

Plasticité phénotypique:
bases génétiques et développementales, implications évolutives



Vincent Debat - MNHN

Plan:

Introduction - Bref historique - Définition (définitions ?)

Comment étudier la plasticité? Normes de réaction et interaction GxE

Bases génétiques de la plasticité phénotypique

Exemples détaillés

Recherche de QTL de plasticité

Evolution de la plasticité

Coûts et limites de la plasticité

Importance évolutive de la plasticité: Mary Jane West Eberhard et l'accommodation phénotypique

Des références

Etude de cas

Introduction

L'environnement est en perpétuel changement, ce qui pose problème aux organismes vivants : comment faire face?

-Suivre les conditions favorables (= maintenir un environnement constant)

Habitat tracking = importance évolutive majeure : refuges (glaciation), migrations saisonnières, etc. Détermine la répartition des espèces, biogéographie.

-Modifier l'environnement localement (ex : coraux; nids; Castors; couche thermique sur la peau... homme!)

Souvent négligé, pourtant fondamental : un organisme construit son environnement. Il n'y a pas de dualité absolue, de passivité. D'ailleurs l'environnement n'existe pas sans l'organisme (Richard Lewontin ' *The triple helix*')

-S'adapter = modification de son fonctionnement pour utiliser le nouvel environnement

Adaptation génétique (sélection naturelle)

Adaptation non génétique :

Comportementale = ex: changement de ressource alimentaire; apprentissage

Plasticité phénotypique = adaptation des performances

Ces différentes stratégies ne sont pas mutuellement exclusives, et elles dépendent des caractéristiques des organismes ex : sessiles vs mobiles (plantes: importance particulière de la plasticité)

Historique

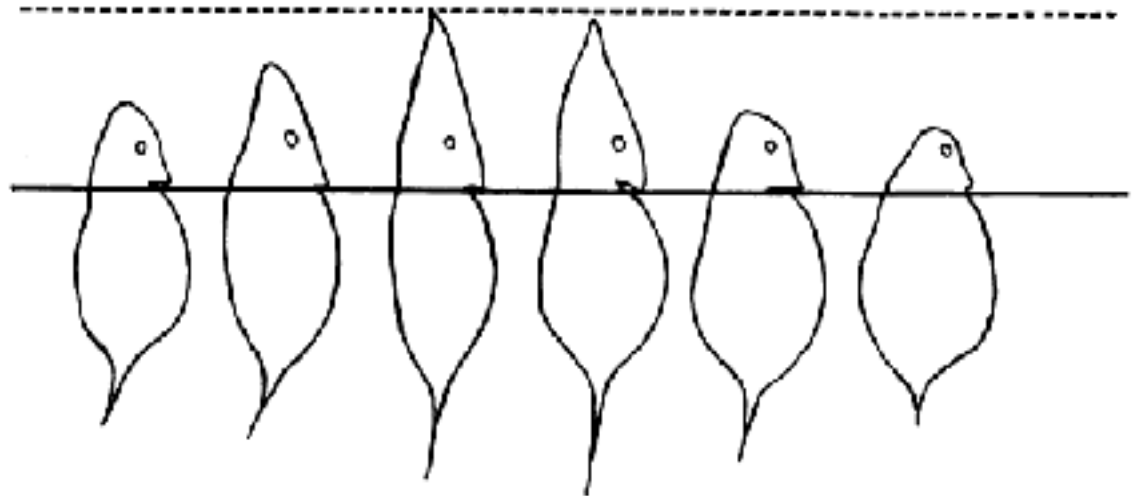
Lamarck (et Darwin!) importance de l'environnement: usage et non usage

Dans sa Philosophie zoologique, à propos de la girafe : « *Cet animal [...] vit dans des lieux où la terre, presque toujours aride et sans herbage, l'oblige de brouter le feuillage des arbres, et de s'efforcer continuellement d'y atteindre. Il est résulté de cette habitude [...] que ses jambes de devant sont devenues plus longues que celles de derrière, et que son cou s'est tellement allongé, que la girafe, sans se dresser sur les jambes de derrière, élève sa tête et atteint à six mètres de hauteur [...].* »

Johannsen (1909) invente 'génotype' et 'phenotype'

1909: Woltereck '*Norme de réaction*' : expériences sur l'effet de l'alimentation sur la carapace des daphnies (NoR = genotype)

Nilsson-Ehle (1914) : utilise le mot '*plasticité*' à propos de l'adaptation de plantes alpines aux basses altitudes.



L'importance de la plasticité et des normes de réaction a été minimisée pendant longtemps, du fait de la vision très « genocentrique » des évolutionnistes anglo-saxons. 1937 : *Genetics and the origin of species* : Dobzhansky intègre le concept de NoR à la théorie évolutive.

Illustrations : exemples de caractères plastiques



Formation du « casque » chez les daphnies
En réponse aux kairomones produites par leurs prédateurs (larves d'insectes)

Illustrations : exemples de caractères plastiques

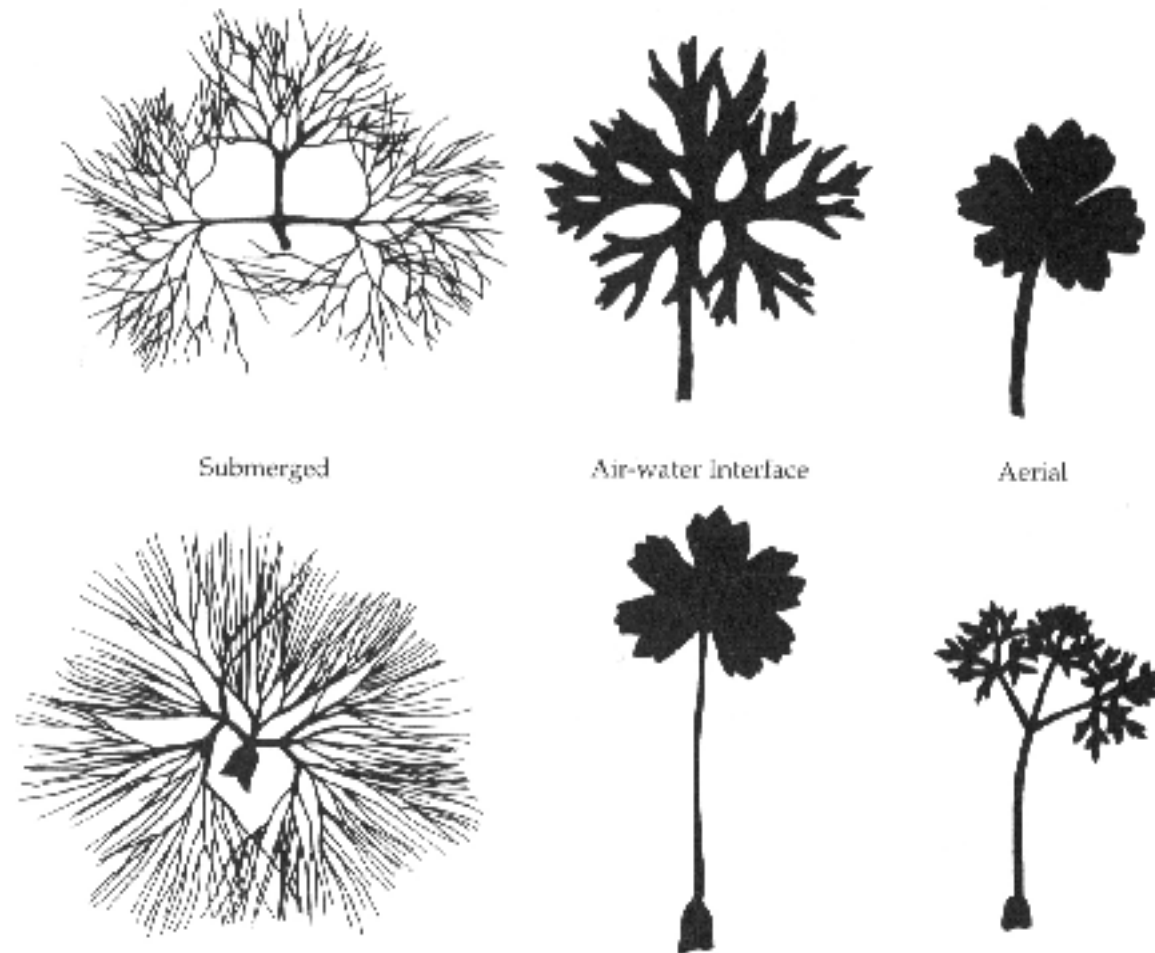


Figure 3.5 Leaf morphs in heterophyllous *Ranunculus aquatilis* (top) and *Ranunculus flabellaris* from different environmental conditions. (From Cook, 1968.)

Hétérophyllie chez les plantes aquatiques

Illustrations : exemples de caractères plastiques

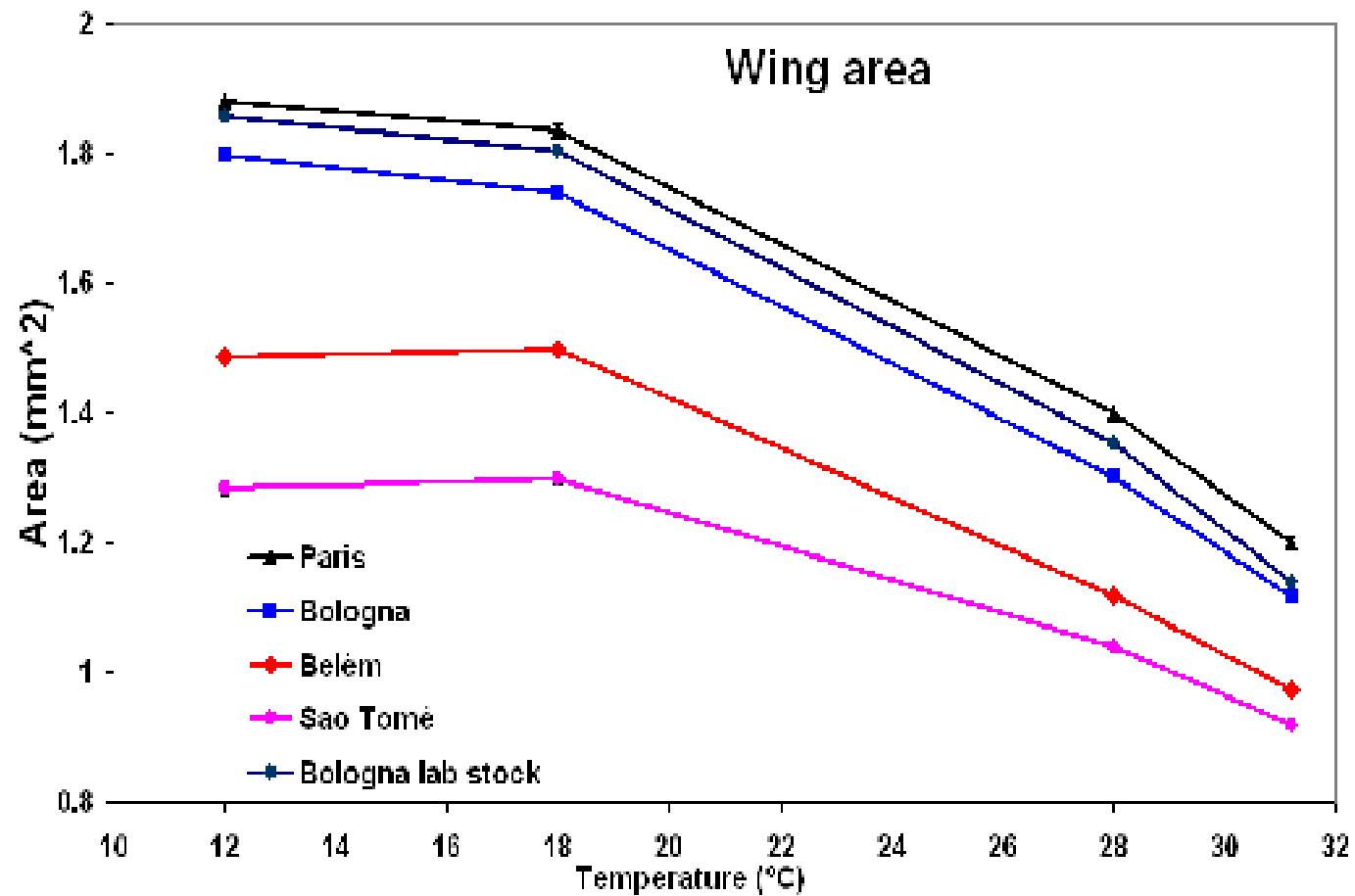


Tiré de Price 2006

Pinsons domestiques : la couleur du plumage est influencée par la présence (l'absence à gauche) de caroténoïdes dans l'alimentation

Exemple de norme de réaction:

La surface de l'aile de Drosophile en fonction de la température



Définitions

Plasticité = capacité (d'un génotype) à produire différents phénotypes en fonction de l'environnement.

Beaucoup d'auteurs ont suggéré qu'il existe deux types de plasticité: changements discrets et adaptatifs; changements continus et non adaptatifs
D'autres suggèrent qu'il faut différencier les réponses 'mécaniques' (passives) des réponses plus élaborées, indirectes (actives).

D'après Scheiner (2006) :

Type de plasticité		
Type de réponse	Active	Passive
Continue	Généralement adaptative (ex. épines des daphnies en réponse aux prédateurs)	Peut être adaptative (ex. réponse du rapport aile/thorax à la température chez la Drosophile)
Discrète	Généralement adaptative (ex. polyphénisme des papillons Bicyclus)	Rare ou inexistant

normal summer form



normal spring form

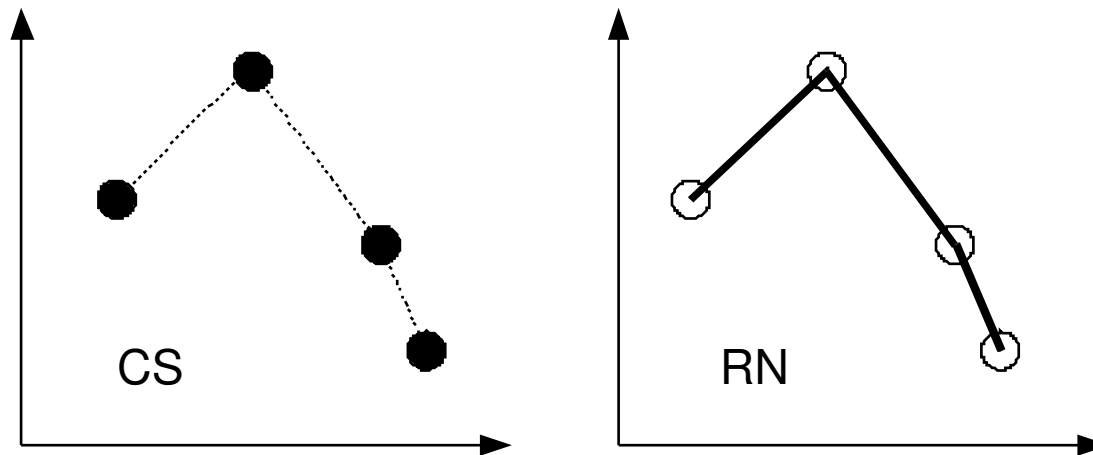
Nijhout 2003 *Evolution and Development*

Norme de réaction continue vs polyphenisme : une distinction arbitraire?

Comment étudier la plasticité? Normes de réaction et interaction GxE

La difficulté à étudier la plasticité a été une des sources de confusion dans la littérature.
Deux approches :

Character state (CS) approach vs reaction norm (RN) approach.



Character state approach = génétique quantitative 'classique'.: on mesure la valeur moyenne d'un trait dans différents environnements.

$$VP = VG + VE + VG \times E$$

Implications de la plasticité pour l'héritabilité?

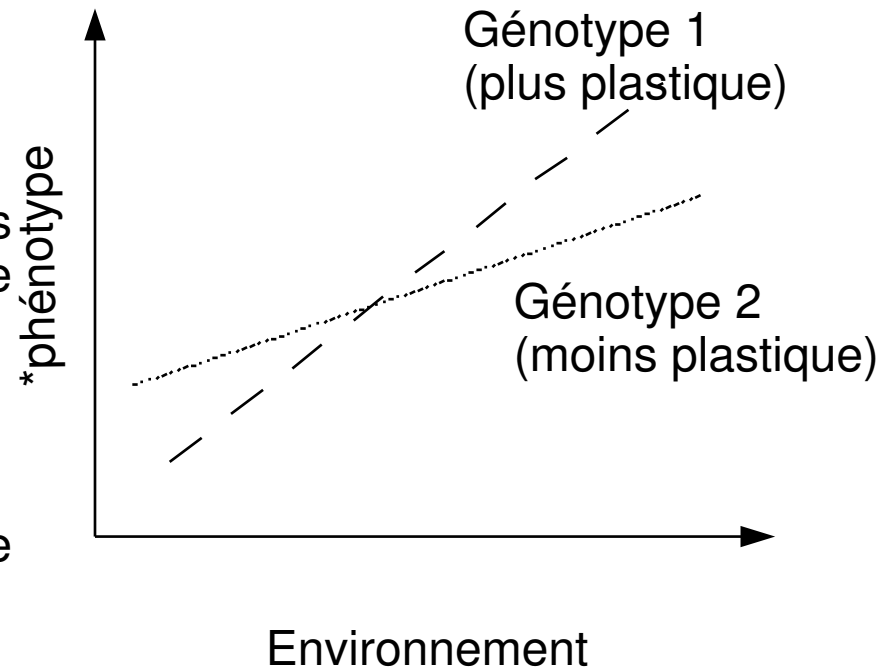
$H^2 = VG / VP$ si VP augmente, H^2 diminue...

$$h^2 = Va / VP$$

Remarque sur une confusion possible (cf. Pigliucci, 2005, *TREE*)
Qu'est ce que l'interaction G x E ??

Au niveau d'un génotype: Un génotype placé dans des environnements différents, s'il est plastique, sera associé à différents phénotypes. Il y a bien une interaction entre les processus génétiques et développementaux qui affectent la formation du phénotype.

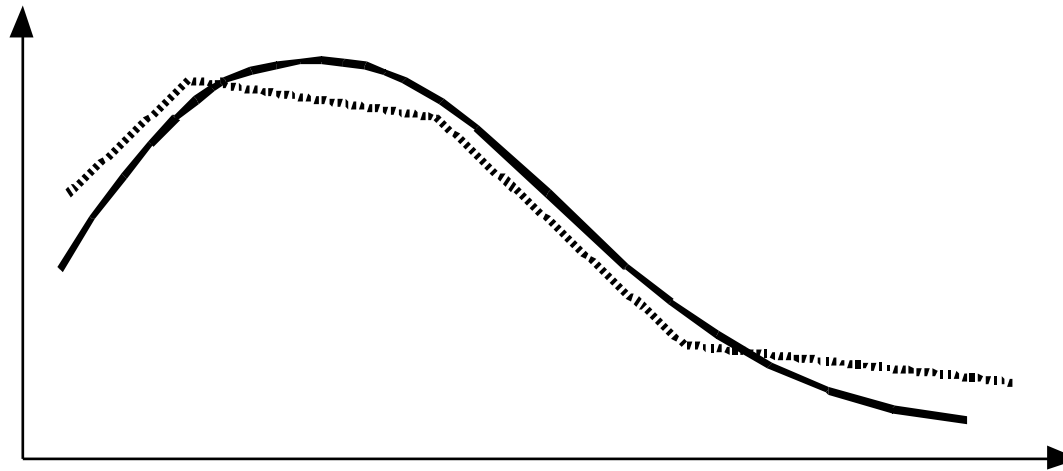
Au niveau d'une population: Si l'on considère plusieurs génotypes, chacun placé dans la même série d'environnements, si les réponses environnementales sont différentes (les normes de réaction ne sont pas parallèles), cela signifie qu'il y a des différences de plasticité entre génotypes. Dans un modèle de génétique quantitative, où l'on teste les effets croisés du génotype et de l'environnement, on dit qu'il y a une interaction G x E. Cette interaction suggère qu'il est possible de sélectionner la réponse à l'environnement.



Il n'y a pas forcément de lien direct entre les deux (une population composée d'individus +/- plastiques peut ne pas l'être!)

Comment étudier la plasticité? Normes de réaction et interaction GxE

Reaction norm approach = on *fit* la norme de réaction par une fonction polynomiale, et on utilise les paramètres de cette fonction comme variables dont on étudie les variations, notamment génétiques (on compare les paramètres entre génotypes)



Ces deux approches sont parfois équivalentes, mais ont des implications différentes : Dans la première, la plasticité est considérée comme une propriété des caractères étudiés, dans la deuxième il s'agit d'un caractère en tant que tel.

=> Conséquences importantes sur la vision des bases génétiques.

Bases génétiques de la plasticité

La plasticité est-elle un caractère en tant que tel ? A t-elle son propre déterminisme génétique?

Deux hypothèses

Allelic sensitivity (pleiotropic hypothesis) vs plasticity genes (epistatic hypothesis)

Sensibilité allelique : les gènes responsables de la formation d'un caractère plastique sont directement sensibles à l'environnement. Il n'existe qu'un type de gènes, produisant différentes valeurs en fonction de l'environnement (pléiotropie)

Gènes de plasticité: Il existe deux types de gènes : les gènes responsables de la formation du caractère, et un ensemble de gènes régulateurs qui répondent directement à des stimuli environnementaux spécifiques en induisant des changements morphogénétiques spécifiques (ils interagissent avec les autres gènes = épistasie)

(Rq: Cette opposition n'est pas sans rappeler la controverse sur les séquences codantes vs régulation en cis)

Cette controverse n'est plus totalement d'actualité car les données de génétique moléculaire suggèrent que les deux types de contrôle ne sont pas exclusifs et tendent à agir conjointement. Peu de cas, cependant, ont été bien étudiés, donc il faut rester prudent.

Exemple détaillé 1 : « Shade avoidance syndrome (SAS) »

Compétition pour la lumière = **Syndrome d'évitement de l'ombre.**

Quand les plantes perçoivent la présence de compétiteurs à proximité, par des changements de luminosité, leur croissance se modifie : élongation de la tige, réallocation des ressources, changement du timing de floraison.

Cette réponse à la lumière est médiée par trois types de photorécepteurs : les **phytochromes** rouge, les phytochromes bleus, et les phototropines.

Les pigments photosynthétiques absorbent la lumière (chlorophylle, caroténoïdes), surtout dans le rouge, et peu dans l'infra rouge. Quand il y a beaucoup de végétation, on a donc un rapport R/IR très faible.

Ce sont les changements dans ce ratio qui sont détectés par les phytochromes. Trois types : A, B et C, codés par les gènes *PHYA*, *PHYB* et *PHYC*.

La réponse phénotypique est ensuite médiée par les phytochromes (expériences utilisant des mutants déficients: en pleine lumière = phénotype SAS)

Transduction du signal complexe: facteurs de transcription => activation/répression d'autres gènes...



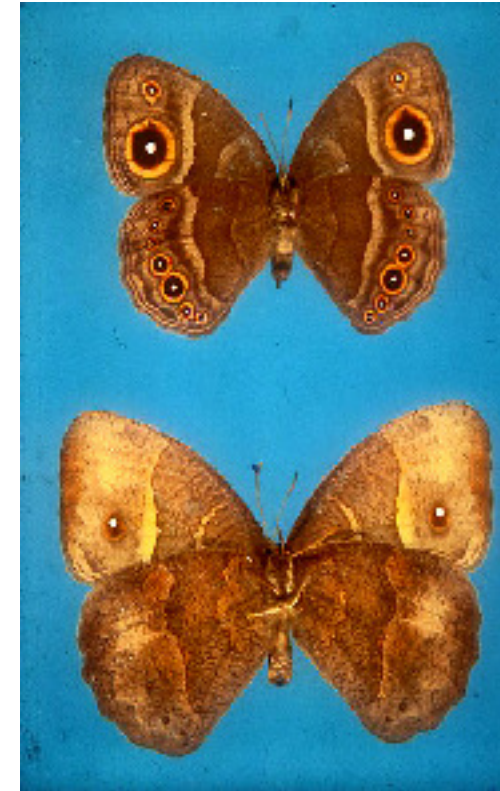
Exemple détaillé 2: Polyphénisme saisonnier chez *Bicyclus anynana*

Polyphénisme saisonnier = adaptatif contre les prédateurs (lézards, oiseaux). A la saison sèche, peu actifs, restent sur des feuilles sèches...

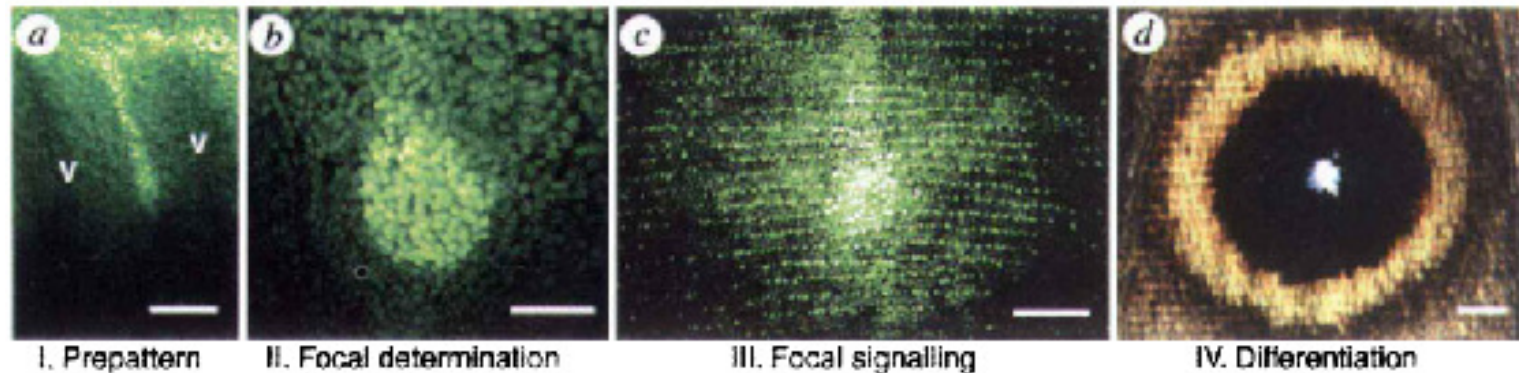
Saison humide = actifs = les **eyespot (ocelles)** détournent les attaques des prédateurs du corps de l'insecte.

Température d'élevage induit le polyphénisme en labo (période sensible= dernier stade larvaire en particulier)

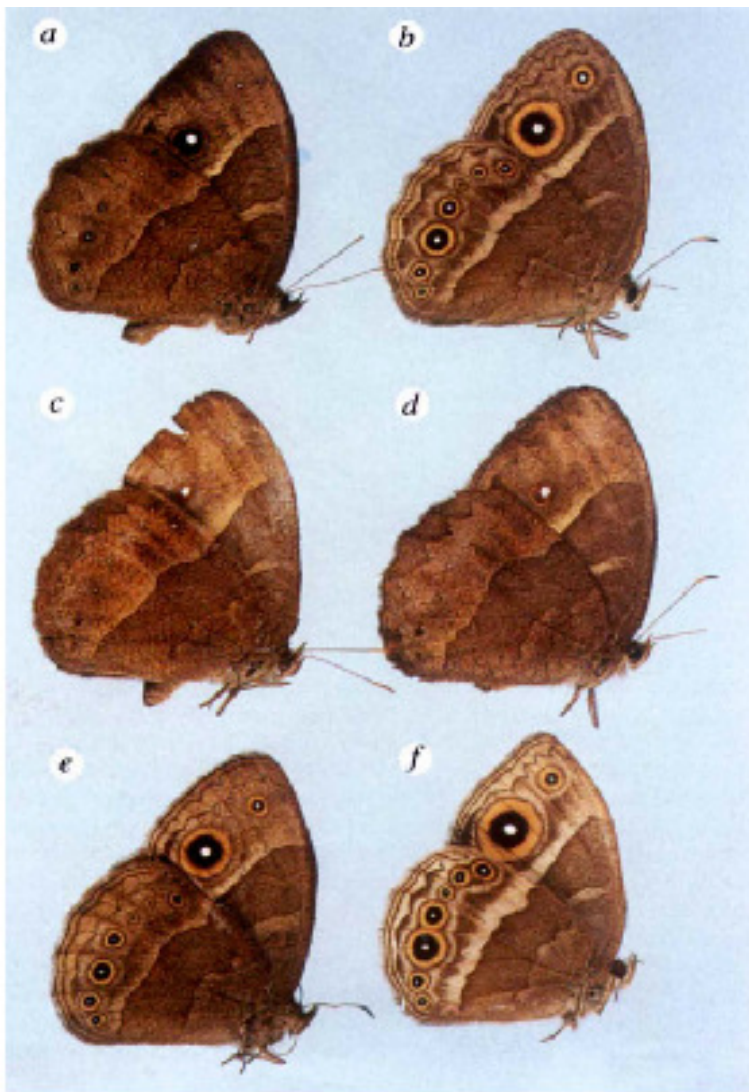
Etude de l'expression du gène homéotique **distalless** (DII) :



Formation de l'ocelle -
expression de
distalless



Sauvage

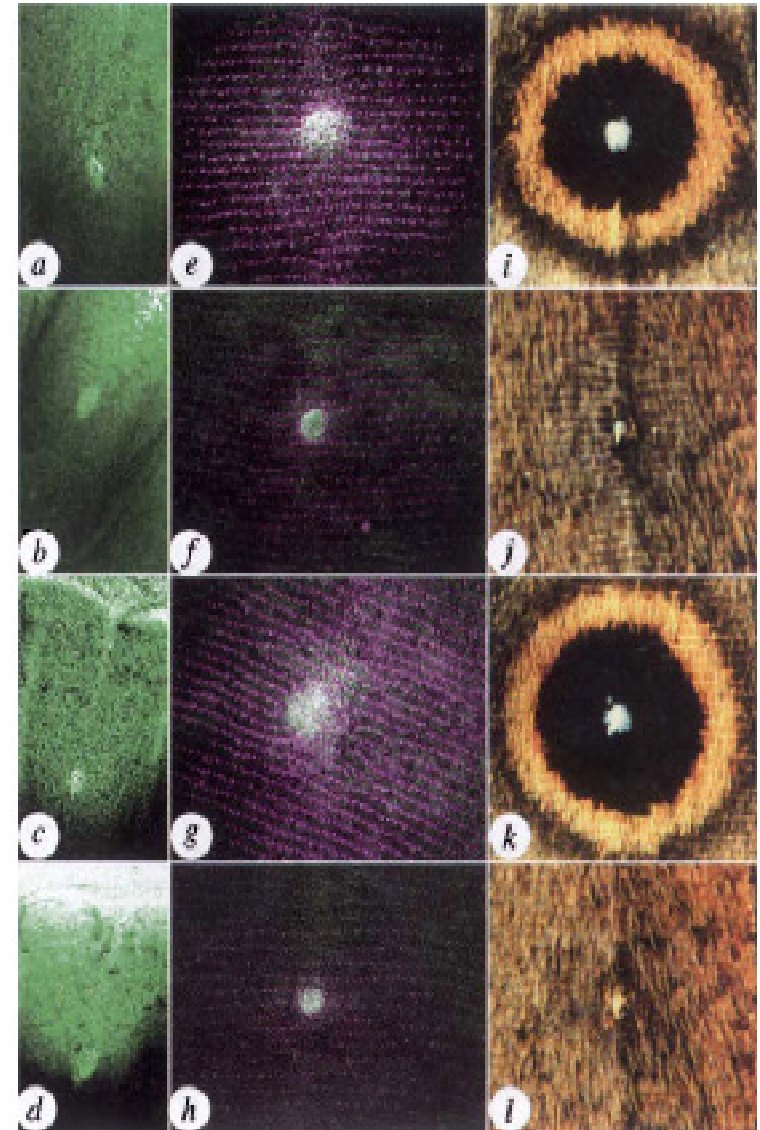


Selection artificielle pour l'augmentation et la réduction des eyespots

Assay of Dll : Il y en a plus dans la forme humide..

LOW

HIGH



Est-ce *Dll* qui contrôle la plasticité? En tout cas c'est la voie développementale de *Dll* qui semble être impliquées d'une façon ou d'une autre.



Exemple 3 :
Effets conjoints de mutations et de la température sur l'aile de Drosophile
 (Debat et al soumis)

L'aile de Drosophile est bien connue d'un point de vue développemental

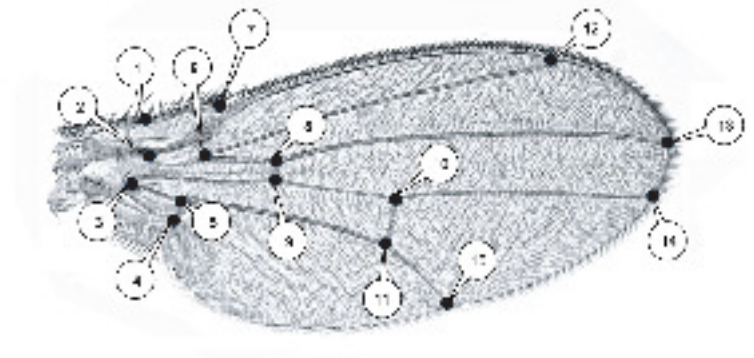
16 mutations hétérozygotes

2 températures 18°C et 28°C

Mutations

		M1	...	M16	CTR
Température	18°C	20 individus	...		
					
	28°C	20 individus	...		
					

L'aile est décrite par des points de repères (morphométrie géométrique)



Différentes questions, dont, concernant la plasticité:

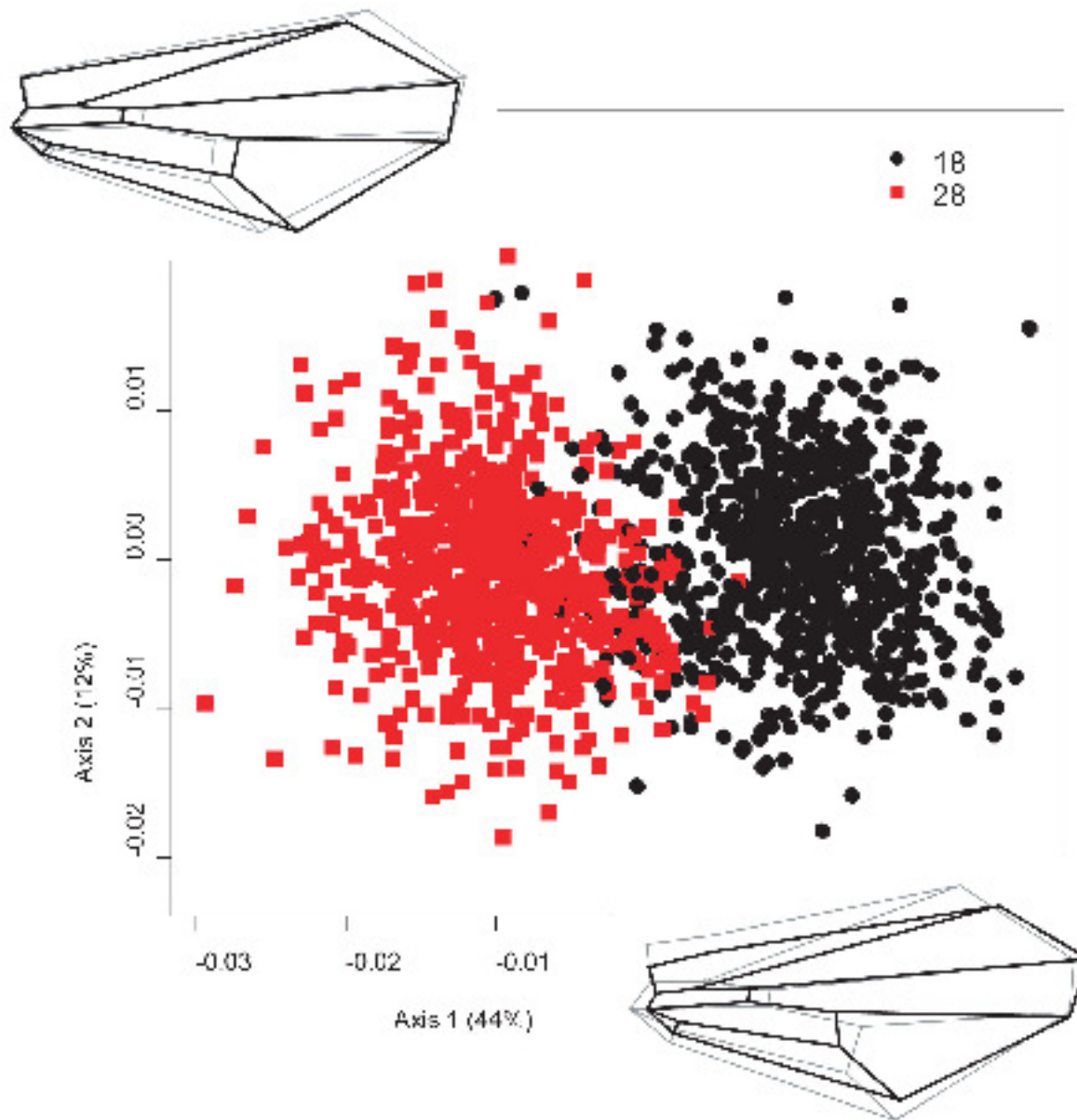
(Est-ce que l'introduction de mutations affectant des gènes impliqués dans la formation de l'aile, modifie la taille et la forme de l'aile?) (basique)

Est-ce que ces mutations, en plus de la taille et la forme moyennes de l'aile, modifient leur plasticité? (la réponse à la température?)

Si oui = plutôt en faveur de l'hypothèse de sensibilité allélique :
Cette hypothèse suggère que ce sont les mêmes gènes qui contrôlent la valeur d'un caractère dans un environnement donné qui contrôlent sa plasticité.

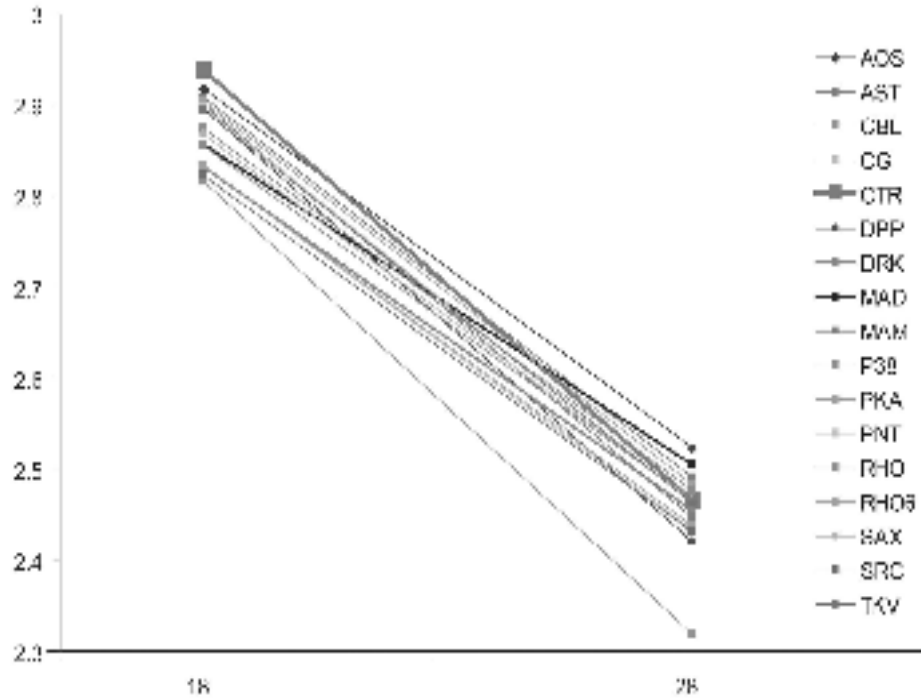
Si non = plutôt l'hypothèse de « gènes de plasticité ».

Résultats

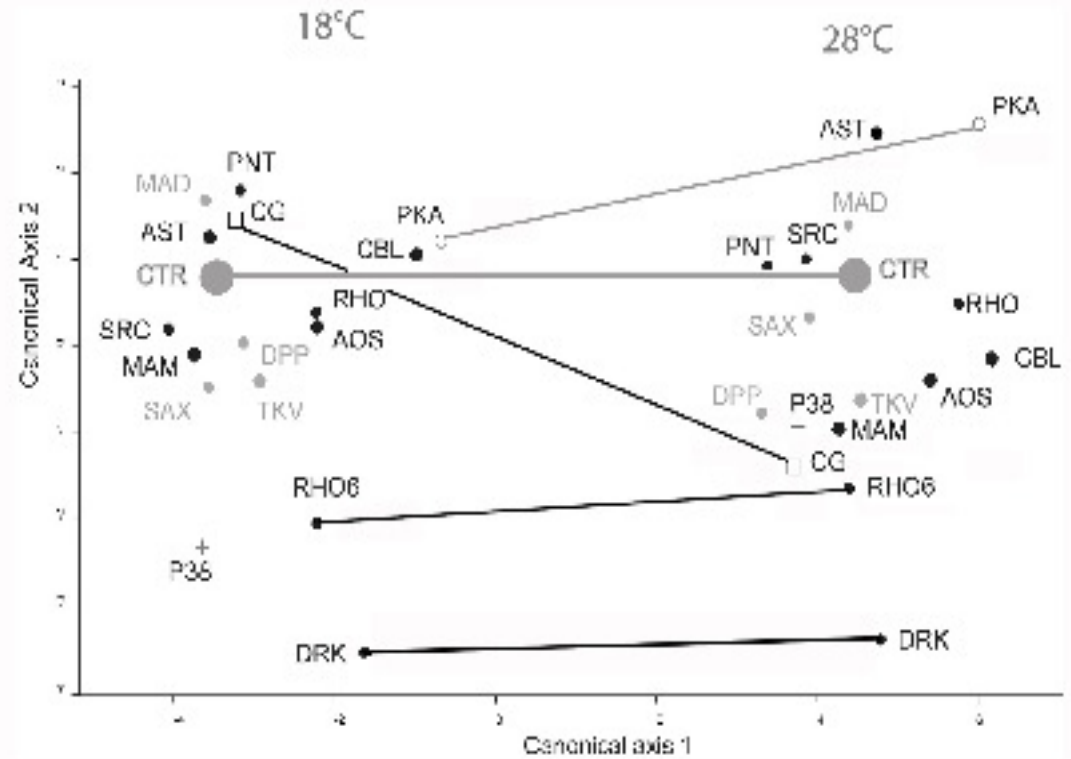


Résultats

Taille



Forme



La réponse est donc oui : les mutations modifient la plasticité.

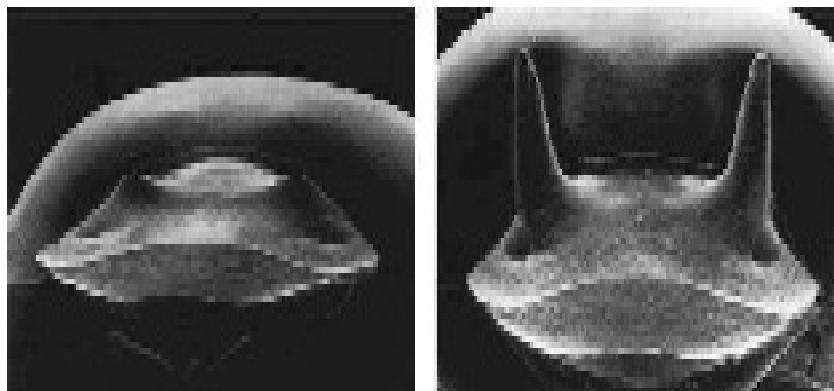
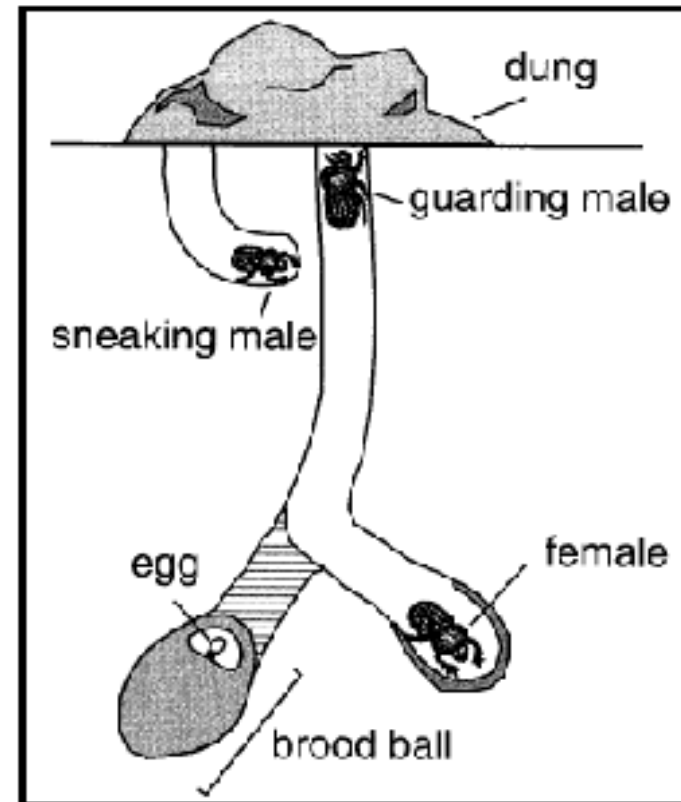
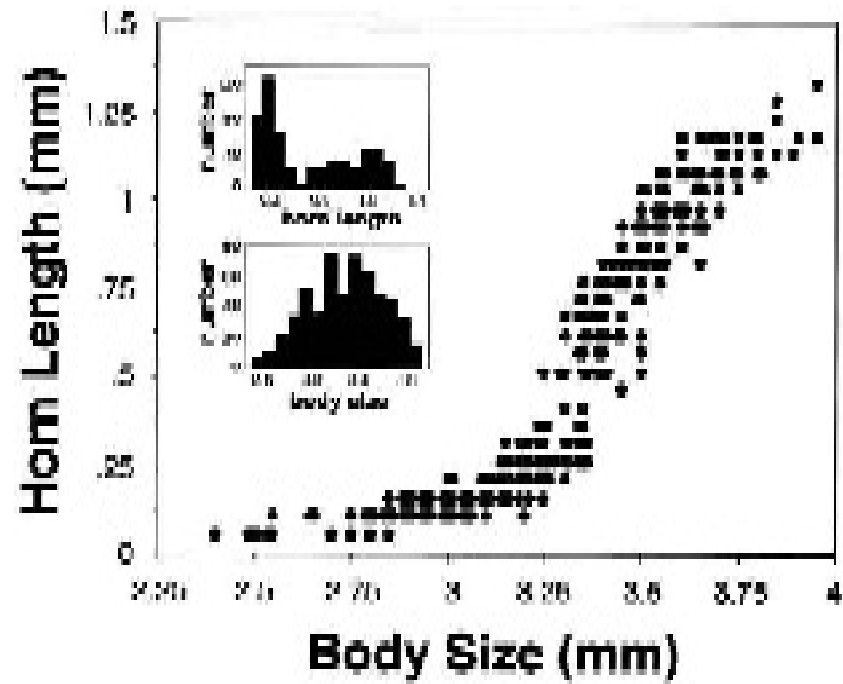
Sensibilité allélique?

On ne peut pas exclure l'hypothèse que la température affecte aussi des gènes spécifiques, distincts de ceux étudiés, qui modifient indirectement l'aile.

Régulation hormonale de la formation de cornes chez le scarabée *Ontophagus*



Allométrie et Role de l'hormone juvénile



Emlen 2001; Nijhout 2003

Recherche de QTL de plasticité

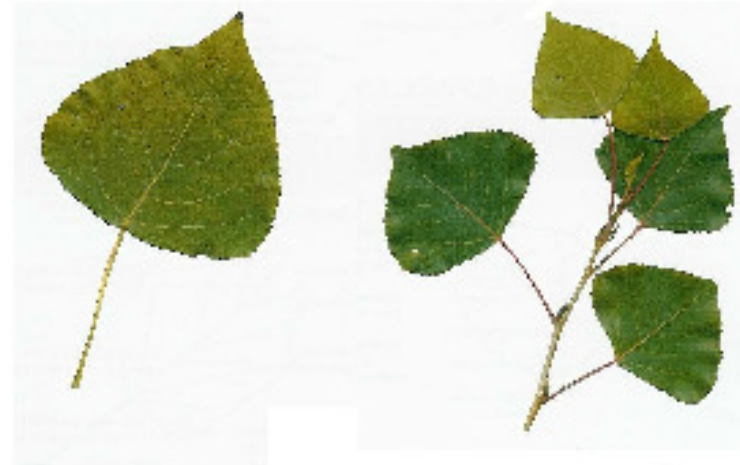
Gènes de plasticité = loci régulateurs directement sensibles à l'environnement qui initient une réponse morphogénétique (Pigliucci 1996)

Ca ne veut pas dire que ce sont les seuls gènes dont la variation est corrélée à une variation plastique (les gènes impliqués dans la signalisation (facteurs de transcription, récepteurs) y contribuent certainement).

Comment trouver de tels gènes?

Candidats vs QTL

Wu (1998) sur des peupliers : identifier des gènes affectant la plasticité soit par sensibilité allélique soit par régulation génétique. Son idée est que s'il s'agit de sensibilité allélique, les QTL associés à la variation du trait doivent être détectés sous les différentes conditions environnementales bien qu'avec des effets différents; S'il s'agit de régulation génétique, on s'attend à trouver des QTL spécifiques à certaines conditions.



Le résultat : la plupart des QTL = gènes régulateurs + certains effets alléliques. Mais est-ce que ce sont des '*gènes de plasticité*' tels que définis par Pigliucci?

Evolution de la plasticité

Face à un environnement hétérogène, une espèce peut s'adapter de 3 façons:

- 1) Adaptation génétique : un génotype se spécialise par condition environnementale (un phénotype par environnement)
- 2) Jack-of-all-trades : un génotype produisant un phénotype généraliste (= moins efficace que les spécialistes, mais tout de même efficace en moyenne)
- 3) Plasticité phénotypique: un génotype plastique produit des phénotypes différents chacun adapté à l'environnement correspondant.

La sélection va favoriser la plasticité si en moyenne les individus plastiques ont une fitness supérieure à celle des individus des stratégies fixes. Cela se produit si:

- l'environnement est variable
- les changements environnementaux sont prédictibles
- les bénéfices de la plasticité sont supérieurs à ses coûts
- si la plasticité a une base génétique

Coûts et limites de la plasticité

Coûts

-*Coût du maintien* : coût énergétique de la production des structures sensorielles et des mécanismes de régulation

-*Coût de production* : la production d'un phénotype différent peut être plus coûteux que le phénotype standard.

-*Coût développemental* : une augmentation de plasticité peut induire une réduction de canalisation et de stabilité de développement

-*Coût génétique*: liaison entre gènes impliqués dans la plasticité et des gènes délétères; effets pléiotropes délétères; épistasie

Limites

-Précision de la prédiction environnementale

-Précision du délais du changement environnemental

-Etendue du changement plastique: la plasticité peut ne pas être suffisante pour couvrir l'étendue de variation phénotypique liée à l'adaptation génétique.

Importance évolutive de la plasticité: Mary Jane West Eberhard et l'accomodation phénotypique

Définition:

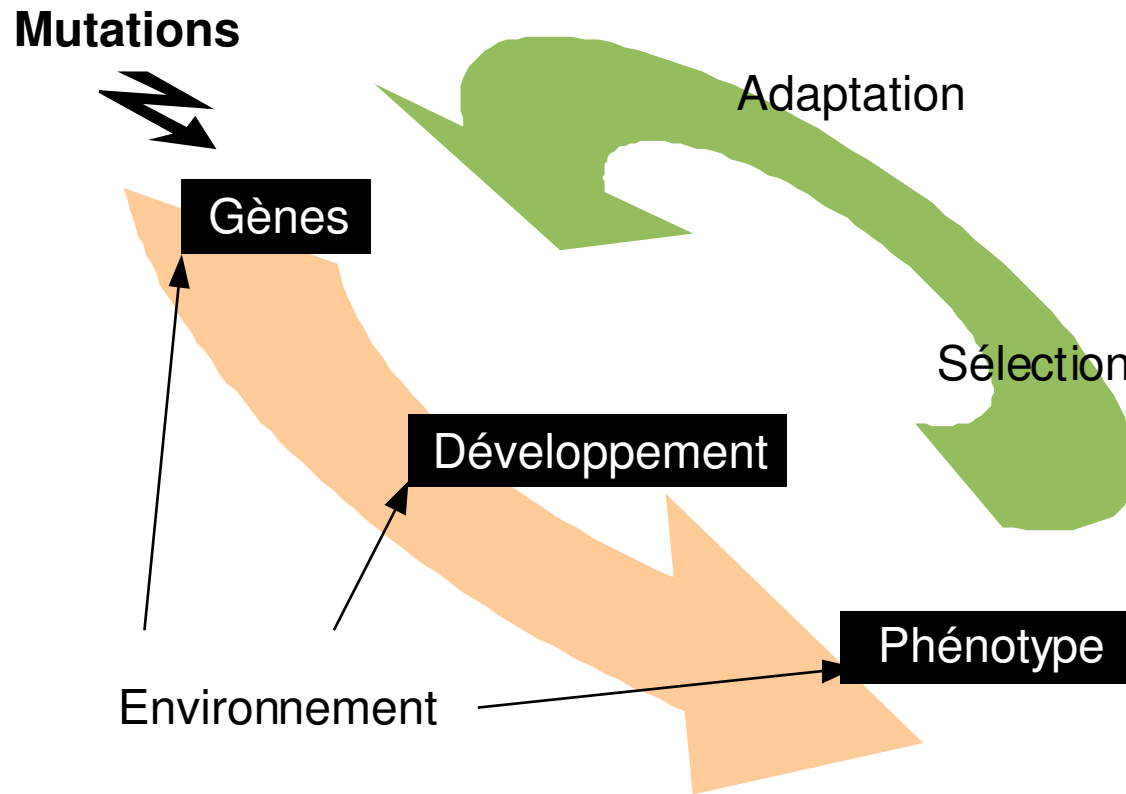
L'accomodation phénotypique est l'ajustement mutuel, sans changement génétique, entre des aspects variables du développement, suivant un changement environnemental inhabituel.

The 'two-legged goat effect':

'...is not to argue that these handicapped individuals might have given rise to durable novelties, for it is unlikely in the extreme that such individuals would outperform normal individuals in nature. Rather, the point is to dramatize how a change in one aspect of the phenotype -- in this case the front legs -- can lead to correlated changes that show a degree of complexity and functional interaction that we usually assume to require generations of natural selection and genetic change at many loci. Clearly, the phenotype can be elaborately restructured, due largely to adaptive plasticity, without a proportional restructuring of the genome.'

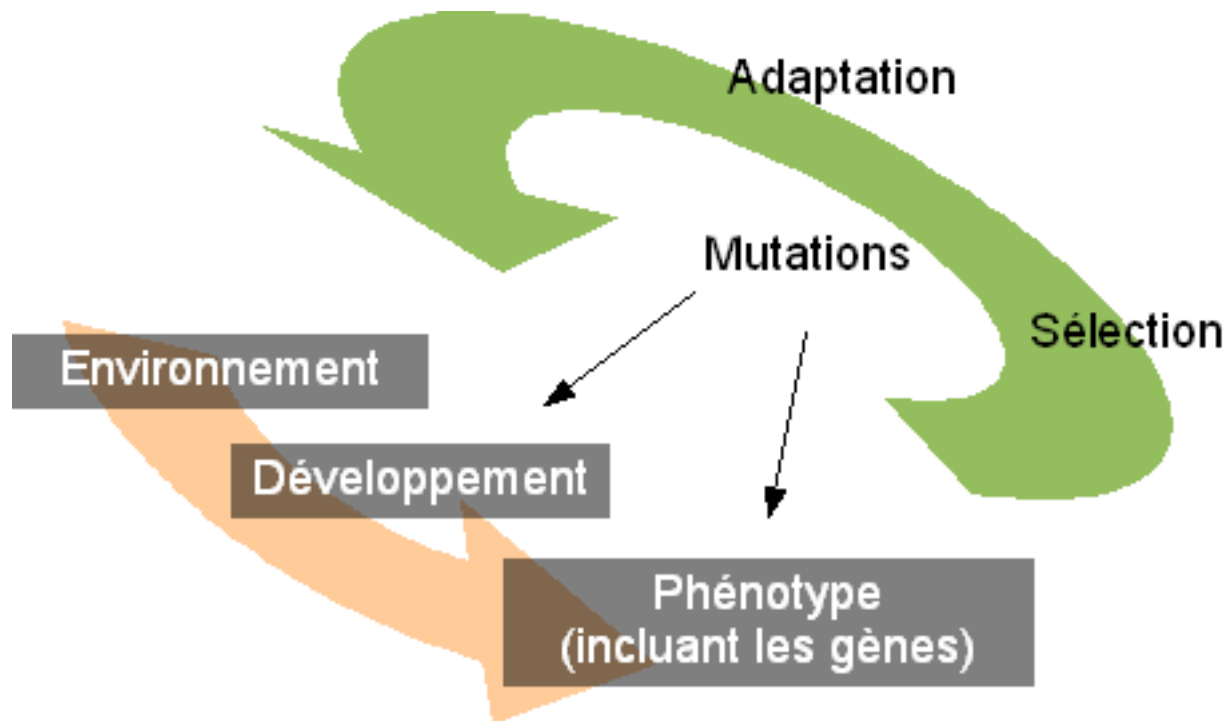
Importance évolutive de la plasticité: Mary Jane West Eberhard et l'accommodation phénotypique

La vision classique est la suivante :



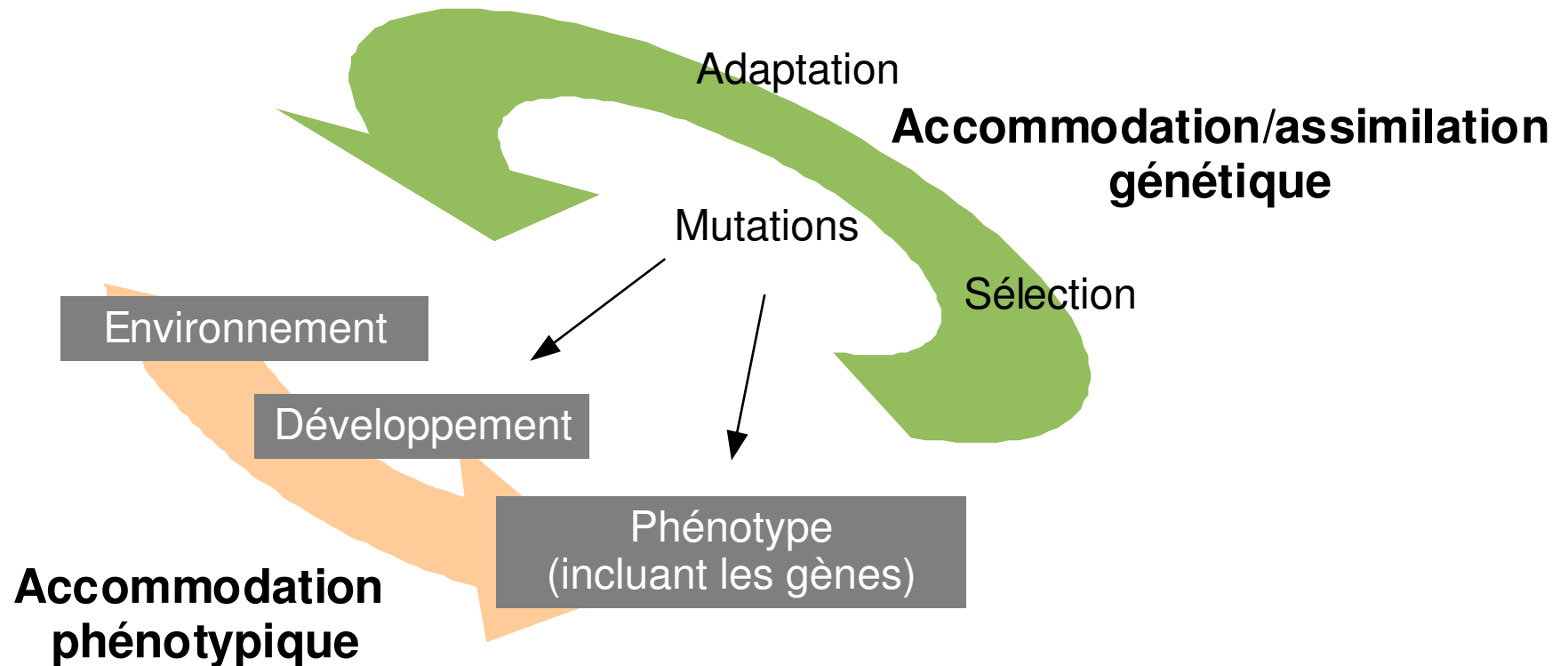
**Importance évolutive de la plasticité:
Mary Jane West Eberhard et l'accommodation phénotypique**

Une vision centrée sur l'environnement et le développement propose:



**Importance évolutive de la plasticité:
Mary Jane West Eberhard et l'accommodation phénotypique**

Une vision centrée sur l'environnement et le développement propose:



L'accommodation phénotypique est considérée comme un mécanisme potentiel permettant l'évolution rapide de nouveautés évolutives

Plasticité et macro évolution

Il a été suggéré que la plasticité est un moyen de faciliter les transitions évolutives majeures

Exemple des serpents Elapidés (Aubret et al 2007).
Changement multiples terrestre/aquatique dans la phylogénie

De jeunes serpents tigres (= terrestres mais groupe frère de serpents aquatiques) ont été élevés en milieu aquatique ou terrestre.

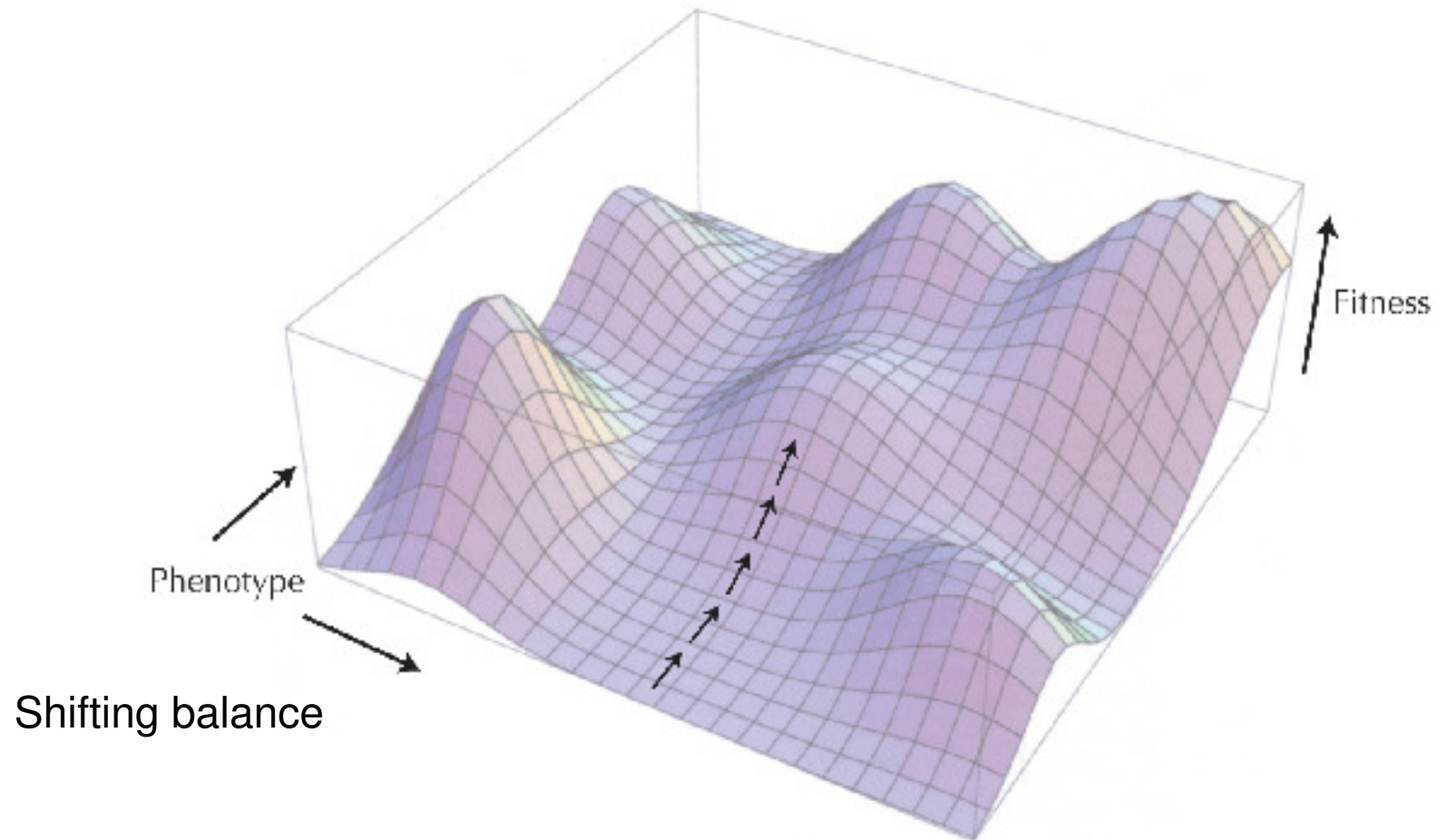
Mesure de capacités de locomotion des adultes sur terre et dans l'eau. Serpents élevés dans l'eau nagent 26% plus vite, mais rampent 37% plus lentement.

Cette plasticité a potentiellement facilité l'adaptation au milieu aquatique



Changement environnemental : extinction vs adaptation?

La plasticité comme « facteur adoucissant » = réduire le coût de la sélection directionnelle



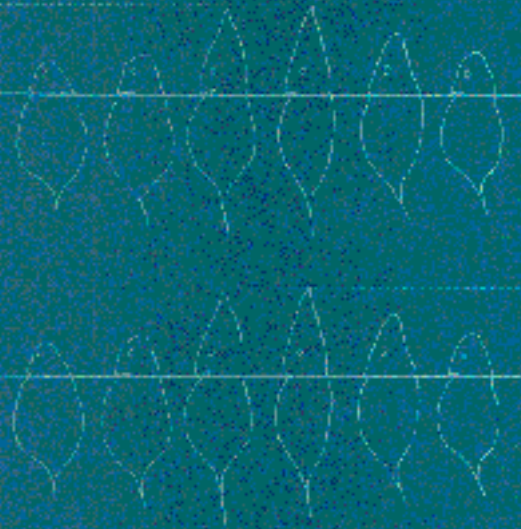
Des références

DEVELOPMENTAL PLASTICITY AND EVOLUTION



MARY JANE WEST-EBERHARD

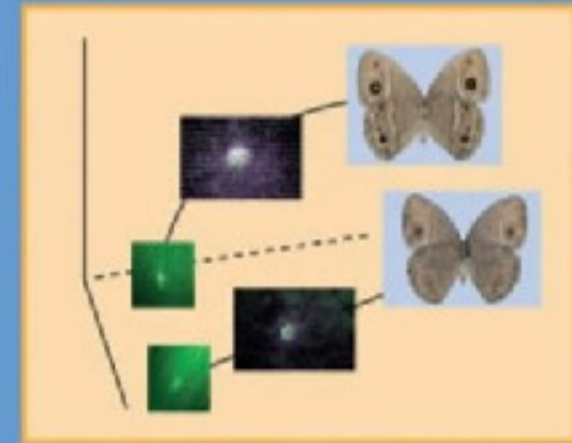
MASSIMO PIGLIUCCI



Phenotypic Plasticity
BEYOND NATURE AND NURTURE

PHENOTYPIC EVOLUTION

A Reaction Norm Perspective



Carl D. Schlichting & Massimo Pigliucci