

République Algérienne Démocratique et Populaire

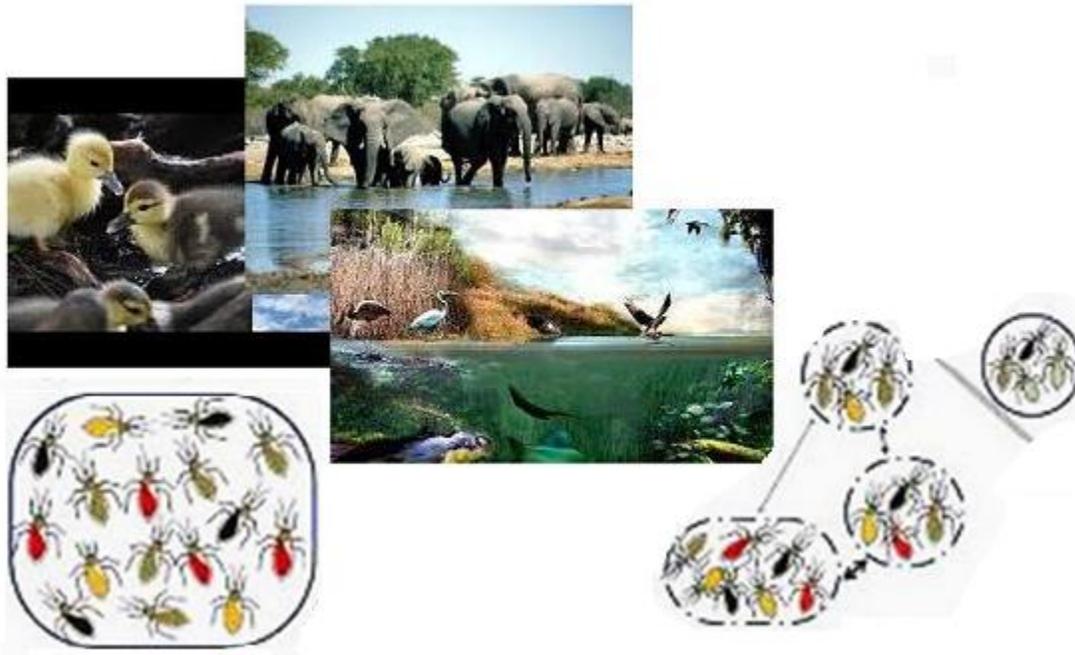
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université de Ibn khaldoun -Tiaret

Faculté de sciences de la nature et de la vie

Département des sciences biologiques

Cours de Génétique et Dynamique des populations



Destiné aux étudiants Master En Infectiologie

Dr. MAGHNI Benchohra

2024

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Table des matières

Introduction à la génétique des populations.....	01
Chapitre I. La variabilité génétique dans les populations naturelles.....	03
1.1. Notion de population.....	03
I.2. Notion d'espèce	03
1.3. Rappel de notions génétiques.....	03
1.3. 1. Le pool génétique.	03
1.3. 2. Le génotype	03
1.3.3. Le phénotype	03
1.3.4. Le locus	03
1.3. 5. Homozygote	04
1.3. 6. Hétérozygote	04
1.3. 7. Dominance et récessivité et codominance	04
1.3. 8. Gènes indépendants	04
1.3. 9. Gènes liés.....	04
1.3.10. Cellule haploïde	04
1.3.11. Cellule diploïde	04
1.3.12. haplontes.....	04
1.3.13. La consanguinité	04
1.3.14. La panmixie	04
I.4. Polymorphisme génétique.....	05
I.5. L'épigénétique	05
1.6. Définition de la diversité génétique	05
I.7. Déterminismes de la variabilité dans les populations naturelles	05
I.8. Déterminisme des variations	06
I.9. Déterminisme épigénétique	06
I.10. Déterminisme génétique	06

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Chap. II. Mesure de la diversité génétique au sein des populations	08
II.1-Constitution génétique d'une population.....	08
II.1.1.Constitution phénotypique	08
II.1.2.Constitution génotypique	08
II.1.3.Constitution allélique	08
II.2.Calcul des fréquences alléliques et génotypiques.....	08
II.2.1.Calcul des fréquences génotypiques	08
II.2.2.Calcul des fréquences alléliques	09
II.2.3.Calcul des fréquences alléliques» d'un gène lié au sexe	12
II .3. Taux de polymorphisme hétérozygotie	14
II .3.1. Nombre moyen d'allèles par locus (A)	15
II .3. 2.Taux d'hétérozygotie (he et ho)	15
II .3. 3. Indice de fixation (F is)	16
Chap. III. L'équilibre de HARDY-WEINBERG	17
III .1.Introduction	17
III .2.Notion de population théorique idéale	17
III .3.Loi de Hardy-Weinberg	18
III .3.1.Démonstration de la loi par la transmission d'un gène a 2 allèles.....	18
III.3.2. Application et utilisation du modèle de Hardy-Weinberg.....	19
III.3.2.1. Test de l'équilibre =test de conformité d'une population.....	19
III.3.2.2.Estimation des fréquences alléliques	21
III.3.2.3.Transmission d'un gène lié au sexe	23
III.3.2.3.Transmission d'un gène à plusieurs allèles (systèmes multi alléliques)	25
III.3.2.3.1 Cas d'un locus à 3 allèles.....	25
III.3.2.3.2 Cas d'un locus à 4 allèles	26

Cours de Génétique et Dynamique des populations

III.3.2.3.3 Cas de plusieurs locus	27
Chapitre IV. Les croisements non panmictiques	28
IV .1.Consanguinité.....	28
IV .1.2.La variance de la fréquence génotypique.....	30
IV .1.3.La valeur de la consanguinité de la population.....	33
IV .1.3.1.Taille efficace de la population.....	33
IV .1.4.Pedigree et consanguinité systématique	34
IV .1.5.Calcul du coefficient de consanguinité F	35
IV .1.5.1.Méthode indirecte	35
IV.1.5.2.Méthode directe	36
IV .1.6.. Conséquences de la consanguinité dans une population.....	39
IV .2. L'homogamie.....	40
IV .3.L'hétérogamie.	41
IV .4. La clonalité	41
Chap. V. La variation de la fréquence de gènes dans une population	42
V.1 La migration	42
V.2 Mutation	44
V.2.1 Mutation non récurrente	44
V.2.2 Mutation récurrente	44
V.3 Sélection naturelle.....	46
V.3.1 Modélisation et valeurs sélectives	46
V.3.2 Effet de la sélection sur les fréquences alléliques entre deux générations successives..	47
V.3.3. Limite du processus sélectif	48
V.4. La dérive génique	49
V.4.Fluctuation des fréquences alléliques	49
V.4.1.Approche intuitive de la dérive génétique	49
V.4.2.Formulation mathématique de la dérive génétique	50
V.4.3.Conséquences génétiques de la dérive sur la diversité génétique.....	52
V.4.4.L'effet fondateur.....	53

Cours de Génétique et Dynamique des populations

VI. Mesure de la diversité génétique et composition génétique d'une population.....	54
VI. 1. Variables d'état de la diversité et composition génétique d'une population.....	55
VI. 2. Codominance et dominance : les limites de la mesure de la diversité génétique.....	56
VI. 3. Degré de polymorphisme et degré d'hétérozygotie.....	59
Partie.2. Cours de Génétique et Dynamique des populations	
VII. Population et structure démographique des populations.....	63
VII 1. La population	63
VII .2. Paramètres descriptifs d'une population.....	63
VII.2.1. La densité	63
VII..2.1.1. La densité brute.....	64
VII.2.1.2. La densité écologique	64
VII..2.2. La natalité et la mortalité.....	64
VII.2.2.1. La natalité	64
VII 2.2.2.. La mortalité	64
VII.2.3. Le Sex-Ratio.....	66
VII.2.4. Pyramides des âges.....	66
VII.2.4.1. La génération	66
VII .2.2.4. 2. La cohorte	66
VIII- La croissance des populations naturelles.....	68
VIII.1.. Lois de croissance des populations.....	68
VIII.1..1. exponentiel (en absence des facteurs limitants).....	68
VIII.1.2. L'accroissement démographique logistique.....	69
VIII.3. Les stratégies adaptatives.....	70
VIII.3.1. Notion de stratégie adaptative.....	70
VIII.3.2. Comparaison des stratégies r et K.....	70
VIII .4. Répartitions spatiales et temporelles des.....	71
VIII.4. 1. Répartition temporelle des populations.....	71
VIII .4. 2. Notion de prévisibilité du milieu.....	71
VIII.4.3. Populations stables	72

Cours de Génétique et Dynamique des populations

VIII.4.4. populations cycliques	72
VIII.4.5. Répartition spatiale des populations.....	72
VIII.4.6. La notion d'hétérogénéité du milieu.....	72
IX. Régulations des populations.....	73
IX.1. Influence des facteurs topographiques.....	73
IX.2. Influence des facteurs climatiques.....	74
IX.2. 1. Synthèses climatiques.....	74
IX.2. 2. La température.....	74
IX.2. 3. La lumière.....	75
IX.2. 4. Les précipitations.....	75
IX.3. Influence des facteurs édaphiques.....	76
IX.3. 1. La teneur en eau.....	76
IX.3. 2. La teneur en éléments minéraux.....	76
IX.4. Influence des facteurs biotiques.....	76
IX.4.1. Les effets anthrozoogènes.....	77
IX.4.2. Les interactions entre les êtres vivants.....	77
IX.5. Les relations interspécifiques.....	77
IX.5.1. Principe d'exclusion réciproque.....	77
IX.5.2. La prédation.....	79
IX.5.3. Le parasitisme.....	80
IX.6. Relations intra-spécifiques.....	82
IX.6.1. Définitions.....	82
IX.6.2. Effet de la compétition interspécifique.....	83
Exercices proposés.....	86
Corrigé type des exercices proposés.....	91

Liste des Figures

Figure 1. Coefficient de consanguinité.....	29
Figure .2. Fréquences alléliques des trois populations A, B et C.....	52
Figure 3. Pyramides des âges du cerf.....	67
Figure 4. Courbe de croissance en présence et en absence des facteurs limitant.....	68
Figure.5. Croissance de populations experimentales de <i>Pramecium aurelea et p.caudatium</i> ..	78

Liste des Tableaux

Tableau 1. Exemple de fréquences génotypiques d'une population à deux allèles A et a.....	11
Tableau 2. Composition génétique d'une population théorique idéale.....	19
Tableau 3 .Changement des Fréquences génotypiques(cas de consanguinité).....	30
Tableau 4. Fréquences génotypiques avant et après la sélection.....	47
Tableau 5. Exemple des taux de viabilité et des taux de fertilité chez une population donné.....	48
Tableau.6. Echantillon aléatoire d'une population européenne.....	56
Tableau .7. Groupes sanguins <i>ABO</i> dans un échantillon aléatoire de la population français..	58
Tableau 8. degrés de polymorphisme et taux d'hétérozygotie pour plusieurs gènes dans trois populations fictives.....	61
Tableau .9. Evolution de la croissance de la levure de pain selon l'expérience de Pearl(1925)..	70

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Introduction

Pour la première fois, Fisher et Wright (entre 1918 et 1932) ont inauguré le domaine de la génétique des populations. Ils ont accompli une synthèse formelle, ou mathématique, du mécanisme de sélection naturelle de Darwin avec les principes de l'hérédité mendélienne. Ainsi commença la période historique de la biologie évolutive appelée la synthèse évolutive, s'étendant approximativement des années 1920 aux années 1950.

Fisher et Wright ont débattu du fondement conceptuel de la théorie de la génétique des populations de 1928 jusqu'à la mort de Fisher en 1962. Puis Wright a poursuivi sa contribution jusqu'à sa mort aussi en 1988. Vingt ans après Provine (1985) a publié son important article exposant les questions cruciales de la controverse Fisher-Wright, qualifiant cette controverse de centrale, fondamentale et très influente dans la biologie évolutive moderne (Robert and Skipper., 2009)

Contrairement, de la génétique mendélienne qui étudie les mécanismes de transmission des caractères d'une génération à une autre, la génétique des populations étudie le devenir des gènes au niveau d'une population définie issue de croisements non contrôlés entre de nombreux parents.

On démontre aisément à l'aide de modèles mathématiques simples qu'en l'absence de choix du partenaire à la reproduction (notion de panmixie), de mutations et de pressions de sélection, de migration et de dérive génétique, les fréquences alléliques et génotypiques restent constantes d'une génération à l'autre, du moins dans les populations d'effectifs très élevés : c'est la loi d'équilibre panmictique plus couramment connue sous le nom de loi de Hardy-Weinberg. Cette loi à fondement purement théorique a en effet peu de chance d'être vérifiée dans les conditions naturelles pour la simple raison que les facteurs capables de l'affecter sont presque toujours opérationnels en milieu naturel.

Donc, la génétique des populations s'occupe par l'étude de la distribution et le changement des fréquence des allèles sous l'influence des quatre forces évolutives, à savoir, la sélection naturelle, la dérive de gènes, les mutations et flux de gènes.

La dynamique des populations ou écologie des populations peut être également appelée

Cours de Génétique et Dynamique des populations

démographie. Est une science ayant pour objet l'étude des populations humaines, et traitant de leur dimension, de leur structure, de leur évolution et de de leurs caractères généraux envisagés principalement d'un point de vue quantitatif ». Cette définition se rapporte uniquement aux populations animales et végétales dont l'étude emprunte nombre de concepts et de méthodes à la démographie humaine.

L'étude de la dynamique des populations peut se faire en décrivant soit les variations d'abondance dans le temps, soit les variations d'abondance dans l'espace, ce dernier cas correspond en particulier aux phénomènes d'extension d'une espèce à partir de son aire originale, c'est-à-dire aux irruptions ou aux invasions.

Les variations d'abondance des populations animales ont été observées dès l'Antiquité. Elles ont donné lieu à des descriptions plus ou moins fantaisistes et ont été interprétées de façon irrationnelle en faisant intervenir l'action de forces surnaturelles. C'est le cas des invasions de criquets ou de moustiques décrites dans la Bible et attribuées à la volonté divine. Les légendes relatives aux pullulations de rats sont nombreuses.

Il convient d'insister sur le rôle pionnier des spécialistes de la démographie humaine qui ont disposé très tôt de statistiques que les zoologistes ont bien du mal à obtenir encore de jours. Le début de la phase scientifique de l'étude des populations peut être placé en 1798 avec le livre de Malthus : « An essay on the principle of population ». Malgré un certain nombre de conceptions erronées cet auteur a vu juste en montrant que la population humaine a une croissance exponentielle, ce qui nous mène directement au problème de la faim dans le monde auquel on doit faire face aujourd'hui.

Le principal objectif de ce cours est d'acquérir une meilleure connaissance sur les notions générales de la génétique des populations ,de décrire la structure génétique d'une population, de prévoir l'évolution de cette structure dans le temps en fonction de différentes forces qui peuvent influencer sur la population. Elle s'intéresse aussi par la dynamique des populations et d'autre phénomènes comme la spéciation et l'adaptation des populations à leurs environnement.

Le manuscrit présenté renferme deux parties. L'une concerne la génétique des populations en six chapitres et l'autre sur la dynamique des populations en trois chapitres.. Cette partie de cours est suivi par des exercices proposés pour les différents chapitres cités, ainsi qu'un corrigé type de ces exercices

Partie.1. Cours de Génétique et Dynamique des populations

Chapitre I. La variabilité génétique dans les populations naturelles

1.1. Notion de population

Une population est définie comme étant un groupe d'individus appartenant à une même espèce et qui peuvent se reproduire entre eux en un temps donné dans un espace donné,

Dans le domaine de la génétique, une population est un ensemble de gènes associés en génotypes et qui sont en échange permanent entre les individus de la population d'une génération à une autre

1.2. Notion d'espèce

Les espèces sont des groupes de populations naturelles réellement ou potentiellement capable de se croiser et qui sont isolés des autres groupes ayant les mêmes propriétés » (Bronckx, 1999).

L'espèce est un groupe d'individus semblable, capable de se croiser entre eux et de donner naissance à une descendance fertile . C'est le groupe le plus général au sein duquel les individus sont susceptibles d'échanger des gènes entre eux (on dit qu'ils sont interféconds).

L'ensemble des populations constituant une espèce. Ainsi , on appelle population mendélienne un groupe d'individus appartenant à une même espèce ayant une reproduction et occupant des espaces géographiques définies dans lesquels ont lieu des croisements.

1.3. Rappel de notions génétiques

1.3. 1. Le pool génétique est la somme de tous les génotypes individuels pour chaque gène.

1.3. 2. Le génotype: Est constitué par l'ensemble des caractères héréditaires propres à un individu.

La combinaison des deux gènes situés face à face sur les deux chromosomes homologues s'appelle le génotype.

1.3.3. Le phénotype : Correspond à l'expression de ce patrimoine génétique dans un environnement donné. Il rend compte des caractéristiques anatomiques et physiologiques d'un individu.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

1.3. 4. Le locus est la localisation précise du gène sur un chromosome, **les allèles** sont les différentes formes que peut prendre un même gène, à un locus donné

1.3. 5. Homozygote : Un individu homozygote pour un gène, si ce dernier est représenté par deux allèles identiques..

1.3. 6. Hétérozygote : Un organisme est Hétérozygote quand ses cellules, contiennent au moins deux versions différentes d'un même gène en leur noyau.

Exemple : Le Groupe sanguin : un parent avec un groupe **B** a un enfant avec une personne du groupe **A**, cela donne un groupe sanguin **AB**. Ce groupe sanguin est hétérozygote.

1.3. 7. Dominance et récessivité et codominance

1- Si un allèle donné s'exprime chez les individus homozygotes pour ce gène mais aussi chez les individus hétérozygotes, on dit qu'il est dominant.

2- Si un allèle donné ne s'exprime que chez les individus homozygotes pour ce gène, on dit qu'il est récessif ; il ne s'exprime pas lorsque l'autre allèle du gène est dominant.

3- Si deux allèles s'expriment tous les deux chez un individu hétérozygote pour le gène en question, on dit qu'ils sont codominants.

1.3. 8. Gènes indépendants: sont des gènes qui présentent des locus situant sur des chromosomes non homologues.

1.3. 9. Gènes liés : Lorsque les locus des gènes sont situés sur un même chromosome, on parle des gènes liés .

1.3.10. Cellule haploïde : Elle ne comporte qu'un seul exemplaire de chaque chromosome

1.3.11. Cellule diploïde : contient deux homologues de chaque chromosome ($2n$).

1.3.12. haplontes : ils ont un cycle de vie entièrement haploïde, où la phase diploïde est limitée à la reproduction (formation de zygote)..

1.3.13. La consanguinité est le fruit d'une reproduction entre deux individus apparentés.

Pour un descendant donné, elle est d'autant plus importante que le lien de parenté entre les géniteurs est étroit.

1.3.14. La panmixie, en génétique des populations: est le principe qui considère que les individus sont répartis de manière homogène au sein de la population et se reproduisent tous aléatoirement. C'est-à-dire que tous les individus ont une chance égale de trouver un partenaire

I.4. Polymorphisme génétique

Le concept de polymorphisme génétique (du grec « *poly* » plusieurs et « *morphê* » forme) désigne la coexistence de plusieurs allèles pour un gène ou locus donnés, dans une population (Pierre, 1998).

Une population est considéré comme polymorphe si ses individus présentent au moins deux types de phénotypes de façon relativement fréquente. Le terme polymorphisme indique la variabilité des phénotypes existant au sein d'une population.

I.5. L'épigénétique : Elle concerne l'étude les différents changements héréditaires qui concernent les fonctions des gènes, ayant lieu sans altération de la séquence de l'ADN".

1.6. Définition de la diversité génétique

La diversité génétique est l'étendue de la variabilité génétique mesurée dans un individu, une population, une métapopulation, une espèce ou groupe d'espèces. Le concept de la variabilité génétique a été élargi en **2008 par Kaeuffer**, qui a déclaré « la *biodiversité est la diversité génétique* ».

1.7. Diversité génétique et variabilité génétique

Les généticiens des populations et aussi les généticiens quantitatifs, utilisent des paramètres différents pour estimer la variabilité génétique d'une population. Ils appellent diversité génétique le polymorphisme des marqueurs moléculaires et variabilité génétique le polymorphisme des caractères phénotypiques. La première fait appel à l'étude des distributions des fréquences alléliques tandis que la deuxième s'appuie sur les composantes de la variance génétique de caractères quantitatifs (Kremer, 1994). La relation entre variabilité et diversité, révèle l'existence d'une corrélation entre ces deux paramètres. Les données relatives à la diversité, concernent les marqueurs génétiques neutres et non les locus contrôlant les caractères quantitatifs.

I.8. Déterminisme des variations

La génétique des populations s'occupe essentiellement par la variabilité d'origine génétique présente dans les populations (et que l'on désigne sous le nom de polymorphisme). De plus en plus les techniques de biologie moléculaire ont permis d'étudier la variabilité non exprimée au niveau phénotypique (portion non codante d'ADN). Cette variabilité a nécessité une définition plus large du polymorphisme définie par Ford dans les années 40 qui a mentionné qu'il y a polymorphisme si dans une même population une portion codante ou non codante d'ADN présente une variation de séquence correspondant à plusieurs formes alléliques dont la plus fréquente ne représente pas plus d'une certaine fraction de la population totale, fixée à 95 ou 99%. Les gènes qui ne présentent pas de variabilité sont des gènes monomorphes .

I.9. Déterminisme épigénétique

Lorsque la variabilité d'un caractère n'est pas d'origine génétique, elle est qualifiée de variabilité épigénétique. Cette dernière est le résultat de l'action des facteurs environnementaux sur l'expression phénotypique d'un caractère comme la température, l'alimentation. Dans certains cas, cette variabilité épigénétique peut être transmise à la descendance (héritable). Alors, On parle d'hérédité épigénétique. C'est le cas par exemple des effets maternels qui apparaissent lorsque l'environnement subi par les parents, souvent la mère, a des conséquences sur les caractéristiques des descendants par le biais d'enzymes, protéines, hormones ou d'ARNm transmis à la descendance à travers le cytoplasme des ovocytes ou encore durant le développement embryonnaire précoce. Cette voie cytoplasmique peut être également un mode de transmission de nombreux microorganismes intracellulaires (bactéries, virus) appelés symbiotes qui peuvent être responsables d'importantes variations phénotypiques au sein des populations naturelles de leurs hôtes(**Françoise Hubert-Vincent.,2007**)

I.10. Déterminisme génétique

Françoise H-V(2007) a montré qu'il est possible de déterminer génétiquement la variabilité d'un caractère lorsqu'elle est due, au moins en partie, à la présence de plusieurs formes alléliques dans la population. La variabilité phénotypique est peut-être le résultat de la variation d'un seul gène. Dans ce cas, on parle de déterminisme monogénique. C'est à dire que la variation d'un seul gène est suffisante pour entraîner une variation phénotypique. On parle alors de caractères mendéliens.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Environ 5000 caractères mendéliens sont connus chez l'homme. Pour d'autres cas, la variabilité d'un caractère est déterminée par un grand nombre de gènes portant chacun plusieurs allèles, alors est un déterminisme polygénique. Il concerne tous les caractères quantitatifs demandant ainsi des mesures comme la taille et le poids par exemple. L'analyse génétique de ces caractères relève de la génétique quantitative qui sépare les effets des gènes en effets additifs, effets d'interaction entre gènes, effets de dominance, ou encore d'épistasie

Chapitre. II. Mesure de la diversité génétique au sein des populations

II.1. Constitution génétique d'une population

Sur la plan génétique, une population donnée à un instant donné est caractérisée par : la collection d'allèles qu'elle possède et la fréquence de ces allèles. En effet, chaque population possède l'ensemble des gènes de l'espèce, mais pour un gène donné, la collection des allèles peut être différente d'une population à l'autre. Si deux populations possèdent la même collection d'allèles, elles diffèrent alors par les fréquences relatives de ceux-ci. Ainsi, la connaissance de la structure génétique d'une population passe par la définition de trois catégories de fréquences : les fréquences phénotypiques, les fréquences génotypiques, et les fréquences alléliques.

La constitution génétique d'une population peut être déterminée à l'échelle de trois niveaux.

II.1.1. Constitution phénotypique: Veut dire les différents caractères et leurs fréquences dans une population.

II.1.2. Constitution génotypique : Elle précise pour un caractère donné les différents génotypes possibles et leurs fréquences

II.1.3. Constitution allélique: Elle fournit pour un gène considéré les allèles présents dans la population et leurs fréquences.

II.2. Calcul des fréquences alléliques et génotypiques

II.2.1. Calcul des fréquences génotypiques

La fréquence d'un génotype dans une population est égale à :

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Nombre d'individus porteurs de ce génotype/Nombre total d'individus

Fréquence génotypique = nombre d'individus porteurs du génotype étudié / nombre totale d'individus de la population

Soit un gène A se présentant sous deux formes alléliques A et a ,ce gène fournit trois formes génotypiques différentes AA ; Aa ; aa.

Dans un système de codominance les trois génotypes correspondent à trois phénotypes différents Ainsi, si notre population renferme N individus, on peut dénombrer les différents génotypes rencontrés, qui se répartissent en :

n1 individus de génotype **AA**

n2 individus de génotype **Aa**

n3 individus de génotype **aa**

n1+n2+n3=N

La fréquence du génotype AA est **f(AA) = n1/N**

La fréquence du génotype Aa est **f(Aa) = n2/ N**

La fréquence du génotype aa est **f(aa) = n3/N**

À noter que la somme des trois fréquences **f(AA) + f(Aa) + f(aa) = 1**

(ou 100%). En effet toute la population bien été dénombrée.

II.2.2.Calcul des fréquences alléliques

La fréquence d'un allèle dans une population est égale au nombre d'allèles de ce type/ nombre total d'allèles.

Fréquence allélique= Nombre d'allèles du type considéré / Nombre total d'allèles.

= Nombre d'allèles du type considéré / **2** allèles par individu diploïde ×
Nombre total d'individus .

Cours de Génétique et Dynamique des populations

- **Nombre total d'allèles**

Dans une population diploïde chaque individu est porteur de deux allèles soit différents (hétérozygote) soit, deux fois le même allèle (homozygote).

Le nombre total d'allèle présent dans une population est donc $2N = 2(n_1 + n_2 + n_3)$

- **Nombre de chaque type d'allèle**

Soit $f(A)$ la fréquence de l'allèle A

Chaque individu homozygote AA est porteur de deux allèles A .

Chaque individu hétérozygote Aa est porteur d'un seul allèle A .

Chaque individu homozygote aa ne porte aucun allèle A .

La fréquence de l'allèle A est donc :

$$F(A) = (2n_1 + n_2 + 0)/2N = (n_1/N) + (1/2)(n_2/N)$$

Il en résulte que la fréquence d'un allèle est la somme de la fréquence génotypique des homozygotes pour cet allèle et de la moitié de celle des hétérozygotes porteurs de l'allèle en un seul exemplaire

$$f(A) = f(AA) + 1/2 f(Aa) \quad \text{et} \quad f(a) = f(aa) + 1/2 f(Aa)$$

Remarque:

La somme des fréquences alléliques d'un même gène est égale à 1 [$f(A) + f(a) = 1$]

Les fréquences alléliques dans une population prennent un ensemble de valeurs possibles comprises entre 0 (-> gène perdu) et 1 (-> gène fixé).

Les fréquences alléliques peuvent être directement déduites à partir des fréquences génotypiques. Cependant, connaître les fréquences alléliques ne permet pas toujours de préciser les fréquences génotypiques.

Exemple :

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Soit une population renfermant un gène dont les deux allèles présentent une fréquence égale $f(A) = f(a) = 1/2 = 0.5$ Pour cette fréquence on peut avoir plusieurs fréquences génotypiques correspondantes :

$$F(A) = f(AA) + 1/2 f(Aa)$$

$$F(Aa) = [f(A) - f(AA)] * 2 F(Aa) = [0.5 - \dots] * 2$$

Tableau 1. Exemple de fréquences génotypiques d'une population à deux allèles A et a

F(AA)	F(Aa)	F(aa)
0	1	0
0.5	0	0.5
0.1	0.8	0.1

Exercice 1

Soit deux bouquets de fleurs dont les proportions de fleurs rouges, roses, et blanches sont variés. Le premier bouquet est composé de 85 fleurs rouges, 38 roses et 27 blanches, et le second avec 22 fleurs rouges, 40 roses et 102 blanches,

Calculez les fréquences génotypiques et alléliques dans les deux bouquets.

1. Calcul des fréquences génotypiques du premier bouquet

La fréquence d'un génotype dans une population est égale à :

Nombre d'individus porteurs de ce génotype/Nombre total d'individus

$$F(RR) = 85 / (85 + 38 + 27)$$

$$F(RR) = 85 / 150 = 0.566$$

$$F(RB) = 38 / 150 = 0.253$$

$$F(BB) = 27 / 150 = 0.18$$

2. Calcul des fréquences génotypiques du deuxième bouquet

$$F(RR) = 22 / (22 + 40 + 102)$$

$$F(RR) = 22 / 164 = 0.134$$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$$F(RB)=40/164 = 0.243$$

$$F(BB)=102/164 = 0.621$$

3. Calcul des fréquences alléliques du premier bouquet

La fréquence d'un allèle dans une population = Nombre d'allèles de ce type / 2×Nombre d'individus

$$F(R) = 85 \times 2 + 38 / 2 \times 150 = 208 / 300 = 0.693$$

$$F(B) = 27 \times 2 + 38 / 2 \times 1500 = 0.306$$

Ou bien

$$F(R) = f(RR) + 1/2 f(RB) = 0.566 + 1/2 \times 0.253 = 0.566 + 0.126 = 0.692$$

$$F(B) = f(BB) + 1/2 f(RB) = 0.18 + 1/2 \times 0.253 = 0.18 + 0.126 = 0.306$$

4. Calcul des fréquences alléliques deuxième bouquet

$$F(R) = 22 \times 2 + 40 / 2 \times 164 = 84 / 328 = 0.256$$

$$F(B) = 102 \times 2 + 40 / 2 \times 164 = 244 / 328 = 0.743$$

Exercice 2

La coloration de la robe des bovins de boucherie de la race Shorthorn est due à un gène dont les deux allèles R et B sont codominants.

Les bovins RR sont rouges, les bovins RB sont rouans, et les bovins BB sont blancs. Dans une population d'animaux de cette race on dénombre: - 900 rouges, 450 rouans et 150 blanc.

a) Quelle est la fréquence génotypique de chaque type de couleur ?

b) Quelle est la fréquence de chacun des deux allèles B et R ?

Solution

$$f(RR) = 900 / (900 + 450 + 150) = 0.60 \quad 60\%$$

De la même manière $f(RB) = 0.30 \rightarrow 30\%$ et

$$f(BB) = 0.10 \rightarrow 10\% \quad b) f(R) = (2 \times 900) + 450 / 2 (900 + 450 + 150) = 0.75$$

$$\text{Ou plus simple } f(R) = f(RR) + 1/2 f(RB) = 0.60 + 1/2 \times 0.30 = 0.75$$

$$F(B) = 1 - 0.75 = 0.25.$$

II.2.3. Calcul des fréquences alléliques» d'un gène lié au sexe:

Pour les caractères portés par les chromosomes sexuels, les deux sexes ont des constitutions

Cours de Génétique et Dynamique des populations

génétiques différentes et il faut distinguer :

Le sexe **homogamétique** qui porte les deux mêmes chromosomes sexuels ; femelle

Le sexe **hétérogamétique**, qui porte deux chromosomes sexuels différents (ou un seul) : mâles

Ainsi pour un locus A/a, le sexe homogamétique présente 3 génotypes possibles $X^A X^A$, $X^A X^a$, $X^a X^a$

Le sexe hétérogamétique présente deux génotypes seulement $X^A Y$ et $X^a Y$. Les deux sexes ont donc des contributions génétiques différentes et s'ils sont en fréquence égale (sex-ratio équilibrée), le sexe homogamétique détient pour les gènes concernés les 2/3 du pool génétique de la population, et le sexe hétérogamétique 1/3 seulement.

Le calcul des fréquences alléliques s'effectue donc séparément entre mâle et femelle

Démonstration

Soit A et a des allèles d'un même gène situé sur le chromosome X. Dans une population où l'on dénombre N_f individus de sexe homogamétique et N_m de sexe hétérogamétique. (Avec $N_f = N_m$) Le nombre total d'allèles N est de $2N_f + N_m$.

Notons :

f_1, f_2, f_3 , les effectifs des génotypes $X^A X^A, X^A X^a, X^a X^a$ chez les femelles

m_1, m_2 ceux des génotypes $X^A Y, X^a Y$ chez les mâles.

En considérant chaque groupe sexuel comme un échantillon indépendant, on peut estimer la fréquence de l'allèle A pour chacun des sexes et pour l'ensemble de la population.

femelle $f(A)_f = (2f_1 + f_2) / 2N_f$.

male $f(A)_m = m_1 / N_m$.

La fréquence allélique dans la population globale $f(A) = (2f_1 + f_2 + m_1) / (2N_f + N_m)$

$f(A) = 2 \times \text{fem homozygotes } (X^A X^A) + \text{fem heterozygotes } (X^A X^a) + \text{male porteurs de l'allèle A } (X^A Y) / 2 \times (\text{nombre totale d'individus femelles}) + \text{nombre totale d'individus mâles}$

Ou bien, on utilisant la formule:

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$$F(A) = \frac{2}{3} f(A)_f + \frac{1}{3} f(A)_m$$

En effet, dans l'ensemble de la population, les fréquences alléliques globales des allèles A et a sont les moyennes de la fréquence de ces allèles dans les deux sexes pondérées par leurs contributions relatives, soit les coefficients 1/3 et 2/3 lorsqu'il y a autant de mâles que de femelles dans la population

Remarque: Si la proportion des sexes est inégale, la pondération tient compte des effectifs **N_m** des mâles et **N_f** des femelles :

$$f(A) = (2 \times f(A)_f \times N_f + f(A)_m \times N_m) / (2N_f + N_m)$$

Exercice

Soit un locus A/a situé sur le chromosome X. Dans une population on dénombre 90 mâles X Y et 10 mâles X^aY, 77 femelles X^AX^A, 21 femelles X^AX^a, 2 femelles X^aX^a.

Calculer les fréquences alléliques chez les femelles et chez les mâles, puis dans la population globale.

Solution :

Fréquences alléliques chez les femelles: $f(A) = (2 \times 77 + 21) / 200 = 0.875$.

$$f(a) = (2 \times 2 + 21) / 200 = 0.125.$$

$$f(a) = 1 - 0.875$$

Fréquences alléliques chez les mâles:

$$f(A) = 90/100 = 0.90$$

$$f(a) = 10/100 = 0.1 \quad f(a) = 1 - 0.9$$

Fréquences alléliques dans la population globale:

$$f(A) = \frac{2}{3} \times 0.875 + \frac{1}{3} \times 0.9 = 0.883$$

$$f(a) = 1 - f(A) = 1 - 0.883 = 0.117$$

II .3. Taux de polymorphisme hétérozygotie

Le taux de polymorphisme (P) est dit à une proportion de locus polymorphes. Il rend compte de la proportion de protéines variables par rapport à l'ensemble des protéines étudiées.

Une population est considéré comme polymorphe pour un locus donné, si la fréquence allélique de l'allèle le plus fréquent est inférieure à 0,95.

Les méthodes d'évaluation des états alléliques et des génotypes ne concernent pas tous les loci. C'est à travers les loci pour lesquels les génotypes sont faciles à distinguer qu'on peut étudier une population. Ainsi, les méthodes actuelles ne permettent de révéler les génotypes que d'une fraction d'environ 1% des loci structuraux qui composent le génome d'une plante.

La signification biologique et adaptative du polymorphisme d'une population est devenue un sujet de controverse scientifique. On peut l'utiliser pour l'explication des facultés d'adaptation des populations à des milieux hétérogènes, dans le temps et dans l'espace.

II .3.1. Nombre moyen d'alleles par locus (A)

Le nombre moyen d'allèles par locus (A), appelé également taux d'allélisme ou richesse allélique, est défini pour n_i allèles au locus i et pour L loci comme :

$$A = 1/L \sum_{i=1}^L n_i$$

Exemple : pour 3 loci numéroté 1, 2 et 3 ayant respectivement 2, 3 et 2 allèles,

$$A = (2 + 3 + 2)/3 = 2,33$$

Si les paramètres de diversité génétique intra- et inter populations (diversité de Nei distance génétique et paramètres de différenciation génétique) sont estimées sur la base des différences entre les fréquences alléliques, le taux d'allélisme tient compte du nombre d'allèles par locus. Par conséquent, la mesure de ce paramètre est particulièrement importante pour les stratégies de conservation. Il était souvent utilisé dans la gestion des collectes et des banques de semences .

II .3. 2.Taux d'hétérozygotie (H_e et H_o)

L'hétérozygotie (diversité génétique de **Nei (1973)**, H_o (observed heterozygosity) peut être calculée à partir de la fréquence mesurée des hétérozygotes (nombre des individus hétérozygotes

Cours de Génétique et Dynamique des populations

divisé par le nombre total des individus de l'échantillon). De même, dans une population panmictique la fréquence théorique des hétérozygotes H_o (expected heterozygosity) à un locus peut être calculée à partir des fréquences alléliques. S'il y a n allèles avec les fréquences $f_1, f_2, f_3, \dots, f_n$, la fréquence théorique des hétérozygotes sera :

$$H_o = 1 - (f_1^2 + f_2^2 + f_3^2 + \dots + f_n^2) = \sum_{n=1}^n f_n^2$$

Si plusieurs loci sont considérés, l'hétérozygotie moyenne (H_e), représentant la moyenne du taux d'individus hétérozygotes par population, sera la moyenne arithmétique de toutes les valeurs de H_e :

$$H_e = (\sum H_e)/L, \text{ avec } L = \text{nombre de loci.}$$

II .3. 3.Indice de fixation (F_{is})

Le paramètre F_{is} de Wright, dénommé aussi indice de fixation et appelé auparavant coefficient de consanguinité (**Wright, 1969**) est calculé selon la formule :

$$F_{is} = (H_e - H_o)/ H_e = 1 - (H_o/H_e)$$

avec h_o , l'hétérozygotie observée et h_e l'hétérozygotie attendue, calculée à partir des fréquences alléliques dans l'hypothèse de Hardy-Weinberg.

Il reflète la différenciation des individus à l'intérieur des populations ($F_{is} = 1$ signifie fixation complète (cas d'autofécondation), F_{is} inférieur à 1 : hétérozygotie excédentaire, $F_{is} = 0$: population en équilibre de Hardy-Weinberg. $F_{is} < 0$: hétérozygotie excédentaire.

Chapitre. III. L'équilibre de Hardy-weinberg

III .1.Introduction

La connaissance des fréquences génotypiques et par voie de conséquence, des fréquences alléliques, nous permet de complètement décrire la structure génétique d'une population. Mais, cette dernière n'est pas statique. En général, une population animale se reproduit pour donner une nouvelle génération. Il faut donc étudier le devenir de sa constitution génétique au cours des générations.

Cette étude est très difficile à réaliser à cause des très nombreux facteurs qui peuvent modifier la fréquence des allèles (mutations, migrations, différence de survie ou fécondité entre individus...).

III .2.Notion de population théorique idéale :

1. Population d'effectif infiniment grand : pour minimiser les variations d'échantillonnage.
2. Population d'organismes diploïdes à reproduction sexuée et à méiose normale :un individu Aa produira toujours 50% de gamètes A et 50% de gamètes a).
3. Population à générations non chevauchantes : aucun croisement entre individus de générations différentes)
4. Absence de migration : population close génétiquement.
5. Absence de sélection :tous les individus, quel que soit leur génotype, ont la même capacité à se reproduire et à engendrer une descendance viable.
6. Absence de mutation : pas de changement d'un état allélique vers un autre
(A ~~↔~~ a)
7. Population à système de **reproduction panmictique** : cette hypothèse suppose deux notions fondamentales

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Une première étape pour contourner les difficultés liées aux différents facteurs susceptibles de modifier la structure génétique d'une population, est d'aborder la transmission des caractères dans un cas simple, appelé *population théorique idéale*, qui se définit par les caractéristiques suivantes

La panmixie : Dans un système à reproduction panmictique, les individus ne choisissent pas leur partenaire sexuel ni en fonction de leur génotype, ni en fonction de leur phénotype = croisement au hasard des individus.

La pangamie : la rencontre des gamètes se fait au hasard.

III .3.Loi de Hardy-Weinberg

La loi de Hardy-Weinberg est le modèle de référence en génétique des populations .Il suppose que la structure génétique d'une population reste inchangeable de génération en génération , alors est une population théorique idéale. On dit alors que la population est à l'équilibre.Cette loi est en 1908 par le mathématicien anglais Hardy, et médecin allemand Weinberg(**Robert. k et jean-loup. h.,2001**).

III .3.1.Démonstration de la loi par la transmission d'un gène a 2 allèles

Supposant qu'une population, théorique idéale renfermant un gène à deux allèles A et a, et on appelle les fréquences respectivement p et q. Ces fréquences seront également les fréquences des différentes catégories de gamètes produits par les individus de composant cette population Ainsi les mâles de cette génération n produisent p spermatozoïdes porteurs de A et q spermatozoïdes porteurs de a. Les femelles produisent p ovules porteurs de a et q ovules porteurs de a.

La composition génétique de la génération suivante (n + 1) sera présenté suivant un développement du binôme : $(p + q)^2 = p^2 + 2 pq + q^2$

La génération n+1 sera donc constituée de: male

-p² zygotes AA 2pq zygotes Aa q² zygotes aa

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Tableau 2. Composition génétique d'une population théorique idéale

	Mâle	
Femelle	A(p)	a(q)
A(p)	p ² AA (A)	Pq Aa (A)
a(q)	Pq Aa (A)	q ² aa (a)

Fréquences génotypiques : AA=p², Aa=2pq, aa=q².

Fréquence phénotypiques (A)=p²+2pq, (a)=q².

Dans une population théorique idéale, ces fréquences seront également celles des adultes reproducteurs de la génération n+1 (absence de sélection), pour lesquels la fréquence de chacun des deux allèles sera égale à la fréquence génotypique des homozygotes pour cet allèle + la moitié de la fréquence des hétérozygotes.

Pour A -> p1 = p² + (1/2) 2 pq = p² + pq = p (p+q) = p (p+q = 1)

Pour a -> q1 = q² + (1/2)2pq = q² + pq = q (p+q) = q

Les fréquences alléliques n'ont donc pas changé, ce qui donne encore à la génération suivante n+2 les

mêmes fréquences génotypiques qu'à la génération précédente soit p² AA, 2pq Aa, et q² aa. Le système est donc stable aussi bien en ce qui concerne les fréquences alléliques que les fréquences génotypiques. On dit qu'on est à l'équilibre de Hardy-Weinberg.

III.3.2. Application et utilisation du modèle de Hardy-Weinberg

III.3.2.1. Test de l'équilibre = test de conformité d'une population

Le test d'équilibre permet de savoir si une population donnée obéit à la loi de Hardy-Weinberg. Le principe du test est simple et peut être résumé en 3 étapes:

Cours de Génétique et Dynamique des populations

1. Echantillonnage d'une population -> dénombrement des effectifs génotypiques réels (possible en cas de codominance) et calcul des fréquences alléliques réelle parmi les N individus échantillonnés soit $p=f(A)$ et $q=f(a)$.

2. Calcul des effectifs génotypiques attendus dans une population théorique idéale qui aurait le même effectif et les mêmes fréquences alléliques que la population étudiée soit :

$$AA=p^2 \times N \quad Aa=2pq \times N \quad aa=q^2 \times N$$

3. Comparaison des effectifs observés et des effectifs attendus par un test statistique du chi deux :

$\chi^2 =$ la somme ((effectifs observés-effectifs théoriques)²)/effectifs théoriques

La valeur χ^2 est comparée a une valeur seuil, lue dans une table, en fonction d'un nombre de degrés de liberté (ddl) égale a la différence entre le nombre de génotypes et le nombre d'allèles du système génétique étudié :

$\chi^2 < a$ la valeur seuil la population est à l'équilibre.

$\chi^2 > a$ la valeur seuil la population n'est pas à l'équilibre.

Exercice

Chez l'homme le groupe sanguin MN est déterminé par un gène à deux allèles codominants M et N. une étude portant sur 730 aborigènes australiens a donné les résultats suivants :

22MM 216MN 492NN

Cette population est-elle en équilibre ?

Solution :

1-calcul des fréquences p et q des allèles M et N :

$$p=(2 \times 22+216)/2 \times 730=0.178 \text{ pour l'allèle M}$$

$$q=(2 \times 492+216)/2 \times 730=0.822 \text{ pour l'allèle N}$$

2-calcul des effets théoriques attendus des différentes catégories génotypiques

$$MM=p^2 \times 730 = (0.178)^2 \times 730 = 23.1$$

$$MN=2pq \times 730 = (2 \times 0.178 \times 0.822) \times 730 = 213.6$$

$$NN=q^2 \times 730 = (0.822)^2 \times 730 = 493.2$$

3-test du chi deux

$$X^2 = \frac{(22-23.1)^2}{23.1} + \frac{(216-213.6)^2}{213.6} + \frac{(492-493.2)^2}{493.2} = 0.083$$

Degrés de liberté : $3-2=1$

Pour 1 comme degré de liberté, la valeur de notre χ^2 étant très inférieure à la valeur seuil ($\chi^2 < 3.8$), on conclut qu'il n'y a pas de différence significative entre les effectifs observés et les effectifs théoriques. On admet donc que la population d'aborigènes australiens est à l'équilibre de Hardy-Weinberg.

III.3.2.2. Estimation des fréquences alléliques

Lorsque un caractère est due à un gène à 2 allèles A et a avec A totalement dominante sur a seuls deux phénotypes peuvent être distingués dans la population :

- le phénotype [A] correspondant à la somme des génotypes AA et Aa
- le phénotype [a] correspondant aux génotypes aa.

Contrairement à un système codominant, il n'est pas possible de calculer les fréquences alléliques dans la population car les proportions respectives des génotypes AA et Aa ne sont pas connues.

Le modèle de Hardy-Weinberg va permettre de donner une estimation de ces fréquences à partir de la fréquence du phénotype homozygote récessif qui est égal à q^2 si la population est à l'équilibre:

- a) la racine carrée de la fréquence des homozygotes récessifs q^2 donne la fréquence q de l'allèle récessif
- b) La fréquence p de l'allèle dominant est obtenue par différence à 1 ($1 - q = p$)
- c) Parmi les individus de phénotype (A)

La fréquence des homozygotes AA

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$$f(AA) = p^2 / (p^2 + 2pq)$$

La fréquence des hétérozygotes Aa

$$f(Aa) = 2pq / (p^2 + 2pq)$$

Application

$$f(Aa) = (p^2 + 2pq)$$

Chez l'homme, une étude portant sur le système Rhésus a recensé 14% d'individus rhésus négatif.

Sachant que l'allèle Rh⁺ est dominant sur l'allèle Rh⁻.

Sous l'hypothèse que la population suit la loi de Hardy-Weinberg.

Parmi les individus à Rhésus positif, quelle est la fréquence des individus Rh⁺Rh⁺ et celle des individus Rh⁺Rh⁻ ?

Solution

- Fréquence de l'allèle récessif Rh⁻

$$q^2 = f(\text{Rh}^-) = 14/100 = 0.14$$

$$q = \sqrt{0.14} = 0.37$$

Fréquence de l'allèle dominant Rh⁺

$$P = 1 - 0.37 = 0.63$$

Fréquence des individus Rh⁺Rh⁺

$$P^2 / (p^2 + 2pq) = 0.45$$

$$\text{Fréquence des individus Rh}^+ \text{Rh}^- = 2pq / (p^2 + 2pq) = 0.55 \quad 1 - 0.45 = 0.55$$

III.3.2.3. Transmission d'un gène lié au sexe :

Dans une population à l'équilibre les fréquences alléliques sont les mêmes dans les deux sexes et dans la population globale. Ainsi on peut bien utiliser les résultats obtenus chez les femelles que chez les males.

En pratique pour obtenir la fréquence allélique de la population d'un locus A/a il suffit de calculer les fréquences chez le sexe hétérogamétique du fait de la simplicité des calculs. En effet :

La fréquence des individus X^AY correspond à la fréquence p de A La fréquence des individus X^aY correspond à la fréquence q de a

Les fréquences génotypiques dans chacun des deux sexes pour une population à l'équilibre sont représentées

Homogamétique (XX) : X^AX^A = p² X^AX^a = 2pq X^aX^a = q²

Hétérogamétique (XY) ; X^AY = p X^aY = q

Exemple

Parmi les individus à Rhésus positif, quelle est la fréquence des individus Rh⁺ Rh⁺ celle des individus Rh⁺Rh⁻ ?

Solution

Fréquence de l'allèle récessif Rh⁻

$$q^2 = f(\text{Rh}^-) = 14/100 = 0.14$$

$$q = \sqrt{0.14} = 0.37$$

Fréquence de l'allèle dominant Rh⁺ P = 1 - 0.37 = 0.63

- Fréquence des individus Rh⁺Rh⁺

$$P^2/(p^2+2pq)=0.45$$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Chez la drosophile, le gène récessif w lié au sexe est responsable de la couleur blanche "white" des yeux. L'allèle dominant w^+ conduit au type sauvage à yeux rouges.

Dans une population de laboratoire à l'équilibre, on compte 170 mâles à yeux rouges et 30 mâles à yeux blancs.

Quelle est la fréquence de ces deux allèles dans cette population ?

Quel pourcentage de femelles dans cette population devrait avoir les yeux blancs ?

Solution

Les mâles, et pour un gène porté par X

Les fréquences phénotypiques = fréquences génotypiques = fréquence allélique. $q = 30 / 200 = 0.15$ ou 15% d'allèles

$p = 1 - q = 1 - 0.15 = 0.85$ ou 85% d'allèles

Puisque la population est à l'équilibre les fréquences alléliques sont les mêmes dans les deux populations mâles et femelles. Les femelles à yeux blancs sont de génotype récessif $X^w X^w$ leur fréquence est q^2

$q^2 = (0.15)^2 = 0.0225$ soit 2,25% -> 2.25% de femelle auront les yeux blancs.

Phénotype	Genotype	
	Males	Femelles
Yeux blancs	$X^w Y$	$X^w X^w$
Yeux rouges	$X^w + Y$	$X^w + X^w + ; X^w + X^w$

III.3.2.4. Transmission d'un gène à plusieurs allèles (systèmes multi alléliques)

Cours de Génétique et Dynamique des populations

III.3.2.4.1 Cas d'un locus à 3 allèles

La loi de Hardy-Weinberg s'applique également à des gènes qui existent sous plus de 2 états alléliques. L'équilibre correspond alors à l'association aléatoire des différents allèles pour former les génotypes dont la fréquence reste stable de génération en génération.

Pour un locus à k allèles $A_1, A_2, A_3, \dots, A_k$, il y aura en théorie $(k(k+1))/2$ génotypes différents dans la population (où k est le nombre d'allèles par locus).

Si les fréquences de ces différents allèles sont respectivement $p_1, p_2, p_3, \dots, p_k$, les fréquences des différents génotypes seront données par le développement de $(p_1 + p_2 + p_3 + \dots + p_k)^2$

Soit: $p_1^2 A_1A_1$ $p_2^2 A_2A_2$ $p_3^2 A_3A_3$ $p_k^2 A_kA_k$

$2p_1p_2 A_1A_2$ $2p_1p_3 A_1A_3$ $2p_1p_k A_1A_k$ $2p_2p_3 A_2A_3$ $2p_2p_k A_2A_k$ etc.

Exemple 1 : Les groupes sanguins du système ABO chez l'homme sont dus à l'existence de 3 allèles A, B et O dont les fréquences peuvent être appelées respectivement p, q, r . Une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg aura alors les fréquences génotypiques suivantes :

$p^2 AA$ $q^2 BB$ $r^2 OO$ $2pq AB$ $2pr AO$ $2qr BO$

Exemple 2 :

Dans un échantillon de 100 individus on dénombre : Groupe A = 42, Groupe B = 8, Groupe O = 46 et le groupe AB = 4

Calculez les fréquences alléliques pour chaque allèle.

Lorsqu'un gène présente plus de 2 états alléliques, la fréquence des hétérozygotes H peut dépasser 50%, et elle est d'autant plus élevée que le nombre d'allèles est important. L'hétérozygotie maximale est atteinte lorsque tous les allèles ont même fréquence et sa valeur est

$H_{\max} = 1 - 1/k$ où k est le nombre d'allèles

Par exemple, une population à l'équilibre peut comporter de plus de 90% d'hétérozygotes à un locus donné lorsqu'il existe plus de 10 allèles ayant les mêmes fréquences.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

À partir de l'estimation des fréquences alléliques, et toujours sous l'hypothèse de conformité au modèle de Hardy-Weinberg, on obtient une estimation de la fréquence des homozygotes AA et des hétérozygotes Aa parmi les individus de phénotype [A] c'est-à-dire la probabilité qu'un individu de phénotype [A] soit homo- ou hétérozygote:

- Fréquence des homozygotes parmi les individus [A] = $p^2 / (p^2 + 2pq)$ ou $p^2 / (1 - q^2)$

- Fréquence des hétérozygotes parmi les individus [A] = $2pq / (p^2 + 2pq)$ ou $2pq / (1 - q^2)$.

Exemple 3 :

Chez l'homme, une étude portant sur le système Rhésus a recensé 14% d'individus rhésus négatif. Sachant que l'allèle Rh⁺ est dominant sur l'allèle Rh⁻, l'estimation de la fréquence de l'allèle Rh⁻ est $q = 0,37$ (racine carrée de 0,14) sous l'hypothèse que la population suit la loi de Hardy-Weinberg. Calculez les fréquences génotypiques des individus Rh⁺Rh⁺ et Rh⁺Rh⁻.

On peut en déduire la fréquence des individus Rh⁺Rh⁺ et Rh⁺Rh⁻ parmi les individus Rhésus positif, respectivement

Pour Rh⁺Rh⁺ fréquence des homozygotes parmi les individus [A] = $p^2 / (p^2 + 2pq) = 0,45$

Pour Rh⁺Rh⁻ fréquence des hétérozygotes parmi les individus [A] = $2pq / (p^2 + 2pq)$ ou $2pq / (1 - q^2) = 0,55$

III.3.2.4.2 Cas d'un locus à 4 allèles

Dans le cas d'un locus à 4 allèles tel que le locus déterminant le type d'hémoglobine où les allèles sont codominants, les hétérozygotes et les homozygotes sont identifiables par électrophorèse de l'hémoglobine le calcul est alors très simple.

Exemple :

Le locus déterminant le type d'hémoglobine comporte dans la population de Burkina-Faso (un pays de l'Afrique de l'Ouest) les allèles BA, BS, BC et BD

Un échantillon de 1000 personnes de l'ethnie Bissa comporte : l'hémoglobine normal (HbA HbA) = 562, SS = 26, CC = 25, DD = 0, AS = 120, AC = 242, SC = 26, AD = 14, DS = 2, DC = 3

Calculer les fréquences BA, BS, BC et BD

III.3.2.4.3 Cas de plusieurs locus

Pour un locus A/a deux type de gamètes sont produits A et a dont les fréquences sont p(A) et q(a) pour un locus B/b on aura de même p(B) et q(b)

Si l'on examine la transition simultanée de ces deux locus, les gamètes produits résultent d'une association entre les allèles. Les gamètes sont :

AB et ab dénommés gamètes parentaux

Ab et aB dénommés gamètes recombinés

Les fréquences gamétiques sont à l'équilibre :

r fréquence AB = p(A) x p(B)

s fréquence ab = p(A) x p(b)

t fréquence aB = q(a) x p(B)

u fréquence ab = q(a) x q(b)

Un tableau à double entrée donne les fréquences des différents génotypes obtenus r^2 , s^2 , t^2 , u^2 , $2rs$, $2rs$, $2rt$, etc.

À l'équilibre on peut constater que $ru - st = 0$

Si l'équilibre n'est pas atteint $ru - st = E$ différent de 0

Chapitre IV. Les croisements non panmictiques (Jean-Louis. S(2006)in Bousbia.,2015)

L'hypothèse panmictique n'est pas toujours réalisable pour les populations naturelles, et le choix de conjoint par les individus reproducteurs se fait en fonction de critères variés. Les populations étudiées seront toujours supposées d'effectif infini et sont loin et ne sont pas affectées par les différentes forces évolutives. Deux cas sont distingués :

1- les individus qui se croisent entre eux présentant certain degré de parenté. Il s'agit donc de la consanguinité. Cette situation peut être soit volontaire ou involontaire. Si elle est involontaire, elle peut être en relation avec le comportement des individus. Par exemple, chez certains hyménoptères parasitant un même hôte, ou chez le diptère *Miastor* qui pratique les accouplements frère par soeur). La consanguinité de position sera entre des individus géographiquement proches. Alors, elle est induite par des contraintes dans l'espace et dans le temps.

2- les individus qui s'accouplent ont une certaine ressemblance, on parle alors d'homogamie. Contrairement si le choix se fait pour un partenaire dissemblable on parle d'hétérogamie. On peut aussi utiliser les termes de "croisements positivement ou négativement assortis",

Pour l'ensemble de ces cas le choix effectué par les reproducteurs modifie les modalités de rencontre des gamètes, par rapport à la panmixie. La constitution génique reste stable car il n'y a pas de changement au niveau des différents allèles. Cependant, les probabilités de formation des zygotes sont modifiées et la constitution génotypique est différente de celle obtenue suivant le modèle de Hardy-Weinberg.

IV .1.Consanguinité :

Est l'accouplement entre des individus qui sont liés les uns aux autres par leur origine. Autrement dit, la consanguinité est l'accouplement des individus apparentés. Deux individus apparentés s'ils ayant au moins un ancêtre commun (liés par leur origine) (Robert .2002) .

Le coefficient de consanguinité généralement symbolisé par F étant une comparaison entre une certaine population (lignée ou sous population) et une population de base définie ou implicite (théorique) dans laquelle le coefficient de consanguinité est nul. Le coefficient de

Cours de Génétique et Dynamique des populations

consanguinité de la génération suivante exprime l'activité du processus de dispersion qui s'est manifesté depuis la population de base

Le coefficient de consanguinité est la probabilité que les deux allèles portés par un individu à un locus quelconque soient identique c'est la notion *d'identité entre allèle*.

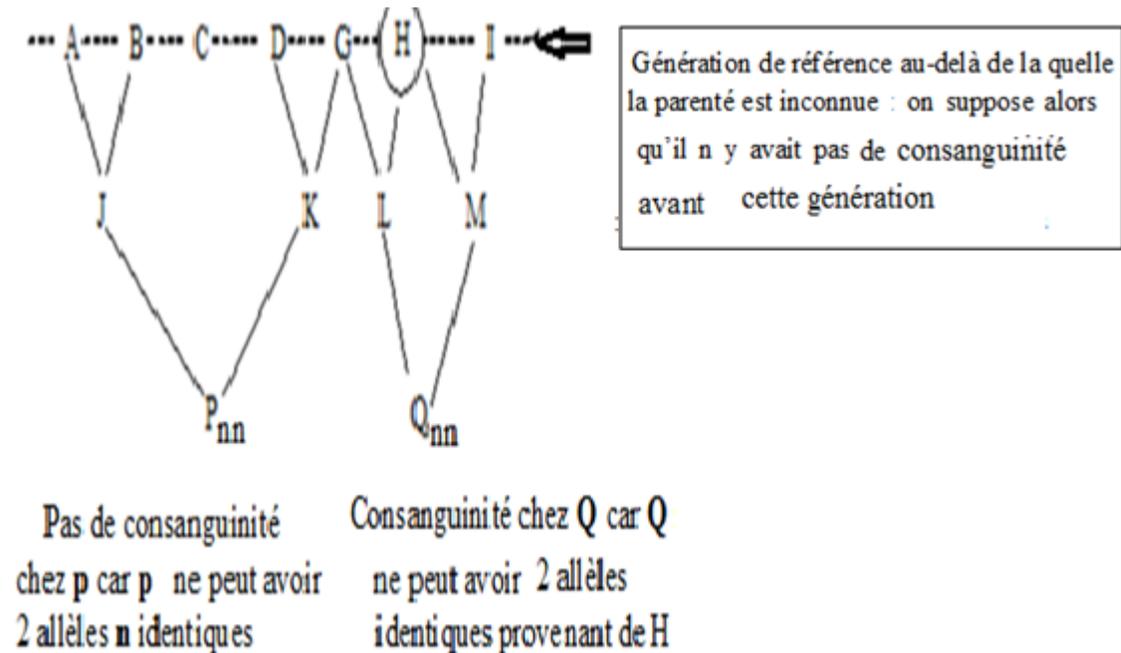


Figure 1. Coefficient de consanguinité

La variation du changement de fréquence génique en une génération donnée à partir de l'équation :

$$\sigma^2 \Delta p = \frac{p_0 q_0}{2N}$$

Cette équation est exprimée en fonction du taux de consanguinité devient :

(Où la dispersion par échantillonnage est égale à la dispersion par consanguinité)

$$\sigma^2 \Delta p = \sigma^2 \Delta q_0 = \frac{P_0 q_0}{2N} \Delta F$$

$$\Delta F = \frac{1}{2N}$$

Dans la population de base

De même, la variance des fréquences des gènes entre lignée à la génération n est comme

$$\sigma^2 p_n = \sigma^2 q_n = p_0 q_0 F_n = p_0 q_0 \left[1 - (1 - \Delta F_n)^n \right]$$

$$\sigma^2 q_0 = P_0 q_0 F$$

IV .1.2.La variance de la fréquence génotypique

Les fréquences génotypiques exprimées par la variance de la fréquence génique dans l'équation suivante :

$$\overline{q^2} = q_0^2 + \sigma^2 q = q_0^2 + P_0 q_0 F$$

(C'est la fréquence de aa)

Fréquences génotypiques pour un locus avec deux allèles exprimées en fonction du coefficient de consanguinité F

Tableau 3 .Changement des Fréquences génotypiques(cas de consanguinité)

Génotype	Population de base en équilibre Hardy-Weinberg Fréquence initiale	Changement dû à la consanguinité
AA	P_0^2	$P_0^2 + P_0 q_0 F$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Aa	$2 P_0 q_0$	$2 P_0 q_0 - 2 P_0 q_0 F$
Aa	q_0^2	$q_0^2 + P_0 q_0 F$

Sous un régime de reproduction induisant de la consanguinité, les fréquences alléliques dans l'ensemble de la population ne sont pas modifiées mais les fréquences des génotypes qui sont modifiées.

Donc on peut constater que les fréquences des homozygotes augmentent aux dépens des hétérozygotes.

Exercice :

	Situation initiale			Total	Valeur absolues hypothèse $N_1 = N_2$			Total
	AA	Aa	Aa		AA	Aa	Aa	
	Population globale avant subdivision on $p_0=0,6$	0.36	0.48		0.16	1.00	720	
Sous population 1 $p_1 = 0,8$	0.64	0.32	0.04	1.00	640	320	40	$N_1 = 1000$
Sous population 2 $p_2 = 0,4$	0.16	0.48	0.36	1.00	160	480	360	$N_2 = 1000$

Quelle sont les fréquences génotypiques moyenne de la population totale après subdivision ?

Quels sont les effectifs de la population totale après la subdivision ?

3- Quelle est la valeur de la variance des fréquences alléliques $\sigma^2 p$?

Cours de Génétique et Dynamique des populations

4- Quelle est la valeur de la consanguinité de la population ?

Solution:

La moyenne de la population totale après subdivision

Soit les fréquences des gènes A et a sont respectivement p et q

$$p_{1,2} = p_1 + p_2 / 2 = 0,8 + 0,4 / 2 = 1,2/2 = 0,6$$

$$q_{1,2} = q_1 + q_2 / 2 = 0,2 + 0,6 / 2 = 0,8/2 = 0,4$$

les effectifs de la population totale après la subdivision

$$\left. \begin{array}{l} F_1(AA) = 0,64 \\ F_2(AA) = 0,16 \end{array} \right\} F_{12}(AA) = 0,4$$

$$\left. \begin{array}{l} F_1(Aa) = 0,32 \\ F_2(Aa) = 0,48 \end{array} \right\} F_{12}(Aa) = 0,4$$

$$\left. \begin{array}{l} F_1(aa) = 0,04 \\ F_2(aa) = 0,36 \end{array} \right\} F_{12}(aa) = 0,2$$

	AA	Aa	aa	Total	AA	Aa	aa	Total
Fréquence génotypique moyenne de la population après la subdivision	0,4	0,4	0,2	1,00	800	800	400	2000

Nous remarquons qu'après la subdivision de la population globale nous constatons une diminution considérable des individus hétérozygote Aa de 960 à 800 soit 80 individus remplacés par AA et 80 par aa.

1- La valeur de la variance des fréquences alléliques $\sigma^2 p$?

La variance des fréquences des gènes entre lignée et la génération n c'est-à-dire la population de base

$$\sigma^2 p = \frac{1}{N} \sum (p_1 - p_0)^2$$

$$\sigma^2 p = \frac{1}{2} (0.8 - 0.6)^2 + \frac{1}{2} (0.4 - 0.6)^2 =$$

$$\sigma^2 q = \frac{1}{2} (0.2 - 0.4)^2 + \frac{1}{2} (0.6 - 0.4)^2 =$$

$$\text{Donc } \sigma^2 p = \sigma^2 q$$

IV .1.3.La valeur de la consanguinité de la population

Nous avons

$$q_0^2 + \sigma^2 q = q_0^2 + P_0 q_0 F$$

« la consanguinité présente un effet analogue à celui de l'échantillonnage donc la dispersion par échantillonnage est égale à la dispersion par consanguinité »

$q_0^2 + \sigma^2 q = q_0^2 + P_0 q_0 F$ $\sigma^2 q = P_0 q_0 F$

$$F = \frac{\sigma^2 q}{p_0 q_0} = 0.04 / 0.4 \times 0.6 = 16.17\%$$

IV .1.3.1.Taille efficace de la population

La variation génétique est l'enjeu principal de l'approche des petites populations. La taille totale d'une population peut être trompeuse, parce que seuls certains membres se reproduisent avec succès et transmettent leurs allèles à leur progéniture. Par conséquent, pour faire une estimation significative de la taille minimale viable, les chercheurs doivent déterminer la taille efficace d'une population, fondée sur le potentiel de reproduction. La formule qui suit utilise la proportion des individus reproducteurs par sexe dans le calcul

Cours de Génétique et Dynamique des populations

d'une estimation de la taille efficace d'une population, symbolisée par N_e

$$N_e = \frac{4}{\frac{N_f}{N_m} + \frac{N_m}{N_f}}$$

Où N_f et N_m sont respectivement le nombre de femelles et le nombre de mâles qui se reproduisent avec succès

Pour une population théorique :

$$\Delta F = \frac{1}{2N}$$

Pour une population plus réaliste on trouve :

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e}$$

$$\Delta F = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$$

Exemple :

Si l'on applique cette formule à une population théorique comptant au total 1 000 individus, on obtient 1 000 pour N_e si chaque individu se reproduit et si la proportion des sexes est de 500 femelles et 500 mâles. En effet, dans ce cas :

$$N_e = (4 \times 500 \times 500) / (500 \times 500) = 1\,000.$$

Un écart par rapport à ces conditions (tous les individus ne se reproduisent pas ou la proportion des sexes n'est pas de 50-50) réduit N_e . Par exemple, si la taille totale de la population est de 1 000 individus mais que seules 400 femelles se reproduisent avec 400 mâles, alors :

$$N_e = (4 \times 400 \times 400) / (400 \times 400) = 800.$$

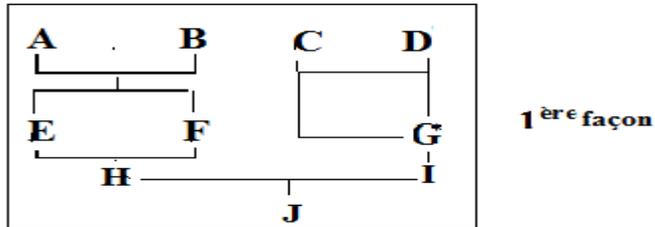
N_e équivaut ainsi à 80 % de la taille totale de la population. Il faut se rappeler que l'on veut

Cours de Génétique et Dynamique des populations

maintenir une taille efficace de population supérieure à la taille minimale viable afin de s'assurer que les populations conservent une diversité génétique suffisante

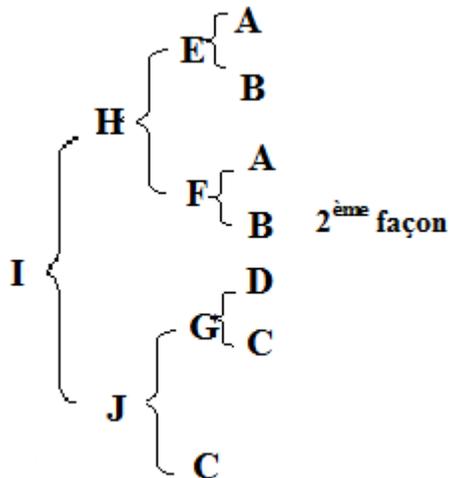
IV .1.4. Pedigree et consanguinité systématique

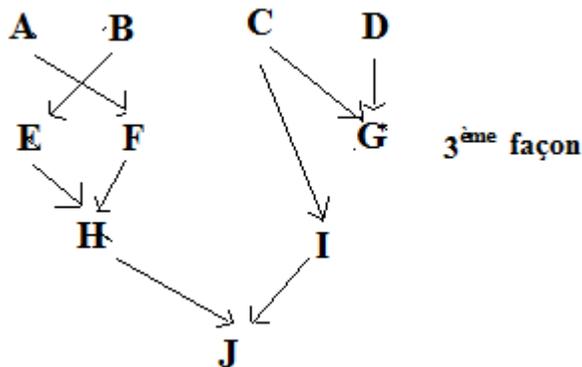
La généalogie ou le pedigree de l'individu x c'est la chronologie des individus qui ont une partie de leur patrimoine génétique en commun avec X



Il existe 3 façons principales de présenter graphiquement une même généalogie. En voici des **Exemples :**

A et B sont les parents de E et F, et ceux sont ceux de H. On voit aussi que C et sa progéniture G sont les parents de I, qui accouple à H pour nous donne J





C'est la *généalogie fléchée* qui est la plus pratique pour suivre la transmission du matériel génétique. En général, un individu est à la conjugaison de 2 flèches qui indiquent ses 2 parents.

IV .1.5.Calcul du coefficient de consanguinité F

IV .1.5.1.Méthode indirecte :

Dans ce cas F est calculé selon la taille de la population et de la structure de reproduction (système d'élevage) dans ce cas il s'agit d'un F moyenne de tous les individus de la population

IV .1.5.2.Méthode directe ou méthode des trajets ou chemins ou chaîne de pedigree :

Le calcul se fait d'une façon directe lorsque les informations généalogiques ou état civil des individus sont disponibles et fiable. (La méthode la plus importante).

Cette deuxième méthode est souvent utilisée en élevage car on est souvent intéressé par l'utilisation particulière de certain reproducteur dans un élevage donné en raison de certain caractère recherché.

Pour le calcul des coefficients de consanguinité et de parenté la connaissance de généalogies des individus concernés est indispensable dans la population humaine et animale. Les résultats dépendent de ancienneté et la fiabilité des données généalogiques.

Le calcul du coefficient de consanguinité individuel s'effectue à partir d'une généalogie qui permet de rechercher tous les ancêtres communs aux parents de l'individu consanguin.

Le coefficient de consanguinité est alors calculé en prenant en compte le nombre d'ancêtres communs et le nombre de générations qui séparent ces ancêtres communs de l'individu

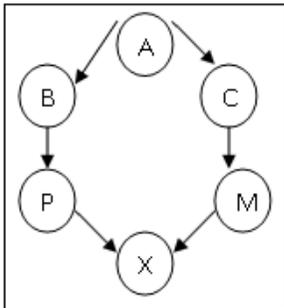
Cours de Génétique et Dynamique des populations

consanguin, sachant que la probabilité de transmission d'un allèle d'une génération à la suivante est $1/2$ pour des loci autosomiques.

Exemple :

Soit un individu x qui est un descendant de A par son père P et sa mère M

1^{er} cas : l'ancêtre A n'est pas consanguin où le pedigree ne nous fournit aucun renseignement sur leur origines donc $F_A = 0$



Supposons que A possède les gènes a et b

La probabilité pour que B et C ayant un gène identique a ou b issu de A est égale à $1/2$

La probabilité pour que B transmette ce gène à P est égale à $1/2$

La probabilité pour que P transmette ce gène à x est égale à $1/2$

La probabilité pour que C transmette ce gène à M est égale à $1/2$

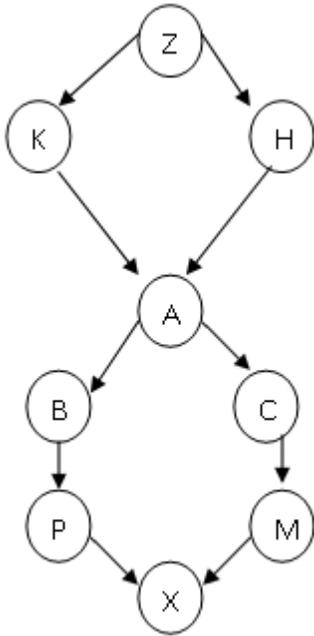
La probabilité pour que M transmette ce gène à x est égale à $1/2$

En définitive on aura : $F_x = (1/2)^{n_1 + n_2 + 1}$

n_1 : est le nombre de génération entre l'un des parents et l'ancêtre

commun n_2 : est le nombre de génération entre l'autre parent et l'ancêtre commun

2^{ème} cas : l'ancêtre A consanguin où le pedigree nous fournit des renseignements sur leur origines donc $F_A = 0$



La probabilité pour que B et C ayant un gène identique a ou b issu de A n'est égale à $\frac{1}{2}$ mais elle devient égale $(\frac{1}{2})(1 + F_A)$

En définitive on aura : $F_x = (1/2)^{n_1 + n_2 + 1} (1 + F_A)$

Si les deux parents ont plus d'un ancêtre commun, les probabilités correspondant à chaque ancêtre doivent être additionnées pour donner le coefficient de consanguinité des enfants de ces parents. Ainsi l'expression générale pour le coefficient de consanguinité d'un individu est :

$$F_x = \sum \left[(1/2)^{n_1 + n_2 + 1} (1 + F_A) \right]$$

Exemple : Calculez le coefficient de consanguinité de l'individu x dans les deux cas précédents

1^{er} cas :

La probabilité que x reçoive des allèles identiques provenant de A :

$$F_x = (1/2)^{n_1 + n_2 + 1}$$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Pour l'ancêtre A, il y a un seul chemin possible PBACM (une seule piste allant de P à M)

$$F_X = (1/2)^{2+2+1}$$

$$F_X = (1/2)^5 = 3.12\%$$

2^{ème} cas :

La probabilité que x reçoive des allèles identiques provenant de A :

$$F_x = \Sigma \left[(1/2)^{n1+n2+1} (1 + F_A) \right]$$

Pour l'ancêtre A, il y a un seul chemin possible PBACM (une seule piste allant de P à M)

Mais A est un ancêtre commun consanguin. Les parents de A étaient donnés par le pédigrée

$$F_x = (1/2)^{2+2+1} (1 + 1/2^{1+1+1})$$

$$F_x = (1/2)^5 (1 + 1/2^3)$$

$$F_x = (1/2)^5 + 1/2^8$$

On conclut, le calcul du coefficient de consanguinité s'effectue en 4 étapes:

L'identification de tous les ancêtres communs aux deux parents de l'individu consanguin.

La recherche de tous les chemins qui relient l'individu consanguin, ses deux parents et leur ancêtre commun.

Le calcul de la consanguinité pour chacun de ces chemins qui dépend du nombre d'individu dans le chemin.

Le calcul du coefficient de consanguinité final en faisant la somme des probabilités associées à chaque chemin.

Il faut bien distinguer la parenté et la consanguinité:

deux individus sont apparentés lorsqu'ils ont un ou plusieurs ancêtres communs.

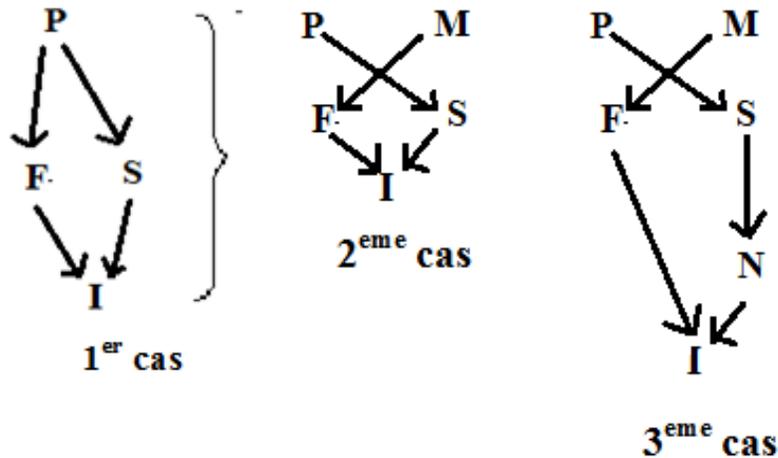
un individu est consanguin lorsqu'il est issu du croisement de deux individus apparentés.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Le coefficient de consanguinité de x est égal au coefficient de parenté de ses parents (M et P).

Exemple : Calculez le coefficient de consanguinité de l'individu i dans les cas suivant

1^{er} cas : issu des croisements entre deux individus ayant le même père (1/2 frères, 1/2 soeurs)



IV .1.6. Conséquences de la consanguinité dans une population

À l'échelle d'une population non panmictique, le coefficient moyen de parenté est désigné par F_i

F_i = moyenne des coefficients de parenté des différents couples de la génération i

Soit un locus avec deux A_1 et A_2 ayant respectivement les fréquences p et q chez les parents.

F est le coefficient moyen de parenté à la génération des parents.

Les fréquences génotypiques de la génération suivante seront :

$$f(A_1A_1) = Fp + (1-F)p^2$$

$$f(A_1A_1) = p^2 + Fp(1-p)$$

$$f(A_2A_2) = Fq + (1-F)q^2$$

$$f(A_2A_2) = q^2 + Fq(1-q)$$

$$f(A_1A_2) = Fpq + (1-F)2pq$$

$$f(A_1A_2) = 2pq - 2Fpq$$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Nous observons alors une augmentation de la fréquence des homozygotes, et une diminution de la fréquence des hétérozygotes. Cependant, les fréquences alléliques demeurent stables.

Exemple : $f(A1) = (p^2 + Fp(1-p)) + (1/2(2pq - 2Fpq))$

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

On conclue que la consanguinité ne s'accompagne pas avec une dégradation du stock génique dans une grande population, mais d'une augmentation de la morbidité qui concerne les maladies autosomiques récessives.

IV .2. L'homogamie

Les individus ayant le même génotype ont un choix d'accouplement entre eux-mêmes dont la compatibilité entre gamètes est augmentée par la ressemblance génétique. Les conséquences sont identiques à l'autofécondation sauf qu'elles ne concernent que les gènes responsables du caractère . On assiste un changement des fréquences génotypiques au niveau des gènes en question.

En cas de codominance, les croisements phénotypiques possibles sont : [A]X[A], [AB]X[AB], et [B]X[B] . Alors, nous avons trois types aussi de croisement d'un point de vue génotypique. Les croisements phénotypiques possibles dans le cas de dominance sont : [A]X[A] et [a]X[a] .

Dans tous les cas la proportion des hétérozygote pour certains loci diminue (les régions du génome touché sont ceux qui contrôlent les caractères pour lesquels il y a homogamie). Il existe une homogamie phénotypique et génotypique, (dominance et codominance). En situation d'homogamie génotypique et de dominance, on peut avoir trois croisements différents ; AA X AA, Aa X Aa et aa X aa pour le devenir des fréquences génotypiques, la situation est identique qu'en situation d'homogamie et de codominance (la proportion des hétérozygotes diminue de moitié à chaque génération).

IV .3. L'hétérogamie

Les fréquences génotypiques changent uniquement chez les gènes en question, la proportion des hétérozygotes augmente à chaque génération, mais celle des homozygotes diminue. Nous avons trois croisements phénotypiques possible en codominance: [A]X[AB],

Cours de Génétique et Dynamique des populations

[AB]X[B] , [A]X[B] et trois types aussi de croisement d'un point de vue génotypique. En dominance, le croisement phénotypique possible est [A]X[a] et deux croisements génotypiques (AA X aa et Aa X aa). Dans l'ensemble des cas la proportion des hétérozygote pour certains loci augmente. Il existe alors, une hétérogamie phénotypique et génotypique, (dominance et codominance). L'hétérogamie génotypique en dominance est accompagnée par les croisements AA X aa, Aa X AA et Aa X aa.

IV .4. La clonalité

Pour les généticiens, un clone est le résultat d'une seule méiose soit l'ensemble des ramets portant le même génotype. Les ramets peuvent être physiquement reliés ou bien séparés. c'est le clone génétique. En écologie, le clone est l'ensemble des ramets, provenant d'un même genet ou de différents genets, physiologiquement connectés. C'est le clone physiologique (Herben, T, 1994).

La clonalité, ou parthénogenèse apomictique, reproduit à l'identique les individus qui la pratiquent. Elle ne peut donc rien changer à elle seule. Par contre, dans les populations finies subissant la dérive génétique, avec un taux de mutation constant, des excès d'hétérozygotes sont attendus par rapport aux fréquences génotypiques de Hardy-Weinberg à l'échelle de l'ensemble du génome et on s'attend même au bout d'un certain temps à une hétérozygotie totale, sauf pour les allèles homoplasiques.

Chap. V. La variation de la fréquence de gènes dans une population

En panmixie une grande population animale est stable pour ce qui est de fréquence génique et génotypique, en l'absence de facteurs qui tendent à modifier ses propriétés génétiques. Cependant, une population est rarement stable génétiquement, La plupart du temps sa constitution génétique varié. Les causes majeures possibles de cette variation (par rapport à l'équilibre de H-W) sont peu nombreuses. Ce sont : la migration , la mutation , la sélection ,le système d'accouplement (les écarts à la panmixie : consanguinité ou l'inogamie, l'autogamie, l'homogamie l'hétérogamie) et la dérive génique

Nous allons donc maintenant procéder à l'étude des facteurs qui peuvent modifier les fréquences géniques et par conséquent les fréquences génotypiques.

Il y a deux types de processus :

- **Les processus systématiques** : qui modifient les fréquences géniques d'une façon prévisible à la fois en valeur et en direction

Il y a trois processus systématiques : **Migration, Mutation et Sélection**

- **les processus descriptifs** : qui se produisent dans les petites populations par suite de l'échantillonnage et que l'on peut prévoir en valeur mais pas en direction. Nous les étudierons séparément, supposant qu'un seul de ces processus agit à la fois.

V.1 La migration

La migration est le mouvement d'un groupe d'individus d'un endroit à l'autre. Supposons que dans une population locale, la fréquence de l'allèle **b** est $f(b) = q$. L'effet de la migration est très simple à traiter. Prenons l'exemple d'une grande population accueillant à chaque génération une proportion de **m** nouveaux immigrants (la pression ou taux d'immigration), le reste: **(1-m)** étant les autochtones. Soit **qm**, la fréquence d'un certain gène chez les immigrants et **qo** sa fréquence chez les autochtones; la fréquence **q1** de ce gène dans la population entière sera:

$$q1 = mqm + (1-m) qo$$

$$q1 = m (qm-qo) + qo$$

Le changement de la fréquence génique Δq apporte par une génération d'immigration est égal à la différence entre la fréquence avant l'immigration et après celle-ci, donc:

La fréquence génique $q1$ de ce gène dans la population mélangée après immigration.

$$\Delta q = q1 - qo$$

$$\Delta q = m (q_m - q_0)$$

Par conséquent, le taux de changement de la fréquence génique dans une population sujette à l'immigration dépend, comme c'est évident, du taux d'immigration et de la différence des fréquences géniques entre les immigrants et les autochtones.

$$E_{n+x} = E_n (1-m)^x$$

E : Écart entre fréquences p à la génération n dans deux populations différentes

x : nombres des générations

L'équilibre est atteint lorsque la fréquence de l'allèle dans la population locale est égale à celle du même allèle dans la population immigrante. C'est-à-dire $\Delta q = 0$

La fréquence de l'allèle b à la génération t est donnée par :

$$q_t = q_m + (1-m)^t (q_0 - q_m)$$

Si l'immigration se limite à un seul sexe, c'est le cas lorsqu'on importe les mâles ou la semence d'une race améliorée pour absorber une race, le taux de migration est divisé par 2. En effet, le taux de migration m est la moyenne des taux de migration des mâles et des femelles. Le cas extrême est lorsque les mâles utilisés en reproduction sont tous importés. Dans ce cas, la proportion des mâles importés est 100 % et $m = 0,5 \times (100\%) = 50\%$

V.2. Mutation

La mutation est un changement brutal ou héréditaire. Le taux de mutation d'un gène est généralement très faible ; il est de l'ordre de 10^{-4} à 10^{-8} . La mutation est à l'origine des variations dans la nature.

L'effet d'une mutation sur les propriétés génétiques d'une population diffère suivant qu'il s'agit d'une mutation rare au point d'être virtuellement unique, ou qu'il s'agit d'un saut mutationnel qui se renouvelle. Dans le premier cas, cela n'introduit aucun changement permanent contrairement à ce qui se passe dans le second cas.

V.2.1 Mutation non récurrente

Considérons d'abord une mutation qui introduit un seul représentant du gène ou du chromosome muté dans la population entière. Cette sorte de mutation n'a qu'une faible importance dans le changement de la fréquence génique parce que le produit d'une unique

mutation a infiniment peu de chance de survivre dans une grande population à moins de posséder un avantage sélectif.

La conclusion est donc qu'une mutation unique qui n'entraîne pas d'avantage sélectif pour le mutant ne peut pas produire de changement permanent dans une population.

Mutation non récurrente. Mutation crée un déséquilibre transitoire qui va disparaître au fil des générations.

V.2.2 Mutation récurrente

C'est avec le second type de mutation, la mutation récurrente, que nous trouvons un facteur susceptible d'entraîner des modifications de la fréquence génique. Chaque événement mutationnel revient régulièrement avec une fréquence caractéristique. Nous allons donc chercher quel est l'effet de cette «pression» de mutation sur la fréquence génique de la population.

Supposons que le gène **A1** muté en **A2** avec la fréquence «**u**» à chaque génération (**u** est la proportion de tous les **A1** qui mutent en **A2** d'une génération à la suivante). Si la fréquence

de **A1** pour une génération est **p0** la fréquence des gènes nouvellement mutés en **A2** est **up0** pour la génération suivante.

De sorte que la nouvelle fréquence de **A1** est :

(p0 - up0)

Donc $p_{n+1} = p_0 - up_0 = p_0 (1-u)$ (gènes nouvellement perdus)

$$q_{n+1} = q_0 + up_0 \text{ (gènes nouvellement créés)}$$

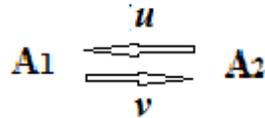
$$p_{n+2} = p_{n+1} (1-u)$$

$$= p_n (1-u)^2$$

Donc : **$p_{n+t} = p_n (1-u)^t$** (**t** c'est le nombre des générations)

Pour le cas des mutations réciproques, supposons pour simplifier qu'il y ait seulement deux allèles **A1** et **A2** dont les fréquences initiales sont **p0** et **q0**. **A1** mute en **A2** au taux de **u** par génération et de la même façon **A2** mute en **A1** au taux de **v**. Après une génération, on constate un accroissement du nombre des gènes, **A2** égal à **up0** résultat de la mutation dans un sens et une perte égale à **vq0** due à la mutation dans l'autre sens. Ce qui exprime par les symboles habituels, donne:

Taux de mutation



fréquence initiale des gènes p_0 q_0

En une génération, la variation de fréquence génique sera de:

$$p_{n+1} = p_0 - up_0 + vq_0$$

A l'équilibre : $\Delta p = p_{n+1} - p_0 = 0$ donc : $p_{n+1} = p_0$

Donc: $p_0 = p_0 - up_0 + vq_0$

$$up_0 = vq_0$$

$$up_0 = v(1-p_0)$$

$$up_0 = v - vp_0$$

$$p_0(u+v) = v$$

Donc fréquence d'équilibre: $p_e = v / u+v$

De même, on trouve $q_e = u / u+v$

Il est facile de voir que cette situation mène à un équilibre de la fréquence génique que rien ne pourra plus modifier ensuite. En effet si la fréquence d'un allèle augmente, la fréquence de l'autre diminue il y aura donc davantage d'allèles du premier type qui pourront muter dans une direction et moins d'allèles de l'autre type qui pourront muter en sens inverse.

Les mesures des taux de mutation indiquent des valeurs se situant entre 10^{-4} et 10^{-8} à chaque génération (un sur dix mille à un sur cent millions de gamètes). A des taux normaux les mutations ne peuvent donc être responsables que de très faibles changements de fréquence génique. À l'échelle du temps de révolution elles prennent de l'importance, mais on ne peut les détecter que rarement par l'expérimentation sauf chez les micro-organismes.

V.3 Sélection naturelle

L'idée de Darwin sur la sélection naturelle suppose que l'évolution des espèces se fait par des variations aléatoires d'une génération à la suivante. Ces variations héréditaires sur lesquelles opère ensuite une sélection par les conditions d'environnement. Darwin a constaté aussi, que les espèces peuvent atteindre un optimum évolutif dans un environnement donné.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Pour autant, il considère qu'une espèce adaptée à un contexte donné peut avoir sa place optimale si l'environnement est altéré. Donc il n'existe des espèces de qualité que dans un contexte donné.

Pour justifier sa proposition théorique, Darwin repose sur deux références. D'un premier côté, la sélection naturelle serait une extension de la vision du combat pour la vie proposée par Candolle ainsi que Lyell et Herbert. Ces derniers, ont relié ce concept à des variations démographiques en fonction des conditions de l'environnement et de la compétition interspécifique, pour autant l'impact en termes évolutifs n'est pas soupçonné. D'un deuxième côté, la pensée de Malthus, développée pour décrire les populations humaines, est étendue aux autres espèces. Alors, Darwin a conclu qu'à l'absence de la sélection, la démographie serait très différente car la croissance d'une population, fût-elle faible, est géométrique.

V.3.2 Effet de la sélection sur les fréquences alléliques entre deux générations successives

Les différences sélectives sont exclues dans le modèle de base. Ces différences sélectives pourraient concerner les différents croisements possibles entre individus de génotypes différents (Nicole P, 2011).

On remarquera que si les trois valeurs sélectives sont égales entre elles, soit en valeurs relatives $W_1 = W_2 = W_3$, il n'y a pas de sélection différentielle et le modèle est alors celui de Hardy-Weinberg.

Dans cette population, soit un gène A existant sous 2 formes alléliques A1 et A2, dont les fréquences respectives à la génération n sont p et q. Dans le cas le plus simple, seules les probabilités de survie des génotypes sont différentes. Comment vont évoluer les fréquences alléliques ?

Les étapes de calcul en donnant les valeurs des fréquences génotypiques avant et après la sélection sont résumées dans le tableau 4.

Tableau 4. Fréquences génotypiques avant et après la sélection

Génotype de la génération n :	A1A1	A1A2	A2A2
Fréquence allélique à la génération t :		A1 = p A2 = q	
Puisqu'il y a panmixie, les	P^2	$2pq$	q^2

Cours de Génétique et Dynamique des populations

fréquences			
Parmi les zygotes formés sont			
Valeurs sélectives :	W1	W2	W3
Après action de sélection cette Composante est modifiée :	$W1p^2$	$W3q^2$	$W3q^2$

Soit : $W1p^2 + 2W2pq + W3q^2$, somme n'est plus égale à 1

La fréquence des trois génotypes après la sélection est donc :

Fréquence des génotypes à la génération n+1 $f(A1A1) = W1p^2 / W$, $f(A1A2) = 2W2pq / W$
 et $f(A2A2) = W3q^2 / W$

On déduit alors la fréquence de l'allèle A1 à la génération n + 1:

$$P_{n+1} = W1p^2 / W + W2pq = (W1p^2 + W2pq) / W = p (W1p + W2q) / W$$

Avec toujours: $W = W1p^2 + 2W2pq + W3q^2$, W représente la valeur sélective moyenne de la population. Elle est proportionnelle au nombre moyen de descendants fourni par un individu quelconque de la nième génération. C'est la moyenne pondérée des valeurs sélectives des différents génotypes

Exemple 1 : Calculez les coefficients de sélection des génotypes AA, Aa et aa à partir des taux de viabilité et des taux de fertilité.

Tableau 5. Exemple des taux de viabilité et des taux de fertilité chez une population donné.

Génotype	AA	Aa	aa
Taux de viabilité	0,50	0,25	0,05
Taux de fertilité	10	20	50

Exemple 2 : Une population en accouplement au hasard a des génotypes, BB, Bb et bb avec des valeurs sélectives absolues respectivement 2, 1.6 et 1.2

$$\Delta p = p' - p = p (W1 + W2q) / W - p$$

$$\Delta p = p' - p = p [(1 - p) W1p + (1 - 2p) W2q - W3q^2] / w$$

Or, $1 - p = q$ et $1 - 2p = q - p$ d'où l'on déduit:

$$\Delta p = pq [(W_1 - W_2) + p (W_2 - W_3) q] / W_1 p^2 + 2W_2 pq + W_3 q^2$$

On remarquera que $\Delta p = - \Delta q$

$$\Delta q = pq [(W_2 - W_1) + p (W_3 - W_2) q] / W_1 p^2 + 2W_2 pq + W_3 q^2$$

V.3.3. Limite du processus sélectif

La sélection modifie les fréquences alléliques d'une génération à l'autre parce que les différents génotypes n'ont pas la même fécondité, et partant, le même nombre moyen de descendants.

Cette variation est exprimée par l'équation Δp , et la limite du processus sélectif sera atteinte lorsqu'un équilibre sera atteint pour certaines valeurs des fréquences alléliques.

Ces fréquences alléliques limites correspondent aux racines de l'équation pour lesquelles il y a équilibre puisque $\Delta p = 0$.

Ces racines ont deux valeurs 0 et 1, et une valeur fonction des coefficients de sélection :

$$p = 0 \text{ (alors } q = 1 \text{) ;}$$

$$p = 1 \text{ (alors } q = 0 \text{) ;}$$

$$p_e = (W_3 - W_2) / (W_1 - 2W_2 + W_3)$$

$$q_e = (W_1 - W_2) / (W_1 - 2W_2 + W_3) .$$

V.4. Fluctuation des fréquences alléliques

V.4.1. Approche intuitive de la dérive génétique

Que cela corresponde ou non à la réalité biologique de l'espèce, tout se passe, dans une population panmictique, comme si les individus qui s'unissent mettaient un même nombre (il n'y a pas de sélection) de gamètes dans une urne ; chaque individu de la génération suivante étant le résultat d'un double tirage dans cette urne.

Les fréquences p et q des allèles A_1 et A_2 d'un gène di-allélique chez les parents sont aussi les fréquences des gamètes porteurs de A_1 et A_2 dans l'urne et ce sont les probabilités de tirages de ces gamètes.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Quand la population est de grand effectif, le nombre de tirages est tellement élevé que la fréquence des gamètes tirés ne sera pas beaucoup, voire pas du tout différente de leur probabilité de tirage, soit p et q . C'est la même chose, quand on tire à pile ou face, la fréquence des piles ne sera pas très différente de $1/2$ si le nombre de tirage est très élevé (loi des grands nombres).

De ce fait les fréquences des génotypes réalisés par les doubles tirages sont dans les proportions de Hardy-Weinberg, soit p^2 , $2pq$ et q^2 .

Quand la population est de grand effectif, le nombre de tirages est tellement élevé que la fréquence des gamètes tirés ne sera pas beaucoup, voire pas du tout différente de leur probabilité de tirage, soit p et q . C'est la même chose, quand on tire à pile ou face, la fréquence des piles ne sera pas très différente de $1/2$ si le nombre de tirage est très élevé (loi des grands nombres).

De ce fait les fréquences des génotypes réalisés par les doubles tirages sont dans les proportions de Hardy-Weinberg, soit p^2 , $2pq$ et q^2 .

Au contraire, dès que l'effectif sera assez petit (on verra plus tard à quoi correspond concrètement le « assez »), les fréquences des allèles $A1$ et $A2$, après le tirage peuvent différer considérablement de leurs probabilités respectives de tirages. C'est la même chose, quand on tire dix fois à pile ou face, et que le nombre de piles observés est égal à six ou sept. Dans ce cas, la fréquence des piles, $0,6$ ou $0,7$, n'est pas du tout impossible et diffère beaucoup de la probabilité de tirage $0,5$ (fréquence observée si on réalise un grand nombre de tirages). Dans une petite population, les fréquences alléliques vont donc fluctuer au gré des variations aléatoires de tirages, et ce, d'une génération à l'autre. Cette fluctuation des fréquences est un peu comme celle de la trajectoire d'une bouteille lancée à la mer, soumise aux aléas des vents, des chocs et des courants, et c'est la raison pour laquelle elle a été appelée « dérive génétique ».

V.4.2. Formulation mathématique de la dérive génétique

Si on considère une population d'effectif constant N , on conçoit qu'il faut réaliser $2N$ tirages à chaque génération, dans l'urne gamétique des parents.

Si les deux allèles $A1$ et $A2$ d'un gène di-allélique, ont pour fréquence p_i et q_i à la génération i , quelles seront leurs valeurs à la génération suivante ?

En fait, il suffit de s'intéresser à la fréquence d'un seul allèle, celle de l'autre étant le complément à 1.

La probabilité de tirage de l'allèle $A1$ dans l'urne gamétique est égale à la fréquence p_i de l'allèle $A1$ chez les parents.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Si on fait $2N$ tirages dans l'urne gamétique le nombre d'allèles AI tirés peut être compris entre 0 et $2N$. En fait, ce nombre est une variable aléatoire $X_{i+1} = \ll \text{nombre d'allèles } AI \text{ tirés dans l'urne, pour réaliser la génération } i+1 \gg$, dont la valeur est comprise entre 0 et $2N$.

On sait que toutes les valeurs de cette variable sont possibles mais que les probabilités d'observer chacune de ces valeurs ne sont pas les mêmes. On sait plus précisément que chacune des valeurs de cette variable aléatoire X_{i+1} a une probabilité d'observation donnée par la loi binomiale $B(p_i, 2N)$.

Cette loi permet de définir les paramètres de la distribution de X_{i+1}

son espérance (appelée aussi moyenne) est égale à : $E(X_{i+1}) = 2N \cdot p_i$

sa variance est égale à : $V(X_{i+1}) = 2N \cdot p_i \cdot (1 - p_i)$

En fait, ce qui nous intéresse n'est pas tant le nombre tiré d'allèles AI que leur fréquence f_{i+1} , c'est-à-dire le rapport $X_{i+1}/2N$. La distribution de probabilités de la fréquence f_{i+1} suit la même binomiale, mais les paramètres de distribution sont différents puisqu'il s'agit d'une variable aléatoire X multipliée par le scalaire $1/2N$. Dans ces conditions on sait que l'espérance est multipliée par le scalaire $1/2N$, et sa variance par $(1/2N)^2$, soit :

$$E(f_{i+1}) = p_i$$

$$V(f_{i+1}) = p_i \cdot (1 - p_i) / 2N$$

On montre bien ainsi que, dans une grande population idéale (hypothèse du modèle de Hardy-Weinberg), quand N tend vers l'infini, la variance de la fréquence f_{i+1} est nulle ; de ce fait la fréquence f_{i+1} de AI ne peut qu'être égale à son espérance p_i , soit la fréquence de AI à la génération précédente.

Au contraire, dès que l'effectif est limité, la variance n'est plus nulle, et la fréquence f_{i+1} à la génération $i+1$, peut prendre une valeur différente de la valeur p_i à la génération précédente. Cette variation de valeur entre générations ne dépend que du hasard d'échantillonnage. Comme la variation de la fréquence de l'allèle AI , de génération en

génération est totalement imprévisible, elle fluctue de manière aléatoire ou chaotique.

Cette fluctuation allélique peut être illustrée par la figure .2, où trois populations, au départ identiques dans leur composition génétique (même fréquence initiale f_0), voient leur diversité évoluer de manière chaotique et divergente en raison de la dérive génétique.

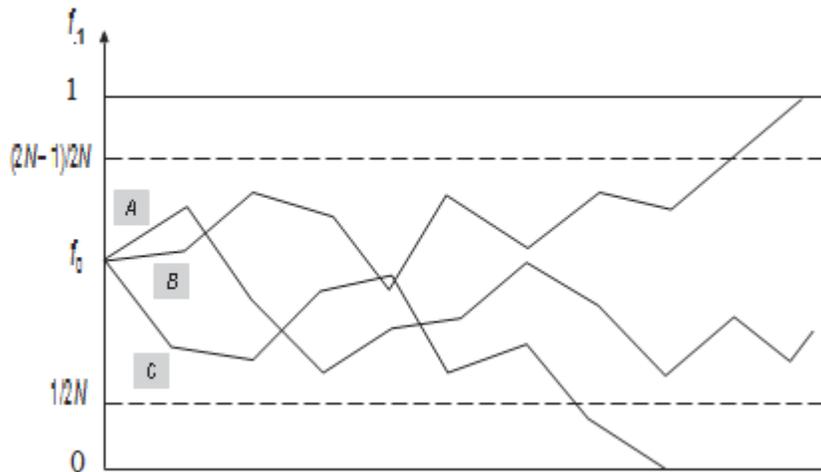


Figure .2. fréquences alléliques des trois populations A, B et C

Les fréquences alléliques des trois populations A, B et C fluctuent de manière totalement aléatoire entre 0 et 1, les deux valeurs extrêmes possibles de la fréquence, à chaque génération.

Il existe cependant deux situations limites qui finiront tôt ou tard par être atteintes, celle où l'allèle A, passant la barre de la valeur $2(N-1)/2N$ prend la valeur 1 (population B), ou, symétriquement, passant la barre $1/2N$, prend la valeur zéro (population C). Dans ces deux situations la fréquence allélique prend une valeur définitivement stable 1 ou 0, l'allèle A est fixé ou éliminé. Ces deux états limites possibles sont appelés absorbants parce qu'on y reste quand on y tombe.

V.4.3. Conséquences génétiques de la dérive sur la diversité génétique

Toute population en dérive génétique finira tôt ou tard par atteindre un état absorbant pour tel ou tel allèle de tel ou tel gène : c'est inéluctable et ce n'est qu'une question de

temps.

La dérive génétique aboutit donc à une réduction du polymorphisme génétique des populations par la perte, pour certains gènes, de tous les allèles sauf un, celui qui est fixé.

On peut même imaginer que le temps aidant (on suppose toujours pour l'instant qu'il n'y a pas de mutations) on obtiendrait, par dérive, une souche pure. Les conséquences génétiques de cette réduction du polymorphisme du point de vue évolutif sont développées un peu plus loin.

V.4.4.L'effet fondateur

L'effet fondateur est une variation d'échantillonnage affectant la composition génétique d'une population, en une occasion particulière unique.

Un premier exemple d'effet fondateur est celui qui touche les petits groupes essaimant d'une population. En raison de la taille de ce groupe, sa composition génétique peut différer fortement de celle de sa population d'origine. Cette variation d'échantillonnage induite par la scission de population est appelée effet fondateur. À la limite, la dérive génétique peut être considérée comme un effet fondateur récurrent à chaque génération.

Un deuxième exemple est celui du goulot d'étranglement démographique (*bottle neck*). Certaines espèces ou populations dont la taille est assez importante pour ne pas donner prise à la dérive et garder une composition génétique stable, subissent, occasionnellement ou périodiquement, des goulots d'étranglement démographique, en raison d'un abaissement brutal des ressources nutritives ou d'un accroissement brutal de la fréquence d'un prédateur (ou d'une guerre chez l'homme !). Cet abaissement brutal de l'effectif peut générer une variation d'échantillonnage car l'effectif restant en vie peut être assez faible pour ne pas être représentatif de la composition d'origine. Par ailleurs, il peut aussi y avoir quelques générations de dérive génétique avant que l'effectif ait récupéré une taille compatible avec une absence de dérive et une composition génétique stable. Cet épisode d'étranglement démographique peut réaliser un effet fondateur.

Un troisième type d'effet fondateur correspond à une fusion de population formant une nouvelle population, avec un nouveau stock génique et des déséquilibres gamétiques, mais il ne correspond pas, comme les deux précédents à une variation d'échantillonnage (voir chapitre 3).

Cours de Génétique et Dynamique des populations

L'effet fondateur a joué un rôle important dans l'histoire génétique de l'espèce humaine, compte tenu des modalités de son expansion géographique par essaimage de petits groupes, notamment vers les continents américain et océanien, puis par les fusions de populations

VI. Mesure de la diversité génétique et composition génétique d'une population

L'espèce est par définition un groupe génétiquement fermé au sein duquel les organismes sont susceptibles, par l'alternance méiose-fécondation de séparer ou de réunir les divers allèles de chacun des gènes et de concevoir des combinaisons génétiques nouvelles par la recombinaison génétique. Cependant tous les individus d'une même espèce, s'ils sont potentiellement susceptibles de réaliser ce brassage peuvent en être pratiquement empêchés quand des barrières limitent les possibilités de croisements entre certains individus.

Il peut s'agir d'un isolement géographique, lié à l'existence d'une barrière naturelle comme un océan pratiquement infranchissable ou une chaîne montagneuse plus facilement franchissable, ou plus simplement par la distance qui limite la probabilité de croisements entre individus très éloignés.

Il peut s'agir d'un isolement écologique. Par exemple des plantes d'une même espèce occupant un même territoire semblent former une même population. Mais si une disparité dans la composition du sol décale la floraison entre les plantes du sol A et celles du sol B, les échanges génétiques entre les plantes des sols A et B seront limités. Il sera alors nécessaire de définir deux populations A et B. La définition et l'analyse de populations naturelles supposent donc une bonne connaissance de leur biologie et de leur biotope.

Il peut s'agir enfin, chez l'homme, de barrières culturelles, sociales ou ethniques, qui limitent plus ou moins les possibilités d'unions entre individus, même géographiquement proches.

Une espèce peut donc être subdivisée en sous-groupes au sein desquels la possibilité d'échanges génétiques entre individus est effective ; ces sous-groupes sont appelés populations et l'ensemble des allèles qu'ils partagent, pour chacun des gènes de l'espèce, en constitue le patrimoine génétique (pool allélique).

Cours de Génétique et Dynamique des populations

La mesure de la diversité génétique à l'intérieur des populations mais aussi entre les populations, l'origine et le devenir de ces diversités intra- et inter-populationnelles sont un enjeu important de la génétique des populations, notamment chez l'homme, en raison des polémiques qui ont accompagné la définition et l'usage du concept de race, ou les débats sur l'émergence de l'homme moderne à partir de l'*Homo erectus*.

VI. 1. Variables d'état de la diversité et composition génétique d'une population

Il est possible de définir une chaîne de causalité liant la variabilité phénotypique des caractères et la diversité génétique sous jacente qui en est la cause. À chacun des niveaux hiérarchiques de la diversité, on peut associer des variables d'état qui mesurent la diversité génétique à ce niveau, les fréquences alléliques, les fréquences génotypiques, les fréquences phénotypiques.

Les fréquences phénotypiques sont toujours accessibles directement par le dénombrement des phénotypes présents dans un échantillon, et la question se pose de savoir si il existe des relations mathématiques simples permettant, si on connaît la diversité à un niveau hiérarchique, d'en déduire la diversité à un autre niveau (figure 1.6, flèches doubles à droite). Si de telles relations sont disponibles alors la connaissance de la diversité en un point quelconque des niveaux hiérarchiques permettrait d'avoir une connaissance exhaustive de la diversité génétique de la population en tout autre point.

Or c'est bien le premier but de la génétique des populations que de savoir mesurer la diversité pour définir la composition génétique d'une population ou d'une espèce, au niveau des allèles et des génotypes.

Dans un premier temps, on va définir la mesure de la diversité génétique relative à un gène (ou un marqueur) sachant qu'une fraction des problèmes de génétique des populations correspond à une telle situation. Ultérieurement, on généralisera nos résultats à l'étude simultanée de deux gènes ou marqueurs, situation très communément rencontrée en épidémiologie génétique, mais, comme cela a été dit, l'approche analytique devient impossible au-delà et il est nécessaire de recourir à des simulations informatiques.

VI. 2. Codominance et dominance : les limites de la mesure de la diversité génétique

Les phénotypes sont par définition directement accessibles à l'observation et les fréquences phénotypiques peuvent être calculées à partir d'un échantillon d'individus tirés aléatoirement dans la population, mais le calcul des fréquences génotypiques et alléliques n'est possible que si les phénotypes sont codominants, comme le montrent les exemples suivants.

a) Phénotypes codominants : groupe sanguin MN

Le typage est réalisé, comme pour le groupe ABO ou rhésus, par un test d'héماغلutation, les individus appartenant aux groupes [M], [N] ou [MN] selon que leurs hématies sont respectivement reconnues par l'anticorps anti-M ou l'anticorps anti-N ou les deux (tableau .6.), parce qu'elles sont porteuses d'une chaîne peptidique spécifiée par l'allèle L^M et/ou l'allèle L^N .

Tableau.6. échantillon aléatoire d'une population européenne

Groupes sanguins	[M]	[MN]	[N]
Effectifs observés (total : 1 000)	350	500	150
Fréquences phénotypiques	$350/1\ 000 = 0,35$	$500/1\ 000 = 0,50$	$150/1\ 000 = 0,15$
Génotype	L^M/L^M	L^M/L^N	L^N/L^N

Ici, les phénotypes étudiés sont codominants, il est possible d'associer un phénotype à un seul génotype et réciproquement. Dès lors les fréquences génotypiques sont égales aux fréquences phénotypiques et les fréquences alléliques s'en déduisent aisément. La constitution génétique de la population pour le gène concerné est connue sans ambiguïté.

Deux méthodes de calcul des fréquences alléliques sont possibles, un simple comptage des allèles ou une formule probabiliste.

Méthode des comptages. Elle consiste à dire que les 1 000 individus sont porteurs de 2 000 allèles parmi lesquels les allèles M représentent 350×2 (pour les homo- zygotes qui

Cours de Génétique et Dynamique des populations

possèdent 2) plus 500 (pour les hétérozygotes qui n'en possèdent qu'un). Les fréquences des allèles M et N sont donc respectivement :

$$f(L^M) = (350 \times 2 + 500) / 2\,000 = 1\,200 / 2\,000 = 0,6$$

et $f(L^N) = (150 \times 2 + 500) / 2\,000 = 800 / 2\,000 = 0,4$

avec $f(L^M) + f(L^N) = 1$

Méthode probabiliste. On peut calculer les fréquences alléliques par l'application du théorème des probabilités composées.

Considérons plus généralement les trois génotypes possibles résultant des combinaisons diploïdes des deux allèles $A1$ et $A2$ d'un gène et leurs fréquences respectives D , H et R :

– Génotypes :	$A1/A$	$A1/A$	$A2/A$
	1	2	2
– Fréquences génotypiques :	D	H	R

La fréquence de l'allèle $A1$ peut être définie comme la probabilité de tirer cet allèle au hasard dans la population, ce qui suppose d'abord de tirer un individu, puis l'un de ses deux allèles :

- l'individu tiré peut être $A1/A1$, avec la probabilité D ; dans ce cas l'allèle tiré au hasard chez cet individu sera $A1$ avec la probabilité 1,
- ou l'individu tiré peut être $A1/A2$, avec la probabilité H ; dans ce cas l'allèle tiré au hasard chez cet individu sera $A1$ avec la probabilité $1/2$, car l'individu est aussiporteur de $A2$.
- ou l'individu tiré peut être $A2/A2$, avec la probabilité R ; dans ce cas l'allèle tiré au hasard chez cet individu sera $A1$ avec la probabilité 0, car il n'en possède pas.

On aura donc $f(A1) = D \times 1 + H \times 1/2 + R \times 0$ où la

formule générale : $f(A1) = D + H/2$

et $f(A2) = R + H/2$

Dans l'exemple du groupe MN, on retrouve évidemment les mêmes valeurs que celles obtenues par l'autre méthode.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

b) Phénotypes dominants et récessifs : groupe sanguin ABO

Il est toujours possible d'estimer les fréquences phénotypiques (tableau.7) mais il est ici impossible d'en déduire les fréquences génotypiques, du moins pour les phénotypes dominants présentant plusieurs possibilités génotypiques sous jacentes ; dans ce cas la fréquence du phénotype, par exemple celle de [A], est égale à la somme des fréquences des deux génotypes, I^A/I^A et I^A/I^O , mais on ne peut connaître la valeur individuelle de la fréquence de chaque génotype, indispensable pour estimer les fréquences alléliques selon les formules vues plus haut. On ne peut mesurer la diversité génétique et, en se rapportant à la figure 1.6, on reste bloqué dans l'ensemble des phénotypes car aucune des quatre relations mathématiques n'est déterminée à ce stade.

Tableau .7. Groupes sanguins ABO dans un échantillon aléatoire de la population française.

Groupes sanguins	[A]	[B]	[AB]	[O]
Effectifs observés (total : 500)	213	56	15	216
Fréquences phénotypiques	213/500 = 0,426	56/500 = 0,112	15/500 = 0,03	216/500 = 0,432
Génotypes	I^A/I^A ou I^A/I^O	I^B/I^B ou I^B/I^O	I^A/I^B	I^O/I^O

Dans certains cas, une information complémentaire permet de lever l'ambiguïté de la relation phénotype/génotype ; elle est apportée par la connaissance de l'ascendance ou de la descendance des individus étudiés, ou bien, comme dans la drépanocytose, par une étude biochimique donnant accès, pour la mutation étudiée, à des phénotypes codominants (voir exercice).

Cette situation de blocage est commune à tous les caractères présentant des phénotypes mutés récessifs, notamment les maladies récessives, ce qui implique qu'on ne peut pas,

pour l'instant, estimer la fréquence d'un allèle pathologique ni celle des porteurs sains.

VI. 3. Degré de polymorphisme et degré d'hétérozygotie

On peut établir une mesure plus globale de la diversité génétique d'une population en intégrant sur un grand nombre de gènes, la diversité allélique établie pour chacun d'entre eux (voir paragraphe précédent). Cette diversité globale peut être appréhendée par le « degré de polymorphisme » et le « degré d'hétérozygotie ».

Connaître la constitution génétique d'une population pour un seul gène polymorphe ne permet pas de savoir si cette population est ou n'est pas très polymorphe. Elle l'est si un grand nombre de gènes sont polymorphes ; ce qui suppose, en pratique d'avoir étudié un grand nombre d'individus pour un grand nombre de gènes.

Si on étudie un très grand nombre d'individus pour un gène, on trouvera toujours un ou quelques allèles très rares correspondant notamment au bruit de fond des mutations *de novo*, dont la plupart, comme on le verra (voir chapitre 8), disparaissent en quelques générations du pool génique. Autrement dit ces allèles sont trop rares pour qu'ils fassent partie de ce pool sur un nombre significatif de générations en terme d'évolution. Le seuil qui a été arbitrairement choisi pour distinguer l'allèle rare comptabilisable dans le pool de celui qu'on délaissera est la fréquence de 1 %. Sur cette base un gène polymorphe est un gène qui présente au moins deux formes alléliques de fréquence supérieure ou égale à 1 %, et le *degré de polymorphisme* d'une population est défini par son pourcentage de gènes polymorphes (tableau.8.).

Le degré de polymorphisme n'est cependant pas le seul, ni le meilleur indicateur de la diversité génétique globale d'une population, car il ne prend en compte ni le nombre d'allèles pour un gène, ni la valeur des fréquences alléliques mais seulement le fait que le gène est ou n'est pas polymorphe.

Or si un gène polymorphe présente un allèle $A1$ très fréquent, à 99 % et un allèle rare $A2$, à 1 %, la très grande majorité des individus sera constituée d'homozygote $A1/A1$ et une minorité sera hétérozygote $A1/A2$ (les individus $A2/A2$ étant sans doute exceptionnels, comme on le verra plus tard grâce à la relation de Hardy-Weinberg). Par contre si un gène polymorphe présente deux allèles $B1$ et $B2$ de fréquences sensiblement égales (1/2), un

Cours de Génétique et Dynamique des populations

grand nombre d'individus sera hétérozygote.

La relation de Hardy-Weinberg permet de prévoir que la fréquence des hétérozygotes sera égale à :

$$H = 1 - \sum p_i^2 \quad \text{où } p_i \text{ est la fréquence du } i^{\text{ème}} \text{ allèle du gène}$$

Dans les deux cas précédents, on obtient pour l'hétérozygotie des valeurs respectives de 1,98 % et 50 %, ce qui montre bien que la population n'est pas génétiquement dans la même situation de diversité pour ces deux gènes di-alléliques. On notera en effet que le taux H d'hétérozygotie tend vers une valeur maximale H_{\max} pour des valeurs égales des fréquences alléliques.

Pour un gène polymorphe présentant n allèles différents (avec n fréquences alléliques p_i , i variant de 1 à n) il existe n homozygotes et $n(n - 1)/2$ hétérozygotes possibles (encart 1.1). Si les n allèles sont équifréquents, la valeur de cette fréquence allélique sera égale à $1/n$ et la valeur du taux d'hétérozygotie sera égale à :

$$H_{\max} = 1 - (\sum 1/n)^2 = 1 - n(1/n)^2 = 1 - 1/n = (n - 1)/n$$

Pour un gène di-allélique la valeur de H_{\max} est égale à 50 % (voir figure 2.3) ; mais pour un gène polymorphe avec 15 ou 20 allèles, comme il en existe dans le complexe majeur d'histocompatibilité chez l'homme, la valeur de H_{\max} est égale à 93 ou 95 %. Cependant la valeur réelle de H dans la population peut être très inférieure à H_{\max} si les fréquences alléliques sont différentes parce qu'un allèle est très fréquent (en effet le terme p_i^2 correspondant à cet allèle prend alors une grande importance dans la formule de H , comme dans le premier exemple où $H = 1,98 \%$ quand $H_{\max} = 50 \%$)

On définit le *taux moyen d'hétérozygotie* d'une population comme la moyenne des taux d'hétérozygotie pour un grand nombre de gènes étudiés (tableau .8.). Il constitue une mesure de la diversité génétique globale plus précise que le degré de polymorphisme. Mais celui-ci est également utile comme indicateur simple et direct du pourcentage de gènes polymorphes dans la population ou l'espèce.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Tableau 8. degrés de polymorphisme et taux d'hétérozygotie pour plusieurs gènes dans trois populations fictives.

population	I	II	III
Gène A allèle <i>A1</i>	0,5	0,7	0,9
allèle <i>A2</i>	0,5	0,3	0,1
Taux d'hétérozygotie pour le gène A	0,5	0,42	0,18
Gène B allèle <i>B1</i>	0,8	0,95	1
allèle <i>B2</i>	0,2	0,05	0
Taux d'hétérozygotie pour le gène B	0,32	0,095	0
Gène C allèle <i>C1</i>	1	1	1
Taux d'hétérozygotie pour le gène C	0	0	0
Gène D allèle <i>D1</i>	0,3	0,6	0,2
allèle <i>D2</i>	0,2	0,05	0,8
allèle <i>D3</i>	0,3	0,35	0
allèle <i>D4</i>	0,2	0	0
Taux d'hétérozygotie pour le gène D	0,74	0,515	0,36
Degree de polymorphisme	75 %	75 %	50 %
Taux moyen d'hétérozygotie	39 %	25,75 %	13,5 %

Les populations I et II ont un même degré de polymorphisme car elles présentent trois gènes polymorphes sur quatre, contre deux seulement dans la population III. Cependant par le calcul du taux moyen d'hétérozygotie, on peut conclure que la population I présente plus de diversité que la population II, notamment en raison du fait que le gène *D* y est

Cours de Génétique et Dynamique des populations

présent sous la forme de quatre allèles presque équifréquents alors qu'il n'est présent dans les populations II et III que sous trois et deux formes alléliques d'une part, et des fréquences très différentes entre elles d'autre part.

La population III est dépourvue de certains allèles et présente, pour les gènes polymorphes, des différences de fréquences beaucoup plus prononcées que dans les autres populations. Cette situation de moindre diversité est typiquement retrouvée dans toutes les petites populations isolées d'Amérique ou d'Océanie. Cette particularité sera expliquée par les phénomènes de dérive génétique .

La diversité estimée sur plusieurs dizaines de gènes chez l'homme, la souris et la drosophile donne des valeurs respectives de 31, 29 et 42 % pour le degré de polymorphisme, et 10, 9 et 12 % pour le taux moyen d'hétérozygotie.

Partie.2. Cours de Génétique et Dynamique des populations

VII. Population et structure démographique des populations

VII 1. La population

Est un groupe d'individus appartenant à une même espèce et occupant un milieu déterminé à un moment donné. Elle est différente du peuplement qui est un groupe d'individus, appartenant à des espèces différentes d'un même groupe systématique et vivant dans un milieu donné. On peut parler, par exemple, des populations d'hippopotames et du peuplement des mammifères .

Pour l'écologiste une population est un ensemble d'individus de même espèce. Les individus d'une population peuvent communiquer entre eux. Ils peuvent aussi interagir: s'apparier pour se reproduire, entrer en concurrence pour l'utilisation de ressources communes (nourriture, sites de pontes ou de nidification, abris), coopérer pour une meilleure exploitation de ces ressources ou pour se défendre contre les prédateurs, se transmettre des parasites ou des maladies.

VII .2. Paramètres descriptifs d'une population

VII.2.1.La densité : La densité d'une population appelée aussi abondance constitue un paramètre démographique primordial. Elle peut être définie comme le nombre d'individus d'une espèce par unité de surface. L'unité de surface est à fonction de la taille de l'espèce étudiée et de son abondance plus ou moins grande. Elle va du m^2 dans le cas des invertébrés vivant sur sol au km^2 pour les grands herbivores de savane et de steppe. La densité peut aussi être exprimée en masse totale de matière vivante par unité de surface. A ce moment elle dépend de la place que l'espèce occupe dans la chaîne alimentaire. C'est pourquoi dans un écosystème en équilibre la densité des carnivores est toujours plus faible que celle des herbivores.

On distingue deux types de densité :

VII.2.1.1. La densité brute : c'est le rapport du nombre total d'individus d'une population (ou de sa biomasse) à la surface totale du milieu occupé par cette population.

VII.2.1.2. La densité écologique : c'est le rapport existant entre l'effectif total de la population (ou sa biomasse ou son poids sec) et la surface d'habitat réellement disponible..

VII.2.2. La natalité et la mortalité

La densité d'une population, sa croissance ou son déclin, dépend du nombre d'individus qui lui sont ajoutés (natalité et immigration) et de ceux qui disparaissent (mortalité et émigration). En d'autres termes, les effectifs de chaque espèce dépendent principalement de la différence entre les taux de natalité et de mortalité et de l'équilibre entre émigration et immigration.

VII.2.2.1. La natalité : La natalité constitue le principal paramètre démoécologique qui explique l'accroissement de la population. Il existe la natalité maximale ou physiologique qui correspond à la fécondité potentielle de l'espèce et la natalité réelle ou observée.

Le taux brut de natalité s'exprime par le nombre de naissances pour mille individus et par an. A côté de ce taux, on peut aussi distinguer le taux net de reproduction qui correspond au nombre total des naissances produites par chaque femelle féconde .C'est le taux de multiplication par génération

VII 2.2.2.. La mortalité : Elle constitue le deuxième paramètre démoécologique d'importance fondamentale. Elle est le principal facteur de diminution des effectifs. Elle s'exprime par le taux de mortalité ou par la probabilité de mort.

Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif au début de l'intervalle. La mortalité écologique ou réelle varie en fonction de la population considérée et des facteurs du milieu.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

La mortalité minimale ou le taux de disparition des individus dans les conditions de vie optimales de la mortalité réelle ou écologique caractérisant la disparition des individus dans des conditions d'environnement données. Cette dernière, n'est pas constante mais varie en fonction de la population considérée et des facteurs du milieu. La mortalité minimale est théorique, car elle représente le taux de disparition des individus à l'absence des facteurs limitants qui, pratiquement ne peuvent pas manquer.

Les courbes de survie fournissent une bonne répartition de la mortalité naturelle dans la population. On distingue trois grands types de courbes de survie (I, II, III) (Fig.2) qui traduisent trois sortes de mortalités naturelles. Une courbe de survie est une représentation graphique de la variation du logarithme décimal des effectifs N en fonction du temps t .

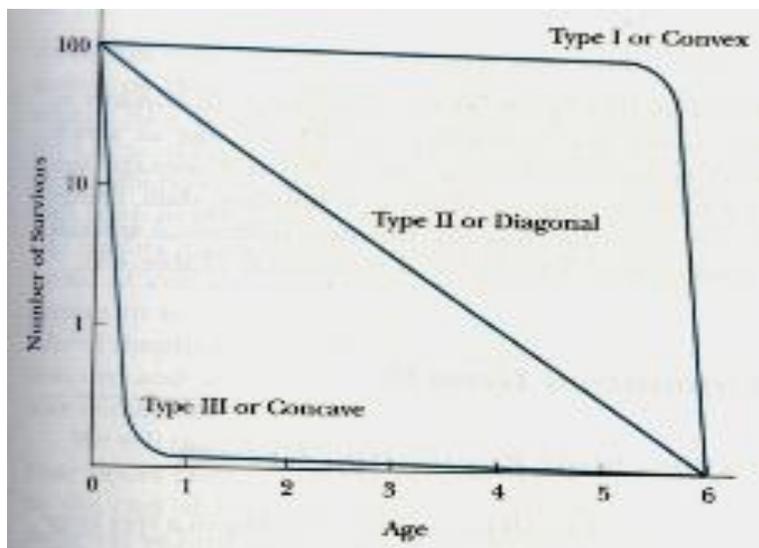


Figure 2 : Courbes de survie

Le type I est une courbe convexe et correspond à une mortalité faible au stade jeune mais qui devient forte par la suite. Il s'observe dans la population humaine.

Le type II est une courbe plus ou moins linéaire qui traduit un taux de mortalité constant tout au long de la vie de l'espèce. Il a été observé chez l'hydre verte.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Le type III est une courbe concave qui correspond à une forte mortalité juvénile (au stade jeune), mais qui décroît rapidement au stade adulte. Cette courbe a été observée chez le rouge-gorge.

L'étude des courbes de survie est très importante en démoécologie et en aménagement de la faune car elle permet de savoir à quel âge une espèce est plus sensible à la mort..

VII.2.3.Le Sex-Ratio

Il s'agit d'un paramètre démoécologique de grande importance qui correspond au rapport entre les individus de sexe mâle et de sexe femelle dans une population animale donnée. Ce rapport est équilibré et proche de 1 dans la grande majorité des cas, c'est-à-dire, il y a autant des femelles que des mâles, sauf dans les populations d'espèces parthénogénétiques comme les abeilles, les pucerons et les phasmes.

VII.2.4. Pyramides des âges

La connaissance de l'âge des individus constituant une population représente un impératif indispensable à toute étude démoécologique. On peut distinguer, en première approximation, deux grands groupes de méthodes. Les premières permettent une détermination absolue et s'appliquent à des individus, les secondes des estimations statistiques et concernent un groupe d'individus.

L'étude des phénomènes démoécologiques nécessite de répartir les effectifs de la population en un certain nombre de groupes ou classes d'âge et de suivre leur devenir en fonction du temps. Selon les possibilités, on étudiera des générations ou des cohortes.

VII.2.4.1.La génération : correspond à l'ensemble des individus nés en même temps ou, si l'espèce a une longévité importante, à l'ensemble des individus nés la même année.

VII .2.2.4. 2.La cohorte : est constituée par un groupe d'individus qui n'ont pas nécessairement le même âge mais qui ont vécu un même événement d'origine.

Les pyramides des âges permettent d'obtenir une représentation intéressante de la structure en classes d'âge d'une population. Celles-ci sont édifiées par superposition de rectangles de largeur constante et de longueur, donc de surface, proportionnelle aux effectifs de chaque classe d'âge. Les mâles et les femelles sont disposés en deux groupes distincts situés de

Cours de Génétique et Dynamique des populations

part et d'autre d'une médiane puisque la mortalité n'affecte pas de façon égale les deux sexes en fonction de l'âge (fig.3).

On peut donner une représentation simplifiée d'une pyramide des âges en distinguant trois groupes dans les effectifs de toute population: celui des individus jeunes, en période de pré-reproductive, celui des adultes (période reproductive) et celui des individus âgés qui ne sont plus féconds (période post-reproductive ou sénile).

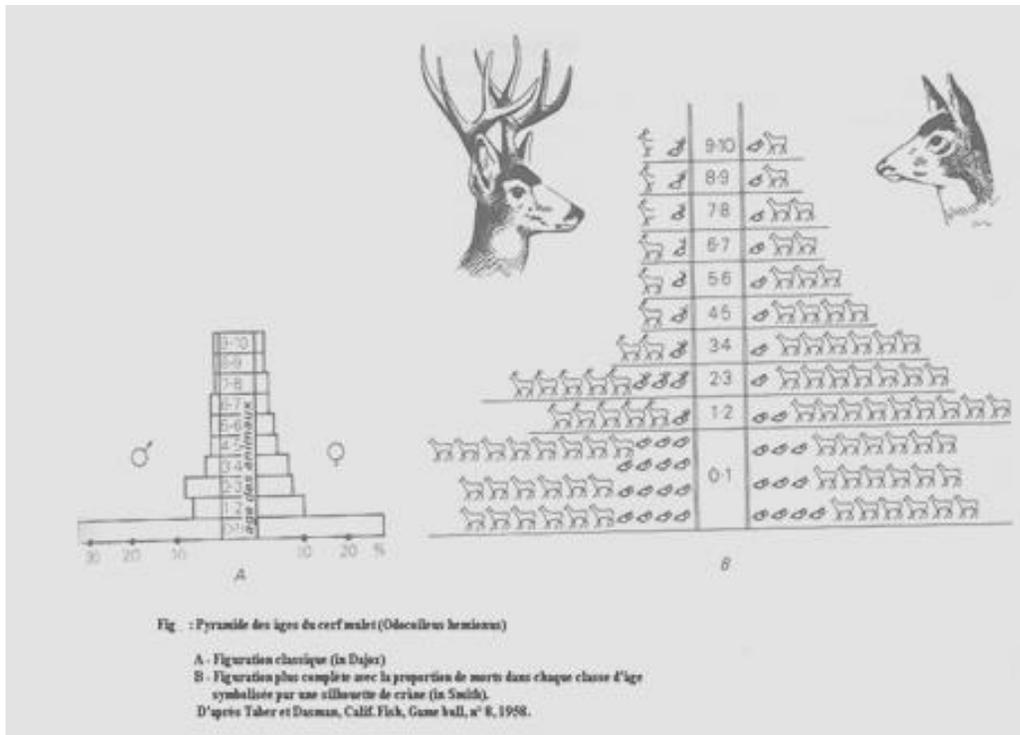


Figure 3. pyramides des âges du cerf

VIII- La croissance des populations naturelles

VIII.1..Lois de croissance des populations.

VIII.1..1. exponentiel (en absence des facteurs limitants)

Dans ce cas, rien n'entrave l'obtention de l'énergie, la croissance et la reproduction des individus sinon leurs limites physiologiques. L'équation suivante exprime la variation de la taille de la population au cours d'une période donnée : $dN / dt = bN - mN$ (1)

t : temps ; N : taille de la population

b : taux de natalité ; m : taux de mortalité

Si on définit, $r = b - m$, le taux d'accroissement de la population, l'équation (1) devient :

$dN/dt = rN$. L'intégration peut s'écrire en partant du temps zéro : $N = N_0$

L'allure obtenue pour la courbe de croissance a une forme en **J**.

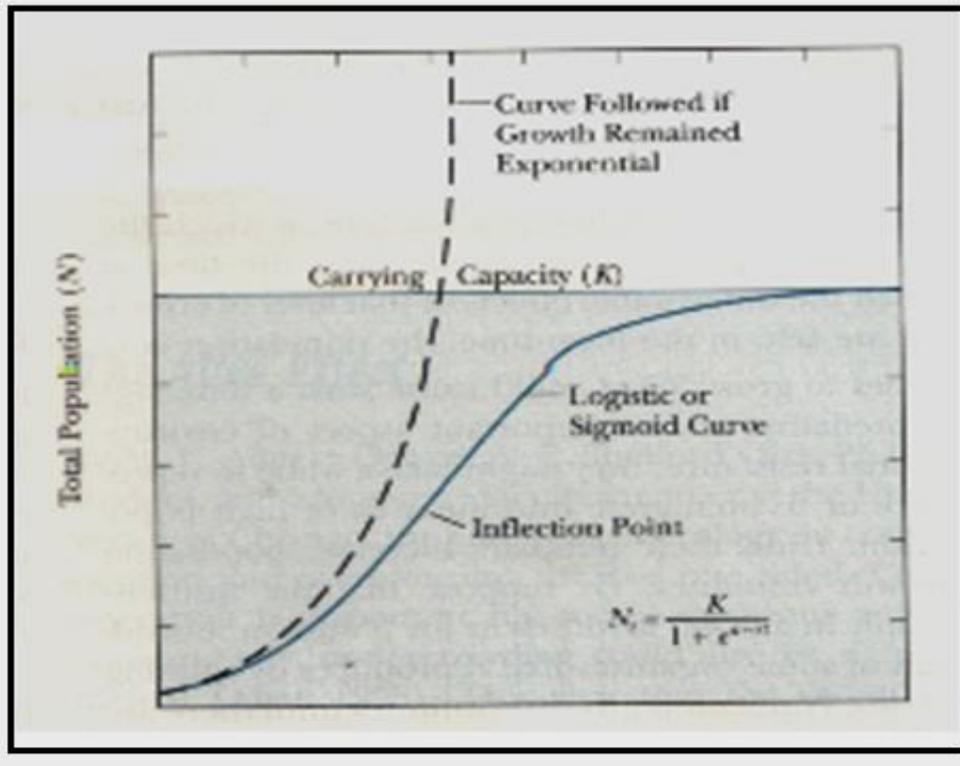


Figure 4. Courbe de croissance en présence et en absence des facteurs limitant.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

VIII .1.2.L'accroissement démographique logistique(croissance en présence des facteurs limitant)

Dans ce cas, le milieu n'est plus infini mais possède une capacité limite qui est le nombre maximal d'individus d'une population stable qui peuvent vivre dans un milieu au cours d'une période relativement longue. Cette capacité limite est notée **K** et varie fortement en fonction du milieu pour une même population. **K** représente la résistance du milieu. La résistance du milieu sera d'autant plus grande que la densité de population sera importante.

L'équation qui régit l'accroissement démographique devient alors :

$dN/dt = r \max N (K - N)/K$; **N** : taille de la population ; **t** : temps ; **K** : capacité limite de milieu ; **r max**: taux d'accroissement maximal. La courbe obtenue pour cette équation a une forme en **S**. La population a une taille qui croit rapidement au départ (comme dans une croissance exponentielle) puis qui atteint une limite : la capacité limite du milieu.

Dans une population naturelle, les facteurs limitants, propres au milieu (facteurs extrinsèques) ne manquent jamais. Ils diminuent la natalité et augmentent la mortalité. Ces facteurs traduisent aussi, la résistance du milieu qui s'oppose à l'accroissement des effectifs, lorsque la population devient nombreuse. Les facteurs intrinsèques, propres à l'espèce considérée et les facteurs intrinsèques liés au milieu, combinent leurs effets pour ajuster les effectifs à une valeur donnée. Dans un milieu aux ressources limitées, la croissance d'une population, ne peut être pendant longtemps de nature exponentielle, car la résistance que lui offre ce milieu se manifeste de façon plus intense que les densités sont plus fortes.

Des expériences réalisées au laboratoire, démontrent bien que la résistance du milieu est d'autant plus grande que des effectifs sont plus élevés. Considérons l'expérience de PEARL réalisée sur la croissance de la levure (*Saccharomyces cerevisiae*) en 1925.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Tableau .9. Evolution de la croissance de la levure de pain selon l'expérience de Pearl(1925)

Temps t (en heures)	Nombre d'individus N par cm ³ de culture	Vitesse d'accroissement
0	9,6	0
2	29,0	19,4
4	71,1	42,1
6	174,6	103,5
8	350,7	176,1
10	513,3	162,6
12	594,1	81,1
14	640,8	46,4
16	655,9	15,1
18	661,8	5,9

VIII.3. Les stratégies adaptatives

VIII.3.1. Notion de stratégie adaptative

Le cycle de vie des organismes résulte d'un ensemble de traits qui contribuent à leur survie et à leur reproduction. Ces combinaisons complexes de traits ont été appelées stratégies. Elles traduisent l'adaptation des populations à leur environnement. Une stratégie est caractérisée, dans une situation donnée et pour un organisme, par un type de réponse parmi une série d'alternatives possibles. Cela implique que l'organisme est soumis à des contraintes et qu'il fera des choix (non volontaires) pour y répondre. Du point de vue évolutionniste, on considère que la sélection naturelle favorisera les génotypes qui entre les multiples compromis possibles adoptent ceux qui leur confèrent de génération en génération le taux de multiplication le plus élevé possible. La stratégie est donc choisie via le filtre de la sélection naturelle.

Les stratégies adaptatives sont des ensembles de traits coadaptés, modelés par le jeu de la sélection naturelle, pour résoudre des problèmes écologiques particuliers.

VIII.3.2. Comparaison des stratégies r et K

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Les espèces ayant une croissance de type exponentiel sont des stratégies **r** : espèces à croissance rapide dans des milieux imprévisibles. Lorsque les conditions sont favorables, elles pullulent. Lorsque les ressources sont épuisées, la mortalité est de type catastrophe : la quasitotalité de la population meurt. Leur démographie est donc en dents de scie. C'est le cas des mouches à viande. De telles espèces sont aussi appelées espèces opportunistes.

Les espèces ayant une croissance démographique de type logistique sont des stratégies **K** : espèces dont les individus ont une durée de vie longue dans un milieu stable qui leur laisse le temps de s'installer. C'est le cas de l'homme. Ce sont des espèces dites spécialisées ou compétitrices. Néanmoins, ces deux modèles de base sont aujourd'hui considérés comme simplistes. Tous les intermédiaires entre des deux grandes stratégies sont possibles. De plus, ces modèles sont modulés lors de la confrontation au milieu naturel où les populations ne sont pas isolées.

VIII .4. Répartitions spatiales et temporelles des

VIII.4. 1. Répartition temporelle des populations

Dans les populations naturelles, les fluctuations d'effectifs constituent une règle absolue dans des périodes de temps courtes. Selon que les conditions climatiques, l'alimentation seront plus ou moins favorables, le taux de croissance des effectifs sera positif ou négatif.

VIII .4. 2. Notion de prévisibilité du milieu.

Quand le milieu est variable dans le temps, il est essentiel de distinguer ce qui est régulier et rythmé (alternance jour nuit, saisons) et ce qui est irrégulier donc imprévisible.

La vulnérabilité des organismes est beaucoup plus importante dans le deuxième cas. Cela permet de classer les différents types de milieu en fonction de leur prévisibilité et de la durée de vie des individus de la population en trois catégories :

- les milieux prévisibles occupés par des espèces à durée de vie longue,
- des milieux imprévisibles occupés par des espèces à durée de vie longue
- et des milieux imprévisibles occupés par des espèces à durée de vie courte (le milieu devient alors prévisible car il ne change pas pendant la durée de vie des individus).

VIII.4.3. Populations stables

Les populations stables, sont des populations naturelles qui présentent des **oscillations** de faible amplitude autour d'une valeur moyenne. Elles caractérisent généralement des espèces de **grande taille** où les facteurs biotiques sont **contraignants**. Exemple : des populations d'arbres dominants dans une forêt primitive ou un cheptel ovin en Tasmanie . Ces populations sont appelées logistiques.

VIII.4.4. populations cycliques

La majorité des espèces animales, mais aussi de nombreuses espèces végétales herbacées présentent des **variations cycliques** de leurs effectifs. Les fluctuations peuvent être saisonnières (cas des Copépodes), annuelles (Thrips du Rosier), pluriannuelles (Lemmings). Ce sont des espèces opportunistes.

VIII.4.5. Répartition spatiale des populations

Il est rarissime que les individus constituant une population naturelle soient répartis de façon régulière à la surface de leur biotope, sauf pour les plantes cultivées. Les espèces végétales sont généralement réparties au hasard, alors que les populations animales ont une distribution en agrégats.

VIII.4.6. La notion d'hétérogénéité du milieu

Les milieux naturels ne sont ni uniformes dans l'espace, ni dans le temps. Soit un espace composé d'une multitude d'éléments distribués au hasard. Ces éléments diffèrent en fonction des caractères abiotiques et biotiques , Si l'on se place du point de vue de la population, il existe trois utilisations possibles du milieu :

– **cas A** : une utilisation indifférenciée, opportuniste par l'ensemble des individus de la population. C'est une espèce généraliste composée d'individus généralistes.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

– **cas B** : une utilisation globale indifférenciée de la population, mais avec spécialisation des individus car chaque individu n'exploite qu'un type de ressource. C'est une espèce généraliste composée d'individus spécialisés.

– **cas C** : une utilisation sélective du milieu par l'ensemble de la population. C'est une espèce spécialiste.

IX. Régulations des populations

IX.1. Influence des facteurs topographiques

La topographie intervient dans le déterminisme des biocénoses en exerçant une action modificatrice sur les autres facteurs écologiques. C'est les cas de l'altitude, les formes du relief et l'exposition, la pente en fin qui ont une influence sur l'ensemble des facteurs climatiques et contribuent ainsi à la différenciation des climats locaux et des microclimats.

*/ L'altitude entraîne une diminution de la température de l'air estimée en moyenne à 0.55°C pour une élévation de 100 m. Elle croît avec l'humidité relative et décroît régulièrement avec l'humidité absolue de l'air (tension réelle de la vapeur d'eau).

*/ Le relief provoque parfois un phénomène d'inversion des températures. Par temps calme, les masses d'air froid, plus denses, viennent s'accumuler dans les vallées encaissées et les dépressions fermées où elles se trouvent difficilement renouvelées. Dans leurs fonds règnent alors des températures souvent très inférieures à celles des pentes plus élevées, ce qui se traduit en général, par une inversion des étages de végétation. Le relief intervient aussi dans la répartition des précipitations puisque, par le mécanisme précédent, elles tendent à s'y concentrer et à augmenter avec l'altitude.

*/ La pente et l'exposition règlent dans une large mesure les conditions thermiques de la station. En effet, pour une énergie incidente égale, l'échauffement du terrain est fonction de l'angle sous lequel le rayonnement parvient au sol. Plus l'angle d'incidence est grand, c'est-à-dire plus les rayons s'écartent de la normale, moins la quantité d'énergie absorbée par le sol est importante. On définit ainsi l'adret (versant sud) et l'ubac (versant nord) dont ce dernier reçoit peu d'énergie solaire. La pente influe sur l'humidité de la station par son rôle sur l'infiltration et la rétention de l'eau par le sol. Sur les terrains fortement inclinés, l'eau ruisselle en surface ou

migre obliquement à travers les horizons supérieurs pour venir s'accumuler au bas des pentes ou dans des dépressions.

Les facteurs topographiques façonnent donc des groupements végétaux et situent des zoonoses à des étages bien définies. Ces derniers sont sous la dépendance des facteurs mésologiques.

IX.2. Influence des facteurs climatiques

IX.2. 1. Synthèses climatiques

Dans le but de pouvoir caractériser le climat d'une localité ou d'une station, de nombreux auteurs ont tenté d'établir une synthèse des principaux facteurs climatiques. Ainsi ont été proposés diverses expressions et formules tenant compte d'un nombre plus ou moins élevé de facteurs, parmi lesquels figurent généralement la température, et les précipitations. Mais elles ne sont appropriées qu'à un type de climat donné.

*/ Pour les climats tempérés: $I=P/T$; indice pluviothermique de Lang.

*/ Pour les régions méditerranéennes: $I= 1000 P/ ((M+m)/2) (M-m)$; quotient pluviothermique d'Emberger.

Parmi les méthodes graphiques, indiquons les diagrammes ombrothermiques de Bagnouls et Gaussen qui servent plus particulièrement à mettre en évidence les périodes de sécheresse d'une localité.

IX .2. 2. La température

La température, fonction de l'altitude, le relief et l'exposition, structure la végétation en zones, en étages et en localisation stationnelle. Les zones de végétation, distribuées à l'échelle du globe, obéissent principalement aux variations du facteur thermique en latitude.

Dans l'hémisphère nord, suivant un méridien passant par l'Europe centrale et l'Afrique par exemple, se succèdent du nord au sud les grands types de formations suivants:

*/ Toundra arctique

*/ Taïga subarctique

*/ Forêt tempérée mélangée (Feuillus et conifères)

*/ Forêt tempérée caducifoliée

*/ Forêt sempervirente méditerranéenne

*/ Steppe

*/ Désert

- */ Forêt sèche tropicale et savane
- */ Forêt semi-caducifoliée tropicale
- */ Forêt sempervirente équatoriale

Les étages de végétation sont dues aux variations thermiques et plus précisément la diminution ou l'augmentation de la température avec l'altitude. On cite, par exemple, l'étage méditerranéen de forêt sempervirente ayant une association *Quercetum ilicis* constituée par: chênaie d'yeuse, souvent dégradée en garrigue (chêne kermès) ou en maquis (bruyère arborescente).

IX.2. 3. La lumière

Elle joue un rôle capital dans le déroulement de nombreux processus biologiques fondamentaux. Chez les plantes supérieures, l'intensité de l'éclairement conditionne l'activité photosynthétique; sa durée contrôle en particulier le phénomène de floraison.

Selon l'intensité lumineuse on distingue:

- */ des espèces de lumière (Héliophiles); ex.: Romarin; Hélianthèmes.
- */ des espèces d'ombres (Sciaphiles); ex.: Mousses, Fougères.

En milieu aquatique, la diminution de l'éclairement avec la profondeur, d'autant plus rapide que l'eau est plus riche en particules de suspension (matière organique), ainsi que la modification spectrale du rayonnement, conditionne pour une grande part la zonation du peuplement lacustre ou marin.

IX.2. 4. Les précipitations

La connaissance relativement étroite existant entre la pluviosité générale et la répartition des grandes biocénoses, suffit à démontrer l'importance du facteur eau sur la localisation des êtres vivants. Si la relation entre type de végétation et total annuel des précipitations se vérifie dans les cas extrêmes (total supérieur à 2000 mm au niveau de la forêt équatoriale, inférieur à 200 mm au niveau des formations désertiques), elle s'estompe fortement à l'échelle régionale, locale ou stationnelle. En effet, non seulement la répartition des précipitations au cours de l'année, mais aussi l'ensemble des caractères écologiques de la station, intervient pour modifier la quantité d'eau utilisable par la végétation. En dehors des organismes purement aquatiques, on distingue selon leur comportement vis-à-vis de l'eau:

- */ des espèces hygrophiles; ex.: Joncs, Phragmites

Cours de Génétique et Dynamique des populations

*/ des espèces mésophiles; ex.: Charme

*/ des espèces xérophiles; ex.: Cactus.

La neige est un facteur écologique important en montagne et sous les climats froids où elle joue vis-à-vis de la végétation un rôle de réservoir d'eau ainsi que de protection contre la dessiccation et le froid (les sols sont rarement gelés sous leur couverture de neige). Certaines associations chionophiles (chion = neige) supportent un enneigement allant de huit à onze mois. Elles regroupent des espèces à période de végétation très courte, capables de se développer et même de fleurir sous la neige, puis de fructifier dès la fonte.

IX.3. Influence des facteurs édaphiques

La répartition des biocénoses est liée à l'ensemble des caractères physiques et chimiques du sol. Les facteurs édaphiques, qui paraissent jouer le rôle le plus important dans le déterminisme des groupements végétaux, peuvent être énumérés comme-suit:

*/ teneur en eau

*/ teneur en éléments minéraux

IX.3. 1. La teneur en eau

Son influence sur la localisation des êtres vivants peut être illustrée par la zonation de la végétation qui s'établit autour des mares, des étangs ou des lacs. En fonction du gradient d'humidité décroissant existant de l'eau libre vers l'intérieur des terres, les groupements se répartissent, selon leur degré d'hygrophytie, en ceintures plus ou moins concentriques. Leur nature dépend de la profondeur de l'eau le long des rives, de sa composition chimique (sels minéraux, matière organique, acidité), de ses variations de niveau (importance de la durée des périodes d'émersion), en fin du substrat.

IX.3. 2. La teneur en éléments minéraux

- Le calcium joue un rôle essentiel dans la nutrition minérale des végétaux, mais leur comportement vis-à-vis de cet élément est très variable. Certaines espèces, dites calcicoles, se développent sur des sols où le calcium abonde, d'autres dites calcifuges, n'en supportent pas une concentration élevée; des espèces intermédiaires semblent indifférentes. Les plantes calcicoles sont en général des neutrophiles ou basiphiles; les calcifuges sont des acidiphiles.

- Le sodium: les sols salés sont impropres à la vie de la majorité des espèces végétales. Certaines sont colonisés par une flore très spéciale dite Halophyte, ex.: Salicornia, Atriplex,

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Salsola, Suaeda. On observe généralement une zonation de différents groupements végétaux halophiles fonction d'un gradient de salinité: tolérance.

IX .4. Influence des facteurs biotiques

IX .4.1. Les effets anthropozoogenes

L'homme représente, vis-à-vis des communautés vivantes, un facteur écologique décisif qui contribue largement à modifier leur composition et leur répartition. L'action humaine malfaisante a pour conséquence une dégradation plus ou moins intense des biocénoses (coupes abusives, surpâturage, incendies, etc.). Mais elle entraîne aussi l'implantation de groupements végétaux particuliers, comme les groupements rudéraux, développés au bord des chemins à proximité des habitations et des étables, sur les décombres ou ceux liés aux cultures. Ces groupements anthropozoogènes sont à l'origine de la teneur importante du sol en azote nitrique et ammoniacal par suite de l'apport important en déchets organiques; ils sont aussi appelés des groupements nitrophiles.

IX .4.2. Les interactions entre les êtres vivants

La biocénose n'est pas seulement le reflet des conditions topographiques, climatiques ou édaphiques de la station. Sa composition spécifique est en réalité le résultat des rapports qui se sont établis, en fonction de ces conditions, entre les êtres vivants eux-mêmes. Ces rapports peuvent être rattachés à des phénomènes de compétition ou au contraire, de dépendance. Les premières correspondent à une lutte pour la place et pour les sources d'énergie; les secondes traduisent les liaisons plus ou moins étroites entre les organismes, rapports pouvant aller du simple commensalisme à la symbiose, ou encore du parasitisme à la prédation.

IX 5. Les relations interspécifiques

IX .5.1. Principe d'exclusion réciproque

GAUSE (1934), en élevant dans des cultures in vitro deux espèces de protozoaires, a observé qu'en culture mixte la compétition pour la nourriture conduisait toujours à l'élimination de la seconde espèce par la première (Figure .5).

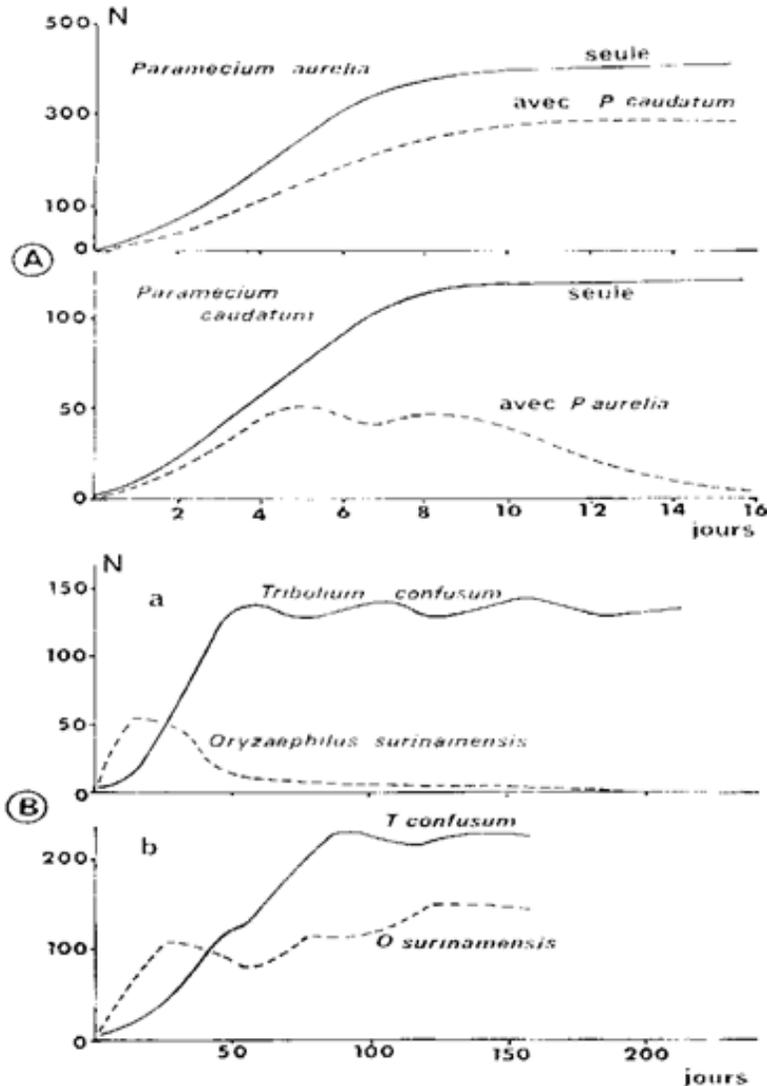


FIG. 5. : — A) Croissance de populations expérimentales des protozoaires *Paramecium aurelia* et *P. caudatum* en culture pure ou mixte (d'après Gause, 1934)
B) Compétition entre deux populations de coléoptères élevés dans la farine, *Tribolium confusum* et *Oryzaephilus surinamensis*

En (b), des petits tubes capillaires ménageaient des refuges aux œufs/larves de *O.s.*, leur permettant d'échapper à la prédation de *T.c.*, assimilée à de la compétition par interférence (d'après Crombie, 1947).

Le principe d'exclusion réciproque peut s'énoncer de la manière suivante:

« Les populations de deux espèces ayant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister, l'une d'elles éliminant l'autre à plus ou moins échéance ».

IX .5.2. La prédation

C'est le facteur initial du transfert de l'énergie dans les biocénoses. Elle définit les liens caractérisant les chaînes et les réseaux trophiques. Elle constitue un processus écologique essentiel qui contrôle les populations constituant les communautés et leur évolution.

Les populations d'espèces proie conditionnent le taux de croissance de leurs espèces prédatrices car elles leur fournissent les aliments nécessaires au développement et à la reproduction des individus qui s'en nourrissent. Inversement, les populations de prédateurs peuvent réduire par leurs prélèvements le taux de croissance des populations de leurs proies.

Le niveau de l'intensité d'exploitation d'une population par un prédateur n'est pas déterminé, en règle générale, par un comportement « prudent » de ce dernier dans l'utilisation du stock de l'espèce dont il se nourrit. Les prédateurs consomment dans la plupart des cas autant d'individus de la proie qu'ils peuvent capturer de sorte qu'ils ont la capacité théorique d'éliminer la population de cette espèce. Le niveau de prédation est déterminé par l'aptitude du prédateur à capturer la proie et par la capacité de cette dernière à éviter la capture.

Le taux de prédation est variable selon les espèces considérées:

*/ chez les espèces qui n'ont pas la capacité de fuir un prédateur ont un taux de prédation et un potentiel biotique très élevés qui compensent les pertes dues à la prédation;

*/ chez les espèces capables de fuir rapidement le prédateur, le taux de prédation est nettement faible. En outre la population de proies n'est pas exposée de façon uniforme aux risques de capture. Certains groupes d'individus sont plus facilement victimes des prédateurs.

La prédation joue un rôle dans la régulation des effectifs des populations. Le premier exemple est donné par la cochenille australienne *Pericerya purchasi*. Cette espèce a causé d'importants dégâts dans les cultures d'orangers et autres agrumes. L'introduction de l'espèce *Novius cardinalis* (coccinelle), dans les orangers contaminés, a permis d'éliminer la cochenille australienne.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Un autre exemple mérite d'être évoqué: il s'agit du cas spectaculaire de l'élimination des cactus d'Australie (*Opuntia stricta*; *Opuntia inermis*). Ces deux espèces, introduites d'Amérique en Australie, ont envahis d'immenses surfaces. Elles sont devenues une menace pour les cultures et les pâturages. Par l'introduction d'un papillon (*Cactoblastis cactorum*), l'aire de distribution des deux cactus a régressé considérablement. Ce papillon, au stade de chenille, se nourrit des pousses des cactus.

IX .5.3. Le parasitisme

Le parasitisme est l'association de deux organismes animaux ou végétaux d'espèces différentes vivant l'un de l'autre. Il implique que le prédateur s'installe de façon permanente (exo parasitisme) ou même à l'intérieur de sa proie (endoparasitisme). En ce sens restreint; le parasitisme oblige le prédateur à posséder d'importants organes de fixation (crochets, ventouses) qui empêchent l'hôte de se débarrasser de lui. La victime (= l'hôte) n'est pas tuée par son parasite ou l'est le plus tard possible: les chenilles parasitées par les larves d'ichneumon ne meurent qu'à la métamorphose de ces larves.

On connaît de très nombreux cas où un végétal s'installe sur un autre et vit au dépend de ses tissus. Le gui fixé sur un arbre (pommiers, peupliers, chêne) absorbe de l'eau et des sels minéraux de son hôte par l'intermédiaire d'un suçoir; la petite cuscute, au port lianoïde enserre son support (trèfle, diverses légumineuses, fourragères, vigne, lin, ortie, houblon,...) et y envoie des suçoirs dont les vaisseaux se raccordent à ceux du bois et du liber, de la plante parasitée, lui permettant ainsi de prélever eau, sels minéraux et substances organiques. Le *cytinus* vit sur les racines de cistes, les orobanches, le genêt, le thym.

Le groupe des champignons renferme le plus de parasites; ceux-ci peuvent suivant les espèces attaquées des angiospermes ou d'autres groupes. Parmi les maladies les plus fréquentes provoquées par les champignons il y a les rouilles et l'ergot du seigle.

La **rouille noire** (*Puccinia graminis*) est une espèce de champignon parasitant le blé.

La souche Ug99^{1,2} du parasite est actuellement responsable d'importantes pertes de rendement dans des cultures de blé d'Afrique de l'Est depuis son apparition en 1999. La souche a été baptisée Ug99 parce qu'elle fut identifiée pour la première fois en Ouganda. Progressivement, elle gagna le Kenya, l'Éthiopie, le Soudan et le Yémen. En 2007, elle traversa le golfe Persique pour

Cours de Génétique et Dynamique des populations

atteindre l'Iran. Les scientifiques prédisent qu'Ug99 se fraiera bientôt un chemin jusqu'aux greniers à blé de l'Inde et du Pakistan, avant de s'introduire en Russie et en Chine.

En 1944, Norman Borlaug, un phytopathologiste, se rendit au Mexique pour lutter contre une épidémie de rouille noire à l'origine d'une famine généralisée. En croisant différentes variétés de blé du monde entier, il obtint un hybride résistant à la rouille et à haut rendement.

L'ergot de seigle (*Claviceps purpurea* Tul.) est un champignon du groupe des ascomycètes, parasite du seigle (et d'autres céréales). Il contient des alcaloïdes responsables de l'ergotisme.

Claviceps purpurea est un champignon qui prend successivement trois formes : le sclérote (*Sclerotium clavus*), masse mycélienne noire violacée cassante, blanchâtre à l'intérieur, remplace le grain, puis tombe sur le sol où elle se conserve l'hiver. Au printemps le sclérote germe produisant plusieurs sphères pédicellées renfermant des périthèces, C'est la forme téléomorphe *Claviceps purpurea*. Les asques renferment 8 ascospores filiformes qui vont contaminer les stigmates d'un hôte (Poacée) puis l'ovaire, où le mycélium forme un capuchon blanc, c'est la forme conidienne (*Sphacelia segetum*). Les conidies produites dans un miellat sont disséminées par les insectes ou par le vent. Lorsque la production de conidies cesse, la forme sphacélienne évolue en sclérote.

IX .6. Relations intra-spécifiques

IX .6.1. Définitions

Ce sont les interactions qui se manifestent à l'intérieure d'une population donnée. Les actions s'exerçant entre individus d'une même espèce sont dépendantes de la densité. On peut distinguer les effets dépendants du groupement.

Les relations intraspécifiques entre organismes de la même espèce sont d'ordre:

- */ trophique (eau, aliment, éléments minéraux);
- */ spatiale (site de ponte ou de nidification, abris);
- */ reproductif (partenaires sexuels).

On reconnaît deux types différents de compétition selon qu'il y a ou qu'il n'y a pas action directe entre les individus ou les populations en concurrence. Dans le premier cas on parle de

compétition par interférence. Celle-ci peut être active, lorsqu'un comportement de type agressif oppose les concurrents (défense du territoire, d'une proie, d'un partenaire sexuel), ou passive lorsque, les compétiteurs s'ignorant, elle se fait par l'intermédiaire de substances chimiques sécrétées ou excrétées (phénomène signalé notamment chez des organismes aquatiques et divers micro-organismes et végétaux). Lorsqu'il n'y a pas d'action directe entre les organismes en concurrence on parle de compétition par exploitation: la compétition résulte du fait de l'utilisation des ressources communes par l'un des concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre.

IX .6.2. Effet de la compétition interspécifique

La compétition intraspécifique, dont l'intensité croît avec la densité de la population (et la raréfaction des ressources), aurait, dans beaucoup de populations, une fonction régulatrice. Ce serait le mécanisme de la rétroaction densité-dépendante.

Si la compétition intraspécifique agit à travers les individus, ses effets se font sentir non seulement sur la qualité et les performances de ceux-ci mais aussi sur leur nombre et sur la structure de la population (répartition spatiale, organisation éthologique). La régulation est la conséquence de tout cela.

Les effets de la surdensité sur la qualité et les performances des individus sont multiples: affaiblissement physiologique, ralentissement de la croissance individuelle, diminution de la fécondité et de la longévité, modifications du comportement. De tous ces effets il résulte non seulement une diminution de la densité mais aussi, éventuellement, une modification de la composition génétique de la population (par suite de phénomènes de mortalité sélective ou d'émigration sélective) et de sa structure sociale .

Lorsque la compétition intraspécifique résulte de la raréfaction progressive des ressources et qu'elle se traduit soit par des ajustements comportementaux (accroissement du territoire, émigration) soit par une baisse de la fécondité, la rétroaction qu'elle instaure peut opérer avec des délais courts ou relativement courts et stabiliser la population à une densité d'équilibre fixée par la quantité des ressources disponibles.

Lorsque la surpopulation entraîne une dégradation de la qualité de l'environnement (réduction de la production alimentaire ou du couvert végétal, accroissement de la prédation ou

Cours de Génétique et Dynamique des populations

de la charge parasitaire), ou une modification de la structure génétique de la population, les effets peuvent s'en faire sentir encore sur des générations suivantes.

Chez les végétaux, les conséquences de la compétition intraspécifique sont particulièrement évidentes dans le cas des arbres forestiers. Une démonstration directe en est donnée par la pratique de l'éclaircissement des taillis ou des jeunes futaies. Si l'on prélève des « carottes » dans les troncs des sujets conservés sur pieds quelques années après que le boisement a été éclairci, on trouve que les stries d'accroissement annuel, très étroites tant que les densités étaient élevées, deviennent beaucoup plus larges pour la période ayant suivi l'éclaircissement.

L'accélération de la croissance est bien sûr également évidente sur les sections de troncs effectuées plusieurs années après la coupe des sujets en excès. Tout cela témoigne de l'influence favorable qu'a présentée pour la croissance des troncs la diminution de compétition intraspécifique.

L'importance de la compétition intraspécifique pour les populations d'arbres forestiers est aussi attestée par la diminution du nombre de sujets à l'hectare pendant la maturation des boisements, c'est-à-dire, quand on suit la gradation suivante:

Gaulis → perchis → taillis → futaie.

Dans les forêts naturelles, l'intensité de la compétition pour la lumière interdit la croissance des jeunes plants. Aussi la régénération ne peut s'effectuer que par la chute des arbres les plus âgés lors des tempêtes (chablis). Il se constitue ainsi des clairières qui permettent la germination des semis et la croissance des jeunes plants qui disposent alors d'un éclaircissement suffisant.

Exercices proposés

Exercice 1

Soit deux bouquets de fleurs dont les proportions de fleurs rouges, roses, et blanches sont variés. Le premier bouquet est composé de 85 fleurs rouges, 38 roses et 27 blanches, et le second avec 22 fleurs rouges, 40 roses et 102 blanches,

Calculez les fréquences génotypiques et alléliques dans les deux bouquets.

Exercice 2

Chez la drosophile, la forme des yeux est contrôlée par un locus polymorphe à deux allèles codominants A et B, situés sur le chromosome X. Le caractère "Bar" est gouverné par l'allèle B et l'hétérozygote présente un oeil "réniforme". Une population est constituée de:

748 ♀ [oeil normal]

452 ♀ [oeil réniforme]

104 ♀ [oeil bar]

983 ♂ [oeil normal]

301 ♂ [oeil bar]

Calculer les fréquences de B.

a) parmi les femelles

b) parmi les mâles

c) dans l'ensemble de la population.

Exercice 3:

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Soit une population bovine présentant à la génération n la répartition suivante dans les deux sexes.

Fréquences phénotypiques pour ♀ (vache)			Fréquences phénotypiques pour ♂ (taureau)	
XA XA	XA Xa	Xa Xa	XAY	Xa
49%	42%	9%	60%	40%

- Calculez les fréquences alléliques ; chez les femelles puis à l'échelle de la population

Exercice 4

QCM 1

Indiquez la(les) proposition(s) exacte(s) dans les conditions de l'application de la loi de Hardy et Weinberg :

- A. Si p est la fréquence de l'allèle A et q est la fréquence de l'allèle B, la fréquence des homozygotes AA est pq .
- B. Si p est la fréquence de l'allèle A et q est la fréquence de l'allèle B, la fréquence des hétérozygotes AB est $2pq$.
- C. La fréquence des allèles ne varie pas d'une génération sur l'autre.
- D. La fréquence des génotypes varie d'une génération sur l'autre.
- E. La population peut présenter une forte consanguinité.

QCM 2

Parmi les propositions suivantes, indiquer celle(s) qui fait(font) partie des conditions d'application de la loi de Hardy et Weinberg :

- A. Population de taille réduite (isolat de population).
- B. Absence de migration des populations.
- C. Panmixie.
- D. Allèles d'expression récessive.
- E. Absence de mutation.

QCM 3

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Parmi les propositions suivantes, indiquer celle(s) qui est(ont) exacte(s) dans les conditions de l'application de la loi de Hardy et Weinberg :

- A. Si p est la fréquence de l'allèle A et q est la fréquence de l'allèle B, la fréquence des homozygotes AA est p^2 .
- B. Si p est la fréquence de l'allèle A et q est la fréquence de l'allèle B, la fréquence des hétérozygotes AB est $2pq$.
- C. Absence de migration des populations.
- D. Croisements au hasard.
- E. Allèles d'expression récessive.

QCM 4

Pour qu'une population atteigne l'équilibre de Hardy-Weinberg, toutes les conditions suivantes sont nécessaires sauf une, laquelle ?

- A. La population doit être grande et largement ouverte.
- B. La méiose des individus doit être normale.
- C. Le taux de mutations doit être nul au niveau du locus considéré.
- D. Aucune sélection ne doit intervenir.
- E. Les unions doivent se faire au hasard.

Exercice 5

La laine **blanche** dépend de l'allèle **B** et la laine **noire** de l'allèle récessif **b**.

En supposant qu'un échantillon de **900** moutons de la race de Rambouillet en Idaho présente les données suivantes : **891** blancs et **9** noirs.

Estimez les fréquences avec la loi de Hardy-Weinberg.

Exercice 6

Dans la population humaine, la taille plus **courte** de l'index par rapport à l'annulaire semble être gouvernée par un gène dont le mode d'expression est **lié au sexe** qui serait dominant chez les mâles et récessif chez les femelles.

Un échantillon de mâles de cette population a 120 index **courts** et 210 **longs**.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Calculez les fréquences attendues d'index longs et courts dans la population femelle de cette population.

Exercice 7

Chez le bétail de la race Shorthorn, le phénotype CRCR est rouge, CRCB est rouan, et CBCB est blanc.

a. Si 108 animaux rouges, 48 blancs, et 144 rouans se trouvent dans un échantillon de Shorthorn de la vallée centrale de la Californie, calculez les fréquences estimées des allèles CR et CB dans le pool de gènes de la population.

b. Si cette population est complètement panmictique, quelles seraient les fréquences zygotiques attendues de la prochaine génération avec la loi de Hardy-Weinberg ?

c. Comment les données de l'échantillon (a) se comparent-elles avec les prévisions pour la génération suivante de (b) ?

d. La population de la question (a) est-elle en équilibre ?

Exercice 8

On étudie une population où les fréquences génotypiques pour un locus diallélique sont à la génération n de 0,1; 0,4; 0,5 chez les femmes et de 0,7; 0,2; 0,1 chez les hommes. Calculez les fréquences alléliques à ce locus après deux générations de panmixie (c'est à dire à $n+2$).

Exercice 9

Chez une race de volailles de luxe et de prestige, Le caractère du plumage est sous le contrôle d'un seul locus. Le phénotype frisé est dû à l'hétérozygotie MNMF à ce locus. Un homozygote MFMF a un phénotype [crépu], un MNMN a un plumage [normal].

Sur un échantillon de 1000 individus, on a trouvé 800 frisés, 150 normaux et 50 crépus.

La population est-elle à l'équilibre de HW pour ce gène ?

Cours de Génétique et Dynamique des populations

MM (crépu)	Mm (frisé)	mm (norma)
50	800	150

Exercice 10

En considérant un taux de mutation de 10^{-5} par gamète et par génération, quel sera le changement de fréquence observé:

- au terme de 1000 générations, pour un allèle A1 fixé au départ
- au terme de 2000 générations, pour une fréquence initiale de A1 de 0,5
- au terme de 10000 générations, pour une fréquence initiale de A1 de 0,1.

Qu'en concluez-vous ?

Exercice 11

Soit un locus polymorphe à deux allèles. En considérant des taux de mutation de l'ordre de 10^{-5} et 10^{-6} (mutation réverse), quelles seront les fréquences d'équilibre de ces deux allèles ?

Exercice 12

L'anémie falciforme ou Drépanocytose provient de l'anomalie de l'hémoglobine A. Les globules rouges prennent une forme de faucille bloquant les capillaires et provoquant la mort peu après la naissance. Il s'agit d'une mutation β^s du gène β^+ qui spécifie normalement la chaîne β de l'hémoglobine. L'hétérozygote $\beta^+ \beta^s$ est viable et dans les zones impaludées d'Afrique tropicale on en trouve une fréquence à peu près constante de 30%. Cet allèle est rare en Europe.

Quelles hypothèses pouvez-vous avancer concernant l'allèle muté ? Avec quelles hypothèses les données sont-elles compatibles ?

Exercice 13

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Une lignée est maintenue avec un nombre indéterminé, mais très grand, de femelles et seulement un mâle par génération. Quelle est la valeur approximative de l'effectif efficace pour cette population ?

Corrigé type des exercices proposés

Exercice 1

5. Calcul des fréquences génotypiques du premier bouquet

La fréquence d'un génotype dans une population est égale à :

Nombre d'individus porteurs de ce génotype/Nombre total d'individus

$$F(RR)=85/85+38+27$$

$$F(RR)=85/150$$

$$F(RR)= 0.566$$

$$F(RB)=38/150 = 0.253$$

$$F(RB)= 0.253$$

$$F(BB)=27/150 = 0.18$$

6. Calcul des fréquences génotypiques du deuxième bouquet

$$F(RR)=22/22+40+102$$

$$F(RR)=22/164= 0.134$$

$$F(RB)=40/164 = 0.243$$

$$F(BB)=102/164 = 0.621$$

7. Calcul des fréquences alléliques du premier bouquet

La fréquence d'un allèle dans une population = Nombre d'allèles de ce type/Nombre total d'allèles

La fréquence d'un allèle dans une population = Nombre d'allèles de ce type / 2×Nombre

Cours de Génétique et Dynamique des populations

d'individus

$$F(R) = \frac{85 \times 2 + 38}{2 \times 150} = \frac{208}{300}$$

$$F(R) = \frac{208}{300} = 0.693$$

$$F(B) = \frac{27 \times 2 + 38}{2 \times 1500}$$

$$F(B) = \frac{92}{3000} = 0.306$$

Ou bien

$$F(R) = f(RR) + \frac{1}{2}f(RB) = 0.566 + \frac{1}{2} \times 0.253 = 0.566 + 0.126 = 0.692$$

$$F(B) = f(BB) + \frac{1}{2}f(RB) = 0.18 + \frac{1}{2} \times 0.253 = 0.18 + 0.126 = 0.306$$

Exercice 2

1 gène à 2 allèles XA et XB . XA et XB sont Co- dominants

males		femelles	
Normal XA	983	Normal XA XA	748
Bar XB	301	Réniforme XA XB	452
		Bar XB XB	104

a) Fréquence de B parmi les femelles

$$f(XB) = \frac{(2 \times 104) + 452}{2 \times 1304} = 0,253$$

b) Fréquence de B parmi les males

$$f(XB) = \frac{301}{1284} = 0,234$$

c) Fréquence de B parmi l'ensemble de la population

$$f(XB) = \frac{2 \times 104 + 452 + 301}{2 \times 1304 + 1284} = \frac{1}{3} f(XB)_{\text{♂}} + \frac{2}{3} f(XB)_{\text{♀}} = 0,246 = \text{moyenne pondérée}$$

Remarque: on peut calculer directement la fréquence chez les ♂ pour un gène lié au sexe

Exercice 3

1-Calcul de la fréquence d'allèle A ; f(A)

Fréquence d'allèle A chez les femelles

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$$f(A) = \frac{2f_1 + f_2}{2Nf}$$

$$F(A) = \frac{2 \times 49 + 42}{2 \times 100}$$

$$F(A) = 0.7$$

Fréquence d'allèle A chez les males

$$f(A) = \frac{m_1}{Nm}$$

$$f(A) = \frac{60}{100} = 0.3$$

Ou bien $f(A) = 1 - f(a) = 1 - 0.7 = 0.3$

2. Calcul de la fréquence d'allèle a ; $f(a)$

Fréquence d'allèle a chez les femelles

$$f(a) = \frac{2f_3 + f_2}{2Nf}$$

$$f(a) = \frac{2 \times 9 + 42}{200}$$

$$f(a) = \frac{60}{200} = 0.3$$

Fréquence d'allèle a chez les males

$$f(a) = m$$

$$f(a) = 1 - 0.3 = 0.7$$

Fréquences alléliques dans la population globale

1- On calcule la Fréquence d'allèle A dans la population globale

$$F(A) = \frac{2}{3} \times f(A) + \frac{1}{3} \times f(A) = m$$

$$F(A) = \frac{2}{3} \times 0.7 + \frac{1}{3} \times 0.3$$

$$F(A) = 0.6$$

2- la Fréquence d'allèle a dans la population globale

$$F(a) = 1 - 0.6 = 0.4$$

Exercice 4

QCM 1 : B-C

QCM 2 : B-C-E

QCM 3 : A-B-C-D

QCM 4 : B-C-D-E

Exercice 5

$$p^2 (BB) + 2pq (Bb) + q^2 (bb) = 1$$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Si nous supposons que la population est en équilibre de Hardy-Weinberg, nous pouvons prendre la racine carrée du pourcentage de la population du génotype récessif(bb) (phénotype) comme notre estimation de la fréquence de l'allèle récessif.

La fréquence de l'allèle b

$$q = \sqrt{q^2} = \sqrt{9/900} = 0,1$$

$$f(b) = 0.1$$

La fréquence de l'allèle B

$$\text{Comme } p + q = 1, p = 1 - q = 1 - 0.1 = 0.9$$

$$f(B) = 0,9.$$

Exercice 6

On Calcule les fréquences attendues d'index longs et courts dans la population femelle

Le phénotype courte de l'index est gouverné par un gène lié au sexe qui serait dominant chez les mâles et récessif chez les femelles.

Génotypes	Phénotypes	
	Mâles	Femelles
CC	[Court]	[Court]
Cc	[Court]	[Long]
cc	[Long]	[Long]

Soit **p** la fréquence de l'allèle **C**, **q** la fréquence de l'allèle **c**,

$$\text{alors } p^2 (CC) + 2pq (Cc) + q^2 (cc) = 1.$$

Chez les mâles, l'allèle pour le doigt long est récessif **c**.

$$\text{Alors : } q = \sqrt{q^2} = \sqrt{210/(120 + 210)} = \sqrt{0,64} = 0,8$$

$$p = 1 - q = 1 - 0,8 = 0,2.$$

Chez les femelles, l'index court est récessif.

$$\text{Alors } p^2 = (0,2)^2 = 0,04 \text{ ou } 4 \% \text{ des femelles de cette population auront un index court.}$$

Les 96 % restants auront des index longs.

Exercice 7

(a) On calcule les fréquences estimées des allèles CR et CB dans le pool de gènes de la

Cours de Génétique et Dynamique des populations

population.

Effectifs	Phénotypes	Génotypes
108	Rouge	CRCR
144	Rouan	CRCB
48	Blanc	CBCB
total 300		

D'abord nous allons calculer la fréquence de l'allèle CR. Il y a 108 individus rouges chacun portant deux allèles CR ; $2 \times 108 = 216$ allèles CR. Il y a 144 individus rouans portant chacun seulement un allèle CR ; $1 \times 144 = 144$ allèles CR.

Ainsi le nombre total d'allèles CR dans notre échantillon est de $216 + 144 = 360$. Chaque individu étant diploïde (possédant deux copies des chromosomes, chacun portant un des allèles considérés), le nombre total d'allèles dans cet échantillon est de 600.

La fraction de tous les allèles CR présente dans l'échantillon devient $360/600 = 0,6$ ou 60 %. Les 40 % d'allèles restants sont du type CB.

(b) La panmixie est synonyme de croisements aléatoires.

Si $p = 0,6$ est la fréquence de l'allèle CR et $q = 0,4$ celle de l'allèle CB, alors les fréquences attendues des génotypes de la génération suivante seraient :

$$p^2 = (0,6)^2 = 0,36 \text{ CRCR ;}$$

$$2pq = 2 (0,6)(0,4) = 0,48 \text{ CRCB ;}$$

$$q^2 = (0,4)^2 = 0,16 \text{ CBCB}$$

(c) Dans un échantillon de 300 nous pourrions nous attendre à $0,36 (300) = 108$ CRCR (rouge), $0,48 (300) = 144$ CRCB (rouan), et $0,16n(300) = 48$ CBCB (blanc). Cela correspond exactement à notre échantillon.

(d) Comme les fréquences génotypiques et gamétiques ne changeront pas au cours de la génération suivante, la population originale doit être déjà en équilibre.

Exercice 8 :

Cours de Génétique et Dynamique des populations

On étudie une population où les fréquences génotypiques pour un locus diallélique sont à la génération n de 0,1; 0,4; 0,5 chez les femmes et de 0,7; 0,2; 0,1 chez les hommes. Calculez les fréquences alléliques à ce locus après deux générations de panmixie (c'est à dire à $n+2$).

On désigne les génotypes par AA Aa aa ou AA AB BB car on ne sait pas si il y a dominance

	AA	Aa	aa
♀	0,1	0,4	0,5
♂	0,7	0,2	0,1

Calcul des fréquences dans les gamètes à la génération n

$$p_{\text{♀}} = (2 \times 0,1) + 0,4 / 2 = 0,3$$

$$q_{\text{♀}} = 1 - 0,3 = 0,7$$

$$p_{\text{♂}} = (2 \times 0,7) + 0,2 / 2 = 0,8$$

$$q_{\text{♂}} = 1 - 0,8 = 0,2$$

Fréquences génotypiques à la génération $n+1$

AA	Aa	aa
$p_{\text{♀}} \times p_{\text{♂}}$	$p_{\text{♀}} \times q_{\text{♂}} + p_{\text{♂}} \times q_{\text{♀}}$	$q_{\text{♀}} \times q_{\text{♂}}$
0,24	0,06 + 0,56 / 0,62	0,14

Calcul des fréquences dans les gamètes à la génération $n+1$

$$p_{n+1} = (2 \times 0,24) + 0,62 / 2 = 0,55$$

$$q_{n+1} = (2 \times 0,14) + 0,62 / 2 = 0,45$$

1ere génération, égalisation des fréquences ♂ - ♀

Fréquences génotypiques à la génération $n+2$

AA	Aa	aa
----	----	----

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$$\begin{array}{ccc}
 p_{n+1}^2 & 2 \times p_{n+1} \times q_{n+1} & q_{n+1}^2 \\
 0,3025 & 0,495 & 0,2025
 \end{array}$$

Calcul des fréquences dans les gamètes à la génération $n+2$

$$p_{n+2} = (2 \times 0,3025 + 0,495) / 2 = 0,55$$

$$q_{n+2} = (2 \times 0,2025 + 0,495) / 2 = 0,45$$

À la deuxième génération, l'équilibre d'HW est atteint (les fréquences ne varient plus)

Exercice 9 :

Chez une race de volailles de luxe et de prestige, le caractère du plumage est sous le contrôle d'un seul locus. Le phénotype frisé est dû à l'hétérozygotie MNMF à ce locus. Un homozygote MFMF a un phénotype [crépu], un MNMN a un plumage [normal].

Sur un échantillon de 1000 individus, on a trouvé 800 frisés, 150 normaux et 50 crépus.

La population est-elle à l'équilibre de HW pour ce gène ?

MM (crépu)	Mm (frisé)	mm (norma)
50	800	150

Un locus avec deux allèles M et m

Estimation des fréquences alléliques

$$F(M) = (2 \times 50 + 800) / (2 \times 1000) = 0,45$$

$$F(m) = (2 \times 150 + 800) / (2 \times 1000) = 0,55$$

Ho : la pop est en équilibre à ce locus

	Crépu	Frisé	Normal

Cours de Génétique et Dynamique des populations

	MM	Mm	mm
Fr theo	p ²	2pq	q ²
eff theo	p ² N 202.5	2pqN 495	q ² N 302.5
eff obs	50	800	150

χ^2 de conformité d'une distribution expérimentale à une distribution théorique

On calcule le *criterium de Pearson* :

$$\chi^2 = \sum (\text{eff theo} - \text{eff obs})^2 / \text{eff theo} = 114,8 + 187,9 + 76,88 = 379,6$$

$$\text{ddl} = 3 - 2 ; \alpha = 5\%$$

$$\chi^2_{\text{calc}} > \chi^2_{\text{tab}} = 3,84$$

Alors, H_0 rejetée au risque α : la pop n'est pas à l'équilibre d'HW.

Exercice 10 :

En considérant un taux de mutation de 10^{-5} par gamète et par génération, quel sera le changement de fréquence observé:

- au terme de 1000 générations, pour un allèle A1 fixé au départ
- au terme de 2000 générations, pour une fréquence initiale de A1 de 0,5
- au terme de 10000 générations, pour une fréquence initiale de A1 de 0,1.

Qu'en concluez-vous ?

gamètes A et a

p_n q_n

A \longrightarrow a

taux de mutation u :

Cours de Génétique et Dynamique des populations

/ gamète / génération

après mutation, $p_n \times u$ gamètes A deviennent a

$$\text{donc } p_{n+1} = p_n - up_n = p_n (1-u)$$

$$q_{n+1} = q_n + up_n$$

$$p_{n+2} = p_{n+1} (1-u)$$

$$= p_n (1-u)^2$$

$$\text{donc fd } p_{n+x} = p_n (1-u)^x$$

a) $p_n = 1$; $x=1000$

$$p_{n+x} = 1 (1-10^{-5})^{1000} = 0,99$$

b) $p_n = 0,5$; $x=2000$

$$p_{n+x} = 0,5 (1-10^{-5})^{2000} = 0,49$$

c) $p_n = 0,1$; $x=10\ 000$

$$p_{n+x} = 0,1 (1-10^{-5})^{10\ 000} = 0,099$$

Conséquences :

La mutation seule aura un faible impact sur les populations car il faut un grand nombre de générations pour que les changements soient détectables !

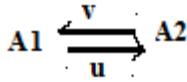
Cependant, les mutations sont un facteur important car elles créent de la variabilité

En combinaison avec un autre facteur (comme la sélection), la fréquence de l'allèle muté peut se maintenir (voire s'accroître ! cas des résistances aux insecticides)

Exercice 11

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Soit un locus polymorphe à deux allèles. En considérant des taux de mutation de l'ordre de 10^{-5} et 10^{-6} (mutation réverse), quelles seront les fréquences d'équilibre de ces deux allèles ?



$$u = 10^{-5} \quad v = 10^{-6}$$

$$p_{n+1} = p_n - up_n + vq_n$$

$$\text{A l'équilibre : } \Delta p = p_{n+1} - p_n = 0 \text{ donc } p_{n+1} = p_n$$

$$\text{donc } p_n = p_n - up_n + vq_n$$

$$up_n = vq_n$$

$$up_n = v(1-p_n)$$

$$up_n = v - vp_n$$

$$p_n(u+v) = v$$

$$p_n = \frac{v}{u+v} = p_e$$

donc fréquence d'équilibre: $p_e = 10^{-6}/(10^{-5} + 10^{-6}) = 0.09$

Exercice 12

L'anémie falciforme ou Drépanocytose provient de l'anomalie de l'hémoglobine A. Les globules rouges prennent une forme de faucille bloquant les capillaires et provoquant la mort peu après la naissance. Il s'agit d'une mutation β^s du gène β^+ qui spécifie normalement la chaîne β de l'hémoglobine. L'hétérozygote $\beta^+ \beta^s$ est viable et dans les zones impaludées d'Afrique tropicale on en trouve une fréquence à peu près constante de 30%. Cet allèle est rare en Europe.

Quelles hypothèses pouvez-vous avancer concernant l'allèle muté ? Avec quelles hypothèses les données sont-elles compatibles ?

Cours de Génétique et Dynamique des populations

$\beta^+ >$ [viable]	$\beta^+\beta^+$ $\beta^+\beta^s$	$\beta^s\beta^s$ [mort]
fréquence génotype Afrique	0,7 0,3	0
fréquence génotype Europe	1 0	0
Valeur sélective	w_1 w_2	w_3

Si $w_1 = w_2$ et équilibre atteint

	$\beta^+ \beta^+$	$\beta^+ \beta^s$	$\beta^s \beta^s$
Valeur sélective	$w_1 = 1$	$w_2 = 1$	$w_3 = 0$

$$\Delta p = p_n q_n [q_n(w_2 - w_3) + p_n(w_1 - w_2)] / \bar{w}$$

$$= pq[q] / \bar{w} > 0 \quad p_{n+1} > p$$

OU $q_{n+x} = q_x / (1+x q_x)$

$$q_{n+x} \longrightarrow 0 \text{ quand } x \longrightarrow \infty$$

$\Delta p = 0$ quand :

$p=0$ (impossible car si $q=1$, il n'y a aucun survivant !)

ou $q=0$ (cas de l'Europe où β^+ est fixé) problème pour l'Afrique (où $q=0.3$ de manière assez constante) : soit les populations de sont pas à l'équilibre, soit $w_1 \neq w_2$

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Si $w_1 \neq w_2$ et équilibre atteint

$$\begin{array}{ccc} \beta^+ \beta^+ & \beta^+ \beta^s & \beta^s \beta^s \\ w_1 & w_2 & 0 \end{array}$$

$$\Delta p = p q [q (w_2 - w_3) + p(w_1 - w_2)]$$

Exercice 13

Une lignée est maintenue avec un nombre indéterminé, mais très grand, de femelles et seulement un mâle par génération. Quelle est la valeur approximative de l'effectif efficace pour cette population ?

N_e : **effectif efficace** : taille qu'aurait une population idéale soumise à la dérive, dont le comportement génétique et l'évolution seraient les mêmes que ceux de la population étudiée. Quand la répartition des sexes est inégale, N_e est approché par :

$$N_e = \frac{4 N_m N_f}{N_m + N_f} = \frac{4 \times 1 \times \infty}{\infty} = 4$$

Alors que la population de ♀ est infinie.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

Références :

- 1. Bousbia A.2015.** Sélection et Amélioration Génétique. Polycopié pour la licence Production Animale. Université 8 Mai 1945, Guelma.pp.43-47
- 2. Brondex F. 1999.** Evolution - synthèses des faits et théories -, *cours et questions de révision*. Paris : DUNOD. 186p.
- 3. Françoise Hubert-Vincent.2007.** Diversité génétique et adaptation des espèces aquatiques en milieu anthropisé. Direction Centre de Nantes. R.INT.DCN-BE-EX/2007.01/Nantes.
- 4. Herben, T., Hara, T., Marshall, C. and Soukupová, L. 1994.**Plant clonality: Biology and diversity. *Folia Geobot* **29**, 113–122
- 5. Henry J.P. et Gouyon P.H .2003.**Précis de Génétique des Populations. Ed. Dunod.
- 6. Housset .C et Raisonnier A .2009.** Biologie Moléculaire -. Université Pierre et Marie Curie
- 7. Jean-Louis Serre .2006.** Génétique des populations.. Edition Dunod.
- 8. Kaeuffer R ., R Réale D., Pontier D., Chapuis JL and Coltman DW., 2008.** Local effects of inbreeding on embryo number and consequences for genetic diversity in Kerguelen mouflon . *Biology letters* 4 (5), 504-507
- 9. Kremer A. 1994.** Diversité génétique et la variabilité des caractères phénotypique chez les arbres forestiers. *Genet. Sel. Evol.*105-123
- 10. Marie-Anne Félix .2009.**Variations génétiques et environnementales dans un réseau de signalisation intercellulaire. -
- 11. Nicole Philip . 2012.**Génétique des populations .Collège National des Enseignants et Praticiens de Génétique Médicale.. Département de génétique médicale, Marseille.

Cours de Génétique et Dynamique des populations

12. Pierre-Henri G ., 1998. Précis de Génétique des populations, masson. [En ligne]<
<http://fr.wikipedia.org> (consulté le 19.07.2015).

13. Robert and Skipper., 2009.Revising Fisher-Wright Contreversy. New series .Vol.99,
No.1,Descended from Darwin :Insights into the history of evolutionary studies.1900-
1970(2009),pp.299-322.

14. Robert kalmes, jean-loup huret.2001. Genetics, Dept Medical Information, UMR 8125
CNRS, University of Poitiers, , France (JLH)

15. Robert Kalmes.2002. Généalogie et Coefficient de Consanguinité, Exercices.Institut de
Recherche sur la Biologie de l'Insecte, IRBI - CNRS – ESA 6035, Av. Monge, F-37200 Tours,
France

16. Thierry Meeus .2011.Initiation à la génétique des populations naturelles ..IDR Edition
institut de recherche pour le développement. Marseille..

17. Timothée Flutre, Thomas Julou et Livio Riboli-Sasco,2009. « La théorie de la sélection
naturelle présentée par Darwin et Wallace », Bibnum [En ligne], Sciences de la vie, mis en ligne
le 01 décembre 2009.