



## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 23.1** Ce géospize évolue-t-il ?

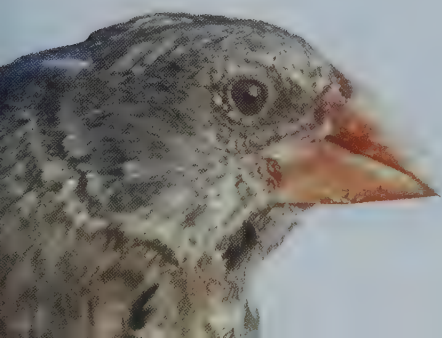
## CONCEPTS CLÉS

- 23.1** La variation génétique rend l'évolution possible
- 23.2** L'équation de Hardy-Weinberg permet de vérifier si une population évolue
- 23.3** La sélection naturelle, la dérive génétique et le flux génétique peuvent modifier les fréquences alléliques d'une population
- 23.4** La sélection naturelle est le seul mécanisme qui entraîne une évolution adaptative constante

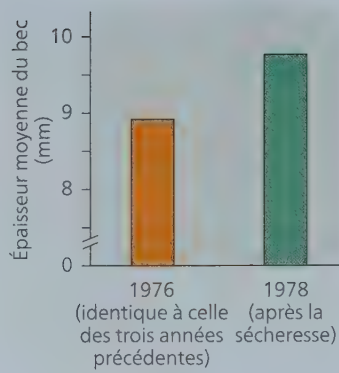
## La plus petite unité d'évolution

L'une des idées fausses les plus répandues sur l'évolution consiste à penser que les organismes évoluent individuellement, au cours même de leur vie. Il est vrai que la sélection naturelle agit sur les individus : leurs caractères respectifs influent sur leur taux de survie et de succès reproducteur par rapport à ceux de leurs congénères. Toutefois, les répercussions évolutives de cette sélection naturelle ne se manifestent que dans la façon dont une **population** d'organismes change au fil des générations.

Prenons le géospize à bec moyen (*Geospiza fortis*), un oiseau granivore des îles Galápagos (**figure 23.1**). En 1977, la population de *G. fortis* qui vivait sur l'île Daphne Major a été décimée par une longue sécheresse ; sur quelque 1 200 oiseaux, seuls 180 ont survécu. Les chercheurs Peter et Rosemary Grant ont remarqué qu'une pénurie de petites graines durant cette sécheresse avait incité les *G. fortis* à se nourrir de grosses graines dures présentes en abondance. Comme les oiseaux dotés des becs les plus gros et les plus larges arrivaient mieux à casser et à manger les grosses graines dures, ceux-ci avaient un meilleur taux de survie et de reproduction que les autres géospizes. L'épaisseur du bec étant un caractère héréditaire, à la génération suivante, l'épaisseur moyenne du bec avait augmenté dans la population de *G. fortis* par rapport à ce qu'elle était avant la sécheresse (**figure 23.2**). La population avait évolué par sélection naturelle. Aucun géospize n'avait évolué individuellement ; chacun avait un bec d'une taille donnée, qui n'avait pas changé durant la sécheresse ; l'évolution s'était plutôt traduite par une augmentation de la proportion d'individus à gros becs dans la population d'une génération à l'autre. La population avait évolué, mais pas ses membres en tant qu'individus.



► **Figure 23.2 Exemple de sélection naturelle en fonction de la source de nourriture.** Les données de ce graphique illustrent la mesure de l'épaisseur moyenne du bec des *Geospiza fortis* chez les générations qui ont précédé et suivi la sécheresse de 1977. En une seule génération, la sélection naturelle a favorisé les becs plus gros au sein de cette population.



Sur le plan du changement populationnel, on peut définir la **microévolution** – c'est-à-dire l'évolution à sa plus petite échelle possible – comme un changement de la fréquence allélique d'une génération à l'autre dans une population. Comme nous le verrons dans ce chapitre, la microévolution ne découle pas seulement de la sélection naturelle. En effet, trois grands mécanismes peuvent entraîner un changement de fréquence allélique : la sélection naturelle, la dérive génétique (les phénomènes aléatoires qui modifient la fréquence allélique) et le flux génétique (le transfert d'allèles entre les populations). Chacun de ces mécanismes exerce des effets distincts sur la composition génétique des populations. Cependant, seule la sélection naturelle améliore constamment l'adéquation entre les organismes et leur milieu (adaptation). Avant d'étudier plus en détail la sélection naturelle et l'adaptation, penchons-nous sur un préalable de ces processus : la variation génétique.

## CONCEPT 23.1

### La variation génétique rend l'évolution possible

Dans son livre *De l'origine des espèces*, Darwin fournissait d'abondantes données prouvant que la vie sur Terre avait évolué au fil du temps et affirmait que la sélection naturelle était le principal mécanisme responsable de ce changement. Il avait observé que les individus différaient par leurs caractères héréditaires et que la sélection agissait sur ces différences, ce qui permettait le changement adaptatif. Pour Darwin, la variation des caractères héréditaires constituait donc un préalable de l'évolution, mais il ne savait pas comment au juste les organismes transmettaient leurs caractères héréditaires à leur progéniture.

Quelques années après la publication du livre de Darwin, Gregor Mendel publiera un article révolutionnaire sur l'hérédité des pois (voir le concept 14.1) où il mettra en lumière un modèle d'hérédité original dans lequel les organismes transmettent à leur progéniture des unités qualitatives héréditaires (qu'on appelle aujourd'hui des gènes). Darwin ignorera tout des gènes, mais l'article de Mendel allait ouvrir la voie à la compréhension des différences génétiques sur lesquelles se fonde l'évolution. Abordons maintenant certaines de ces différences génétiques et voyons comment elles se produisent.

### La variation génétique

Quelle que soit l'espèce, les traits phénotypiques varient d'un individu à l'autre. Chez les humains, par exemple, on peut facilement observer les variations phénotypiques dans les traits du visage, la taille et la voix. Des variations individuelles existent dans les populations de toutes les espèces, qu'elles soient perceptibles ou non. Par exemple, il est impossible de déceler le groupe sanguin (A, B, AB ou O) d'une personne uniquement en la regardant, mais ce caractère et plusieurs autres caractéristiques moléculaires varient énormément selon les individus.

Les disparités individuelles reflètent souvent la **variation génétique**, soit les différences entre les individus dans la composition de leurs gènes ou d'autres segments d'ADN. Certaines différences phénotypiques héréditaires peuvent se présenter sous l'une ou l'autre de deux formes, comme les couleurs des plants de pois de Mendel : chaque plant porte des fleurs soit blanches, soit violettes (voir la figure 14.3). Les caractères qui varient de cette manière sont habituellement déterminés par un locus unique, les différents allèles produisant des phénotypes distincts. Cependant, d'autres différences phénotypiques relèvent plutôt d'une gradation. Celles-ci résultent habituellement de l'effet conjugué d'au moins deux gènes influençant un même caractère phénotypique. En fait, nombreux sont les caractères phénotypiques qui dépendent de plusieurs gènes, tels la couleur de la robe d'un cheval (figure 23.3), le nombre de grains d'un épi de maïs et la taille d'une personne.

Dans quelle mesure les gènes et d'autres séquences d'ADN varient-ils d'un individu à un autre ? Pour quantifier la diversité sur le plan du patrimoine génétique (*variation génétique*), on mesure le pourcentage moyen de locus hétérozygotes. (Souvenez-vous que l'individu hétérozygote a deux allèles différents pour un locus donné, tandis que l'individu homozygote a deux allèles identiques pour ce locus.) Par exemple, la drosophile (*Drosophila melanogaster*) est en moyenne hétérozygote pour environ 1 920 de ses 13 700 locus (14%) et homozygote pour les autres.

On peut également mesurer la variation génétique sur le plan moléculaire (diversité nucléotidique). Mais ce type de variation donne lieu à peu de différences phénotypiques. Pourquoi en

▼ **Figure 23.3 Les variations phénotypiques dans les populations de chevaux.** Chez le cheval, la couleur de la robe varie selon un continuum et dépend de plusieurs gènes.



est-il ainsi ? Une bonne partie des variations nucléotidiques se trouvent à l'intérieur des *introns*, qui sont les fragments d'ADN non codants situés entre deux *exons*, ceux-ci étant les parties codantes qui sont conservées dans l'ARNm après le traitement de l'ARN (voir la figure 17.2). De plus, la plupart des variations qui surviennent dans les exons n'entraînent aucun changement dans la séquence d'acides aminés de la protéine encodée par le gène. Par exemple, la comparaison des séquences de la **figure 23.4** montre que 43 sites nucléotidiques contiennent des paires de base variables (où ont eu lieu des substitutions) et que plusieurs sites sont le siège d'insertions ou de délétions. Bien qu'il y ait 18 sites variables dans les quatre exons du gène *Adh*, une seule de ces variations (au site 1 490) se traduit par un changement d'acide aminé. Notons toutefois que la présence de cet unique site variable suffit pour entraîner une variation génétique qui se répercute sur le gène, d'où la production de deux formes différentes de l'enzyme Adh.

Il importe cependant de se rappeler que certaines variations phénotypiques ne sont pas issues de différences génétiques entre les individus. La chenille du papillon de nuit *Nemoria arizonaria*, qui vit dans le Sud-Ouest des États-Unis, nous en donne un exemple éloquent (**figure 23.5**). Un phénotype est le produit du génotype hérité et de nombreux facteurs environnementaux (voir le concept 14.3). Chez les humains, par exemple, les cultu-ristes modifient considérablement leur phénotype, mais ils ne transmettent pas pour autant leurs gros muscles à leur descendance. De manière générale, seuls les éléments de la variation

déterminés par les gènes peuvent avoir des conséquences évolutives. En ce sens, la variation génétique fournit le matériel brut du changement évolutif : sans elle, l'évolution est impossible.

## Les sources de variation génétique

La diversité génétique sur laquelle repose l'évolution résulte de mutations, de duplications géniques ou d'autres processus qui produisent de nouveaux allèles et de nouveaux gènes. Ces variations génétiques peuvent apparaître en peu de temps chez des organismes dont les générations se succèdent rapidement. La reproduction sexuée peut également donner lieu à la variation génétique lorsque les gènes existants se recombinent.

### La formation de nouveaux allèles

De nouveaux allèles peuvent résulter d'une *mutation*, c'est-à-dire d'un changement dans la séquence de nucléotides de l'ADN d'un organisme. Une modification aussi minime que la substitution d'une seule base d'un gène (une « mutation ponctuelle ») peut exercer un effet considérable sur le phénotype. C'est le cas par exemple de la mutation responsable de la drépanocytose ou anémie à hématies falciformes (voir la figure 17.26). Rien de bien étonnant : les organismes étant le produit de milliers de générations soumises à la sélection, leurs phénotypes sont habituellement bien adaptés à la vie dans leur environnement. La majeure partie des nouvelles mutations qui modifient un phénotype sont donc, à tout le moins, légèrement dommageables.

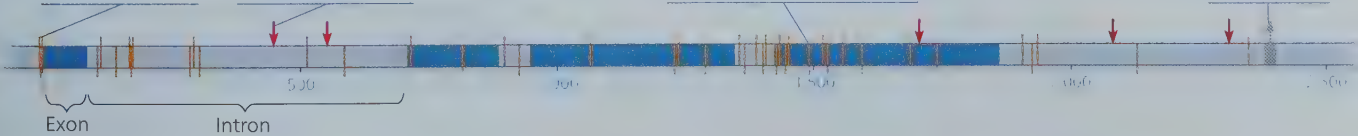
▼ **Figure 23.4** Une importante variation génétique à l'échelle moléculaire. Ce schéma résume les données d'une étude qui a permis de comparer la séquence d'ADN du gène de l'alcool déshydrogénase (*Adh*) dans plusieurs drosophiles (*Drosophila melanogaster*). Ce gène possède quatre exons (bleu foncé) séparés par des introns (bleu clair); ces exons renferment les régions codantes qui seront traduites en acides aminés pour synthétiser l'enzyme Adh (voir la figure 5.1). Il suffit d'une seule substitution pour entraîner un effet phénotypique et produire une forme différente de l'enzyme Adh (même si les variations génétiques ne se traduisent pas nécessairement par un changement phénotypique).

Les substitutions d'une paire de bases sont en orange.

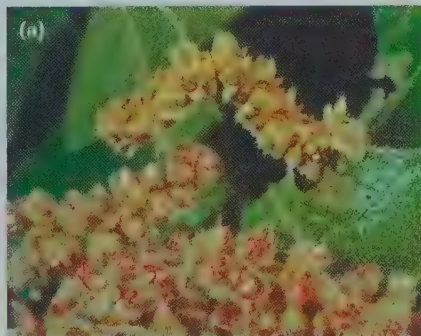
Les flèches rouges indiquent les sites d'insertion.

La substitution à ce site entraîne la traduction d'un acide aminé différent.

Une délétion de 26 paires de base a eu lieu ici.



► **Figure 23.5** Un exemple de variation non héréditaire. Ces chenilles du papillon de nuit *Nemoria arizonaria* doivent leur aspect différent aux substances chimiques de leur alimentation et non à des différences dans leur génotype. (a) Les chenilles nées au printemps se nourrissent de fleurs de chêne (chatons) et y ressemblent, (b) tandis que leurs descendants nés en été se nourrissent de feuilles de chêne et ressemblent aux brindilles de chêne apparues l'année précédente.



Dans certains cas, la sélection naturelle fait en sorte que ces allèles nuisibles disparaissent rapidement. Chez les organismes diploïdes, toutefois, les allèles récessifs nuisibles peuvent échapper à la sélection. En effet, ces allèles peuvent persister sur plusieurs générations en se propageant chez les individus hétérozygotes, car l'allèle dominant plus favorable masque les effets nuisibles des allèles récessifs. Cette « protection hétérozygote » contribue à la conservation d'un réservoir d'allèles qui peuvent ne pas s'exprimer dans les conditions existantes, mais qui pourraient devenir avantageux dans l'éventualité de certains changements environnementaux.

Certaines mutations ponctuelles sont donc nuisibles, mais beaucoup d'autres ne le sont pas. Rappelez-vous que le plus gros de l'ADN du génome eucaryote ne code pour aucune protéine (voir la figure 21.6). Les mutations ponctuelles dans ces régions non codantes donnent généralement lieu à une **variation neutre**, c'est-à-dire à des différences dans la séquence d'ADN qui ne confèrent ni avantage ni désavantage sélectif. La redondance du code génétique constitue une autre source de variation neutre: même une mutation ponctuelle dans un gène codant pour une protéine n'a pas d'incidence sur la fonction de la molécule si la structure primaire n'a subi aucun changement. Et même si cette composition change, il se peut que ni la forme ni la fonction de la protéine s'en trouvent modifiées. De plus, ainsi que nous le verrons plus loin dans ce chapitre, il arrive qu'un allèle mutant améliore l'adaptation d'un individu à son milieu et favorise son succès reproducteur.

Enfin, notons que chez les organismes multicellulaires, seules les mutations de lignées cellulaires produisant les gamètes transmissibles peuvent se transmettre aux descendants. Pour les végétaux et les eumycètes, ce phénomène n'est pas aussi contraignant qu'il peut le sembler puisque de nombreuses lignées cellulaires peuvent produire des gamètes. Mais chez la majorité des animaux, la plupart des mutations se produisent dans des cellules somatiques et disparaissent à la mort de l'individu.

### Les mutations modifiant le nombre ou la séquence des gènes

Les mutations chromosomiques qui éliminent, perturbent ou réarrangent d'un seul coup un grand nombre de locus sont presque toujours dommageables. Toutefois, lorsque ces mutations à grande échelle laissent les gènes intacts, elles peuvent être sans effet sur le phénotype de l'organisme. Dans de rares cas, il arrive même que le réarrangement chromosomique soit bénéfique. Par exemple, la translocation d'un segment chromosomique vers un chromosome différent peut réunir des gènes qui donnent un avantage à l'organisme lorsqu'ils sont transmis ensemble.

La duplication de gènes causée par des erreurs au cours de la méiose (comme un enjambement inégal), un glissement durant la réplication de l'ADN ou les activités d'éléments transposables (voir le concept 21.5) sont d'importantes sources de variation. Comme d'autres aberrations chromosomiques, les duplications de grands segments chromosomiques sont presque toujours nuisibles, alors que les duplications de plus petits segments d'ADN ne le sont pas nécessairement. Les duplications génétiques qui n'ont pas de répercussions graves peuvent persister de génération en génération, faisant en sorte que les mutations s'accumulent au fil du temps. Il en résulte alors un génome plus grand, dont les nouveaux gènes peuvent exercer de nouvelles fonctions.

Ces augmentations du nombre de gènes semblent avoir joué un rôle important dans l'évolution. Par exemple, les ancêtres éloignés des mammifères portaient un seul gène olfactif qui s'est dupliqué à maintes reprises, de sorte que les humains d'aujourd'hui possèdent près de 380 gènes de récepteurs olfactifs, et les souris, 1 200. Cette prolifération spectaculaire des gènes olfactifs a probablement aidé les premiers mammifères à déceler des odeurs subtiles et à les différencier.

### La vitesse de reproduction et la fréquence des mutations

Les taux de mutation tendent à être assez faibles chez les animaux et les végétaux, avec environ 1 mutation par 100 000 gènes pour chaque génération, et souvent moins chez les procaryotes. Mais chez ces derniers, le nombre de générations par unité de temps est généralement beaucoup plus élevé puisque, dans de bonnes conditions, une nouvelle génération peut apparaître en moins d'une heure. Par exemple, chez *Escherichia coli*, la division d'une cellule mère en deux cellules filles peut prendre aussi peu que 20 minutes! De ce fait, les mutations produisent des variations génétiques très rapidement. Il en est de même des virus. Par exemple, le VIH a un temps de génération d'environ deux jours (ce qui signifie qu'il faut deux jours à un virus nouvellement formé pour produire la génération de virus suivante). Le VIH possède par ailleurs un génome à ARN dont le taux de mutation est beaucoup plus élevé que celui d'un virus avec un génome à ADN typique, à cause de l'absence de mécanismes de réparation chez les cellules hôtes (voir le concept 19.2). Par conséquent, les traitements par un seul médicament ont peu de chances d'être efficaces contre le VIH, car les formes mutantes du virus devenues résistantes à ce médicament proliféreraient sans doute en très peu de temps. C'est pourquoi les traitements les plus efficaces contre le sida combinent plusieurs médicaments (polythérapie). Cette approche fonctionne bien parce que des mutations multiples conférant rapidement aux virus une résistance à *tous* les médicaments d'une combinaison ont moins de chances d'apparaître.

### La reproduction sexuée

Chez les organismes à reproduction sexuée, la variation génétique au sein d'une population provient principalement de la combinaison unique d'allèles que chaque individu reçoit de ses parents. Évidemment, au niveau des nucléotides, toutes les différences entre ces allèles résultent de mutations antérieures. La reproduction sexuée brasse alors les allèles existants et les redistribue de manière aléatoire pour produire des génotypes individuels.

Trois mécanismes contribuent à ce brassage: l'enjambement, l'assortiment indépendant de chromosomes et la fécondation (voir le concept 13.4). Durant la méiose, les chromosomes homologues hérités de chacun des parents échangent certains de leurs allèles par enjambement. Ces chromosomes homologues et les allèles qu'ils portent sont alors distribués au hasard dans les gamètes. Puis, comme il existe une myriade de combinaisons reproductives possibles dans une population, la fécondation réunit généralement des gamètes qui comportent des bagages génétiques différents. Les effets combinés de ces trois mécanismes font en sorte qu'à chaque génération la reproduction sexuée réarrange les allèles existants en de nouvelles combinaisons, produisant ainsi la variation génétique qui rend l'évolution possible.

1. Expliquez pourquoi la variation génétique au sein d'une population est un préalable à l'évolution.
2. Pourquoi une petite partie seulement des mutations qui se produisent dans une population se transmet à la descendance ?
3. **ET SI ?** ► Qu'advierait-il, avec le temps, de la variation génétique d'une population qui cesserait de se reproduire par reproduction sexuée (mais qui continuerait à se reproduire de manière asexuée) ? Expliquez votre réponse. (Voir le concept 13.4.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## L'équation de Hardy-Weinberg permet de vérifier si une population évolue

Si les individus d'une population doivent différer génétiquement pour que l'évolution puisse avoir lieu, la variation génétique ne garantit pas en elle-même l'évolution d'une population. Pour qu'il y ait évolution, au moins un des facteurs qui en sont responsables doit être à l'œuvre. Dans cette section, nous allons étudier une façon de vérifier si une population évolue. Mais clarifions d'abord ce que nous entendons par population.

### Le patrimoine génétique et les fréquences alléliques

Une **population** se définit comme un groupe d'individus de la même espèce qui vivent dans la même zone, se reproduisent et engendrent une descendance féconde. Des populations d'une espèce peuvent se retrouver géographiquement isolées les unes des autres et n'échanger que très rarement du matériel génétique. Un tel isolement est fréquent chez des populations qui habitent

des îles éloignées ou vivent dans des plans d'eau différents. Cela dit, les populations ne sont pas toutes isolées (**figure 23.6**). Toutefois, en général, les membres d'une population s'accouplent entre eux et, en moyenne, restent donc plus étroitement apparentés les uns aux autres qu'aux membres d'autres populations.

On peut caractériser la composition génétique d'une population en décrivant son **patrimoine génétique** (aussi appelé *pool génétique* ou *fonds génétique*). Ce patrimoine génétique est constitué de tous les exemplaires de chaque type d'allèles de chaque locus de chacun des membres de la population. Si un seul allèle existe pour un locus donné dans une population, on dit de cet allèle qu'il est *fixé* dans le patrimoine génétique, et tous les individus sont homozygotes pour cet allèle. Toutefois, s'il existe dans une population deux allèles ou davantage pour un locus donné, les membres de cette population peuvent être soit homozygotes, soit hétérozygotes pour ces allèles.

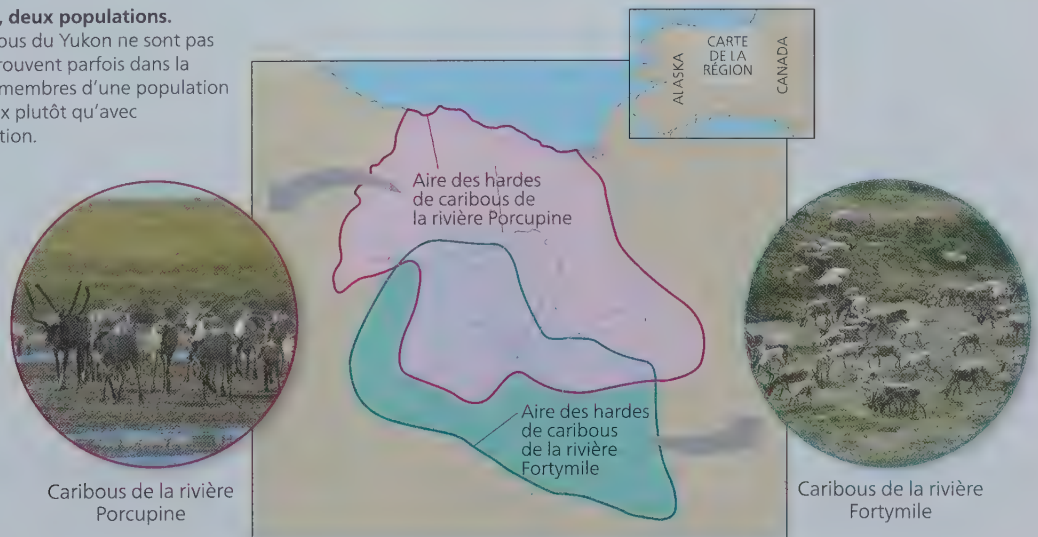
Par exemple, imaginons une population de 500 plantes à fleurs sauvages ayant deux allèles,  $C^R$  et  $C^B$ , pour un locus qui code pour le pigment des fleurs. Ces allèles affichent une dominance incomplète; chaque génotype a donc son phénotype propre. Les plantes homozygotes pour l'allèle  $C^R$  ( $C^R C^R$ ) produisent un pigment rouge et ont des pétales rouges; les plantes homozygotes pour l'allèle  $C^B$  ( $C^B C^B$ ) ne produisent aucun pigment rouge et leurs pétales sont blancs. Quant aux plantes hétérozygotes ( $C^R C^B$ ), elles produisent un peu de pigment rouge et ont des pétales roses.



Dans une population, chaque allèle a une fréquence (une proportion). Supposons que notre population renferme 320 plantes à pétales rouges, 160 à pétales roses et 20 à pétales blancs. Ces allèles présentent une dominance incomplète. Comme ce sont des organismes diploïdes, cette population de 500 individus renferme un total de 1 000 allèles ( $2 \times 500$ ) déterminant la couleur des pétales. L'allèle dominant  $C^R$  représente à lui seul 800 copies du gène de la couleur (soit  $320 \times 2 = 640$  copies pour les plantes  $C^R C^R$ , plus  $160 \times 1 = 160$  copies pour les plantes  $C^R C^B$ ). La fréquence de l'allèle  $C^R$  est de  $800/1\,000 = 0,8$  (80 %).

### ► Figure 23.6 Une espèce, deux populations.

Ces deux populations de caribous du Yukon ne sont pas totalement isolées: elles se retrouvent parfois dans la même région. Néanmoins, les membres d'une population tendent à s'accoupler entre eux plutôt qu'avec les membres de l'autre population.



Dans le cas d'un locus pour lequel il n'y a que deux allèles dans une population, les généticiens des populations représentent la fréquence d'un des allèles par la lettre  $p$ , et celle de l'autre par la lettre  $q$ . Par conséquent,  $p$ , la fréquence de l'allèle  $C^R$  dans le patrimoine génétique de la population, est  $p = 0,8$  (80%). Comme il n'existe que deux formes alléliques du gène de la couleur des pétales, nous savons que la fréquence de l'allèle  $C^B$ , représentée par  $q$ , doit être  $q = 1 - p = 0,2$  (20%). Aux locus qui ont plus de deux allèles, la somme de toutes les fréquences doit aussi évaluer 1 (100%).

Nous allons maintenant voir comment la fréquence des allèles et des génotypes permet de vérifier s'il y a une évolution en cours dans une population.

## L'équation de Hardy-Weinberg

Une façon de vérifier si la sélection naturelle ou d'autres facteurs causent une évolution à un locus particulier consiste à déterminer ce que serait la composition génétique d'une population s'il n'y avait pas d'évolution à ce locus. On peut alors comparer ce scénario avec les données réellement recueillies sur cette population. S'il n'y a pas de différences, on peut en conclure que la population réelle n'est pas en train d'évoluer. S'il y a des différences, cela signifie que la population réelle pourrait être en train d'évoluer – et on peut alors essayer de découvrir pourquoi.

## L'équilibre de Hardy-Weinberg

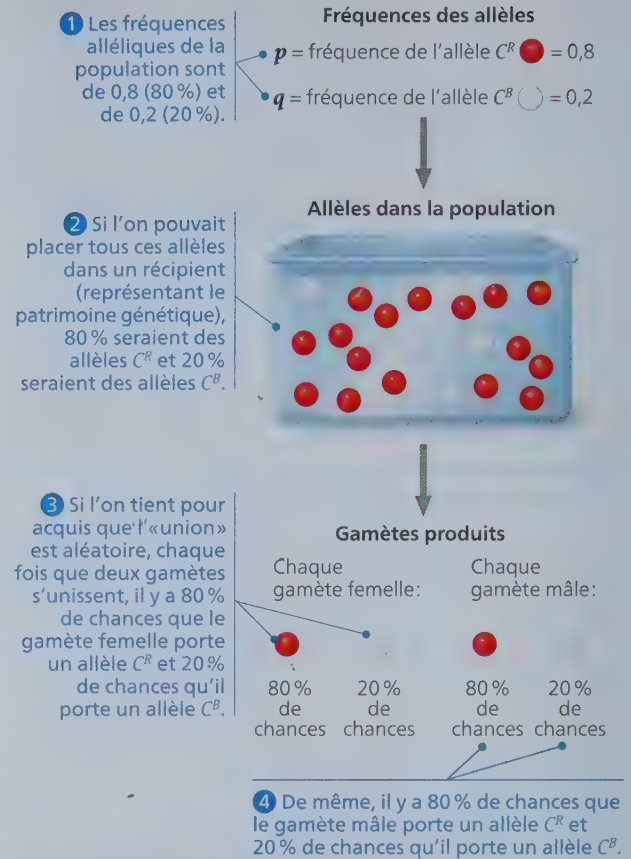
Dans une population qui n'évolue pas, les fréquences alléliques et génotypiques restent constantes de génération en génération, à condition que seules la ségrégation mendélienne et la recombinaison d'allèles soient à l'œuvre. Un tel équilibre génétique est appelé **équilibre de Hardy-Weinberg**, du nom du mathématicien anglais Godfrey Harold Hardy (1877-1947) et du médecin allemand Wilhelm Weinberg (1862-1937) qui l'ont énoncé chacun de leur côté en 1908.

Pour déterminer si une population présente cet équilibre de Hardy-Weinberg, il est utile d'envisager les croisements génétiques d'une nouvelle façon. Nous avons déjà utilisé des grilles de Punnett pour déterminer les génotypes des descendants d'un croisement génétique (voir la figure 14.5). Ici, au lieu de considérer les combinaisons alléliques qui peuvent résulter d'un seul croisement, nous allons plutôt penser à la combinaison des allèles dans tous les croisements qui peuvent avoir lieu dans une population.

Imaginez qu'on mette tous les allèles d'un certain locus de tous les membres d'une population dans un gros bac représentant le patrimoine génétique de cette population pour ce locus (figure 23.7). La « reproduction » se fait par sélection aléatoire des allèles du récipient; des phénomènes quelque peu similaires se produisent dans la nature lorsque des poissons libèrent des gamètes dans l'eau ou que le vent dissémine du pollen (contenant des gamètes mâles végétaux). Lorsqu'on envisage la reproduction comme un processus aléatoire de sélection et de combinaison des allèles qui se trouvent dans le récipient (le patrimoine génétique), on tient en effet pour acquis que l'« union » est le fruit du hasard – autrement dit, que toutes les unions mâle-femelle ont des chances identiques de se produire.

Appliquons cette analogie à la population hypothétique de plantes à fleurs sauvages dont nous parlions plus tôt. Dans cette population de 500 plantes, la fréquence de l'allèle pour les fleurs rouges ( $C^R$ ) est  $p = 0,8$  et la fréquence de l'allèle pour les

▼ **Figure 23.7** La sélection aléatoire des allèles dans un patrimoine génétique.



**FAITES UN DESSIN** ► Dessinez un récipient semblable à celui ci-dessus, mais qui contient six balles blanches plutôt que quatre. Pour que la fréquence de  $C^R$  dans le récipient demeure égale à 0,8, combien de balles rouges celui-ci devrait-il contenir ?

fleurs blanches ( $C^B$ ) est  $q = 0,2$ . On suppose qu'un bac qui renferme les 1 000 exemplaires du gène de la couleur des fleurs de la population contient 800 allèles  $C^R$  et 200 allèles  $C^B$ . En tenant pour acquis que les gamètes sont formés de manière aléatoire parmi les allèles du bac, la probabilité qu'un gamète femelle ou un gamète mâle contienne un allèle  $C^R$  ou un allèle  $C^B$  est égale à la fréquence de ces allèles dans le bac. Comme le montre la figure 23.7, chaque gamète femelle a donc 80% de chances de contenir un allèle  $C^R$  et 20% de chances de contenir un allèle  $C^B$ ; et il en va de même pour chaque gamète mâle.

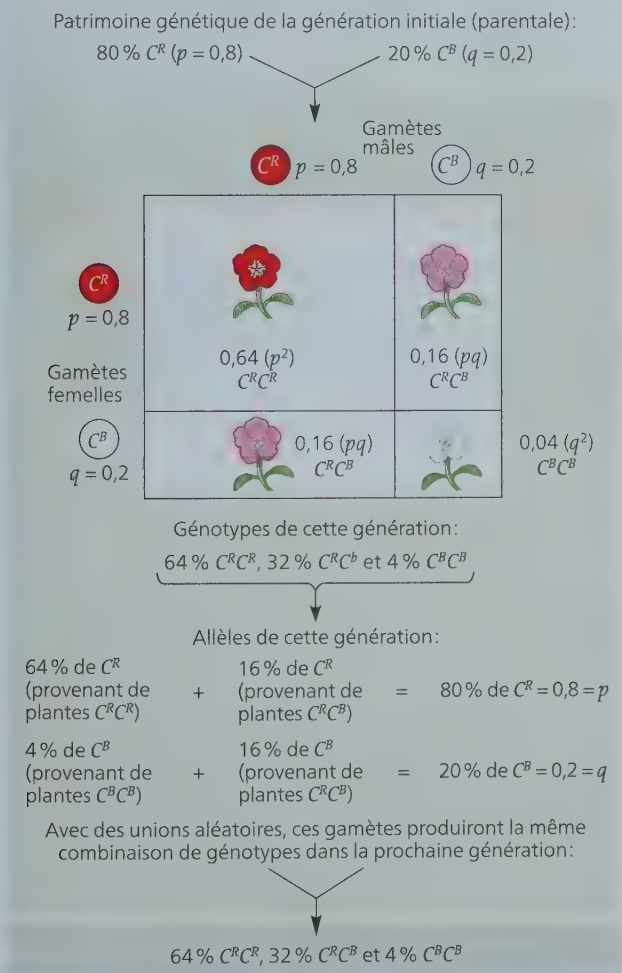
À l'aide de la règle de la multiplication (voir la figure 14.9), nous pouvons maintenant calculer la fréquence des trois génotypes possibles, en supposant la combinaison aléatoire des gamètes mâles et femelles. La probabilité d'une union de deux allèles  $C^R$  parmi l'ensemble des gamètes est de  $p \times p = p^2 = 0,8 \times 0,8 = 0,64$ . Par conséquent, environ 64% des plantes de la génération suivante auront le génotype  $C^R C^R$ . La fréquence des individus  $C^B C^B$ , quant à elle, sera d'environ  $q \times q = q^2 = 0,2 \times 0,2 = 0,04$  ou 4%. Les hétérozygotes  $C^R C^B$  peuvent s'expliquer de deux façons. Si le gamète mâle fournit l'allèle  $C^R$  et que le gamète femelle fournit l'allèle  $C^B$ , les hétérozygotes qui en

résulteront équivaldront à  $p \times q = 0,8 \times 0,2 = 0,16$ , soit 16 % du total. Si le gamète femelle fournit l'allèle  $C^R$  et que le gamète mâle fournit l'allèle  $C^B$ , la fréquence des hétérozygotes qui en résulteront équivaldra à  $p \times q = 0,8 \times 0,2 = 0,16$ , soit 16 % du total. La fréquence de l'hétérozygote équivaut donc à la somme de ces deux possibilités, soit  $pq + qp = 2pq$  ( $0,16 \times 2$ ), ou 32 % des plantes.

Comme le montre la **figure 23.8**, les fréquences génotypiques de la prochaine génération doivent totaliser 1 (100%). Par conséquent, l'équation de l'équilibre de Hardy-Weinberg indique que, sur un locus avec deux allèles, les trois génotypes apparaîtront dans les proportions suivantes :

$$\begin{array}{rcc}
 p^2 & + & 2pq & + & q^2 & = & 1 \\
 \text{Fréquence} & & \text{Fréquence} & & \text{Fréquence} & & \\
 \text{attendue} & & \text{attendue} & & \text{attendue} & & \\
 \text{du génotype} & & \text{du génotype} & & \text{du génotype} & & \\
 C^R C^R & & C^R C^B & & C^B C^B & & 
 \end{array}$$

▼ **Figure 23.8 L'équilibre de Hardy-Weinberg.** Dans notre population de plantes à fleurs sauvages, le patrimoine génétique reste constant d'une génération à l'autre. À eux seuls, les processus mendéliens ne modifient pas les fréquences des allèles ou des génotypes.



**ET SI ?** ► Si la fréquence de l'allèle  $C^R$  est de 60 %, quelles seront les fréquences des génotypes  $C^R C^R$ ,  $C^R C^B$  et  $C^B C^B$  ?

Notez que pour un locus avec deux allèles on ne peut obtenir que trois génotypes (dans notre exemple,  $C^R C^R$ ,  $C^R C^B$  et  $C^B C^B$ ). Par conséquent, la somme des fréquences des trois génotypes doit évaluer 1 (100 %) quelle que soit la population, qu'elle soit ou non en équilibre de Hardy-Weinberg. Il faut se rappeler qu'une population est en équilibre de Hardy-Weinberg seulement si les fréquences génotypiques sont telles que la fréquence observée d'un homozygote est  $p^2$ , celle de l'autre homozygote est  $q^2$ , et celle des hétérozygotes est  $2pq$ . Finalement, comme le montre la figure 23.8, si une population comme notre population de plantes à fleurs sauvages est en équilibre de Hardy-Weinberg et que ses membres continuent de s'accoupler de manière aléatoire d'une génération à l'autre, les fréquences alléliques et génotypiques resteront constantes. Pensons à un jeu de cartes. On a beau battre les cartes d'un paquet plusieurs fois avant chaque distribution, le contenu du paquet reste le même, et jamais il n'y aura plus d'as que de valets. De même, le brassage répété du patrimoine génétique d'une population au fil des générations ne peut en lui-même accroître la fréquence d'un allèle par rapport à un autre.

### Les conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg

L'approche de Hardy-Weinberg décrit une population hypothétique qui n'évolue pas. Cette situation se produit lorsqu'une population répond aux cinq conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg, énumérées dans le **tableau 23.1**. Or, dans la nature, les fréquences alléliques et génotypiques *changent* avec le temps, parce que les cinq conditions qui font qu'une population n'évolue pas sont rarement toutes réunies.

L'absence d'une ou de plusieurs des conditions du tableau 23.1 est courante – et elle entraîne habituellement une évolution –, mais il est également courant que des populations naturelles se retrouvent en équilibre de Hardy-Weinberg pour des gènes

**Tableau 23.1** Les conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg

Condition	Effet de l'absence de la condition
1. Il n'y a pas de mutations.	Le patrimoine génétique est modifié lorsque des mutations se produisent ou s'il y a délétion ou duplication de gènes entiers.
2. L'accouplement se fait de manière aléatoire.	Lorsque des individus s'accouplent avec des partenaires d'un même sous-ensemble de la population, comme des proches parents (autofécondation), le mélange des gamètes ne se fait pas au hasard et la fréquence des génotypes varie. (On appelle <b>panmixie</b> la rencontre aléatoire des individus.)
3. Il n'y a pas de sélection naturelle.	Les fréquences alléliques changent lorsque des individus porteurs de génotypes différents présentent des différences constantes dans leurs chances de survie ou leur succès reproducteur.
4. La taille de la population est extrêmement grande.	Plus la population est petite, plus l'impact du hasard dans les fluctuations des fréquences alléliques d'une génération à l'autre est important – un phénomène appelé <b>dérive génétique</b> .
5. Il n'y a pas de flux génétique.	Le flux génétique, c'est-à-dire le retrait ou l'ajout d'allèles dans une population, peut modifier les fréquences alléliques.

précis. C'est ce qui se produit, par exemple, si la sélection modifie des fréquences alléliques à certains locus, sans affecter les autres. De plus, certaines populations évoluent si lentement que leurs fréquences alléliques et génotypiques ressemblent à celles d'une population qui n'évolue pas.

### Les applications de l'équation de Hardy-Weinberg

L'équation de Hardy-Weinberg sert souvent de test initial pour vérifier si une population est en train d'évoluer (la question 3 de la rubrique « Retour sur le concept 23.2 » en donne un exemple). Mais elle a également des applications médicales, par exemple pour estimer le pourcentage de porteurs de l'allèle d'une maladie héréditaire dans une population. Prenons l'exemple de la phénylcétonurie (PCU), une maladie métabolique qui résulte de l'homozygotie pour un allèle récessif et dont la prévalence varie d'un pays à l'autre (de 1 cas sur 3 000 à 1 cas sur 30 000 nouveau-nés). Par exemple, la Turquie connaît un taux élevé, tandis que la maladie semble exceptionnelle en Finlande et en Thaïlande. Non traitée, la PCU entraîne une déficience intellectuelle et d'autres manifestations graves. Comme l'explique le concept 14.4, un test de dépistage de la PCU est aujourd'hui effectué systématiquement chez les nouveau-nés, car il est possible d'éviter la plupart des symptômes de la maladie grâce à une diète très faible en phénylalanine.

Pour appliquer l'équation de Hardy-Weinberg, on doit tenir pour acquis qu'aucune nouvelle mutation de la PCU ne s'est introduite dans la population (condition 1) et que les individus ne choisissent pas leurs partenaires selon qu'ils sont porteurs ou non de ce gène et évitent la consanguinité (condition 2). On doit aussi ignorer tout effet possible des taux de survie et de reproduction différentiels des génotypes de la PCU (condition 3), de la dérive génétique (condition 4) et du flux génétique des populations immigrantes (condition 5). Ces suppositions sont raisonnables pour les raisons suivantes : le taux de mutation du gène de la PCU est bas et la consanguinité est peu courante en général ; la sélection se réalise seulement contre les rares homozygotes (et seulement si les restrictions alimentaires ne sont pas respectées) ; enfin, les fréquences alléliques des populations immigrantes ne diffèrent pas significativement de celles qu'on observe en Amérique du Nord en général, pour le gène de la PCU.

Si toutes ces suppositions sont fondées, la fréquence des individus nés avec le gène de la PCU dans la population correspondra au  $q^2$  de l'équation de Hardy-Weinberg ( $q^2$  est la fréquence des homozygotes pour cet allèle). Comme cet allèle est récessif, on doit estimer le nombre d'hétérozygotes au lieu de les dénombrer directement, comme nous l'avons fait avec les plantes à fleurs. Si nous considérons qu'il y a 1 cas de PCU sur 10 000 ( $q^2 = 0,0001$ ), la fréquence de l'allèle récessif de la PCU est :

$$q = \sqrt{0,0001} = 0,01$$

On peut connaître à présent la fréquence de l'allèle dominant en appliquant la règle suivante :

$$p = 1 - q = 1 - 0,01 = 0,99$$

Enfin, la fréquence des transmetteurs sains (porteurs sains) – c'est-à-dire des hétérozygotes qui n'ont pas la maladie, mais qui peuvent transmettre leur allèle récessif à leurs enfants – est la suivante :

$$2pq = 2 \times 0,99 \times 0,01 = 0,0198$$

(environ 2 % de la population)

Rappelez-vous qu'on tient pour acquis que la population est en équilibre de Hardy-Weinberg et qu'on obtient ainsi une approximation ; le nombre réel de porteurs peut donc être différent. Cependant, nos calculs indiquent que de nombreux allèles récessifs néfastes pour ce locus et pour d'autres locus se « cachent » dans la population parce qu'ils sont portés par des hétérozygotes sains. Vous pourrez utiliser l'équation de Hardy-Weinberg avec les données fournies dans l'exercice de la rubrique **Habilités scientifiques**.

#### RETOUR SUR LE CONCEPT 23.2

1. Une population compte 700 individus dont 85 possèdent le génotype AA, 320, le génotype Aa, et 295, le génotype aa. Quelles sont les fréquences des allèles A et a ?
2. La fréquence de l'allèle a est de 0,45 dans une population en équilibre de Hardy-Weinberg. Quelles sont les fréquences des génotypes AA, Aa et aa ?
3. **ET SI ?** ► Un locus qui modifie la vulnérabilité à une maladie dégénérative du cerveau a deux allèles, V et v. Dans une population, 16 individus ont un génotype VV, 92, un génotype Vv, et 12, un génotype vv. Cette population est-elle en évolution ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

#### CONCEPT 23.3

### La sélection naturelle, la dérive génétique et le flux génétique peuvent modifier les fréquences alléliques d'une population

Examinons encore une fois les cinq conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg. Toute déviation par rapport à cet équilibre est une source potentielle d'évolution (voir le tableau 23.1). De nouvelles mutations (violation de la condition 1) peuvent modifier les fréquences alléliques, mais, comme les mutations sont rares, le changement sera probablement minime d'une génération à une autre. L'accouplement non aléatoire (violation de la condition 2) peut influencer sur les fréquences relatives des génotypes homozygotes et hétérozygotes, mais il n'a habituellement aucun effet sur les fréquences alléliques. (Les fréquences alléliques peuvent changer si des individus possèdent certains traits héréditaires qui augmentent leurs chances de s'accoupler. Cependant, non seulement l'accouplement n'est alors plus aléatoire, mais la condition 3 [absence de sélection naturelle] ne tient plus.)

Le reste de cette section portera sur les trois principaux mécanismes qui modifient directement les fréquences alléliques et causent un processus évolutif : la sélection naturelle, la dérive génétique et le flux génétique (violation des conditions 3 à 5).

#### La sélection naturelle

La sélection naturelle repose sur le succès différentiel de survie et de reproduction : les individus d'une population présentent

## Utiliser l'équation de Hardy-Weinberg pour interpréter des données et faire des prédictions

### ■ Y A-T-IL ÉVOLUTION DANS UNE POPULATION DE FÈVES DE SOYA ? ■

Une des façons de vérifier si une population évolue consiste à comparer les fréquences génotypiques observées à un certain locus avec celles qu'on peut prédire pour une population qui n'évolue pas en utilisant l'équation de Hardy-Weinberg. Lorsque les fréquences observées s'éloignent des valeurs attendues, on suppose qu'il y a évolution. Dans cet exercice, vous allez vérifier si une population de fèves de soya évolue au regard d'un locus ayant deux allèles, soit  $C^V$  et  $C^J$ , qui déterminent la production de chlorophylle et, donc, la couleur du feuillage.

■ **MÉTHODE** ■ Des étudiants ont semé des graines de soya, puis ils ont compté le nombre de jeunes plants de chaque génotype au jour 7 et au jour 21. Les jeunes plants de chaque génotype se distinguaient à l'œil nu puisque les allèles  $C^V$  et  $C^J$  présentent une dominance incomplète: les feuilles des plants  $C^V C^V$  sont vertes, celles des plants  $C^V C^J$  sont vert jaune et celles des plants  $C^J C^J$  sont jaunes.

### ■ RÉSULTATS ■

Temps (jours)	Nombre de jeunes plants			Total
	Feuilles vertes ( $C^V C^V$ )	Feuilles vert jaune ( $C^V C^J$ )	Feuilles jaunes ( $C^J C^J$ )	
7	49	111	56	216
21	47	106	20	173

### INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- À partir des données relatives aux fréquences génotypiques observées au jour 7, calculez la fréquence de l'allèle  $C^V$  ( $p$ ) et celle de l'allèle  $C^J$  ( $q$ ).

des variations dans leurs caractères héréditaires; ceux qui sont dotés des variations les mieux adaptées à l'environnement ont tendance à laisser une descendance plus nombreuse que les autres.

D'un point de vue génétique, la sélection naturelle fait en sorte que certains allèles se transmettent à la génération suivante dans des proportions qui diffèrent de celles de la génération parentale.

Par exemple, la drosophile (*Drosophila melanogaster*) possède un allèle qui lui confère une résistance à plusieurs insecticides, dont le DDT. Cet allèle avait une fréquence de 0% chez les souches de laboratoire de *D. melanogaster* établies à partir d'individus prélevés dans la nature au début des années 1930, avant l'utilisation du DDT. Cependant, pour les souches établies à partir d'individus prélevés dans la nature après 1960 (quelque 20 ans ou plus après le début de l'utilisation du DDT), la fréquence de l'allèle est de 37%. On peut en déduire que cet allèle est apparu par mutation entre 1930 et 1960 ou bien qu'il était très rare en 1930, s'il était déjà présent. Dans les deux cas, l'augmentation de fréquence de cet allèle s'explique probablement par le fait que le



- Maintenant, utilisez l'équation de Hardy-Weinberg ( $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ ) pour calculer les fréquences attendues des génotypes  $C^V C^V$ ,  $C^V C^J$  et  $C^J C^J$  pour une population en équilibre de Hardy-Weinberg.
- Calculez les fréquences des génotypes  $C^V C^V$ ,  $C^V C^J$  et  $C^J C^J$  observées au jour 7, puis comparez-les aux fréquences que vous avez calculées à la question 2. La population de jeunes plants est-elle en équilibre de Hardy-Weinberg au jour 7 ou évolue-t-elle? Expliquez votre raisonnement et indiquez quels génotypes, le cas échéant, semblent avantagés ou désavantagés par la sélection naturelle.
- Calculez les fréquences des génotypes  $C^V C^V$ ,  $C^V C^J$  et  $C^J C^J$  observées au jour 21, puis comparez-les aux fréquences que vous avez calculées à la question 2 ainsi qu'aux fréquences observées au jour 7. La population de jeunes plants est-elle en équilibre de Hardy-Weinberg au jour 21, ou évoque-t-elle une tendance vers l'évolution? Expliquez votre raisonnement et indiquez s'il y a lieu quels génotypes semblent avantagés ou désavantagés par la sélection naturelle.
- Les individus homozygotes pour l'allèle  $C^J C^J$  ne peuvent pas produire de chlorophylle. La capacité d'effectuer la photosynthèse devient plus importante à mesure que les plants grandissent et commencent à libérer la réserve de nourriture initialement stockée dans la graine dont ils proviennent. Formulez une hypothèse qui explique les données des jours 7 et 21. À partir de cette hypothèse, préisez de quelle façon les fréquences des allèles  $C^V$  et  $C^J$  changeront après le jour 21.

DDT est une substance très toxique et par une forte pression de sélection chez les populations de mouches qui y sont exposées.

Comme le montre l'exemple de *D. melanogaster*, un allèle qui confère une résistance à un insecticide aura une fréquence accrue dans une population exposée à cet insecticide. De tels changements ne relèvent pas de la coïncidence. En favorisant constamment certains allèles plutôt que d'autres, la sélection naturelle peut entraîner une **évolution adaptative**, un processus par lequel certains traits favorisant la survie ou la reproduction tendent à être de plus en plus fréquents avec le temps. Nous reviendrons sur ce processus plus loin dans ce chapitre.

## La dérive génétique

Si vous lancez une pièce de monnaie à 1 000 reprises et que vous obtenez 700 fois le côté face et 300 fois le côté pile, vous soupçonneriez votre pièce de présenter un défaut. Mais si vous vous contentez de la lancer 10 fois et que vous obtenez 7 fois le côté face et 3 fois le côté pile, vous ne vous posez pas de questions. Pourquoi? Parce que plus un échantillon est petit, plus grande

est la probabilité de déviation par rapport à un résultat attendu (dans le cas présent, obtenir un nombre égal de pile et de face). De la même façon, des phénomènes aléatoires peuvent faire fluctuer les fréquences alléliques de manière imprévisible d'une génération à l'autre, en particulier dans les petites populations – un processus appelé **dérive génétique**.

La **figure 23.9** modélise la façon dont la dérive génétique pourrait influencer sur une petite population de nos fameuses plantes à fleurs. Dans cet exemple, un allèle disparaît du patrimoine génétique, mais le fait que ce soit l'allèle  $C^B$  qui disparaisse plutôt que l'allèle  $C^R$  relève du hasard. Ce type de changement imprévisible des fréquences alléliques peut s'expliquer par des phénomènes aléatoires associés à la survie ou à la reproduction. Par exemple, un gros animal comme un original pourrait avoir piétiné et détruit les trois individus  $C^B C^B$  de la génération 2, augmentant ainsi les chances que seul l'allèle  $C^R$  se transmette à la génération suivante. Les fréquences alléliques peuvent également varier en raison de phénomènes liés à la fécondation. Supposons par exemple que deux individus de génotype  $C^R C^B$  n'aient eu que peu de descendants; par pur hasard, chaque couple de gamètes qui a produit des descendants pourrait avoir été porteur de l'allèle  $C^R$ , mais pas de l'allèle  $C^B$ .

Certaines circonstances entraînent une dérive génétique qui a des effets considérables sur la population. C'est le cas par exemple de l'effet fondateur et de l'effet de goulot d'étranglement.

### L'effet fondateur

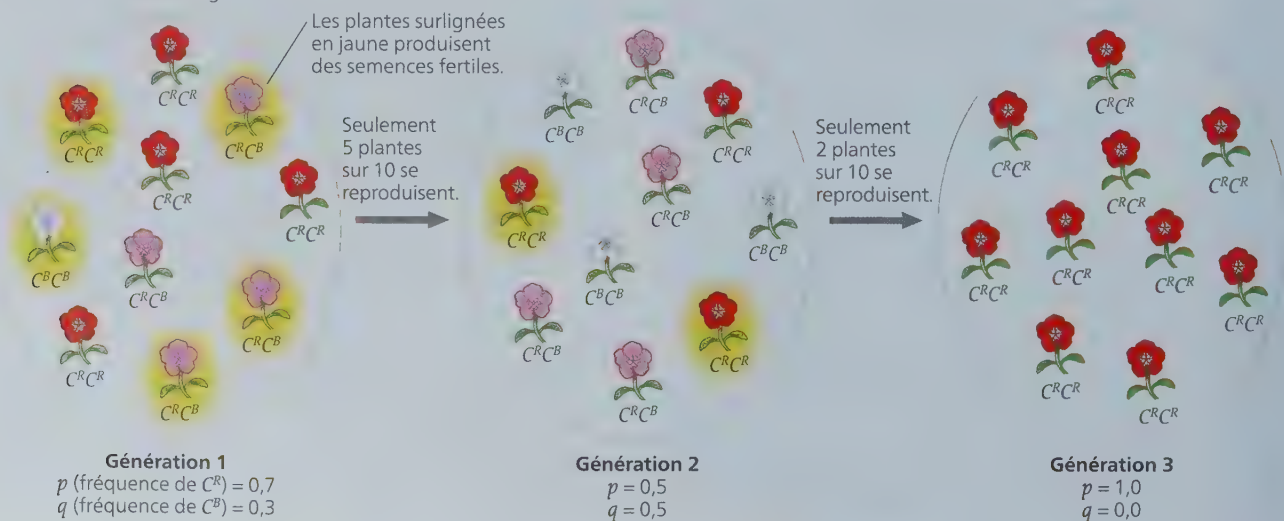
Lorsqu'ils sont isolés de leur population, des individus peuvent s'implanter et former une nouvelle population dont le patrimoine génétique différera de celui de la population d'origine. Ce phénomène, qu'on appelle l'**effet fondateur**, s'observe par exemple lorsque quelques membres d'une population végétale passent d'une île à une autre lors d'une tempête. Si la tempête

transporte par hasard certains individus (et leurs allèles) de la population source, mais pas d'autres, cela peut produire une dérive génétique.

L'effet fondateur explique probablement la fréquence relativement élevée de certains troubles héréditaires observés dans les populations humaines isolées. Par exemple, en 1814, 15 colons britanniques ont fondé l'établissement britannique de Tristan da Cunha, un archipel de l'Atlantique à mi-chemin entre l'Afrique et l'Amérique du Sud. L'un des colons portait l'allèle récessif de la rétinopathie pigmentaire, une forme progressive de cécité atteignant les homozygotes. Sur les 240 descendants vivant encore dans l'archipel à la fin des années 1960, 4 étaient atteints de rétinopathie et au moins 9 autres étaient des porteurs sains. Aujourd'hui encore, la fréquence de cet allèle est 10 fois plus élevée à Tristan da Cunha que dans les populations d'origine des colons fondateurs. Dans les régions de Charlevoix et du Saguenay–Lac-Saint-Jean, au Québec, les cas de dystrophie myotonique sont plus fréquents que la moyenne. La dystrophie myotonique est une maladie génétique à transmission autosomique dominante qui se manifeste, en partie et à des degrés variables, par des atteintes oculaires, musculaires et endocriniennes, par un rythme cardiaque irrégulier et par des troubles neurologiques parfois associés à une légère déficience intellectuelle. Dans ces régions, on compte 189 cas de dystrophie myotonique sur 100 000 habitants, contre 4 sur 100 000 en Europe. Cet écart considérable s'explique par une fréquence supérieure à la normale de l'allèle de la dystrophie myotonique au sein de la très petite population colonisatrice ayant quitté la Vendée et la Charente-Maritime, en France, pour s'établir au Québec. Précisons ici que l'effet fondateur ne modifie pas uniquement la fréquence d'allèles responsables de maladies héréditaires; il touche aussi celle de nombreux allèles déterminant des traits moins évidents.

▼ **Figure 23.9** La dérive génétique. Cette petite population de plantes à fleurs sauvages a une taille stable de 10 individus. Seules les cinq plantes de la génération 1 (celles surlignées en jaune) produisent des semences fertiles (cela pourrait arriver si, par hasard, ces cinq plantes étaient les seules à pousser à un endroit où elles trouvent suffisamment de nutriments pour soutenir la production d'une descendance). Toujours par hasard, seulement deux plantes de la génération 2 laissent des semences fertiles. L'allèle  $C^B$  augmente à la génération 2, puis est réduit à zéro à la génération 3.

**HABILITÉS VISUELLES** ► À partir de ce schéma, résumez la façon dont la fréquence de l'allèle  $C^B$  change avec le temps.



## L'effet de goulot d'étranglement

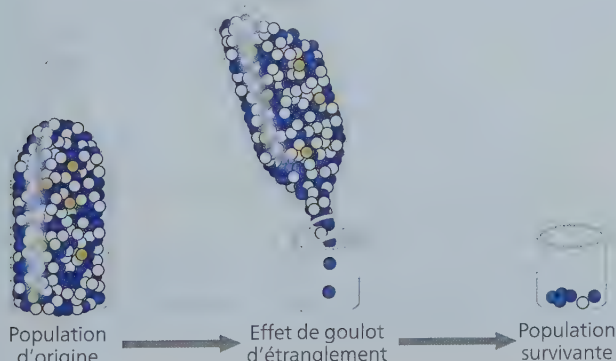
Un changement environnemental soudain, comme un feu ou une inondation, peut réduire radicalement la taille d'une population, et produire un **effet de goulot d'étranglement**, ainsi nommé parce que la population passe dans un goulot étroit qui diminue sa taille (**figure 23.10**). Le hasard peut faire que certains allèles soient surreprésentés, alors que d'autres seraient sous-représentés; certains pourraient même disparaître complètement. La dérive génétique continuera d'avoir une influence importante sur le patrimoine génétique pendant de nombreuses générations, jusqu'à ce que la population redevienne suffisamment nombreuse pour que les fluctuations attribuables au hasard aient moins de portée. Mais même lorsqu'une population qui est passée par un goulot d'étranglement retrouve sa taille d'origine, son taux de variation génétique peut rester longtemps faible (en raison des allèles fixés); c'est un héritage de la dérive génétique qu'elle a connue lorsqu'elle était de petite taille. L'action des humains peut provoquer de sérieux goulots d'étranglement chez certaines espèces, comme le montre l'exemple qui suit.

## Étude de cas : l'effet de la dérive génétique sur le tétras des prairies

Des millions de téttras des prairies (*Tympanuchus cupido*) vivaient autrefois dans les prairies de l'Illinois. Cependant, à mesure que les humains se sont mis à cultiver ces territoires ou à les transformer pour d'autres usages durant les 19<sup>e</sup> et 20<sup>e</sup> siècles, le nombre de ces oiseaux a dégringolé (**figure 23.11a**). En 1993, il ne restait plus qu'une cinquantaine d'individus. Ces survivants présentaient un taux très faible de variation génétique, et moins de 50% de leurs œufs arrivaient à éclosion, soit beaucoup moins que dans les populations plus importantes du Kansas et du Nebraska (**figure 23.11b**).

Ces données semblent indiquer que, sous l'effet du goulot d'étranglement, la dérive génétique peut avoir entraîné une perte de variation génétique et une augmentation de la fréquence des allèles nuisibles. Pour vérifier cette hypothèse, des

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



chercheurs ont extrait l'ADN de 15 spécimens de téttras des prairies de l'Illinois conservés dans des musées. De ces 15 oiseaux, 10 avaient été prélevés dans les années 1930, lorsque l'Illinois comptait encore 25 000 téttras des prairies, et les 5 autres dans les années 1960, alors qu'il en restait encore un millier. En étudiant l'ADN de ces spécimens, les chercheurs ont pu obtenir une valeur de référence minimale pour estimer la variation génétique déjà présente dans la population des téttras des prairies avant qu'elle ne soit réduite à quelques oiseaux. Cette valeur de référence est une information clé dont on ne dispose habituellement pas dans les cas de goulot d'étranglement.

Les chercheurs ont étudié six locus et ont découvert que la population de 1993 avait moins d'allèles par locus que la population de l'Illinois d'avant le goulot d'étranglement et que les populations actuelles du Kansas et du Nebraska (voir la figure 23.11b). La dérive génétique avait donc réduit la variation génétique de la petite population de 1993, comme le prédisait l'hypothèse; elle avait peut-être aussi augmenté la fréquence des allèles nuisibles, expliquant ainsi le faible taux d'éclosion

▼ **Figure 23.11** La dérive génétique et la perte de variation génétique.



(a) En Illinois, la population des téttras des prairies est passée de plusieurs millions dans les années 1800 à moins de 50 oiseaux en 1993.

Endroit	Taille de la population	Nombre d'allèles par locus	Pourcentage d'œufs éclos
Illinois			
1930-1960	1 000-25 000	5,2	93
1993	<50	3,7	<50
Kansas, 1998 (pas de goulot d'étranglement)	750 000	5,8	99
Nebraska, 1998 (pas de goulot d'étranglement)	75 000-200 000	5,8	96

(b) Dans la petite population de l'Illinois, la dérive génétique a produit une chute du nombre d'allèles par locus et du pourcentage des œufs qui parvenaient à éclore.

des œufs. Pour atténuer ces effets nuisibles, on a introduit 271 oiseaux des États voisins dans la population de l'Illinois sur une période de quatre ans. Cette stratégie a été couronnée de succès : de nouveaux allèles ont pénétré dans la population, et le taux d'éclosion des œufs a grimpé à 90%. Les études sur les téttras des prairies de l'Illinois montrent la puissance des effets de la dérive génétique dans de petites populations et permettent d'espérer que ces effets peuvent être renversés, au moins dans certaines populations.

## Les effets de la dérive génétique: un résumé

Les exemples que nous venons de décrire mettent en lumière quatre points clés :

- 1. La dérive génétique est considérable dans les petites populations.** Des phénomènes aléatoires peuvent entraîner une surreprésentation ou une sous-représentation d'un allèle dans la génération suivante. De tels phénomènes aléatoires se produisent dans les populations de toutes les tailles, mais ils ont tendance à ne modifier substantiellement les fréquences alléliques que dans les petites populations.
- 2. La dérive génétique peut entraîner un changement aléatoire des fréquences alléliques.** En raison de la dérive génétique, la fréquence d'un allèle peut augmenter une année et diminuer l'année suivante ; la variation d'une année à l'autre est imprévisible. Par conséquent, contrairement à la sélection naturelle, qui favorise certains allèles au détriment de certains autres dans un environnement donné, la dérive génétique modifie les fréquences alléliques de manière aléatoire au fil du temps.
- 3. La dérive génétique peut réduire la variation génétique dans les populations.** En faisant fluctuer aléatoirement les fréquences alléliques au fil du temps, la dérive génétique peut éliminer certains allèles dans une population. Comme l'évolution repose sur la variation génétique, une telle perte peut influencer sur l'efficacité avec laquelle la population s'adapte à un changement environnemental.
- 4. La dérive génétique peut aussi entraîner la fixation d'allèles dommageables.** En raison de la dérive génétique, des allèles qui ne sont ni nuisibles ni bénéfiques peuvent disparaître ou se fixer (avoir une fréquence de 100%), au gré du hasard. Dans les très petites populations, la dérive génétique peut aussi contribuer à la fixation d'allèles quelque peu nuisibles. Lorsque cela se produit, la survie de la population peut être menacée (comme c'est arrivé dans le cas du téttras des prairies).

## Le flux génétique

La modification des fréquences alléliques ne dépend pas uniquement de la sélection naturelle et de la dérive génétique. Elle est également influencée par le **flux génétique**, c'est-à-dire l'échange d'allèles entre différentes populations en raison de la migration d'individus fertiles ou de leurs gamètes. Imaginons que la population hypothétique de plantes à fleurs sauvages décrite un peu plus haut côtoie une population nouvellement établie composée principalement d'individus à pétales blancs ( $C^B C^B$ ). Il se pourrait que les insectes pollinisateurs de ces fleurs

apportent du pollen de cette population à notre population initiale ; les allèles  $C^B$  nouvellement introduits modifieront alors les fréquences alléliques de la génération suivante. Comme les allèles s'échangent entre des populations, le flux génétique tend à réduire les différences génétiques entre les populations. En fait, s'il est assez important, le flux génétique peut fondre deux populations pour n'en faire qu'une seule – avec un seul et même patrimoine génétique.

Les échanges d'allèles par flux génétique peuvent aussi influencer sur l'adaptation des populations à des conditions environnementales locales. Par exemple, les populations insulaires et continentales de la couleuvre d'eau du lac Érié (*Nerodia sipedon*) présentent des motifs distincts : presque tous les individus des régions continentales de l'Ohio ou de l'Ontario portent des rayures très apparentes, tandis que la majorité des individus vivant sur les îles n'en ont pas ou très peu (**figure 23.12**). Les rayures sont un trait héréditaire déterminé par quelques locus. (Les allèles codant pour la présence de rayures sont dominants par rapport aux allèles codant pour l'absence de rayures.) Sur les îles du lac Érié, les couleuvres d'eau vivent sur des rivages rocaillieux, tandis que dans les régions continentales, elles vivent dans des marais. Dans les habitats insulaires, les couleuvres sans rayures se camouflent plus facilement que celles portant des rayures, et leur taux de survie est donc plus élevé que celui des couleuvres portant des rayures.

Ces données indiquent que les individus dépourvus de rayures sont avantagés par la sélection naturelle dans les populations insulaires. On pourrait donc s'attendre à ce que *tous* les individus des îles ne portent pas de rayures. Pourquoi n'en est-il pas ainsi ? La réponse réside dans le flux génétique provenant des régions continentales. Bon an mal an, de 3 à 10 couleuvres d'eau habitant sur le continent nagent jusqu'à une des îles et se joignent aux populations qui y vivent. Ces migrants transfèrent alors les allèles des rayures (issus des populations continentales qui ont presque toutes des rayures) aux populations insulaires. À cause de ce flux génétique constant, la sélection naturelle n'a pas fait disparaître tous les allèles de rayures dans les populations insulaires, ce qui les empêche d'être totalement adaptées aux conditions locales.

Le flux génétique peut également apporter des allèles qui améliorent la capacité d'adaptation de certaines populations à des conditions locales. Ainsi, le flux génétique a contribué à la propagation dans le monde entier de plusieurs allèles de résistance aux insecticides chez le moustique *Culex pipiens*, vecteur du virus du Nil et d'autres maladies. Comme la signature génétique de chacun de ces allèles est unique, les chercheurs sont en mesure de documenter son apparition dans une ou plusieurs régions géographiques. Dans leur population d'origine, la fréquence de ces allèles s'est accrue parce qu'ils rendaient ces insectes résistants aux insecticides. Ces allèles se sont ensuite transmis à de nouvelles populations et, là encore, la sélection naturelle est à l'origine de l'accroissement de leur fréquence.

Finalement, le flux génétique est devenu un agent de changement évolutif de plus en plus important dans les populations humaines. De nos jours, les humains se déplacent plus librement qu'autrefois dans le monde. L'accouplement entre membres de populations qui autrefois avaient peu de contacts est donc devenu plus courant, ce qui donne lieu à un échange d'allèles et à une réduction des différences génétiques entre ces populations.

▼ **Figure 23.12** Le flux génétique et l'adaptation locale des couleuvres d'eau du lac Érié (*Nerodia sipedon*). Des chercheurs ont attribué des lettres aux variations des rayures chez les populations de *N. sipedon*: la lettre A représente les rayures très prononcées, les lettres B et C les rayures moyennement prononcées, et la lettre D, l'absence de rayures. Les rayures sont avantageuses pour le camouflage dans les environnements continentaux, tandis que l'absence de rayures est avantageuse dans les environnements insulaires. Toutefois, le flux génétique provenant du continent entraîne la persistance des rayures dans les populations insulaires.



3. **ET SI ?** ► Supposons que deux populations de plantes s'échangent du pollen et des graines. Dans une des populations, les individus qui ont le génotype AA sont plus nombreux (9 000 AA, 900 Aa, 100 aa), tandis que dans l'autre population, ils sont les moins nombreux (100 AA, 900 Aa, 9 000 aa). Si aucun des allèles n'a d'avantage sélectif, qu'advient-il avec le temps des fréquences alléliques et génotypiques de ces populations ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **23.4**

## La sélection naturelle est le seul mécanisme qui entraîne une évolution adaptative constante

L'évolution par la sélection naturelle est un mélange de hasard et de « tri » : d'une part, le hasard intervient dans l'apparition de nouvelles variations génétiques (telles que les mutations) ; d'autre part, le tri entre en jeu lorsque la sélection naturelle favorise certains allèles plutôt que d'autres. En raison de ce dernier processus, le résultat de la sélection naturelle n'est pas aléatoire. La sélection naturelle accroît constamment les fréquences alléliques qui confèrent un avantage reproductif et entraîne donc une évolution adaptative.

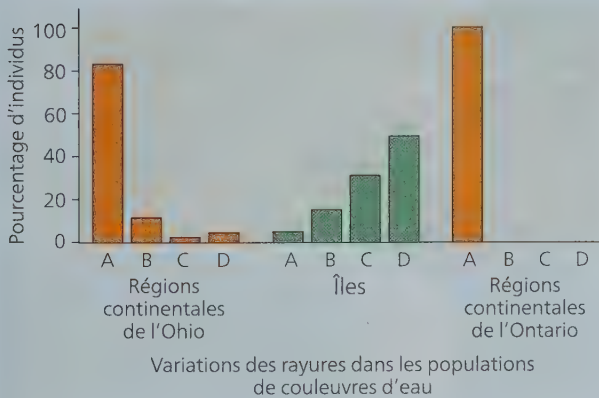
### La sélection naturelle: une étude détaillée

Pour voir comment la sélection naturelle entraîne l'évolution adaptative, commençons par examiner le concept de la valeur d'adaptation et les différentes façons dont la sélection naturelle s'exerce sur le phénotype d'un organisme.

#### La valeur d'adaptation

Pour décrire la sélection naturelle, on emploie souvent les expressions *lutte pour l'existence* et *survie du plus apte*, mais ces formules peuvent être trompeuses si on les interprète comme une lutte mettant des individus en concurrence directe. Il existe effectivement des espèces dont certains individus, généralement les mâles, luttent pour le privilège de s'accoupler. Toutefois, le succès reproducteur s'obtient souvent d'une manière plus subtile et dépend de nombreux facteurs autres que la lutte pour la femelle ou le mâle avec qui s'accoupler. Par exemple, une bernache qui se nourrit plus efficacement que ses voisines pourra emmagasiner plus d'énergie qu'elles et, par conséquent, produire un plus grand nombre d'œufs. De même, certains papillons de nuit engendrent en moyenne plus de descendants que d'autres membres de la même population, parce que la couleur de leur corps les dissimule mieux et qu'ils courent moins de risques d'être repérés par des prédateurs. Ces exemples montrent comment, dans un environnement donné, certains caractères peuvent accroître la **valeur d'adaptation**, c'est-à-dire la contribution d'un individu au patrimoine génétique de la génération suivante par rapport à la contribution d'autres individus.

Même si on parle souvent de la valeur d'adaptation d'un génotype, souvenez-vous que l'entité soumise à la sélection naturelle est l'organisme en entier, et non le génotype sous-jacent. Par conséquent, la sélection agit plus directement sur le



**ET SI ?** ► Imaginez que des événements météorologiques importants ont fait diminuer la taille des populations insulaires, sans toutefois avoir d'effet sur la taille des populations continentales. De quelle façon le flux génétique provenant du continent influencerait-il sur les variations de rayures des populations insulaires ? Expliquez votre réponse.

RETOUR SUR LE CONCEPT **23.3**

1. Dans quelle mesure la sélection naturelle est-elle plus « prévisible » que la dérive génétique ?
2. Quelle est la différence entre la dérive génétique et le flux génétique quant à (a) la façon dont ils se produisent et (b) leur incidence sur la variation génétique future d'une population ?

phénotype que sur le génotype; elle n'agit qu'indirectement sur le génotype, en favorisant ou en défavorisant sa transmission, selon le phénotype qu'il encode.

**La sélection directionnelle, la sélection divergente et la sélection stabilisante**

Suivant les phénotypes favorisés dans une population qui évolue, on distingue trois modes de sélection naturelle: la sélection directionnelle, la sélection divergente et la sélection stabilisante.

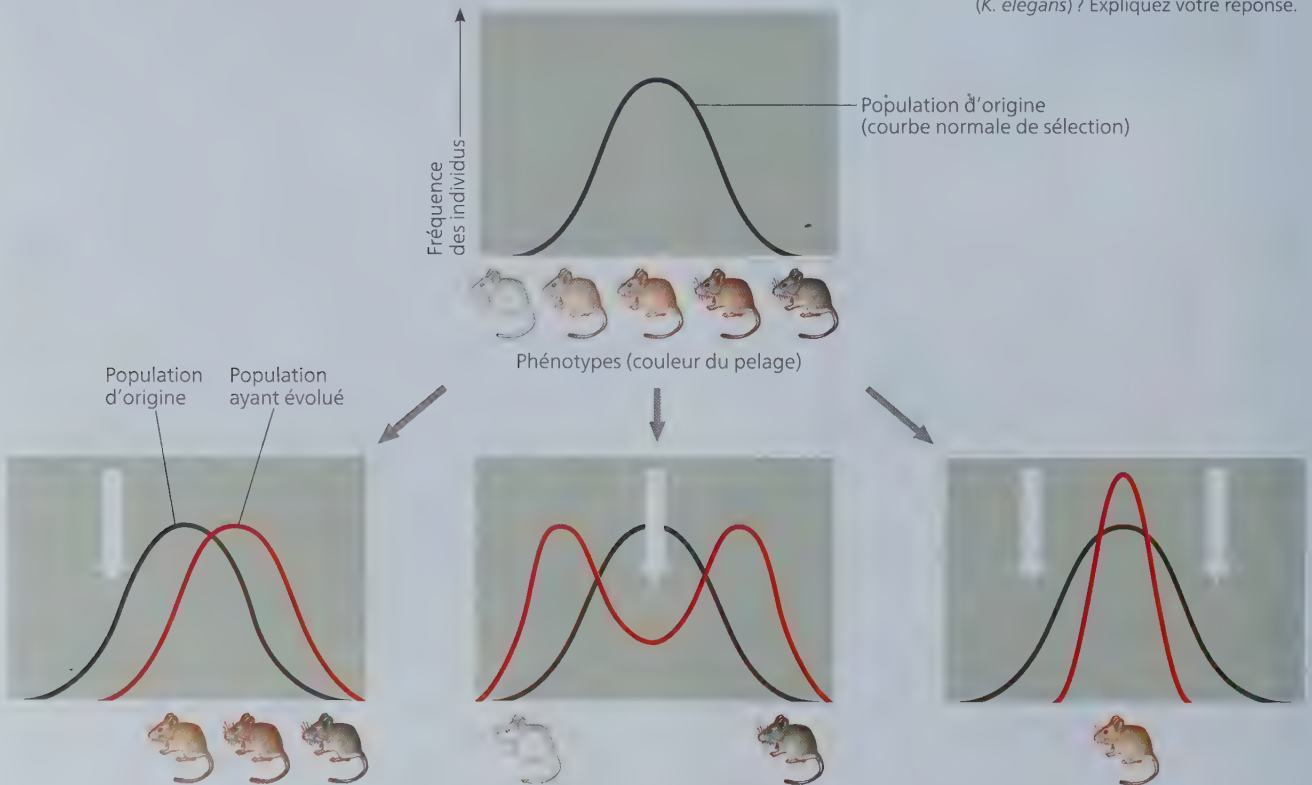
La **sélection directionnelle** se produit lorsque les conditions favorisent les individus qui affichent un phénotype extrême, déplaçant la courbe de fréquence du caractère phénotypique dans une direction ou l'autre (figure 23.13a). La sélection directionnelle est fréquente lorsque le milieu où habite une population subit des changements ou que des membres d'une population émigrent dans un nouvel habitat différent

de leur habitat d'origine. Par exemple, une augmentation de la taille des graines disponibles pour se nourrir a amené un accroissement de l'épaisseur du bec dans une population de géospizes des Galápagos (voir la figure 23.2).

La **sélection divergente** ou disruptive (figure 23.13b) se produit lorsque les conditions environnementales procurent un net avantage aux phénotypes extrêmes, aux dépens des phénotypes intermédiaires. Par exemple, au Cameroun, il existe une population de pyrénestes ponceau (*Pyrenestes ostrinus*), un granivore au ventre noir, qui comprend des individus à gros bec et d'autres à petit bec. Les individus à petit bec se nourrissent surtout de graines molles, tandis que les individus à gros bec consomment principalement des graines dures. On peut supposer que la sélection naturelle élimine les individus à bec moyen, qui broient les deux genres de graines avec peu d'efficacité: ces individus ont une valeur d'adaptation moindre.

▼ **Figure 23.13 Les modes de sélection naturelle.** Ces illustrations indiquent trois modalités possibles de l'évolution d'une population imaginaire de souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) qui présentent une variation héréditaire pour la couleur du pelage. Les graphiques montrent les changements qui se produisent au fil du temps dans la fréquence des individus dont la couleur du pelage est différente. Les flèches blanches symbolisent l'action exercée par la sélection naturelle contre certains phénotypes.

**FAITES DES LIENS** ▶ Révisez la figure 22.13. Quel mode de sélection était à l'œuvre chez les punaises à épaules chez les punaises à épaules rouges (*J. haematoloma*) qui se nourrissaient sur le savonnier (*K. elegans*)? Expliquez votre réponse.



**(a) La sélection directionnelle** modifie la composition générale de la population en favorisant les phénotypes situés à une seule extrémité de la distribution. Dans ce cas-ci, elle favorise les individus plus sombres, parce que ceux-ci vivent entre les roches foncées, ce qui les camoufle des prédateurs.

**(b) La sélection divergente** favorise les deux phénotypes extrêmes: les fréquences relatives des souris sylvestres au pelage très clair et très foncé ont augmenté. Ces individus ont colonisé un habitat hétérogène, par exemple un sol jonché de roches très foncées ou très pâles, ce qui désavantage les souris aux couleurs intermédiaires.

**(c) La sélection stabilisante** élimine les phénotypes extrêmes de la population et favorise les individus aux couleurs intermédiaires. Si le milieu se compose de roches de couleur neutre (ni très foncées, ni très pâles), les souris très foncées ou très pâles seront désavantagées par la sélection.

La **sélection stabilisante** ou normalisante (**figure 23.13c**) élimine les phénotypes extrêmes et favorise ceux qui sont intermédiaires. Ce mode de sélection naturelle réduit les variations et maintient le statu quo relatif à un phénotype particulier. Par exemple, à la naissance, la masse de la majorité des humains se situe entre 3 et 4 kg; le taux de mortalité est plus élevé chez les bébés beaucoup plus légers ou beaucoup plus lourds que la moyenne.

Bien que nous parlions de trois modes de sélection naturelle, le mécanisme fondamental est le même: la sélection naturelle favorise les individus dotés de caractères phénotypiques héréditaires qui leur assurent le plus grand succès reproducteur.

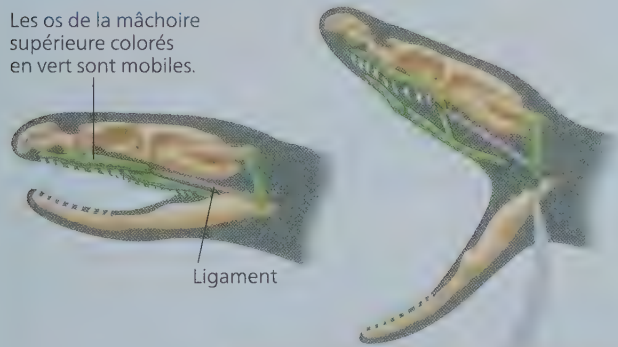
## Le rôle clé de la sélection naturelle dans l'évolution adaptative

Il existe d'innombrables exemples d'adaptation des organismes à leur milieu, dont certains sont particulièrement frappants. Ainsi, certaines pieuvres ont la capacité de changer rapidement de couleur pour se fondre dans divers décors. Autre exemple: les mâchoires remarquables des serpents (**figure 23.14**) leur permettent d'avaler des proies beaucoup plus grosses que leur propre tête (un exploit qui équivaldrait pour un humain à avaler un melon d'eau entier!). D'autres types d'adaptation, comme cette enzyme qui fonctionne plus efficacement dans les environnements très chauds, peuvent être moins spectaculaires visuellement, mais tout aussi importants pour la survie et la reproduction.

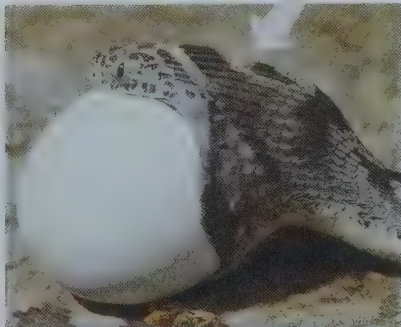
De telles adaptations peuvent apparaître graduellement avec le temps à mesure que la sélection naturelle accroît la fréquence des allèles qui favorisent la survie et la reproduction. L'adéquation entre une espèce et son environnement s'améliore à mesure

### ▼ Figure 23.14 Les mâchoires aux os mobiles des serpents.

Les os de la mâchoire supérieure colorés en vert sont mobiles.



Les os crâniens de la plupart des vertébrés terrestres sont rattachés les uns aux autres de manière assez rigide, ce qui limite leur mouvement. Mais chez la plupart des serpents, la mâchoire supérieure comporte des os mobiles, ce qui leur permet d'avaler des aliments beaucoup plus gros que leur tête.



que la proportion d'individus dotés des caractères favorables augmente, ce qui signifie qu'il y a une évolution adaptative. Cependant, les composants physiques et biologiques de l'environnement des organismes peuvent changer avec le temps. Autrement dit, la «bonne adéquation» entre un organisme et son milieu peut devenir une cible mouvante, faisant de l'évolution adaptative un processus dynamique continu. Les conditions environnementales peuvent également différer d'un endroit à un autre et faire en sorte que les allèles favorisés ne seront pas les mêmes partout. Lorsqu'il en est ainsi, la sélection naturelle peut déboucher sur des différences génétiques entre les populations d'une même espèce.

Qu'en est-il de la dérive génétique et du flux génétique? En fait, tous deux peuvent accroître les fréquences des allèles qui améliorent la survie ou la reproduction, mais aucun des deux ne le fait de manière constante. La dérive génétique peut faire augmenter la fréquence d'un allèle légèrement avantageux, mais elle peut aussi la faire diminuer. De même, le flux génétique peut introduire aussi bien des allèles avantageux que désavantageux. La sélection naturelle est le seul mécanisme de l'évolution qui mène constamment à une évolution adaptative.

## La sélection sexuelle

Charles Darwin a été le premier à étudier les répercussions de la **sélection sexuelle**, un processus qui fait que les individus dotés de certaines caractéristiques héréditaires sont plus susceptibles que d'autres de trouver des partenaires. Ce type de sélection peut donner lieu au **dimorphisme sexuel**, qui s'exprime par des différences marquées dans les caractères sexuels secondaires entre mâles et femelles de la même espèce (**figure 23.15**). Ces différences touchent notamment la taille, la couleur, l'ornementation et le comportement.

Comment la sélection sexuelle fonctionne-t-elle? De plusieurs façons. La **sélection intrasexuelle** est la sélection qui a lieu entre des individus de même sexe et qui passe par la concurrence directe pour gagner les faveurs d'un partenaire de sexe opposé. Ainsi, chez plusieurs espèces, un mâle seul exerce son emprise sur un groupe de femelles et empêche les autres mâles de s'accoupler avec elles. Pour défendre son statut, ce mâle

### ▼ Figure 23.15 Le dimorphisme sexuel et la sélection sexuelle.

Le paon et la paonne ont un dimorphisme sexuel extrême. Il y a sélection intrasexuelle entre les mâles concurrents, suivie d'une sélection intersexuelle lorsque les femelles choisissent parmi les mâles les plus éclatants.



doit parfois combattre et vaincre les mâles plus petits, plus faibles ou moins acharnés que lui, mais le plus souvent il se livre à des parades nuptiales ritualisées qui découragent ses rivaux et lui évitent des blessures qui diminueraient sa valeur d'adaptation (voir la figure 51.16). La sélection intrasexuelle existe également entre les femelles de diverses espèces, notamment le maki catta ou maki mococo (*Lemur catta*) et l'anguille vésarde ou syphonostome (*Syngnathus typhle*).

La **sélection intersexuelle**, quant à elle, passe par une prédilection qu'ont les partenaires d'un des deux sexes (généralement les femelles) pour leurs éventuels partenaires de sexe opposé. Dans de nombreux cas, il semble que les femelles préfèrent les mâles qui possèdent les traits les plus éclatants ou le comportement le plus impressionnant (voir la figure 23.15). Ce genre de manifestation a d'ailleurs intrigué Darwin. Bien sûr, les caractéristiques éclatantes du comportement mâle facilitent l'obtention des faveurs d'une femelle. Cependant, en d'autres circonstances, elles ne présentent aucune valeur d'adaptation et peuvent même comporter certains risques. Ainsi, un plumage éclatant peut rendre les oiseaux mâles plus visibles pour leurs prédateurs, et donc plus vulnérables. Toutefois, si des caractères sexuels secondaires aident des mâles à s'accoupler et que cet avantage l'emporte sur le risque, alors le plumage éclatant et la préférence de la femelle pour celui-ci se maintiendront pour la plus darwinienne des raisons : ils favorisent le succès reproducteur.

Comment les préférences des femelles pour certaines caractéristiques mâles ont-elles commencé à évoluer au départ ? L'une des hypothèses est que les femelles préfèrent des caractères mâles corrélés avec de « bons gènes ». Si le caractère que préfèrent les femelles est indicatif de la qualité de la totalité du matériel génétique, la fréquence de ce caractère ainsi que la préférence qu'il inspire à la femelle devraient augmenter. La **figure 23.16** décrit une expérience sur des rainettes verticelles qui a permis de vérifier cette hypothèse. D'autres chercheurs ont montré que chez plusieurs espèces d'oiseaux les caractères préférés des femelles sont reliés à la santé générale du mâle. Ici

aussi la préférence des femelles semble être basée sur des caractères indicateurs de « bons gènes » – dans ce cas, des allèles qui contribuent à la robustesse du système immunitaire.

## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

### INVESTIGATION

#### Les femelles choisissent-elles les mâles en fonction de caractères indicateurs de « bons gènes » ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Chez les rainettes verticelles (*Hyla versicolor*), les femelles préfèrent s'accoupler avec des mâles qui émettent de longs appels nuptiaux. Allison Welch et ses collègues de la University of Missouri ont voulu vérifier si la configuration génétique des mâles qui émettent de longs appels (LA) est supérieure à celle des mâles qui émettent de courts appels (CA). Si les mâles émettant de longs appels nuptiaux (LA) ont des caractéristiques génétiques plus avantageuses, ils devraient avoir un meilleur taux de survie et un plus grand succès reproducteur que les mâles dont les appels nuptiaux sont plus courts (CA).

■ **EXPÉRIENCE** ■ Les chercheurs ont fécondé la moitié des œufs de chaque femelle avec le sperme d'un mâle LA et l'autre moitié avec le sperme d'un mâle CA. Puis, dans le cadre de deux expériences séparées (l'une en 1995 et l'autre en 1996), les chercheurs ont laissé grandir les deux groupes de descendants dans un même milieu et ont mesuré régulièrement leur taux de survie et leur succès reproducteur.

#### ■ RÉSULTATS ■

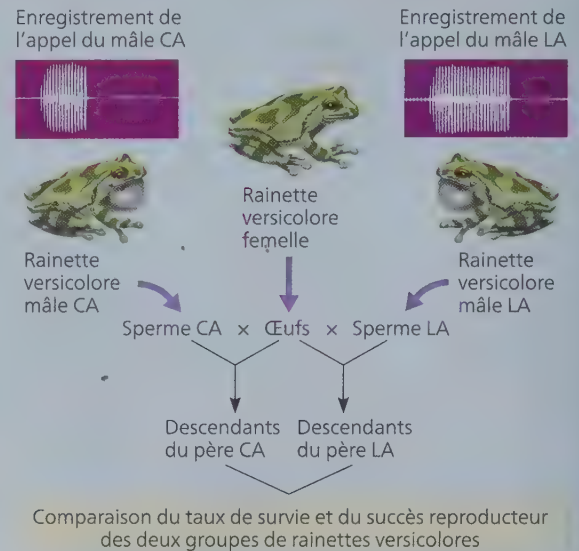
Succès des descendants	1995	1996
Taux de survie des larves	Supérieur chez LA	PDS
Croissance des larves	PDS	Supérieure chez LA
Temps de métamorphose	Supérieur chez LA (plus court)	Supérieur chez LA (plus court)

PDS = pas de différence significative; supérieur(e) chez LA = supérieur(e) chez les descendants des mâles LA par rapport aux descendants des mâles CA.

■ **CONCLUSION** ■ Comme les descendants d'un mâle LA surpassent les descendants d'un mâle CA selon les caractéristiques développementales observées (meilleure croissance des larves et temps de métamorphose plus court), l'équipe a conclu que, chez la rainette verticelle, la durée de l'appel nuptial peut être un indicateur de la qualité de l'ensemble du matériel génétique. Ce résultat appuie l'hypothèse selon laquelle la femelle pourrait choisir son partenaire en se fondant sur un caractère qui indique que le mâle a de « bons gènes ».

**Source des données:** A. M. Welch et coll., Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs, *Science* 280: 1928-1930 (1998).

**ET SI ?** ► Pourquoi les chercheurs ont-ils divisé les œufs de chaque femelle en deux groupes pour les féconder avec le sperme de mâles différents ? Pourquoi n'ont-ils pas accouplé chaque femelle avec un seul mâle ?



## La sélection équilibrée

Comme nous l'avons vu, on observe fréquemment de la variation génétique aux locus sensibles à la sélection. Qu'est-ce qui fait que la sélection naturelle ne réduit pas la variation génétique à ces locus en éliminant tous les allèles défavorables ? Rappelez-vous que chez les organismes diploïdes, un grand nombre d'allèles récessifs défavorables échappent à la sélection naturelle parce qu'ils sont portés par des individus hétérozygotes. La sélection naturelle peut aussi par elle-même préserver la variation à certains locus et ainsi maintenir deux formes ou plus d'un phénotype dans une population. Appelé **sélection équilibrée**, ce type de sélection comprend la sélection selon la fréquence et l'avantage hétérozygote.

### La sélection selon la fréquence

Dans la **sélection selon la fréquence**, la valeur d'adaptation des individus ayant un phénotype particulier diminue si elle est trop répandue dans la population. Prenons l'exemple des mangeurs d'écaillés (*Perissodus microlepis*) du lac Tanganyika, en Afrique. Ces poissons qui se nourrissent exclusivement des écaillés d'autres poissons attaquent leur proie par derrière et arrachent quelques écaillés de son flanc. Curieusement, les mangeurs d'écaillés diffèrent par l'orientation de leur gueule selon qu'ils sont « gauchers » ou « droitiers ». L'hérédité mendélienne ainsi que deux allèles déterminent ce trait. Les individus d'une population sont donc soit droitiers, soit gauchers, et la somme des fréquences phénotypiques doit évaluer 100 %.

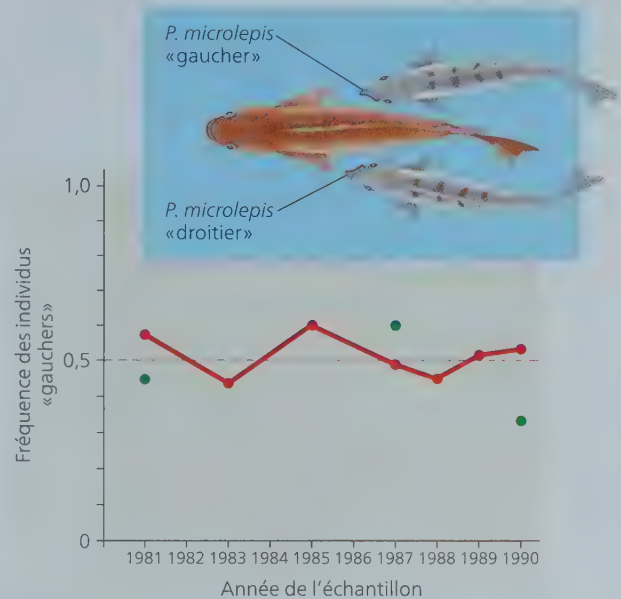
Comme leur gueule est orientée vers la gauche, les gauchers attaquent toujours le flanc droit de leur proie (**figure 23.17**). (Pour comprendre, imaginez que votre bouche est orientée vers la gauche et que vous arrivez derrière un poisson afin de mordre son flanc droit.) De même, les poissons droitiers attaquent toujours le flanc gauche. Les espèces qui leur servent de proies se protègent contre les attaques des mangeurs d'écaillés dont le phénotype est le plus courant dans le lac. D'année en année, la sélection naturelle favorise donc le phénotype le moins courant, de sorte que la fréquence des droitiers et des gauchers oscille selon le moment. Cette sélection équilibrée (selon la fréquence) maintient la fréquence de chaque phénotype autour de 50 %.

### L'avantage hétérozygote

Lorsque les individus hétérozygotes pour un locus donné ont une valeur d'adaptation supérieure à celle des deux types d'homozygotes, on dit qu'ils détiennent un **avantage hétérozygote**. Le cas échéant, la sélection naturelle tend à maintenir deux allèles ou plus à ce locus. Notez que l'avantage hétérozygote existe surtout en fonction de son phénotype, lorsque celui-ci est légèrement différent du phénotype de l'homozygote dominant. Si ce phénotype hétérozygote est avantageux (par rapport aux deux types d'homozygotes), la sélection sera plutôt stabilisante. Par contre, dans le cas d'un phénotype hétérozygote désavantageux, la sélection sera directionnelle et favorisera un des deux types d'homozygotes (elle pourrait même être divergente, si les deux types d'homozygotes sont favorisés par rapport au phénotype hétérozygote).

On peut donner comme exemple d'avantage hétérozygote le locus qui, chez l'humain, code pour la  $\beta$ -globine, une des deux sous-unités peptidiques de l'hémoglobine (la protéine des érythrocytes [globules rouges] qui transporte les molécules d'oxygène).

▼ **Figure 23.17** La sélection selon la fréquence. Ce diagramme montre que, dans une population de poissons mangeurs d'écaillés (*Perissodus microlepis*), la fréquence des individus gauchers (points rouges) augmente et diminue régulièrement. Il montre également la fréquence, mesurée en 1981, en 1987 et en 1990, des individus gauchers dans la population adulte qui s'est reproduite (points verts).



**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Pour 1981, 1987 et 1990, comparez la fréquence des individus gauchers dans la population adulte qui s'est reproduite et la fréquence des individus gauchers dans la population totale. D'après ces données, de quelle façon la sélection naturelle favorise-t-elle les individus gauchers au détriment des individus droitiers (ou vice versa) ? Expliquez votre réponse.

Un allèle récessif de ce locus cause l'anémie à hématies falciformes (ou drépanocytose) chez les homozygotes. Lorsque la teneur en oxygène est faible (voir la figure 5.19), comme c'est le cas dans les capillaires, les érythrocytes des personnes atteintes de la maladie se déforment et prennent l'allure de petites faucilles, d'où le qualificatif *falciforme*. Les érythrocytes déformés peuvent s'agglomérer et bloquer le flux sanguin dans les capillaires, endommageant des organes comme les reins, le cœur et le cerveau. Certains érythrocytes deviennent aussi falciformes chez les hétérozygotes, mais ils sont trop peu nombreux pour causer l'anémie à hématies falciformes.

Les hétérozygotes sont protégés contre les effets les plus graves du paludisme (malaria), une maladie causée par un parasite qui infecte les érythrocytes (voir la figure 28.16). Cette protection partielle tient au fait que l'organisme élimine rapidement les érythrocytes falciformes, tuant du même coup les parasites qui s'y trouvent. Le paludisme est l'une des principales causes de mortalité dans certaines régions tropicales. Dans ces régions, les hétérozygotes sont favorisés par rapport aux homozygotes dominants plus vulnérables au paludisme et aux homozygotes récessifs atteints de drépanocytose. Comme le montre la **figure 23.18**, ce « favoritisme » de la sélection a causé une augmentation de la fréquence de l'allèle responsable des hématies falciformes dans les régions particulièrement touchées par le parasite responsable du paludisme.

# FAITES DES LIENS

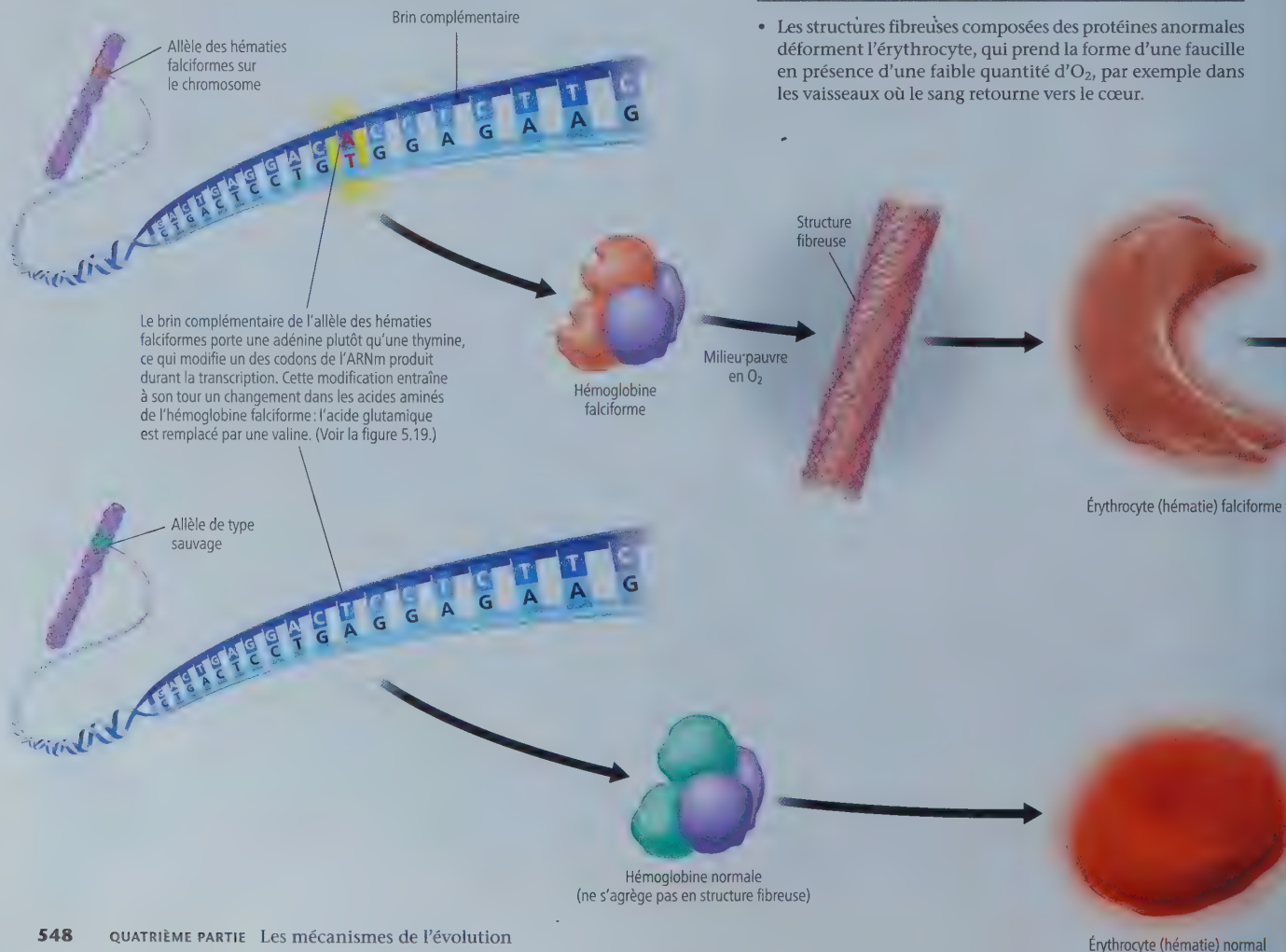
## ▼ Figure 23.18 L'allèle des hématies falciformes

Cet enfant souffre de drépanocytose, ou anémie à hématies falciformes, une maladie génétique causée par la présence de deux allèles des hématies falciformes. Cet allèle cause une anomalie dans la structure et la fonction de l'hémoglobine, la protéine qui transporte l'oxygène (O<sub>2</sub>) dans les hématies (érythrocytes). La drépanocytose est fatale en l'absence de traitement, et pourtant elle touche de 15 à 20% de la population dans certaines régions. Comment un allèle aussi nuisible peut-il être si fréquent ?



### ▼ Ce qui se produit à l'échelle moléculaire

- En raison d'une mutation ponctuelle, l'allèle des hématies falciformes diffère de l'allèle de type sauvage par un seul nucléotide. (Voir la figure 17.26.)
- Le changement qui en résulte dans un des acides aminés entraîne l'établissement d'interactions hydrophobes entre les protéines de l'hémoglobine falciforme en présence de faibles quantités d'O<sub>2</sub>.
- Ces protéines falciformes se lient entre elles et forment des chaînes qui, ensemble, créent des structures fibreuses.



### ▼ Effets sur les cellules

- Les structures fibreuses composées des protéines anormales déforment l'érythrocyte, qui prend la forme d'une faucille en présence d'une faible quantité d'O<sub>2</sub>, par exemple dans les vaisseaux où le sang retourne vers le cœur.



Les moustiques infectés propagent le paludisme (malaria) en piquant. (Voir la figure 28.16.)

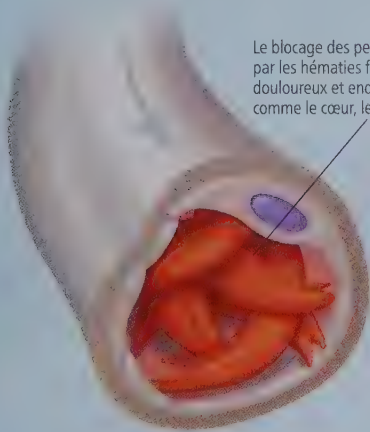
## ▼ Évolution dans les populations

- Les homozygotes porteurs de deux allèles des hématies falciformes sont fortement désavantagés par la sélection naturelle en raison de la mortalité due à la drépanocytose. Les hétérozygotes éprouvent quelques-uns des symptômes de la drépanocytose, mais ils sont moins affectés que les homozygotes et survivent en plus grand nombre au paludisme.
- Au bout du compte, dans les régions où le paludisme est répandu, ces deux forces sélectives opposées aboutissent à un avantage hétérozygote qui se manifeste par un changement évolutif dans les populations, c'est-à-dire qu'il existe des régions où la fréquence de l'allèle des hématies falciformes est relativement élevée (voir la carte ci-dessous).

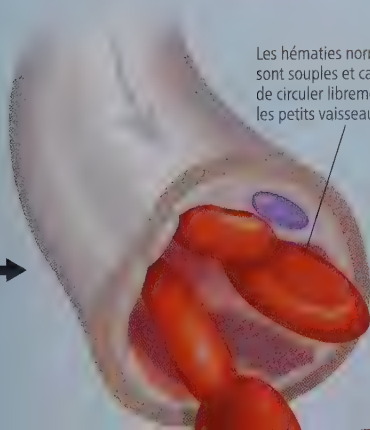
## ▼ Effets sur les individus

- Chez les homozygotes, qui portent deux allèles des hématies falciformes, la présence d'érythrocytes falciformes cause la drépanocytose.
- Une certaine falciformation a lieu chez les hétérozygotes, mais elle est insuffisante pour causer la maladie. On parle alors de trait drépanocytaire. (Voir la figure 14.17.)

Le blocage des petits vaisseaux sanguins par les hématies falciformes est très douloureux et endommage des organes comme le cœur, les reins et le cerveau.



Les hématies normales sont souples et capables de circuler librement dans les petits vaisseaux sanguins.



### Légende

Fréquence de l'allèle des hématies falciformes



Distribution du paludisme, causé par *Plasmodium falciparum* (un parasite eucaryote unicellulaire)

**FAITES DES LIENS** ► Dans une région exempte de paludisme, les individus qui sont hétérozygotes pour l'allèle des hématies falciformes seraient-ils désavantagés ou avantagés par la sélection? Expliquez votre réponse.

## Pourquoi la sélection naturelle ne peut-elle pas produire des organismes parfaits ?

Bien que la sélection naturelle œuvre dans le sens de l'adaptation, la nature abonde en organismes qui semblent plus ou moins bien « conçus » pour leur style de vie, et ce, pour plusieurs raisons :

- 1. La sélection naturelle ne peut que modifier la proportion des variations existantes.** La sélection naturelle favorise les phénotypes les mieux adaptés dans une population. Or, ces derniers ne sont pas toujours les phénotypes idéaux. Les nouveaux allèles avantageux n'apparaissent pas sur demande.
- 2. L'évolution est limitée par des contraintes historiques.** Chaque espèce provient d'une longue lignée ancestrale modifiée au fil des générations. L'évolution ne se débarrasse pas de l'anatomie ancestrale pour construire une structure complexe à partir de rien ; elle travaille plutôt sur les structures existantes et les adapte à des situations nouvelles. Par exemple, on pourrait se dire que certaines espèces d'oiseaux auraient avantage à avoir à la fois des ailes pour le vol et quatre pattes au lieu de deux pour courir plus vite et plus efficacement. Toutefois, les oiseaux descendent des reptiles ; or, ces derniers possédaient seulement deux paires de membres, et la sélection des membres antérieurs pour voler ne laisse que les deux membres postérieurs pour le déplacement sur le sol.
- 3. De nombreuses adaptations sont des compromis.** Chaque organisme exerce des activités diverses qui peuvent entrer en contradiction les unes avec les autres. Par exemple, le phoque passe une partie de son temps sur des rochers ; il marcherait probablement mieux s'il avait des pattes au lieu de nageoires, mais il nagerait moins bien. L'humain, lui, doit son habileté et sa force à ses mains préhensiles et à ses membres flexibles, mais ces derniers sont sujets aux entorses, aux déchirures ligamentaires et aux luxations. Une résistance structurale moindre est le prix à payer pour notre agilité.

- 4. Le hasard, la sélection naturelle et l'environnement entrent en interaction.** Le hasard peut influencer sur l'histoire évolutive des populations. Un vent violent qui emporte des insectes ou des oiseaux jusqu'à une île à des centaines de kilomètres de leur habitat ne transporte pas nécessairement les espèces ou les individus les mieux adaptés à ce nouveau milieu. Les allèles du patrimoine génétique de la population fondatrice ne sont donc pas tous mieux adaptés au nouvel environnement que les allèles « laissés derrière ». De plus, les conditions environnementales d'un endroit donné peuvent changer d'une manière imprévisible d'année en année, ce qui limite encore l'adéquation que peut produire l'évolution adaptative entre l'organisme et son milieu.

Compte tenu de toutes ces contraintes, l'évolution n'a pas tendance à produire des organismes parfaits. La sélection naturelle ne fait que privilégier les meilleurs éléments disponibles en fonction du milieu. En fait, les nombreuses imperfections des organismes que produit l'évolution prouvent son existence.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 23.4

1. Quelle est la valeur d'adaptation d'un mulet (hybride stérile) ? Expliquez votre réponse.
2. Expliquez pourquoi la sélection naturelle est le seul mécanisme évolutif qui entraîne continuellement une évolution adaptative.
3. **FAITES DES LIENS** ► Imaginez une population dans laquelle les hétérozygotes pour un locus donné ont un phénotype extrême (être plus gros que les homozygotes, par exemple) qui leur confère un avantage sélectif. Comparez cette situation aux modes de sélection illustrés à la figure 23.13. S'agit-il de sélection directionnelle, de sélection divergente ou de sélection stabilisante ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## RÉVISION DU CHAPITRE 23



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 23.1

#### La variation génétique rend l'évolution possible (p. 532 à 535)

- Le terme **variation génétique** décrit les différences entre les individus au sein d'une population.
- Les différences de nucléotides sur lesquelles repose la variation génétique sont causées par les mutations et les duplications de gènes qui produisent de nouveaux allèles et de nouveaux gènes. Chez les organismes dont le temps de génération est court, les nouvelles variantes génétiques apparaissent rapidement. Chez les organismes qui pratiquent la reproduction sexuée, la plupart des différences génétiques entre les individus résultent de l'enjambement, de l'assortiment indépendant de chromosomes et de la fécondation.



En général, la plupart des variations nucléotidiques qui se produisent à un même locus ne modifient pas le phénotype. Expliquez pourquoi.

### CONCEPT 23.2

#### L'équation de Hardy-Weinberg permet de vérifier si une population évolue (p. 535 à 538)

- Une **population** est un groupe localisé d'organismes appartenant à la même espèce. Elle est unie par son **patrimoine génétique**, c'est-à-dire par l'ensemble de tous ses allèles.
- Dans une population en **équilibre de Hardy-Weinberg**, les fréquences alléliques et génotypiques d'une population resteront constantes s'il n'y a pas de mutation, si l'accouplement se fait de manière aléatoire, s'il n'y a pas de sélection naturelle, si la taille de la population est extrêmement grande et s'il n'y a pas de flux génétique.

Si  $p$  et  $q$  représentent les fréquences de deux allèles possibles d'un locus, alors  $p^2$  est la fréquence d'un type d'homozygote,  $q^2$  est celle d'un autre homozygote et  $2pq$  est la fréquence du génotype hétérozygote.

? Si l'on calcule  $p$  et  $q$  à partir des fréquences génotypiques observées et qu'on utilise ensuite ces valeurs de  $p$  et de  $q$  pour vérifier si une population est en équilibre de Hardy-Weinberg, s'agit-il d'un raisonnement circulaire? Expliquez votre réponse.

### CONCEPT 23.3

#### La sélection naturelle, la dérive génétique et le flux génétique peuvent modifier les fréquences alléliques d'une population (p. 538 à 543)

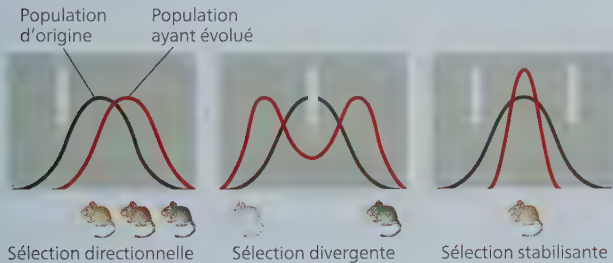
- Dans le cas de la sélection naturelle, les individus qui possèdent certains caractères héréditaires tendent à survivre et à se reproduire davantage que d'autres individus, et ce, grâce à ces caractères.
- Dans le cas de la **dérive génétique**, les fluctuations aléatoires dans les fréquences alléliques d'une génération à l'autre tendent à réduire la variation génétique au sein des populations.
- Dans le cas du **flux génétique**, l'échange génétique entre les populations tend à réduire les différences entre ces populations au fil du temps.

? Deux petites populations isolées géographiquement et vivant dans des milieux très différents sont-elles susceptibles d'évoluer de manière similaire? Expliquez votre réponse.

### CONCEPT 23.4

#### La sélection naturelle est le seul mécanisme qui entraîne une évolution adaptative constante (p. 543 à 550)

- Un génotype bénéficie d'une plus grande **valeur d'adaptation** qu'un autre génotype s'il produit davantage de descendants fertiles. Les divers modes de sélection naturelle diffèrent par leurs effets sur le phénotype (la flèche blanche représente une plus grande mortalité due à la pression de sélection):



- Contrairement à la dérive génétique et au flux génétique, la sélection naturelle augmente constamment la fréquence des allèles qui améliorent la survie et la reproduction, et accroît donc constamment l'adéquation entre les organismes et leur environnement.
- La **sélection sexuelle** peut donner lieu à des caractères sexuels secondaires qui peuvent avantager des individus au regard de l'accouplement.
- Il y a une **sélection équilibrée** lorsque deux formes ou plus sont conservées dans une population.
- Il y a des contraintes à l'évolution: la sélection naturelle ne peut que modifier des variations existantes; les structures anatomiques résultent de la modification de la lignée ancestrale; de nombreuses adaptations sont des compromis; et le hasard, la sélection naturelle et l'environnement entrent en interaction.

? Comment les caractères sexuels secondaires des mâles et des femelles diffèrent-ils dans une espèce où les femelles rivalisent entre elles pour trouver des partenaires?

## Évaluation

### NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. La sélection naturelle modifie les fréquences alléliques au sein des populations parce que certains (ou certaines) \_\_\_\_\_ survivent et se reproduisent davantage que d'autres.
  - a) allèles
  - b) locus
  - c) espèces
  - d) individus
2. À l'exception des vrais jumeaux, chaque humain est génétiquement unique. Quelle est la première source de variation entre les individus d'une population?
  - a) De nouvelles mutations qui se sont produites à la génération précédente.
  - b) Une dérive génétique.
  - c) La recombinaison des allèles dans la reproduction sexuée.
  - d) Des facteurs environnementaux.

### NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

3. Si la diversité nucléotidique d'un locus est égale à 0%, quelle est la variation génétique et quel est le nombre d'allèles à ce locus?
  - a) Variation génétique = 0%; nombre d'allèles = 0.
  - b) Variation génétique = 0%; nombre d'allèles = 1.
  - c) Variation génétique = 0%; nombre d'allèles = 2.
  - d) Variation génétique > 0%; nombre d'allèles = 2.
4. La population 1 se compose de 25 individus qui ont tous le génotype AA, et la population 2 compte 40 individus qui ont tous le génotype aa. Supposons que ces deux populations sont géographiquement éloignées l'une de l'autre et que leurs conditions environnementales sont très similaires. Selon l'information dont vous disposez, la variation génétique observée est probablement un exemple:
  - a) de dérive génétique.
  - b) de flux génétique.
  - c) d'accouplement non aléatoire.
  - d) de sélection directionnelle.
5. Une population de drosophiles a un gène avec deux allèles, A1 et A2. Un test révèle que 70% des gamètes produits par cette population contiennent l'allèle A1. Si la population respecte l'équilibre de Hardy-Weinberg, quelle proportion de ces mouches portent à la fois A1 et A2?
  - a) 0,7      b) 0,49      c) 0,42      d) 0,21      e) 0,09

### NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

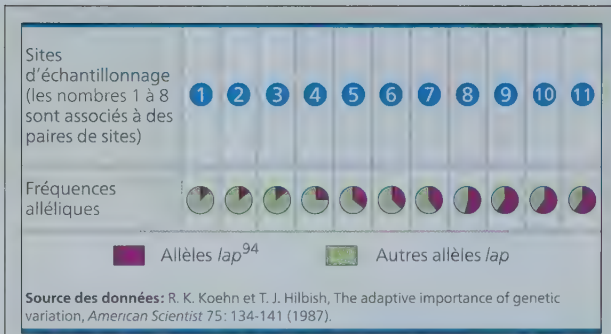
#### 6. LIEN AVEC L'ÉVOLUTION

À l'aide d'au moins deux exemples, expliquez en quoi les imperfections des organismes vivants témoignent du processus de l'évolution.

#### 7. INVESTIGATION

**INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Des chercheurs ont étudié la variation génétique de la moule marine *Mytilus edulis* autour de Long Island, dans l'État de New York. Ils ont mesuré la fréquence d'un allèle particulier (*lap<sup>94</sup>*) pour une enzyme qui joue un rôle dans la régulation de l'équilibre de l'eau saline à l'intérieur de la moule. Les chercheurs ont tracé des diagrammes circulaires pour représenter les données associées à des sites d'échantillonnage dans le détroit de Long Island, où la salinité varie considérablement, ainsi que le long de la côte de l'Atlantique, où la salinité est constante.

a) Créez un tableau de données pour les 11 sites d'échantillonnage en estimant la fréquence de *lap<sup>94</sup>* à partir des diagrammes circulaires. (*Un truc*: Considérez chaque diagramme comme une horloge pour estimer la proportion que représente la zone colorée en violet.)



La salinité augmente à mesure qu'on approche de l'océan.



- b) Dessinez un graphique des fréquences pour les sites 1 à 8 pour montrer comment la fréquence de cet allèle varie avec l'augmentation de la salinité dans le détroit de Long Island (du sud-ouest au nord-est). Évaluez comment les données des sites 9 à 11 se comparent avec les données des sites situés dans le détroit.
- c) En tenant compte des divers mécanismes qui peuvent modifier la fréquence d'un allèle, formulez une hypothèse qui explique les tendances que vous observez dans les données et qui rend compte des observations suivantes: (1) l'allèle *lap*<sup>94</sup> aide les moules à maintenir un équilibre osmotique dans une eau à forte teneur en sel, mais a un coût élevé dans une eau moins salée; (2) les moules produisent des larves qui peuvent se disperser sur de grandes distances avant de se fixer aux rochers et de devenir à leur tour des adultes.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.