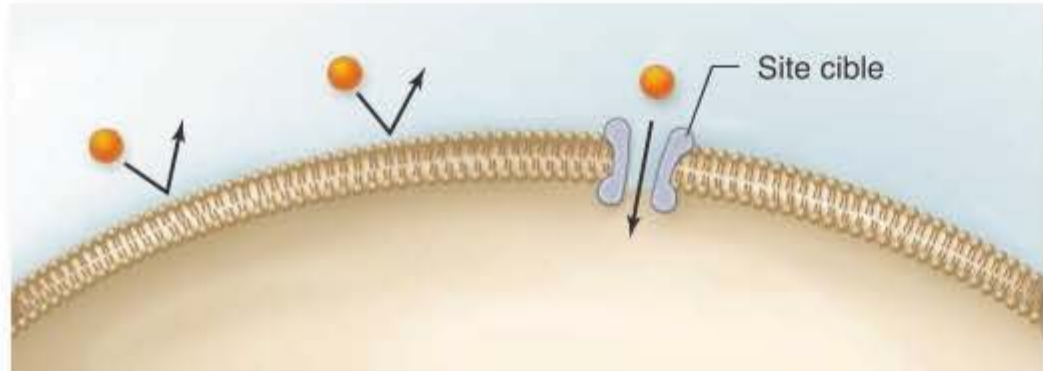
Chez la mouche domestique, le gène *pen* a un allèle de résistance à l'insecticide dont il réduit l'incorporation, tandis que les allèles des gènes *kdr* et *dld-r* diminuent le nombre de sites d'interaction avec le pesticide, ce qui affaiblit sa toxicité (figure 20.8). D'autres allèles augmentent la capacité des enzymes de l'insecte de reconnaître les molécules d'insecticide et de les inactiver.

Des gènes uniques sont aussi responsables de la résistance d'autres organismes. Par exemple, les rats bruns (*Rattus norvegicus*) sont normalement sensibles au pesticide warfarin, qui inhibe la coagulation sanguine de l'animal et entraîne une hémorragie mortelle. Cependant, un allèle de résistance correspondant à un seul gène réduit la capacité du warfarin de se lier à son enzyme cible et rend ainsi cet agent inefficace.

Une sélection imposée par l'homme a également conduit à l'évolution de la résistance aux antibiotiques chez de nombreux pathogènes. Par exemple, *Staphylococcus aureus*, responsable des infections staphylococciques, a d'abord été traité par la pénicilline. Toutefois, durant les quatre ans de production massive de l'antibiotique, un changement évolutif dans *S. aureus* a sélectionné une enzyme modifiée et l'a rendue ainsi capable d'inactiver la pénicilline. Depuis ce temps, plusieurs autres médicaments ont été développés pour attaquer les microbes et, chaque fois, une résistance a été sélectionnée. En conséquence, les infections staphylococciques sont redevenues une menace pour la santé. La vitesse à laquelle l'adaptation se produit peut paraître surprenante, mais rappelez-vous que les microbes forment des populations de taille énorme.



a. Cellules d'insectes avec l'allèle de résistance du gène *pen* : capture réduite du pesticide



b. Cellules d'insectes avec l'allèle de résistance du gène *kdr* : nombre réduit des sites cibles pour le pesticide

Figure 20.8 Sélection basée sur la résistance aux pesticides. Les allèles de résistance de gènes comme *pen* et *kdr* permettent aux insectes de mieux résister aux pesticides. Les insectes dotés de ces allèles de résistance sont devenus plus fréquents en raison de la sélection.

Même si les taux de mutation sont faibles, la grande taille de ces populations garantit un apport régulier de nouvelles mutations permettant l'intervention de la sélection naturelle. L'effet d'une telle évolution sur la santé humaine est énorme. Rien qu'aux États-Unis, chaque année, 2 millions de gens tombent malades à cause de bactéries résistantes aux antibiotiques, et 23.000 meurent de telles infections.

Questions d'apprentissage 20.3

Cinq facteurs peuvent entraîner un écart par rapport aux fréquences des génotypes prévues par le principe de Hardy-Weinberg. Parmi eux, seule la sélection adaptative produit régulièrement des changements évolutifs, mais la constitution génétique des populations, et donc le cours de l'évolution, peut également être affectée par des mutations, par un flux génique, par des accouplements non aléatoires et par une dérive génétique.

- Comment chacun de ces processus peut-il faire s'écarter des populations de l'équilibre de Hardy-Weinberg?

20.4 Quantifier la sélection naturelle

Objectifs

1. Définir la valeur sélective.
2. Expliquer les différentes composantes de la valeur adaptative.
3. Démontrer comment les succès de différents phénotypes peuvent être comparés par le calcul de leur valeur adaptative relative.

La sélection intervient lorsque des individus d'un phénotype donné génèrent un nombre de descendants qui dépasse celui qui est produit par des individus pourvus d'un autre phénotype. Les biologistes de l'évolution quantifient ce succès en matière de reproduction en comptant le nombre de descendants survivant au cours de la génération suivante, ce qu'ils appellent la **valeur sélective** (*fitness*).

Il faut réaliser que ce concept est relatif; le phénotype le mieux adapté est simplement celui qui produit en moyenne la progéniture la plus nombreuse.

En général la fréquence d'un phénotype doté d'une plus grande valeur adaptative augmente

Supposez par exemple que dans une population de crapauds, deux phénotypes existent, l'un vert, l'autre brun. Supposez de plus que les crapauds verts laissent en moyenne 4 descendants à la génération suivante, mais les crapauds bruns n'en génèrent que 2,5. Selon la coutume, le phénotype le mieux adapté reçoit une cote de 1,0, les valeurs pour les autres étant exprimées sous forme de proportions relatives. Dans ce cas, la valeur sélective du phénotype vert serait de $4,0/4,0 = 1,000$ et la valeur sélective du phénotype brun serait de $2,5/4,0 = 0,625$. La différence des valeurs sélectives sera donc de 0,375. Une telle différence est importante; la sélection naturelle favorise fortement le phénotype vert.

Si cette différence de couleur avait une base génétique, on pourrait s'attendre à un changement évolutif; la fréquence des crapauds verts sera nettement plus grande à la génération suivante. Si finalement, les valeurs sélectives des deux phénotypes restent inchangées, les allèles responsables du phénotype brun sont destinés à disparaître de la population.



Question Pourquoi la fréquence des crapauds verts pourrait-elle ne pas augmenter à la génération suivante, même si les différences de couleur ont une base génétique?

La valeur sélective peut dépendre de plusieurs facteurs

Bien que la sélection soit souvent définie comme « la survie du mieux adapté », la capacité de survie n'est pas le seul facteur conditionnant la valeur sélective.

Même si aucune différence dans la survie n'intervient, la sélection peut s'opérer si certains individus attirent leurs partenaires avec plus de succès. Dans de nombreuses espèces animales de terre ferme, les mâles de grande taille s'accouplent avec de nombreuses femelles, alors que les mâles de petite taille parviennent rarement à s'accoupler. La sélection basée sur le succès dans les accouplements est appelée *sélection sexuelle*; nous décrivons ce sujet plus en détail dans le chapitre 54, qui traite de la biologie du comportement.

Par ailleurs, le nombre de descendants générés à chaque accouplement intervient également. Les femelles de grande taille des gre-

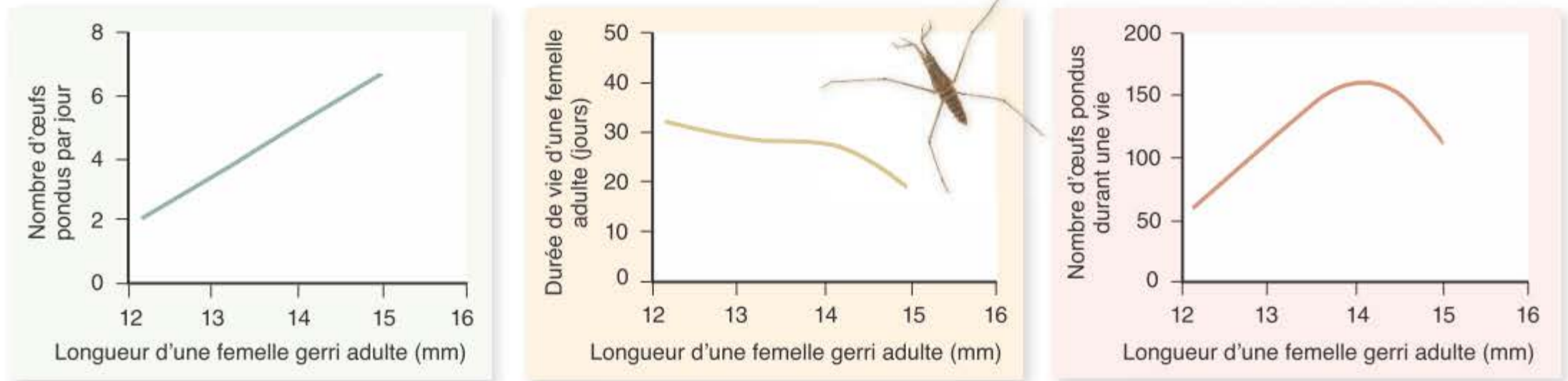


Figure 20.9 Taille corporelle et ponte d'œufs chez les gerris. Les femelles gerris de plus grande taille pondent quotidiennement plus d'œufs (panneau de gauche), mais survivent moins longtemps (panneau du milieu). En conséquence, ce sont les femelles de taille intermédiaire qui génèrent le plus de descendants au cours de toute leur vie et sont donc gratifiées de la meilleure valeur adaptative (panneau de droite).

Question À quel changement évolutif dans la taille corporelle, vous attendez-vous? Si le nombre d'œufs pondus quotidiennement n'était pas affecté par la taille corporelle, votre prédiction changerait-elle?

Analyse de données En supposant que les valeurs sur l'axe des abscisses représentent la taille du corps finale de différents animaux et que l'axe des ordonnées représente le taux de ponte et de survie une fois qu'ils atteignent cette taille, combien d'œufs, croyez-vous qu'une femelle gerri de 12 mm pondra, ainsi qu'une de 15 mm?

nouilles et des poissons produisent plus d'œufs que celles de petite taille et laissent donc une progéniture plus nombreuse.

La valeur sélective est liée dès lors à une combinaison de facteurs: la survie, le succès en matière de reproduction et le nombre de descendants après chaque accouplement. La sélection favorise les phénotypes avec la valeur sélective la plus grande mais il peut être délicat de prévoir la valeur sélective à partir d'un seul facteur car les traits favorisés pour une composante de la valeur sélective peuvent être désavantageux pour d'autres. Par exemple, chez les gerris (punaises d'eau), les grandes femelles pondent quotidiennement plus d'œufs (figure 20.9). Donc, la sélection naturelle à ce stade favorise la grande taille. Cependant, les grandes femelles meurent plus jeunes et ont donc moins l'occasion de se reproduire que les femelles plus petites. Globalement, ces deux facteurs opposés se neutralisent, et ce sont les femelles de taille intermédiaire qui, en moyenne, produisent le plus de descendants.

Questions d'apprentissage 20.4

La valeur adaptative est définie par le succès reproducteur d'un organisme par rapport à celui des autres membres de sa population. Son succès dépend de la longueur de sa survie, de la fréquence de ses accouplements et du nombre de descendants qui en résultent à chaque fois. La valeur sélective relative assigne, aux différents phénotypes, des valeurs numériques relatives à celles du phénotype le mieux adapté.

- *Un de ces facteurs est-il toujours le plus important dans la détermination du succès reproductif? Expliquez.*

20.5 Rôle de la sélection naturelle dans le maintien de la diversité

Objectifs

1. *Définissez la sélection dépendant de la fréquence, la sélection oscillante et l'avantage de l'hétérozygotie.*
2. *Expliquez comment ces processus affectent l'importance de la diversité dans une population.*

Dans les pages précédentes, la sélection naturelle a été présentée comme un processus qui atténue la diversité d'une population en favorisant un allèle par rapport à d'autres à un locus génique. Cependant, dans certaines circonstances, la sélection peut faire exactement le contraire et, en fait, maintenir la diversité de la population.

Une sélection dépendant de la fréquence peut favoriser des phénotypes rares ou fréquents

Dans certaines circonstances, la valeur sélective d'un phénotype dépend de sa fréquence dans la population, un phénomène appelé **sélection dépendant de la fréquence**. Ce type de sélection favorise certains phénotypes en fonction de leur caractère commun ou rare.

Sélection négative dépendant de la fréquence

Dans la sélection négative dépendant de la fréquence, des phénotypes rares sont favorisés par la sélection. En supposant une base génétique pour la diversité phénotypique, une telle sélection aura l'effet de rendre les allèles rares plus fréquents, maintenant ainsi la diversité.

La sélection négative dépendant de la fréquence peut survenir pour de nombreuses raisons. Par exemple, il est bien connu que les animaux ou les gens qui recherchent quelque chose ou quelqu'un créent une image virtuelle de référence (image de recherche). Ils sont ainsi particulièrement aptes à repérer leurs cibles. C'est le cas des prédateurs, chez qui les images

RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Question: est-ce que la sélection négative dépendant de la fréquence maintient la diversité dans une population ?

Hypothèse : un poisson peut capturer de manière disproportionnée des corises (insectes aquatiques) dont la couleur est la plus fréquente.

Expérience : placer un poisson prédateur dans divers aquariums contenant des proportions variables d'insectes de couleur différente.

Résultat : les poissons capturent de manière disproportionnée les corises dont la couleur est la plus fréquente dans chaque aquarium. Les insectes de couleur plus rare, dans chaque aquarium, en général survivent davantage.

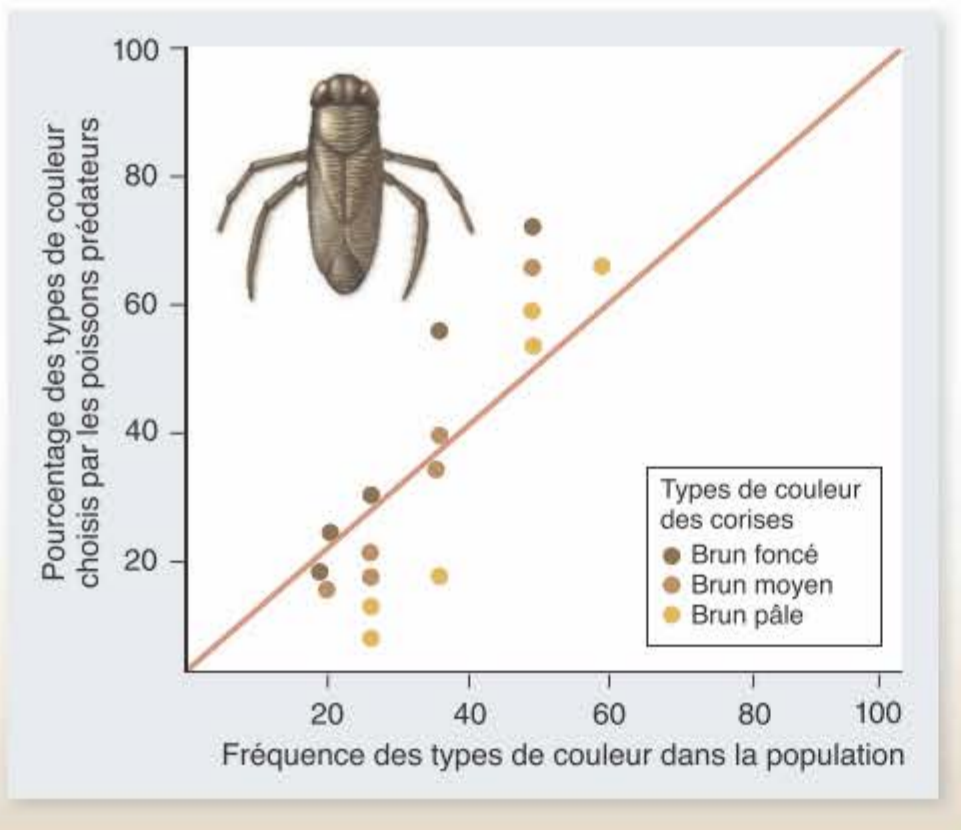


Figure 20.10 Sélection dépendant de la fréquence.

Analyse de données Comment cette expérience fait-elle la distinction entre sélection dépendant de la fréquence et sélection directionnelle ?

de recherche représentent les phénotypes de leurs proies habituelles. Les formes rares peuvent donc leur échapper plus facilement.

Un exemple est fourni par des insectes aquatiques, les corises, qui sont des proies pour les poissons et sont de trois couleurs. Des expériences indiquent que chacun de ces trois phénotypes, lorsqu'il est le plus représenté, constitue la proie la plus fréquente (figure 20.10).

Une autre cause de dépendance négative de fréquence est la compétition pour les ressources. Si les génotypes diffèrent dans leurs besoins en ressources, comme c'est le cas pour de nombreuses plantes, alors le génotype le plus rare aura moins de compétiteurs. Si les différents types de ressources sont également abondants, le génotype rare sera avantagé relativement par rapport au génotype plus fréquent.

Sélection positive dépendant de la fréquence

La sélection positive dépendant de la fréquence a l'effet opposé ; en favorisant les formes communes, elle tend à réduire la diversité de la population. Par exemple, les prédateurs ne choisissent pas toujours les individus les plus communs. Dans certains cas, c'est le plus original qui, en se détachant du reste, attire l'attention (figure 20.11).

La force de la sélection devrait changer au cours du temps comme résultat de la sélection dépendant de la fréquence. Dans la sélection négative dépendant de la fréquence, les génotypes rares devraient devenir de plus en plus fréquents, et leur avantage sélectif sera réduit en conséquence. Inversement, en cas de dépendance positive de la fréquence, plus rare devient un génotype, plus grande est la chance qu'il sera sélectionné.



Figure 20.11 Sélection positive dépendant de la fréquence.

Dans certains cas, des individus rares se détachent du reste et attirent l'attention des prédateurs. Dans ces cas, les phénotypes les plus communs sont avantagés (sélection positive dépendant de la fréquence).

En cas de sélection oscillante, le phénotype favorisé change avec les variations de l'environnement

Dans certains cas, la sélection favorise un phénotype dans un premier temps et, plus tard, un autre phénotype ; c'est ce que l'on appelle la **sélection oscillante**. Si la sélection oscille de manière répétée, l'effet sera le maintien de la diversité génétique de la population.

Un exemple, discuté au chapitre 21, concerne le pinson de terre ferme à bec moyen des îles Galápagos. En période de sécheresse, les ressources en petites graines molles sont épuisées, mais il reste assez de grosses graines. C'est pourquoi, les oiseaux pourvus d'un gros bec sont favorisés. Cependant, lorsque le temps redevient humide, l'abondance de petites graines favorise les oiseaux à petit bec.

La sélection oscillante et la sélection dépendant de la fréquence se ressemblent car, dans les deux cas, le type de sélection change au cours du temps. Cependant, il importe de remarquer que les deux processus ne sont pas identiques. Dans la sélection oscillante, à tout moment, la valeur sélective d'un phénotype ne dépend pas de sa fréquence ; ce sont les changements environnementaux qui sont responsables des oscillations de la sélection. Au contraire, dans la sélection dépendant de la fréquence, c'est la modification des fréquences elles-mêmes qui entraîne les changements de valeur sélective des différents phénotypes.

Dans certaines circonstances, les hétérozygotes peuvent montrer une meilleure capacité d'adaptation que les homozygotes

Si les hétérozygotes étaient favorisés par rapport aux homozygotes, la sélection naturelle tendrait alors à protéger la diversité de la population. Cet **avantage de l'hétérozygote** favorisera les individus qui possèdent des copies des deux allèles, et donc contribuera au maintien des deux allèles dans la population. Certains biologistes évolutionnistes croient que l'avantage de l'hétérozygote est prédominant et expliquerait les taux

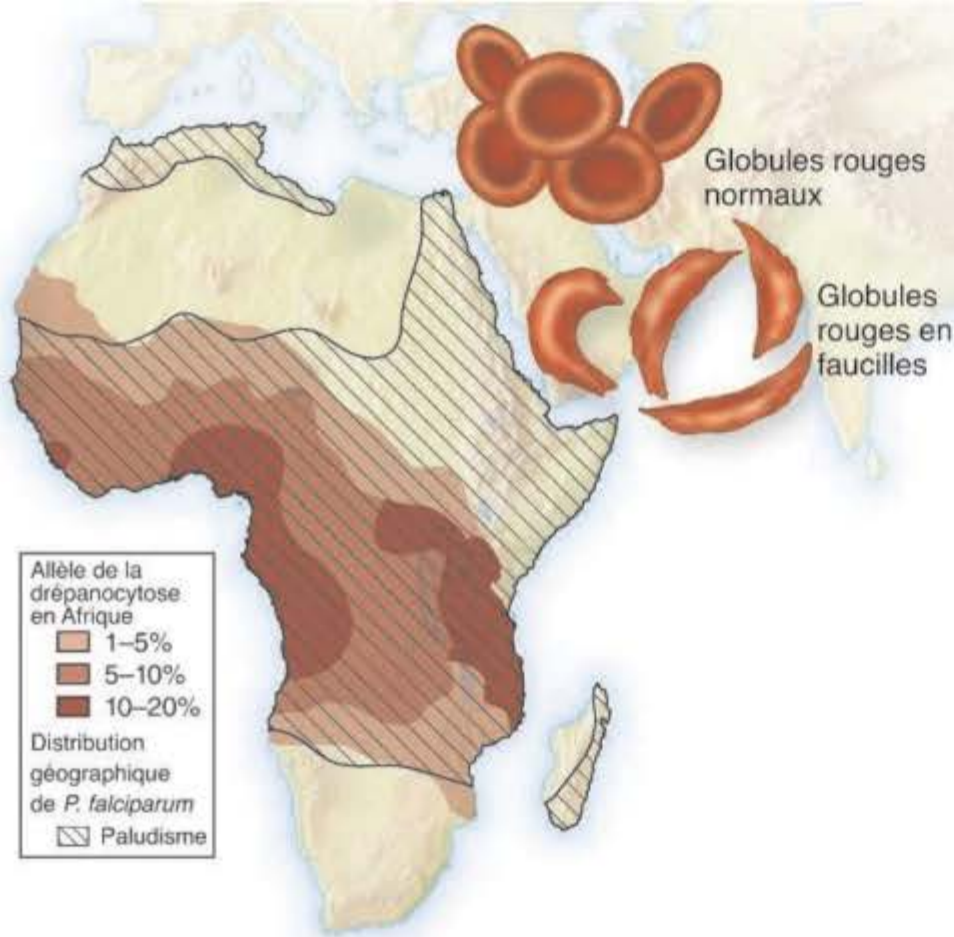


Figure 20.12 Fréquence de l'allèle responsable de l'anémie à cellules falciformes (drépanocytose) et distribution du paludisme causé par *Plasmodium falciparum*. Les globules rouges des individus homozygotes pour l'allèle de la drépanocytose prennent la forme de faucilles lorsque la tension en oxygène dans le sang est basse. La distribution de l'allèle de la drépanocytose en Afrique coïncide étroitement avec celle du paludisme dû à *Plasmodium falciparum*.

élevés de polymorphisme observés dans les populations naturelles. D'autres, cependant, sont d'avis qu'il est relativement rare.

L'exemple le mieux documenté de l'avantage de l'hétérozygote est l'anémie à cellules falciformes, une maladie humaine héréditaire touchant l'hémoglobine. Les individus atteints ont des symptômes d'anémie grave et ont des globules rouges déformés, qui ressemblent à des faucilles (figure 20.12). Dans le chapitre 13, il est expliqué pourquoi la mutation en cause (*S*) donne aux globules rouges cette forme particulière.

L'incidence moyenne de l'allèle *S* dans les populations d'Afrique centrale est d'environ 0,12, beaucoup plus élevée que chez les Américains d'origine africaine. Selon le principe de Hardy-Weinberg, vous pouvez calculer que 1 sur 5 individus d'Afrique centrale est hétérozygote pour l'allèle *S* et 1 sur 100 est homozygote et développe la forme fatale de la maladie. Les gens qui sont homozygotes pour l'allèle *S* ne se reproduisent pratiquement pas puisqu'ils meurent habituellement avant d'avoir atteint l'âge de la reproduction.

Mais pourquoi alors cet allèle n'est-il pas éliminé de cette population par sélection au lieu d'être maintenu à une telle fréquence ? Il s'avère qu'une des principales causes de morbidité et de mortalité en Afrique centrale, en particulier chez les jeunes enfants, est le paludisme. Les personnes qui sont hétérozygotes pour l'allèle *S* et qui dès lors ne souffrent pas de l'anémie sont beaucoup moins sensibles au paludisme. La raison est la suivante. Lorsque le parasite responsable du paludisme, *Plasmodium falciparum*, entre dans le globule rouge, il abaisse fortement la tension d'oxygène dans la cellule, ce qui entraîne sa déformation même chez les hétérozygotes, mais non chez les individus sans allèle *S*. Les globules déformés sont rapidement détruits dans la rate, ce qui élimine le parasite. (Cet effet de filtre de la rate est la cause de l'anémie chez les homozygotes, puisque de nombreux globules rouges sont éliminés; en cas de paludisme, seules les cellules parasitées se déforment.)

En conséquence, même si la plupart des individus homozygotes récessifs meurent avant d'avoir des enfants, l'allèle *S* est maintenu à un taux élevé dans ces populations (il est sélectionné à cette fin) puisqu'il est associé à la résistance contre le paludisme chez les hétérozygotes et aussi,

pour des raisons encore obscures, à une fécondité plus grande des femmes hétérozygotes. La figure 20.12 montre le chevauchement entre les régions où l'anémie falciforme prédomine et où le paludisme est répandu.

Pour les gens vivant dans ces régions où le paludisme est répandu, être hétérozygote pour l'allèle *S* donne un avantage sélectif (voir figure 20.12). Parmi les Américains d'origine africaine, dont de nombreux ancêtres ont vécu depuis environ 15 générations dans un pays où le paludisme a été relativement rare et est à présent éradiqué, la prime que constituait la résistance au paludisme n'est plus offerte par l'environnement. Il n'y a rien pour contrebalancer les effets de la maladie. Aussi, dans cet environnement débarrassé du paludisme, la sélection tend à éliminer l'allèle *S*. Seul 1 Américain d'origine africaine sur 375 développe l'anémie falciforme; c'est nettement moins qu'en Afrique centrale.

Questions d'apprentissage 20.5

La sélection peut maintenir la diversité au sein des populations de plusieurs manières. La sélection négative dépendant de la fréquence tend à favoriser les phénotypes rares. La sélection oscillante favorise les phénotypes différents à des moments différents. Dans certains cas, les hétérozygotes ont un avantage sélectif qui peut intervenir dans le maintien d'allèles délétères.

- Comment la diversité génétique dans une population changerait-elle si les hétérozygotes avaient une plus faible capacité d'adaptation?

20.6 Sélection agissant sur des caractères qui dépendent de nombreux gènes

Objectifs

1. Définir et opposer la sélection diversifiante, stabilisante et directionnelle.
2. Expliquez le résultat de l'évolution de chacun de ces types de sélection.

Dans la nature, de nombreux caractères, peut-être la plupart, dépendent de plus d'un gène. Les interactions entre gènes sont typiquement complexes, comme vous l'avez constaté au chapitre 12. Par exemple, les allèles de nombreux gènes différents contribuent à déterminer la taille de l'être humain (voir figure 20.13). Dans ces cas, la sélection opère sur tous les gènes, en influençant le plus fortement ceux qui contribuent le plus à façonner le phénotype. Comment la sélection modifie la population dépend de la nature des génotypes qui sont favorisés.

Une sélection diversifiante élimine les intermédiaires

Dans certaines situations, la sélection aboutit à l'élimination des types intermédiaires, un phénomène appelé **sélection diversifiante** (*disruptive selection*) (figure 20.13a). Un exemple clair est la taille des becs du pinson africain ponceau à ventre brun (*Pyrenestes ostrinus*) (figure 20.14). Les

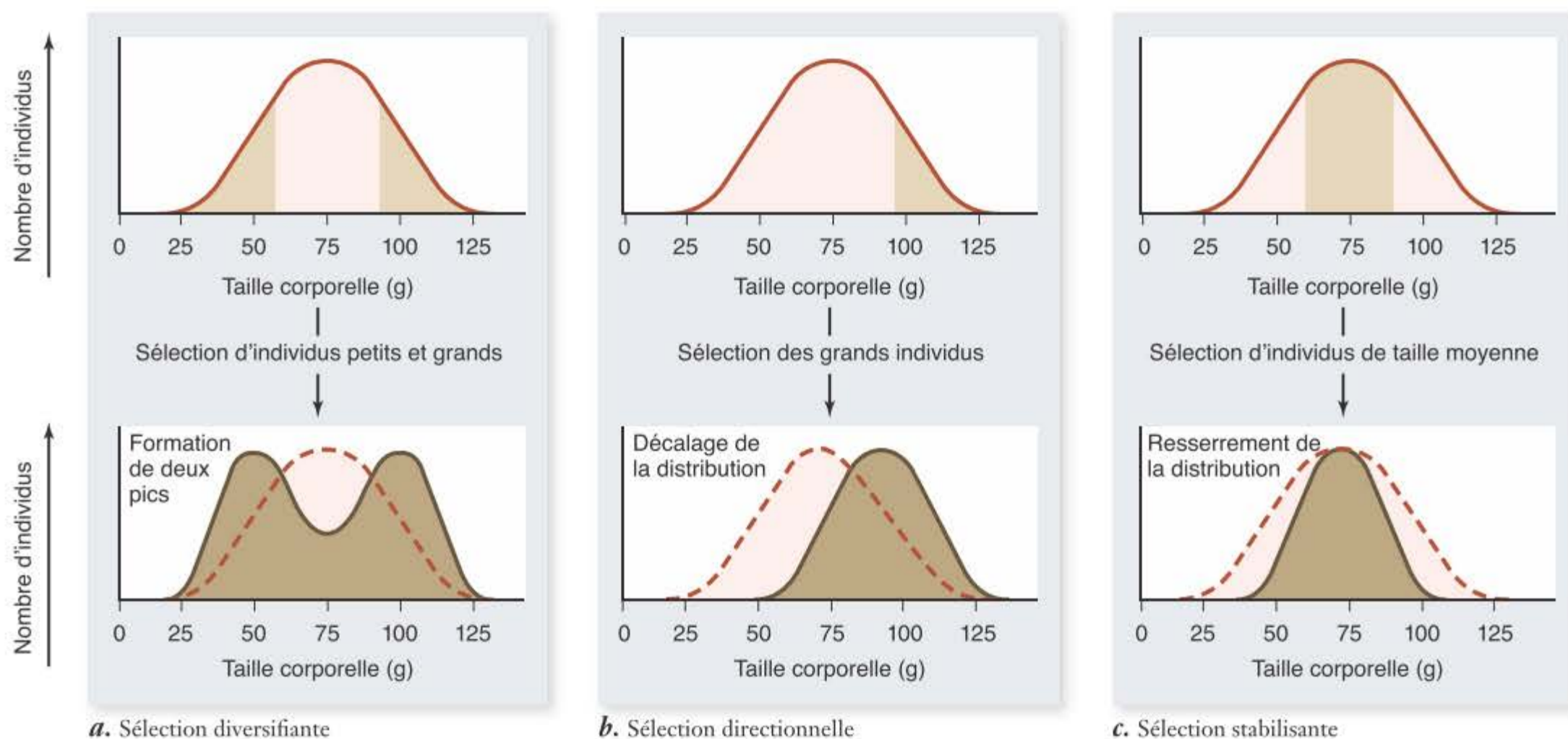


Figure 20.13 Trois types de sélection. Les panneaux du dessus montrent les populations avant que la sélection n'intervienne (sous la ligne rouge continue). Dans la population, les formes favorisées sont ombrées en brun pâle. Les panneaux du bas indiquent à quoi ressembleront les populations à la génération suivante. Les lignes rouges discontinues montrent la distribution de la population originale et les lignes continues brun sombre montrent la vraie distribution de la population à la génération suivante. *a.* Dans la sélection diversifiante, les individus au milieu de la distribution phénotypique d'un certain caractère sont défavorisés, alors que les formes extrêmes sont favorisées. *b.* Dans la sélection directionnelle, les individus concentrés à une extrémité de la distribution phénotypique sont favorisés. *(c.)* Dans la sélection stabilisante, les individus dotés de phénotypes intermédiaires sont favorisés, la sélection défavorisant les deux extrêmes de la distribution phénotypique.

populations de ces oiseaux comprennent des individus pourvus d'un grand ou d'un petit bec, mais très peu avec un bec de taille intermédiaire.

Comme leur nom l'implique, ces oiseaux se nourrissent de graines, soit des grosses ou des petites. Seuls les oiseaux pourvus d'un gros bec peuvent ouvrir la coquille dure des grosses graines, tandis que les oiseaux avec un petit bec sont plus aptes à se nourrir des petites graines. Ceux qui ont un bec de taille intermédiaire sont désavantagés car ils sont incapables d'ouvrir les grosses graines et sont trop maladroits pour saisir les petites. C'est pourquoi la sélection tend à éliminer les phénotypes intermédiaires, en répartissant ou diversifiant la population en deux groupes phénotypiquement distincts.

Une sélection directionnelle élimine les phénotypes extrêmes

Lorsque la sélection intervient pour éliminer une forme extrême de divers phénotypes, les gènes favorisant cette forme extrême se raréfient dans la population. Cette sélection est qualifiée de **directionnelle** (figure 20.13*b*). Ainsi, dans la population de drosophiles de la figure 20.15, l'élimination des mouches attirées par la lumière appauvrit la population en individus porteurs de l'allèle responsable de ce comportement. Si, dans la nouvelle population, vous attrapiez une mouche au hasard, il y a moins de chance que ce soit un individu attiré par la lumière, que s'il s'agissait d'un individu provenant de l'ancienne population. La sélection artificielle a orienté la population vers une moindre attirance pour la

RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Question : la sélection diversifiante favorise-t-elle des différences dans la taille du bec chez le pinson ponceau à ventre brun d'Afrique occidentale (*Pyrenestes ostrinus*) ?



Étude sur le terrain : capturer, mesurer et relâcher des oiseaux dans une population ; suivre les oiseaux au cours du temps pour déterminer la longueur de survie de chacun.
Résultat : les oiseaux dotés d'un grand ou d'un petit bec ont un taux de survie supérieur à celui des oiseaux dont le bec est de taille intermédiaire.
Interprétation : qu'est-ce qu'il arriverait si la distribution de la taille et la dureté des graines de l'environnement venait à changer.

Figure 20.14 Sélection diversifiante pour les petits ou gros becs. Les différences dans la taille des becs chez le pinson ponceau à ventre brun d'Afrique occidentale sont le résultat d'une sélection diversifiante.

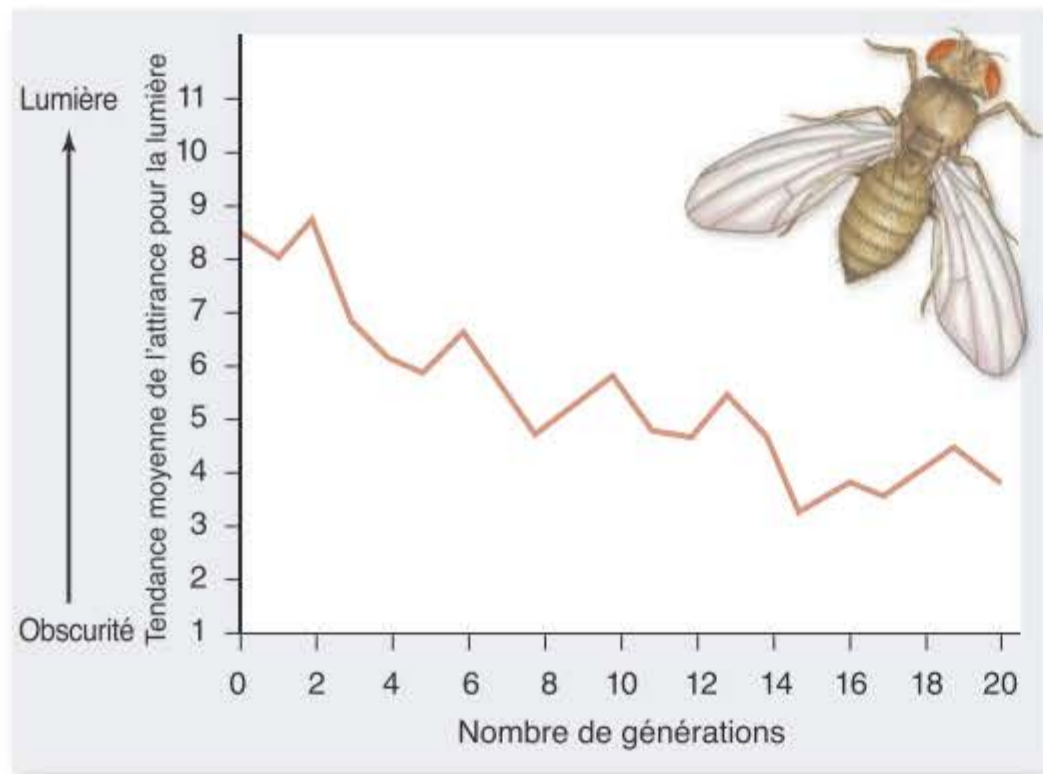


Figure 20.15 Sélection directionnelle pour le phototropisme négatif chez la drosophile. Les mouches attirées par la lumière furent écartées, et seules les mouches fuyant la lumière furent utilisées comme parents de la génération suivante. Cette manœuvre fut répétée pendant 20 générations, ce qui a produit un changement évolutif considérable.

? **Question** Que serait-il arrivé si, après 20 générations, les expérimentateurs avaient commencé à garder les mouches qui se dirigent vers la lumière et avaient écarté les autres?

lumière. Une sélection directionnelle agit souvent dans la nature lors de changements de l'environnement; un exemple est l'évolution étendue de la résistance aux pesticides décrite plus tôt dans ce chapitre.

Une sélection stabilisante favorise les individus dont les phénotypes sont intermédiaires

Lorsque la sélection tend à éliminer les deux extrêmes d'une distribution phénotypique, le résultat est une augmentation de la fréquence d'un type intermédiaire commun dès le départ. Cette sélection est qualifiée de **stabilisante** (figure 20.13c). En fait, la sélection opère afin de prévenir tout écart à cette distribution moyenne des valeurs. La sélection ne change donc pas le phénotype le plus commun de la population, mais le rend encore plus fréquent en éliminant les extrêmes. De nombreux exemples sont connus. Chez les humains, les nourrissons de poids moyen à la naissance ont le taux de survie le plus élevé (figure 20.16). Chez les canards et les poules, ce sont les œufs de poids intermédiaire qui ont le plus de chance d'aboutir à l'éclosion.

Questions d'apprentissage 20.6

Dans la sélection diversifiante, les formes intermédiaires d'un caractère particulier diminuent; dans la sélection stabilisante, les intermédiaires augmentent, alors qu'ils tendent à disparaître dans la sélection diversifiante. Une sélection directionnelle favorise un des extrêmes et peut même, finalement, éliminer complètement des allèles.

- Comment une sélection directionnelle diffère d'une sélection dépendant de la fréquence?

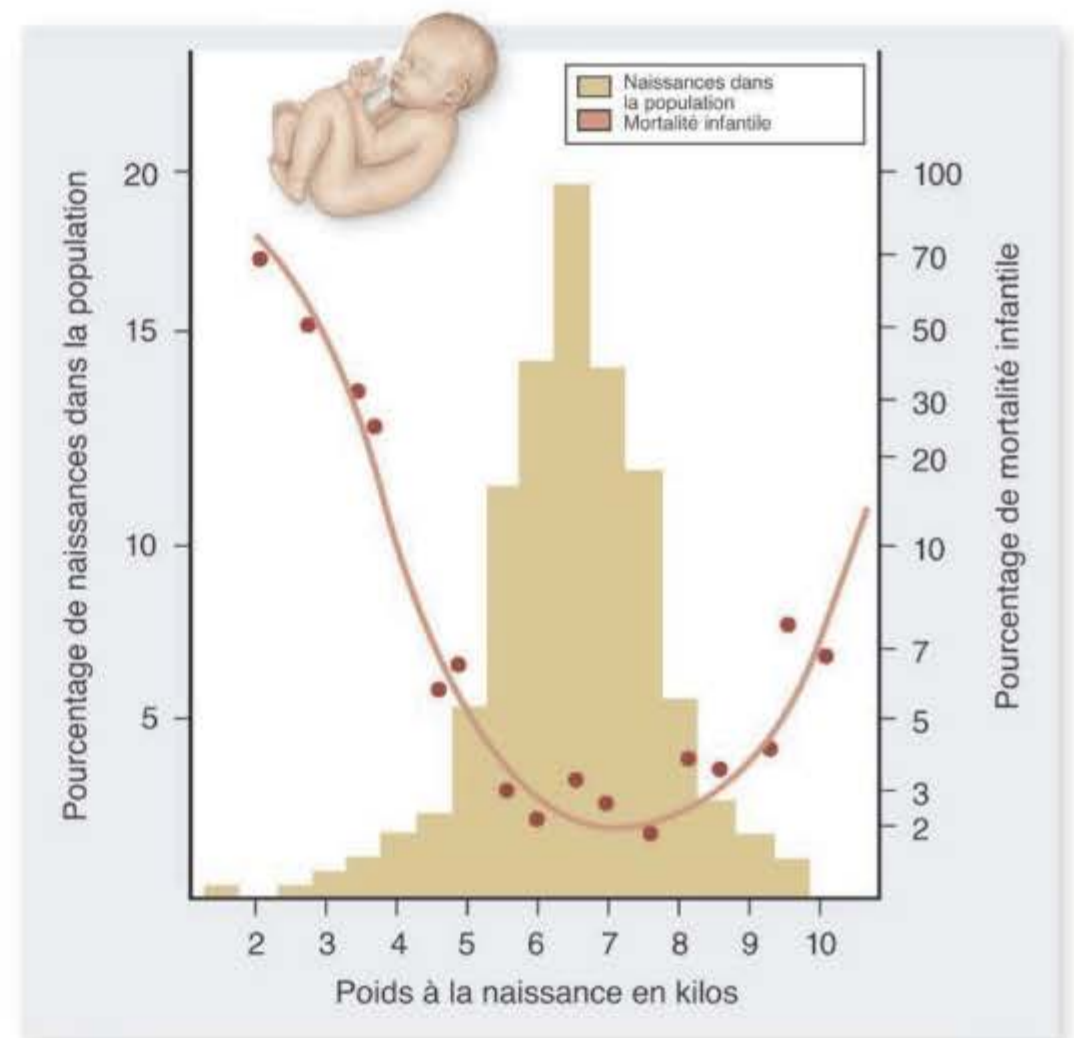


Figure 20.16 Sélection stabilisante pour le poids à la naissance chez les humains. La mortalité parmi les bébés (courbe rouge; axe y à droite) est plus basse pour les poids moyens. Les bébés de poids plus faible ou plus élevé sont plus fragiles que ceux dont le poids se rapproche de la valeur la plus fréquente (zone beige; axe y à gauche), c.-à-d. entre 3,2 et 3,6 kilos. Les récents progrès médicaux ont réduit le taux de mortalité pour les bébés de poids faible ou élevé.

? **Question** Comme les progrès médicaux conduisent à une diminution de la mortalité infantile, quels changements envisagez-vous dans la distribution des poids à la naissance?

🔍 **Analyse de données** Dessinez un graphique qui montrerait le nombre absolu de décès par mortalité infantile en fonction du poids de naissance.

20.7 Études expérimentales de la sélection naturelle

Objectif

1. Expliquez comment des expériences peuvent être utilisées afin de tester les hypothèses concernant l'évolution.

Pour étudier l'évolution, les biologistes ont traditionnellement examiné ce qui s'est déroulé dans le passé, parfois, il y a plusieurs millions d'années. Pour mieux connaître les dinosaures, un paléontologue examine leurs fossiles. Pour étudier l'évolution humaine, un anthropologue s'intéresse aux fossiles humains et, de plus en plus, à « l'arbre généalogique » des mutations qui se sont accumulées dans l'ADN humain au cours de millions d'années. Dans cette approche traditionnelle, la biologie de l'évolution ressemble à l'astronomie et à l'histoire; elle se base sur l'observation plutôt que sur l'expérience afin de vérifier les idées émises à propos d'anciens événements.

Néanmoins, la biologie évolutive n'est pas seulement une science d'observation. Darwin avait raison sur plusieurs points, mais un domaine dans lequel il s'est égaré concerne la vitesse à laquelle l'évolution progresse. Darwin pensait que l'évolution était très lente, presque imperceptible. Cependant récemment, de nombreuses études ponctuelles ont démontré que, dans certaines circonstances, les changements liés à l'évolution sont rapides. C'est ainsi qu'il est possible de planifier des expériences afin de tester des hypothèses se rapportant à l'évolution.

Bien que les recherches en laboratoire sur la mouche du vinaigre et d'autres organismes aient été intenses pendant plus de 50 ans, ce n'est que récemment que les scientifiques ont commencé à étudier expérimentalement l'évolution en milieu naturel. Un exemple très illustratif de l'intérêt de combiner l'observation de la nature avec des expériences rigoureuses au laboratoire et sur le terrain est celui de l'étude des guppys.

La variation des couleurs des guppys selon les environnements illustre le déroulement de la sélection naturelle

Le guppy est un poisson apprécié des aquariophiles à cause de sa coloration chatoyante et de sa reproduction prolifique. Dans la nature, on trouve les guppys dans de petites rivières du nord-est de l'Amérique du Sud et, non loin de là, dans de nombreuses rivières de montagne de l'île de la Trinité. Plusieurs de ces cours d'eau passent par des chutes, qui sont précédées de bassins colonisés par des guppys et d'autres poissons.

Le fondule, *Rivulus hartii*, est un colonisateur particulièrement adroit. Au cours de nuits pluvieuses, il parvient en se tortillant à sortir de la rivière et à se déplacer à travers la litière humide jonchant le sol. Les guppys n'ont pas cette aptitude, mais ils sont doués pour remonter le courant. Durant les saisons d'inondations, les rivières débordent et des canaux secondaires se forment à travers la forêt. Dans ces conditions, les guppys peuvent remonter le courant dans les canaux secondaires et envahir les bassins qui se trouvent au-dessus des chutes.

Au contraire, certaines espèces sont plus sédentaires et restent dans les bassins au pied de la chute d'eau. Une espèce dont la distribution est ainsi confinée par les chutes est le brochet cichlidé, *Crenicichla alta*, un prédateur vorace qui se nourrit d'autres poissons, y compris des guppys.

En raison de ces obstacles à leur dispersion, les guppys peuvent se retrouver dans deux environnements très différents. Dans les bassins situés juste en dessous des chutes, ils sont exposés au risque de prédation par le brochet cichlidé et leur taux de survie y est donc relativement bas. Par contre, dans les bassins formés juste au-dessus de la chute, le seul prédateur est le fondule, qui s'attaque rarement aux guppys.

Selon l'habitat, au-dessus ou au-dessous des chutes, les populations de guppys se distinguent nettement. Dans les bassins à haut risque de prédation, les guppys sont de couleur terne, ils se reproduisent à un âge plus jeune et leur taille d'adulte est relativement petite. Au contraire, dans les bassins en amont des chutes, les guppys mâles ont des couleurs voyantes (figure 20.17). Par ailleurs, la maturité est plus tardive et les adultes atteignent une plus grande taille.

Ces différences font évidemment penser à l'intervention de la sélection naturelle. Lorsque le risque de prédation est faible, les guppys mâles peuvent arborer des couleurs et des taches chatoyantes pour attirer les femelles. Les plus grands mâles réussissent aussi à mieux protéger leur territoire et à s'accoupler avec les plus grandes femelles, qui sont celles qui pondent le plus d'œufs. Dès lors, en absence de prédateurs, le

poisson plus grand et plus coloré peut produire plus de descendants, ce qui assure l'évolution de ces caractères.

Dans les bassins en aval de la chute, la sélection naturelle favoriserait des traits différents. Les mâles colorés attireraient probablement l'attention du brochet et le taux élevé de prédation raccourcirait nécessairement la vie de la plupart des guppys. C'est ainsi que probablement la sélection naturelle favorise les individus qui sont d'aspect plus terne et qui, plutôt que d'atteindre une grande taille, investissent leur énergie dans une reproduction plus précoce.

L'expérimentation révèle l'agent de sélection

Les différences entre guppys qui vivent au-dessus et au-dessous des chutes suggéraient des réponses évolutives au risque plus ou moins grand de prédation, mais d'autres explications étaient plausibles. Par exemple, il se pouvait que seuls les poissons de grande taille aient été capables de franchir la chute d'eau et de coloniser les bassins supérieurs. Si c'était le cas, il se serait produit un effet fondateur et donc la nouvelle population aurait été établie uniquement par des individus porteurs de gènes déterminant la grande taille. La seule manière d'écartier des explications alternatives était de mener une expérience contrôlée.

L'expérience en laboratoire

Les premières expériences se sont déroulées dans de grands bassins installés dans les serres du laboratoire. Au début de l'expérience, un groupe

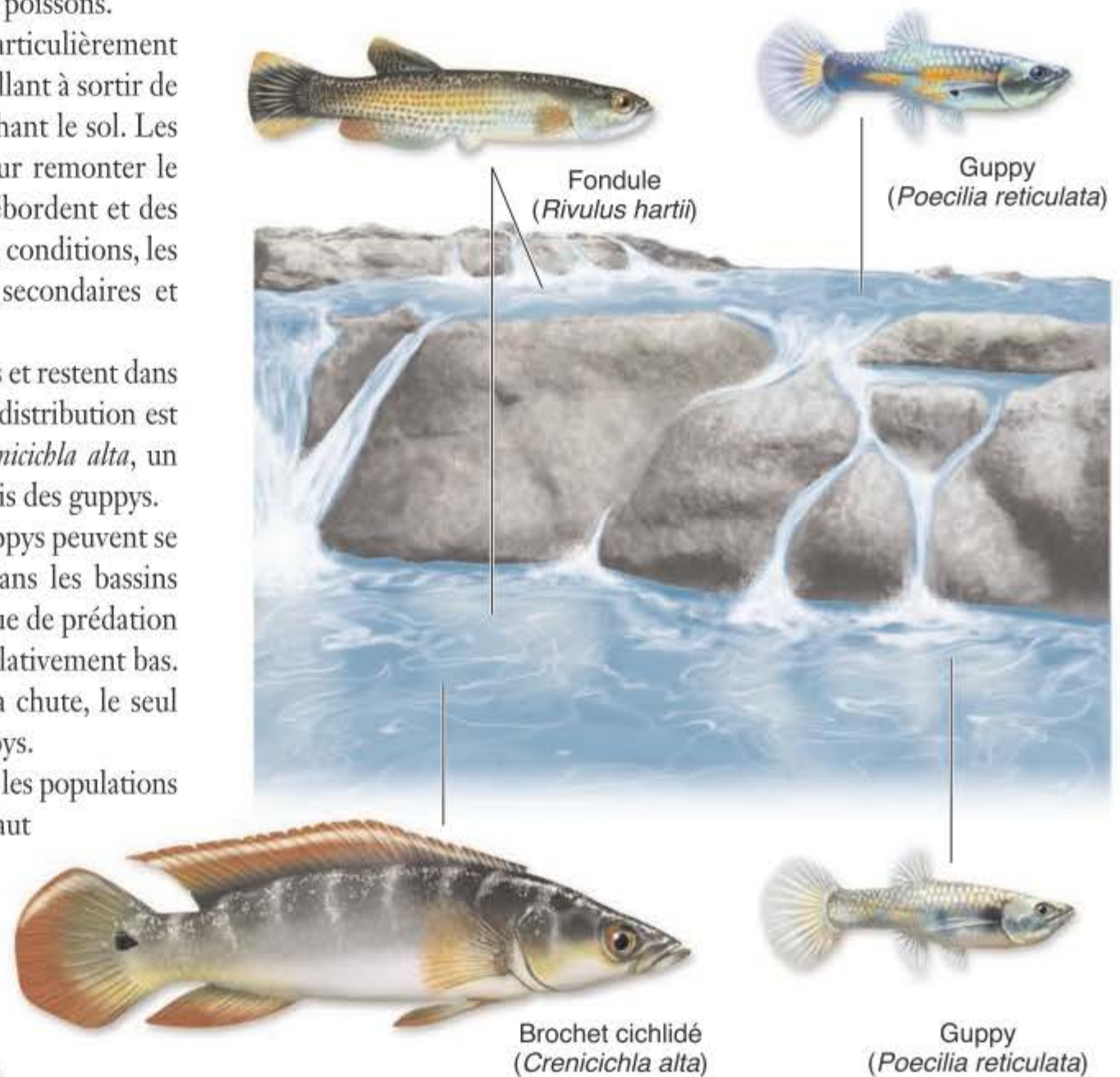


Figure 20.17 L'évolution de la coloration protectrice chez les guppys. Dans les bassins sous des chutes d'eau où la prédation est élevée, les guppys mâles sont de couleur terne. En l'absence d'un prédateur, le brochet cichlidé (*Crenicichla alta*), dans les bassins au-dessus des cascades, les guppys mâles sont beaucoup plus colorés et plus attractifs pour les femelles. Le fondule est aussi un prédateur, mais il mange rarement les guppys. L'évolution de ces différences chez les guppys peut être testée expérimentalement.

de 2000 guppys fut réparti de manière égale dans 10 bassins. Six mois plus tard, des brochets cichlidés furent ajoutés à quatre des bassins et des fondules à quatre autres. Les deux bassins restants servaient de contrôles et ne contenaient pas de prédateur.

Quatorze mois plus tard (ce qui correspond à 10 générations de guppys), les scientifiques comparèrent les populations. Les guppys dans les bassins sans prédateur et ceux avec les fondules ne pouvaient être distingués; ils étaient grands et brillamment colorés. Par contre, les guppys exposés aux brochets étaient plus petits et avaient une couleur terne (figure 20.18).

Ces résultats montraient que la prédation pouvait mener à un changement évolutif rapide, mais ces expériences en laboratoire reflétaient-elles ce qui se passe dans la nature ?

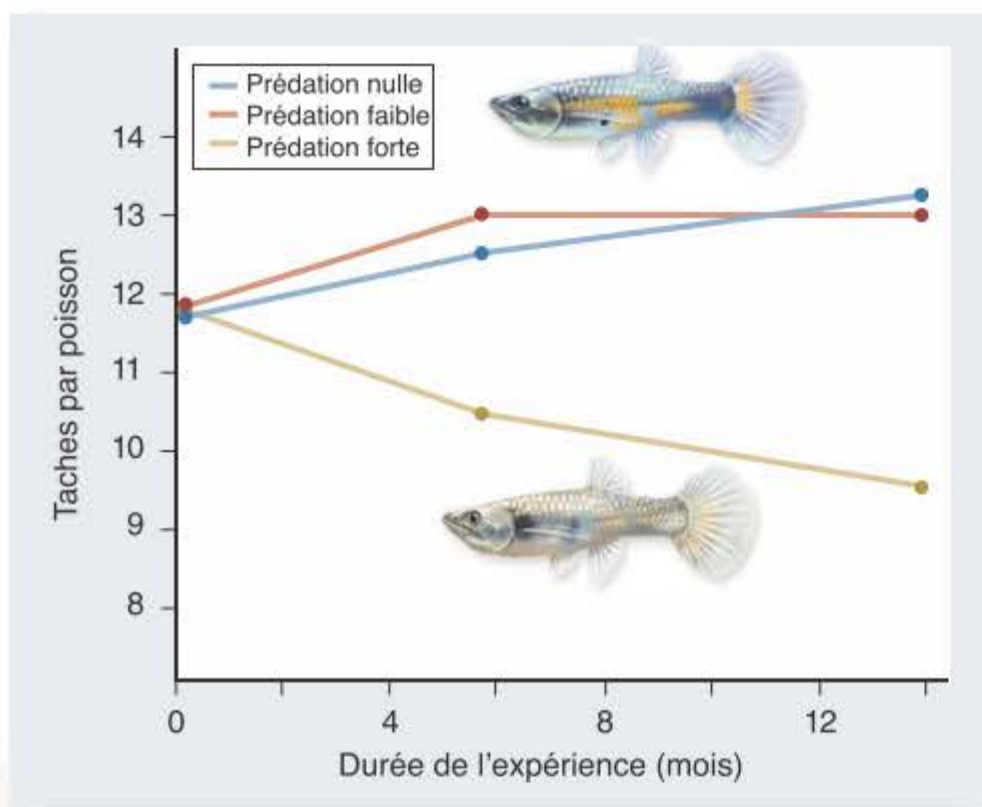
RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Question : la présence des prédateurs affecte-t-elle l'évolution de la couleur des guppys ?

Hypothèse : la prédation sur les individus les plus colorés entraînera l'apparition d'une population de plus en plus terne au fil du temps. Par contre, dans les populations exposées à peu ou pas de prédateurs, les couleurs auront tendance à s'accroître.

Expérience : établir, au laboratoire, des populations de guppys dans de grands bassins, avec ou sans prédateur.

Résultat : les populations exposées aux prédateurs ont acquis moins de taches colorées, tandis que les populations dans les bassins sans prédateurs en ont acquis davantage.



Interprétation : pourquoi la coloration s'intensifie-t-elle en absence de prédateurs ? Comment testeriez-vous votre hypothèse ?

Figure 20.18 Changement évolutif dans le nombre de taches. Les guppys élevés dans des environnements à prédation nulle ou faible reconstitués au laboratoire avaient de nombreuses taches, tandis que la sélection dans des environnements plus dangereux, comme les bassins avec un prédateur vorace, le brochet cichlidé, a mené au développement d'un poisson plus discret. Des expériences de terrain menées dans les bassins situés au-dessus et au-dessous des chutes d'eau ont confirmé les observations faites en laboratoire.



Question Comment ces résultats dépendent-ils du mode de repérage utilisé par les prédateurs de guppy pour localiser leur proie ?

Expérience sur le terrain

Pour le savoir, les scientifiques ont repéré deux rivières où vivaient des guppys dans les bassins au-dessous d'une chute mais pas au-dessus. Comme dans les autres rivières de la Trinité, le brochet cichlidé était présent dans les bassins du bas, et le fondule occupait seul les bassins du dessus.

Les scientifiques transplantèrent alors les guppys dans les bassins du haut et vinrent suivre les populations à plusieurs années d'intervalle. Bien que provenant de populations qui avaient été soumises à un haut risque de prédation, les guppys transplantés ont développé rapidement les traits caractéristiques de l'absence de prédateur : maturation plus tardive, plus grande taille et couleurs chatoyantes. Par contre, les populations laissées dans les bassins du bas ont gardé leurs anciens caractères : couleur terne, maturation précoce et petite taille. Les analyses de laboratoire ont alors confirmé que les variations entre les deux populations résultaient de différences génétiques.

Ces travaux ont démontré qu'un changement évolutif substantiel peut se produire en moins de 12 ans et, de manière plus générale, ils illustrent le fait que des scientifiques peuvent tester dans des conditions naturelles les hypothèses qu'ils ont formulées sur le mécanisme de l'évolution. Les résultats apportent un puissant soutien à la théorie de l'évolution par sélection naturelle.

Questions d'apprentissage 20.7

Bien qu'une grande partie de la théorie évolutionniste provienne de l'observation, des expériences sont parfois possibles en milieu naturel. Des études ont révélé que des caractères peuvent changer dans des populations en un temps relativement court. Les données obtenues à partir d'expériences évolutives peuvent servir à affiner les hypothèses théoriques.

- Quelles expériences pourriez-vous concevoir pour tester d'autres exemples de sélection naturelle, tels que l'évolution de la résistance aux pesticides ou l'adaptation à une couleur d'arrière-plan ?

20.8 Interactions entre forces évolutives

Objectifs

1. Discutez comment les processus évolutifs peuvent agir simultanément, mais de manière opposée.
2. Évaluez ce qui détermine le résultat de l'évolution lorsque des processus multiples opèrent simultanément.

L'importance de la diversité génétique dans une population peut être déterminée par la force relative des différents processus évolutifs. Parfois, ils agissent de concert, mais dans d'autres cas, ils s'opposent.

Une mutation et une dérive génétique peuvent contrecarrer la sélection

En théorie, si des mutations transforment l'allèle B en allèle b à un rythme suffisant, l'allèle b pourrait être maintenu dans la population

même si la sélection naturelle favorise fortement l'allèle *B*. Dans la nature, cependant, la fréquence des mutations est rarement suffisante pour contrecarrer les effets de la sélection naturelle.

L'effet de la sélection naturelle peut aussi être contrecarré par la dérive génétique. Les deux processus peuvent réduire la diversité dans une population. Cependant, tandis que la sélection est un processus déterministe qui vise à augmenter la représentation des allèles qui augmentent la survie et le succès reproductif, la dérive est un processus aléatoire. Aussi, dans certains cas, la dérive peut aboutir à une diminution de la fréquence d'un allèle qui est par ailleurs favorisé par la sélection. Dans des cas extrêmes, la dérive peut même conduire à la perte d'un allèle favorable.

Rappelez-vous, cependant, que l'importance d'une dérive est inversement proportionnelle à la taille de la population. En conséquence, on s'attend à ce que la sélection naturelle prenne le dessus sur la dérive, sauf lorsque les populations sont très petites.

Le flux génique peut favoriser ou inhiber un changement évolutif

Le flux génique peut être une force constructive ou contraignante. D'une part, le flux génique peut augmenter l'adaptabilité d'une espèce par transmission, à d'autres populations de la même espèce, d'une mutation bénéfique qui est survenue dans une population donnée. D'autre part, le flux génique peut freiner l'adaptation d'une population par l'apport continu d'allèles à effet délétère venant d'autres populations.

Considérons deux populations d'une espèce qui vivent dans des environnements différents. Dans cette situation, la sélection naturelle pourrait favoriser deux allèles différents, respectivement *B* et *b*, dans chacune des deux populations. En absence de flux génique et d'autres processus évolutifs, on s'attend à ce que la fréquence de *B* atteigne 100 % dans une population et 0 % dans l'autre. Cependant, si un flux génique se forme entre les deux populations, l'allèle le moins favorable serait alors continuellement réintroduit dans chaque population. En conséquence, la fréquence des deux allèles dans chaque population refléterait un équilibre entre l'importance du flux génique apportant le gène à effet délétère dans une population et sa vitesse d'élimination par la sélection naturelle.

Un exemple classique de flux génique s'opposant à la sélection naturelle est fourni par les sites miniers abandonnés en Grande-Bretagne. Bien que l'exploitation ait cessé depuis des centaines d'années, la teneur du sol en ions métalliques est encore beaucoup plus élevée que dans le voisinage. Les fortes concentrations métalliques sont en général toxiques pour les plantes, mais celles-ci peuvent devenir résistantes par l'acquisition d'allèles de certains gènes. Cette nouvelle propriété a cependant un prix; les individus résistants poussent plus lentement dans un sol non pollué. C'est pourquoi, on s'attend à ce que l'allèle de résistance ait une fréquence de 100 % dans les sites miniers et de 0 % ailleurs.

La tolérance aux métaux lourds a été étudiée particulièrement sur l'agrostide capillaire (*Agrostis tenuis*), dont l'allèle de résistance est exprimé à des niveaux intermédiaires en de nombreux endroits (figure 20.19). Cela s'explique par le système reproductif de la plante dont le pollen, le gamétophyte (l'équivalent floral du spermatozoïde), est dispersé par le vent. En conséquence, le pollen et les allèles qu'il transporte peuvent être distribués sur de grandes distances. Il en résulte que

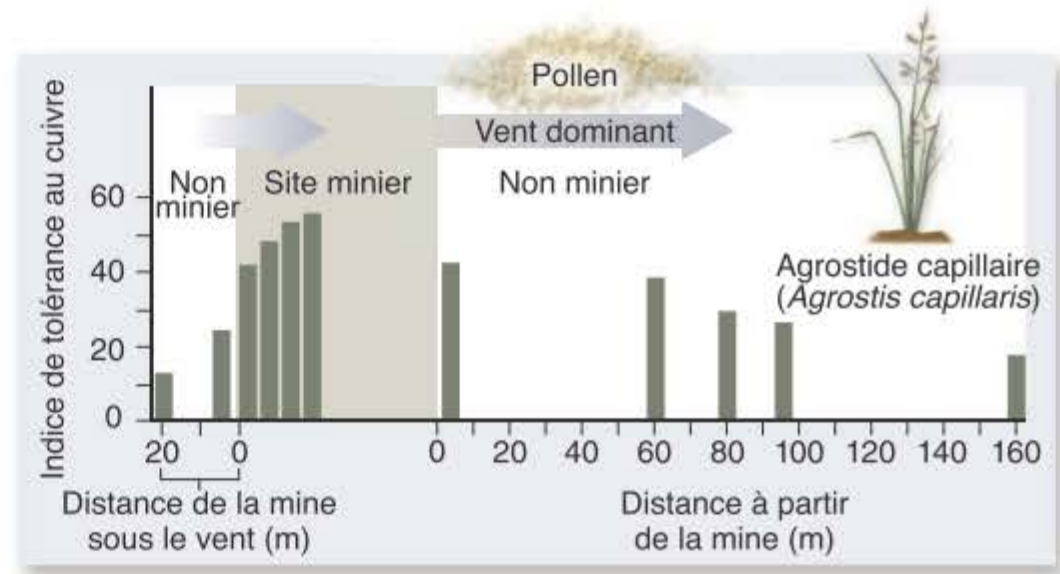


Figure 20.19 Degré de tolérance au cuivre des graminées poussant dans ou en dehors d'anciens sites miniers. Les individus porteurs de l'allèle de tolérance ont un taux de croissance réduit dans les sols non pollués. La tolérance au cuivre devrait donc être de 100 % dans les sites miniers et de 0 % dans les autres zones. Cependant, les vents emportent le pollen contenant les allèles non tolérants sur les sites miniers et les allèles tolérants en dehors de ces sites. La quantité de pollen déposée diminue avec la distance, ce qui explique les changements des niveaux de tolérance. L'indice de tolérance au cuivre est calculé comme le taux de croissance d'une plante dans un sol riche en cuivre rapporté au taux de croissance dans des sols pauvres en cuivre; plus élevé est l'indice, plus la plante est tolérante à la pollution aux métaux lourds.

Analyse de données Examinez l'indice de tolérance de cuivre dans les zones non minières. Que suggère-t-il à propos du facteur responsable? En particulier, comment l'indice change-t-il en fonction de la distance de la mine vers la droite? Et comment la relation entre distance et la valeur de l'indice diffère-t-elle des deux côtés de la mine? Quel processus pourrait être responsable de ces observations?

le flux génique entre les sites miniers et les zones non polluées est suffisant pour contrecarrer les effets de la sélection naturelle.

En général, la capacité que peut avoir le flux génique de masquer les effets de la sélection naturelle devrait dépendre des forces relatives des deux processus. Dans une espèce où le flux génique est en général important, comme pour les oiseaux et les plantes dont la pollinisation dépend du vent, la fréquence de l'allèle moins favorisé peut être relativement élevée, tandis que dans des espèces plus sédentaires soumises à un flux génique moindre, comme les salamandres, l'allèle favorisé devrait être présent à une fréquence proche de 100 %.

Questions d'apprentissage 20.8

Les fréquences alléliques reflètent parfois un équilibre entre des processus opposés. Le flux génique, par exemple, peut augmenter certains allèles, alors que la sélection naturelle les diminue. Lorsque plusieurs processus sont impliqués, les fréquences observées dépendent de l'intensité relative des processus.

- Dans quelles circonstances les processus évolutifs opèrent-ils dans la même direction, et quel en sera le résultat?

20.9 Limites de la sélection

Objectifs

1. Définissez la pléiotropie et l'épistasie.
2. Expliquez comment ces phénomènes peuvent affecter la réponse évolutive à la pression de la sélection.

Bien que la sélection soit le plus puissant facteur de changement génétique, il existe des limites à ce qu'elle peut réaliser. Ces limites résultent d'effets phénotypiques multiples des allèles, de l'absence de diversité génétique sur laquelle la sélection puisse agir et des interactions entre gènes.

Des gènes ont des effets multiples

Des allèles affectent de multiples aspects d'un phénotype (le phénomène de *pléiotropie*; voir chapitre 12). Ces effets multiples tendent à restreindre l'étendue des changements d'un phénotype.

C'est ainsi que la sélection des poules afin d'augmenter la taille des œufs aboutit à la production d'œufs à coquille plus fine et donc plus fragile. L'on n'obtiendra jamais des poules dont les œufs seront deux fois plus gros que ceux des meilleures pondeuses actuelles, ni du bétail géant qui fournisse deux fois plus de viande que nos races les plus performantes, ni du maïs qui, au lieu d'avoir un épi à la base de quelques feuilles, en aurait un sous chacune d'elles.

L'évolution requiert la diversité génétique

La diversité génétique est une condition essentielle pour que les changements évolutifs surviennent ; sans elle, la sélection naturelle ne peut assurer l'évolution.

Plus de 80 % des gènes des pur-sang de course actuels remontent à 31 ancêtres connus datant de la fin du 18^e siècle. Malgré la sélection intensive de ces chevaux, leurs performances ne se sont pas améliorées depuis plus de 50 ans (figure 20.20). Des décennies d'élevage sélectif ont probablement homogénéisé cette population à un rythme tel que des mutations n'ont pas eu le temps de compenser cette perte de diversité. Comme il ne reste plus de variation génétique, le changement évolutif est devenu impossible.

Dans certains cas, la variation phénotypique d'un caractère peut ne pas avoir de base génétique. Les yeux composés des insectes sont faits de centaines d'unités visuelles, appelées ommatidies (voir chapitre 34). Chez certains individus, l'œil gauche en contient plus que l'œil droit; chez d'autres, c'est l'inverse. Malgré une sélection intensive en laboratoire, les chercheurs n'ont jamais réussi à produire une lignée de drosophiles dont tous les membres avaient plus d'ommatidies dans l'œil gauche.

Cela s'explique par le fait qu'il n'existe pas de gènes séparés pour les yeux, gauche ou droit. Les mêmes gènes concernent les deux yeux, et les disparités dans le nombre d'ommatidies sont l'aboutissement de différences liées au processus de développement oculaire (figure 20.21). Ainsi, aucune variation génétique n'est disponible pour favoriser la sélection d'un variant phénotypique.

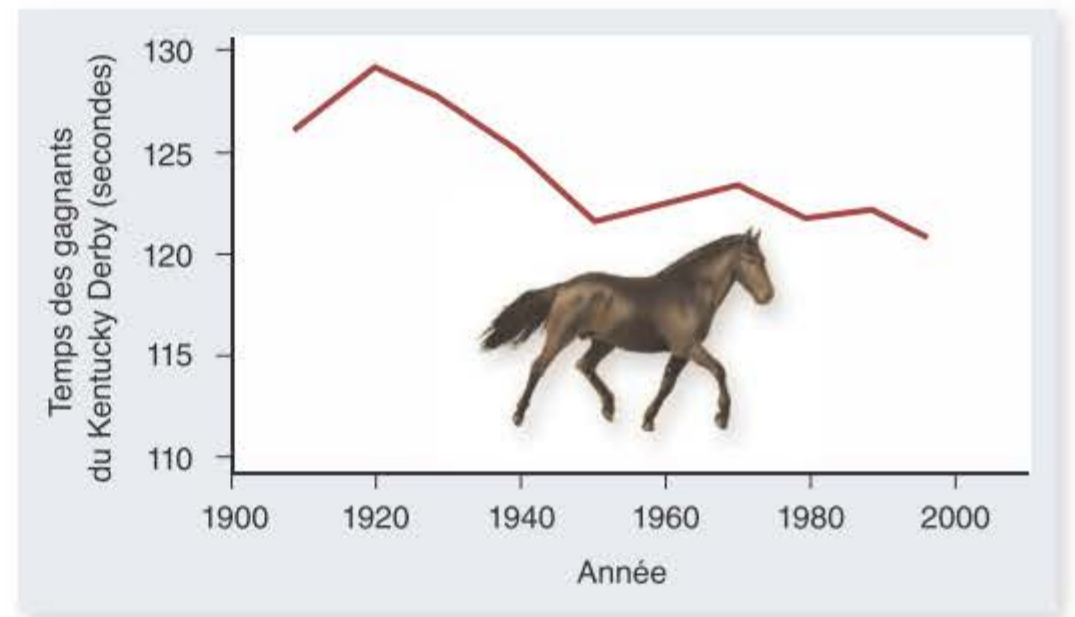


Figure 20.20 La sélection des chevaux de course afin d'augmenter leur rapidité est devenue inutile. Les vitesses atteintes au Kentucky Derby ne se sont pas améliorées de manière significative depuis 1950.

Question Quelle pourrait être la cause du manque de changement dans les vitesses des gagnants?

Les interactions géniques affectent la valeur adaptative des allèles

L'*épistasie* (voir chapitre 12) est le phénomène dans lequel un allèle d'un gène donné exerce des effets différents en fonction de la présence d'allèles d'autres gènes. C'est pourquoi l'avantage sélectif d'un allèle peut varier selon les génotypes. Si une population est polymorphe pour un second gène, la sélection sur le premier gène peut alors être réduite puisque différents allèles sont favorisés chez différents individus de la même population.

Des études chez les bactéries illustrent comment une sélection d'allèles d'un seul gène peut dépendre de la nature des allèles d'autres gènes. *E. coli* peut cataboliser le gluconate par deux voies biochimiques différentes, chacune utilisant des enzymes codées par des gènes distincts. Le gène de la 6-phosphogluconate déshydrogénase (6-PGD)

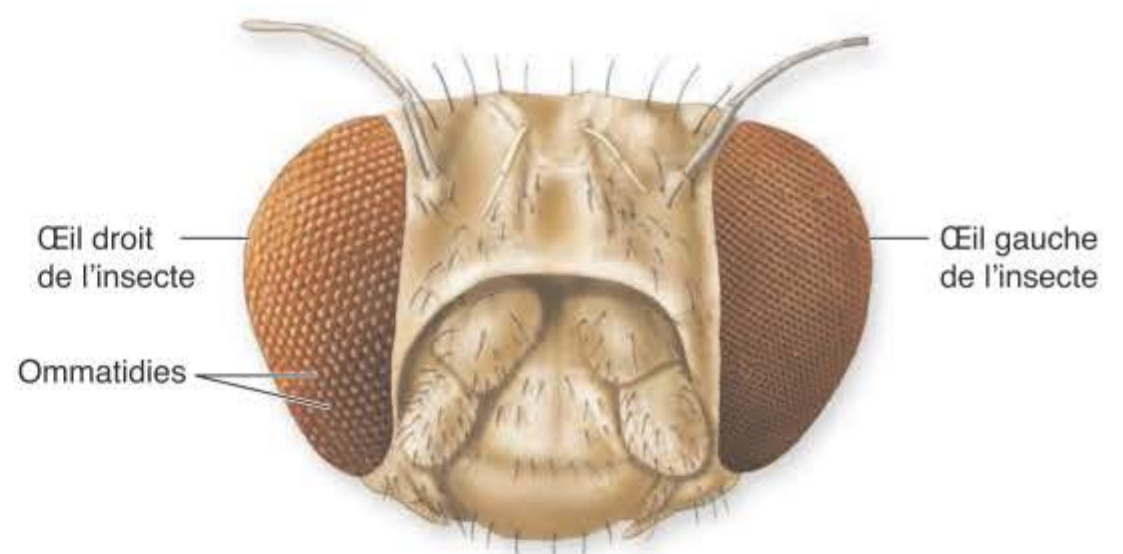


Figure 20.21 Variation phénotypique des ommatidies chez les insectes. Chez certains individus, les ommatidies sont plus nombreuses dans l'œil gauche que dans l'œil droit.

comporte plusieurs allèles. Lorsque l'allèle le plus fréquent du second gène, dont dépend l'autre voie biochimique, est présent, la sélection ne favorise aucun allèle du gène de la 6-PGD. Cependant, certaines bactéries ont un allèle du second gène qui paralyse la seconde voie si bien que l'utilisation du gluconate passe nécessairement par la 6-PGD et, dans ce cas, la sélection favorise un allèle de la 6-PGD. Ainsi, les interactions épistatiques existent entre les deux gènes, et le résultat de la sélection naturelle exercée sur le gène de la 6-PGD dépend de la nature des allèles du second gène.

Questions d'apprentissage 20.9

En pléiotropie, un seul gène affecte de multiples caractères; dans l'épistasie, les interactions entre les allèles de différents gènes affectent un seul trait. Ces deux conditions peuvent limiter les effets de la sélection naturelle.

- Comment l'épistasie et la pléiotropie peuvent-elles restreindre la réponse évolutive à la sélection naturelle?

Résumé

20.1 Diversité génétique et évolution

De nombreux processus peuvent conduire à des changements évolutifs.

Darwin a proposé que l'évolution des espèces se produit par le processus de sélection naturelle. D'autres processus peuvent également conduire à des changements évolutifs.

Les populations sont génétiquement fortement diversifiées.

Pour qu'une population puisse évoluer, elle doit être génétiquement diversifiée. Les analyses de l'ADN montrent que la diversité est considérable dans les populations naturelles.

20.2 Variation dans la fréquence des allèles (figure 20.3)

Le principe de Hardy-Weinberg permet la prédiction des fréquences génotypiques.

L'équilibre de Hardy-Weinberg est atteint lorsque les fréquences génotypiques observées correspondent à la prédiction des fréquences calculées. Il est atteint uniquement lorsque les processus d'évolution n'interviennent pas en modifiant la distribution des allèles ou des génotypes dans la population.

Pour trouver des preuves de processus évolutifs, on peut recourir aux prévisions de Hardy-Weinberg

Si les fréquences des génotypes ne sont pas en équilibre de Hardy-Weinberg, cela signifie que des processus évolutifs interviennent.

20.3 Cinq facteurs de changement évolutif (figure 20.4)

Une mutation change des allèles.

Les mutations sont l'origine ultime de la diversité génétique. Puisque les taux de mutation sont faibles, une mutation n'est généralement pas responsable d'une déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Un flux de gènes se produit lorsque des allèles passent d'une population à une autre.

Le flux génétique est l'apport de nouveaux allèles dans une population. Il peut introduire une modification génétique et peut homogénéiser la fréquence des allèles entre populations.

Des croisements non aléatoires changent les fréquences génotypiques.

L'homogamie, un processus dans lequel des individus semblables ont tendance à s'accoupler, augmente l'homozygotie; l'allogamie, par contre, augmente la fréquence des hétérozygotes.

Une dérive génétique peut modifier la fréquence des allèles dans de petites populations.

La dérive génétique se réfère à des changements aléatoires dans la fréquence des allèles. Ses effets peuvent être importants dans de petites populations.

La sélection favorise certains génotypes au détriment d'autres.

Pour que la sélection naturelle s'exerce, la diversité génétique doit exister, doit entraîner un succès dans la reproduction et doit être héréditaire.

20.4 Quantifier la sélection naturelle

Généralement, la fréquence d'un phénotype augmente s'il est plus apte à s'adapter.

La valeur d'adaptation est définie comme le succès de la reproduction d'un individu. La valeur d'adaptation relative se réfère à la réussite d'un génotype par rapport aux autres dans une population donnée. Habituellement, la fréquence du génotype avec la plus haute valeur d'adaptation relative augmente au cours des générations successives.

La valeur adaptative peut dépendre de plusieurs facteurs.

Le succès de la reproduction dépend de la durée de survie d'un individu, du nombre d'accouplements et du nombre de descendants qu'il a par événement reproducteur.

20.5 Rôle de la sélection naturelle dans le maintien de la diversité

Une sélection dépendant de la fréquence peut favoriser les phénotypes rares ou communs.

Une sélection négative dépendant de la fréquence favorise des phénotypes rares et maintient la diversité au sein d'une population. Une sélection positive dépendant de la fréquence favorise le phénotype commun et tend à diminuer la diversité.

Dans la sélection oscillante, le phénotype favorisé est celui qui se modifie avec les changements de l'environnement.

Si le changement de l'environnement est cyclique, la sélection favoriserait un premier phénotype, puis un autre, maintenant ainsi la variation.

Dans certains cas, les hétérozygotes peuvent avoir une meilleure valeur d'adaptation que les homozygotes.

L'hétérozygotie favorise alors les individus dotés des deux allèles.

20.6 Sélection qui agit sur des caractères dépendant de plusieurs gènes multiples (figure 20.12)

Une sélection diversifiante supprime les intermédiaires.

Lorsque des phénotypes intermédiaires sont désavantagés, une population peut présenter une distribution bimodale d'un caractère particulier.

Une sélection directionnelle élimine les phénotypes se situant à une extrémité de la distribution.

Une sélection directionnelle tend à déplacer la valeur moyenne de la population vers l'extrémité favorable de la distribution.

Une sélection stabilisante favorise les individus dotés de phénotypes intermédiaires.

Une sélection stabilisante élimine les deux extrêmes et augmente la fréquence d'un type intermédiaire. La population peut avoir une même valeur moyenne, mais avec une diversité moindre.

20.7 Études expérimentales de la sélection naturelle

L'hypothèse que la sélection naturelle conduit à des changements évolutifs peut être testée expérimentalement.

La variation de couleur des guppys selon l'environnement illustre la sélection naturelle en activité.

L'expérimentation révèle l'agent de sélection.

Des guppys dans des populations naturelles exposées à différents prédateurs ont montré un changement de couleur au fil des générations.

20.8 Interactions entre forces évolutives

Des mutations et une dérive génétique peuvent contrer la sélection.

En théorie, un taux élevé de mutation pourrait s'opposer à la sélection naturelle, mais cela arrive rarement. La dérive génétique peut aussi fonctionner à l'encontre de la sélection naturelle.

Un flux de gènes peut favoriser ou freiner le changement évolutif.

Le flux de gènes peut propager une mutation bénéfique à d'autres populations, mais il peut aussi faire obstacle à l'adaptation en raison de l'apport d'allèles avec une faible valeur d'adaptation à l'environnement de la population.

20.9 Limites de la sélection

Les gènes ont des effets multiples.

Des gènes pléiotropes, c'est-à-dire qui ont des effets multiples, fixent des limites à l'importance des changements qu'un phénotype peut subir. Même si une modification favorise un caractère, d'autres traits peuvent ne pas l'être.

L'évolution requiert la diversité génétique.

Une forte pression de sélection peut restreindre la diversité génétique.

Des interactions géniques affectent la valeur d'adaptation des allèles.

Dans l'épistasie, la valeur d'adaptation d'un allèle peut varier selon le génotype d'un second gène.



Questions

COMPRÉHENSION

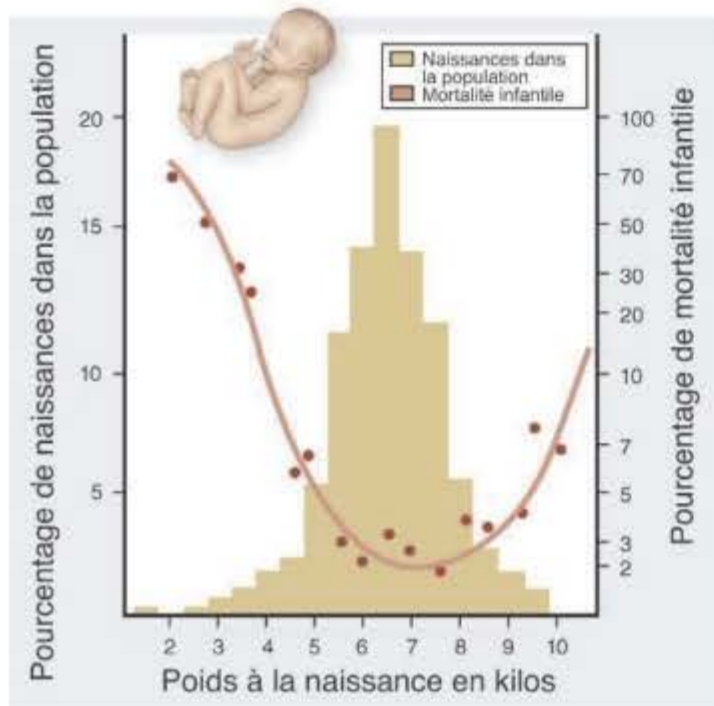
- Homogamie
 - affecte les fréquences des génotypes attendus dans l'équilibre de Hardy-Weinberg.
 - affecte la fréquence des allèles attendus en vertu de l'équilibre de Hardy-Weinberg.
 - n'a aucun effet sur les fréquences génotypiques prévues en vertu de l'équilibre de Hardy-Weinberg, car elle n'affecte pas la proportion relative des allèles dans une population.
 - augmente la fréquence des individus hétérozygotes au-dessus des attentes de Hardy-Weinberg.
- Lorsque l'environnement change d'année en année et les phénotypes différents ont des valeurs d'adaptation distinctes dans des environnements différents
 - la sélection naturelle fonctionne d'une manière dépendant de la fréquence.
 - l'effet de la sélection naturelle peut osciller d'une année à l'autre, favorisant des phénotypes alternatifs des années différentes.
 - la variation génétique n'est pas nécessaire pour obtenir des changements évolutifs par la sélection naturelle.
 - aucune de ces réponses.
- De nombreux facteurs peuvent limiter la capacité de la sélection naturelle à provoquer des changements évolutifs, y compris
 - un conflit entre la reproduction et la survie comme on le voit chez les guppys trinitadiens.
 - manque de variation génétique.
 - pléiotropie.
 - tout ce qui précède.
- La stabilisation de sélection est différente de la sélection directionnelle parce que
 - dans le premier cas, la variation phénotypique est réduite, mais le phénotype moyen reste le même, alors que dans les autres à la fois la variation et le changement de phénotype moyen.
 - Le premier impose une variation génétique, mais ce dernier ne fonctionne pas.
 - Les phénotypes intermédiaires sont favorisés dans la sélection directionnelle.
 - Aucune de ces réponses.
- Effet fondateur et goulets d'étranglement sont
 - attendus seulement dans de grandes populations.
 - mécanismes qui augmentent la variation génétique dans une population.
 - deux modes différents de la sélection naturelle.
 - formes de dérive génétique.

6. Valeur adaptative relative
- se réfère au taux de survie d'un phénotype par rapport à celui d'un autre.
 - est la valeur adaptative des frères, sœurs et cousins d'un individu.
 - se réfère à la réussite de la reproduction d'un phénotype.
 - rien de ce qui précède.
7. Pour que la sélection naturelle aboutisse à des changements évolutifs
- une diversité doit exister dans une population.
 - un succès de reproduction des différents phénotypes doit différer.
 - variation doit être transmise d'une génération à l'autre.
 - tout ce qui précède.

3. Supposons que la relation entre le poids de naissance et la mortalité infantile, au lieu d'être minimale pour des tailles intermédiaires, a changé de telle sorte que des bébés nés à 2,3 ou 4,6 Kg ont un taux de survie le plus élevé, avec une vallée entre ces valeurs telle que des bébés de 3,4 Kg ont un faible taux de survie. Comment pensez-vous que la répartition des poids à la naissance changera au fil du temps?
- Cela ne changerait pas.
 - La distribution se déplacerait vers la droite.
 - La distribution deviendrait bimodale, avec deux pics et une valeur moyenne inchangée.
 - La distribution deviendrait bimodale, avec deux pics et la valeur moyenne décalée vers la droite.

APPLICATION

1. Dans une population de fleurs de couleur rouge (allèle dominant) ou blanche en équilibre de Hardy-Weinberg, la fréquence de fleurs rouges est de 91 %. Quelle est la fréquence de l'allèle rouge?
- 9 %
 - 30 %
 - 1 %
 - 0 %
2. La dérive génétique et la sélection naturelle peuvent toutes deux entraîner une évolution rapide. Cependant,
- La dérive génétique agit plus rapidement dans de vastes populations.
 - Seule la dérive conduit à l'adaptation.
 - La sélection naturelle exige la dérive génétique pour produire une nouvelle variation des populations.
 - Les deux processus de l'évolution peuvent être ralentis par le flux de gènes.



RÉVISION

1. Chez les guppies de Trinidad, des expériences élégantes au laboratoire et sur le terrain ont fourni des arguments très convaincants quant au rôle de la prédation dans les changements évolutifs induits dans le cycle biologique et la couleur. Il est encore possible, bien que peu probable, qu'il y ait d'autres différences entre les bassins situés au-dessus et au-dessous des cascades en dehors de la présence des prédateurs. Quelles études supplémentaires pourraient renforcer l'interprétation des résultats?
2. Sur de grandes coulées de lave noire dans les déserts du sud des États-Unis, les populations de nombreux types d'animaux sont composées principalement d'individus de coloration sombre. En revanche, là où les coulées de lave sont moins importantes, les populations ont souvent une proportion relativement élevée d'individus de couleur claire. Comment pouvez-vous expliquer cette différence?
3. Considérant comment une forte sélection artificielle a permis d'éliminer la diversité génétique à la base de la vitesse des pur-sang, nous nous retrouvons avec la question de savoir pourquoi, pour de nombreux traits tels que la vitesse (caractères permanents), la diversité génétique est généralement si vaste. Ce qui est vrai même pour des caractères que nous savons être sous forte sélection. D'où provient, en fin de compte, une diversité génétique, et comment le taux de production se compare-t-il avec la force de la sélection naturelle? Quels sont les autres mécanismes qui peuvent maintenir et augmenter la variation génétique dans des populations naturelles?