

SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

Durée : 3 heures

L'usage d'abaques, de tables, de calculatrice et de tout instrument électronique susceptible de permettre au candidat d'accéder à des données, de les traiter par des moyens autres que ceux fournis dans le sujet est interdit.

Les calculs demandés dans les questions 19 et 20 ne nécessitent pas de calculatrice.

Chaque candidat est responsable de la vérification de son sujet d'épreuve : pagination et impression de chaque page. Ce contrôle doit être fait en début d'épreuve. En cas de doute, il doit alerter au plus tôt le surveillant qui contrôlera et éventuellement remplacera son sujet.

Le sujet comporte 16 pages numérotées de 1 à 16 et une annexe format A3.

Si, au cours de l'épreuve, un candidat repère ce qui lui semble être une erreur d'énoncé, il le signale sur sa copie et poursuit sa composition en expliquant les raisons des initiatives qu'il a été amené à prendre.

Hémoglobines et évolution

Ce sujet est constitué de quatre parties qui ne sont pas indépendantes. Les questions seront traitées dans l'ordre de l'énoncé. Le sujet comprend une annexe A3 (recto-verso) à rendre avec la copie. Aucun découpage / collage n'est autorisé.

- Le candidat s'appuiera essentiellement sur une analyse des documents, pour répondre aux questions posées au fur et à mesure des documents.
- Le candidat ne doit pas rédiger de longs développements de ses connaissances sur le thème, indépendamment de l'exploitation des documents et des questions posées.
- La concision des réponses et l'exploitation des documents sans paraphrase seront valorisées.

Références

- J. Duhm & E. Gerlach (1971) On the mechanisms of the hypoxia-induced increase of 2,3-diphosphoglycerate in erythrocytes. *Pflügers Arch.* 326, 254-269.
- Z. Turek, F. Kreuzer & L.J.C. Hoofd (1973) Advantage or disadvantage of a decrease of blood oxygen affinity for Tissue oxygen supply at hypoxia: a theoretical study comparing man and rat. *Pflügers Arch.* 342, 185-197.
- Peter J. Mulquinney & Philip W. Kuchel (1999) Model of 2,3-bisphosphoglycerate metabolism in the human erythrocyte based on detailed enzyme kinetic equations : computer simulation and Metabolic Control Analysis. *Biochem. J.* 342, 597-604
- Christian Bauer, Harry S. Rollemma, Heinz W. Till & Gerhard Braunitzer (1980) Phosphate Binding by Llama and Camel Hemoglobin. *J. Comp. Physiol.* 136, 67-70
- Marco Piccinini, Traute Kleinschmidt, Klaus D. Jurgens & Gerhard Braunitzer (1990) Primary Structure and Oxygen-Binding Properties of the Hemoglobin from Guanaco (*Lama guanacoe*, Tylopoda). *Biol. Chem. Hoppe-Seyler* 371, 641-648
- H.T. Versmold, K. Furst, K. Betke & K. P. Riegel (1978) Oxygen Affinity of Hemoglobins F and A Partially Oxidized to Methemoglobin: Influence of 2,3-Diphosphoglycerate. *Pediat. Res.* 12: 133-138.
- Hiebl, G. Braunitzer & D. Schneeganss (1987), The primary structures of the major and minor hemoglobin-components of adult Andean goose (*Chloephaga melanoptera*, Anatidae): the mutation Leu-Ser in position 55 of the beta-chains. *Biol. Chem. Hoppe Seyler* 368(12):1559-69.
- Yuhe Liang, Ziqian Hua, Xue Liang, Qian Xu & Guangying Lu (2001), The crystal structure of bar-headed goose hemoglobin in deoxy form : the allosteric mechanism of a hemoglobin species with high oxygen affinity. *J. Mol. Biol.* 313, 123-137.
- J. Godovac-Zimmermann & G. Braunitzer (1983), The Amino-Acid Sequence of Northern Mallard (*Anas platyrhynchos platyrhynchos*) Hemoglobin. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift Für Physiologische Chemie*, 364(1), 665-674.
- Jens Peter Holle, Michael Meyer, Peter Scheid (1977), Oxygen affinity of duck blood determined by in vivo and in vitro technique. *Respiration Physiology* 29(3) 355-361.
- Agnieszka Jendroszek, Hans Malte, Cathrine B. Overgaard, Kristian Beedholm, Chandrasekhar Natarajan, Roy E. Weber, Jay F. Storz, Angela Fago (2018) Allosteric mechanisms underlying the adaptive increase in hemoglobin-oxygen affinity of the bar-headed goose. *Journal of Experimental Biology* 2018 221.
- Chandrasekhar Natarajan, Agnieszka Jendroszek, Amit Kumar, Roy E. Weber, Jeremy R. H. Tame, Angela Fago & Jay F. Storz (2018) Molecular basis of hemoglobin adaptation in the high-flying bar-headed goose. *PLoS Genet.* 14(4): e1007331.
- John N. Maina, Kevin G. McCracken, Beverly Chua, Julia M. York & William K. Milsom (2017) Morphological and morphometric specializations of the lung of the Andean goose, *Chloephaga melanoptera*: A lifelong high-altitude resident. *PLoS One* 12(3): e0174395.
- K. Sick (1961), Haemoglobin polymorphism in fishes, *Nature* 4805, 894-896.
- Øivind Andersen, Ola Frang Wetten, Maria Cristina De Rosa, Carl Andre, Cristiana Carelli Alinovi, Mauro Colafranceschi, Ole Brix & Alfredo Colosimo (2009) Haemoglobin polymorphisms affect the oxygen binding properties in Atlantic cod populations. *Proc. R. Soc. B* 276, 833-841.
- Ole Brix, Solveig Thorkildsen, Alfredo Colosimo (2004) Temperature acclimation modulates the oxygen binding properties of the Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) genotypes—HbI*1/1, HbI*1/2, and HbI*2/2—by changing the concentrations of their major hemoglobin components (results from growth studies at different temperatures). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 138 (2004) 241– 251.

Partie 1- Les conséquences physiologiques de l'hypoxie

L'hypoxie correspond à une pression partielle de dioxygène (pO_2) dans l'air plus faible que celle normalement rencontrée au niveau de la mer. On vous propose d'étudier les conséquences de cette diminution de pO_2 sur le transport du dioxygène dans le sang de divers vertébrés.

Par la suite, on supposera que la pO_2 dans les alvéoles pulmonaires est égale à la pO_2 du sang artériel (c'est-à-dire que la diffusion du dioxygène à travers la paroi alvéolaire n'est pas limitante). La valeur de pO_2 pour laquelle 50 % des sites de liaison de l'hémoglobine sont occupés sera notée $p_{50}O_2$. On considérera trois valeurs de la pO_2 artérielle : normale, hypoxie modérée, hypoxie sévère.

Question 1

Pour une même quantité de dioxygène (noté O_2) délivrée aux tissus, égale à 50 % de la quantité liée à l'hémoglobine à saturation, indiquez pour chaque situation sur la figure 1 (p. 3) la valeur de la pO_2 veineuse (après distribution du O_2 aux tissus). Utilisez la figure 1 en annexe, à rendre avec la copie.

Chez nombre d'espèces de mammifères, un animal vivant en plaine et transporté en altitude (hypoxie modérée) réagit par un changement de l'affinité de son hémoglobine pour le O_2 . On a montré l'implication d'une petite molécule, le 2,3-bisphosphoglycérate (2,3-BPG), présente dans les globules rouges. Elle se fixe dans la cavité centrale de l'hémoglobine (figure 2, p. 4). Le passage à des conditions d'altitude affecte la concentration en 2,3-BPG chez le rat (figure 3, p.4). Lorsque la concentration de 2,3-BPG change, la courbe de saturation de l'hémoglobine humaine est modifiée (figure 4, p. 5).

Question 2

À partir des figures 3 et 4, décrivez l'effet d'un transport de la plaine vers l'altitude sur la concentration en 2,3-BPG et sur l'affinité de l'hémoglobine pour le O_2 (n'exploitez ici que les courbes).

Question 3

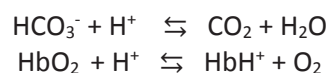
À partir de la figure 4, pour une même distribution de O_2 dans les tissus et une même pO_2 artérielle, indiquez l'effet sur la pO_2 veineuse d'un déplacement de la courbe de saturation « vers la droite », (c'est-à-dire avec une p_{50} plus grande) dans les cas d'une hypoxie modérée et d'une hypoxie sévère.

On supposera qu'il est avantageux d'avoir une pO_2 tissulaire / veineuse la plus élevée possible.

Question 4

Dans quel cas l'augmentation de la p_{50} (se traduisant par un déplacement de la courbe de saturation vers la droite) est-elle avantageuse ?

Une des principales réactions à l'hypoxie lors du passage en altitude est l'hyperventilation (augmentation de la fréquence respiratoire et du volume courant). Cette hyperventilation entraîne une augmentation du pH sanguin (alcalose). Le pH sanguin est notamment régulé par les équilibres suivants dans le sang :



Question 5

Expliquez comment l'hypoxie et l'hyperventilation conduisent à l'alcalose (indice : considérez l'effet de l'hyperventilation sur la pression partielle en CO_2 dans le sang).

Pour comprendre le mécanisme de l'augmentation de la concentration en 2,3-BPG lors d'un épisode hypoxique, on considère sa synthèse dans la glycolyse (figure 5, p. 6). Le 2,3-BPG est synthétisé à partir du 1,3-bisphosphoglycérate (1,3-BPG) par une enzyme présente seulement dans les globules rouges et le placenta, la bisphosphoglycérate synthase (BPGS). Il est dégradé par la bisphosphoglycérate phosphatase (BPGP) en 3-phosphoglycérate (3-PG).

Question 6

À partir des figures 5 et 6 (p. 6), montrez que l'alcalose est responsable de l'augmentation de la concentration en 2,3-BPG lors d'un épisode hypoxique.

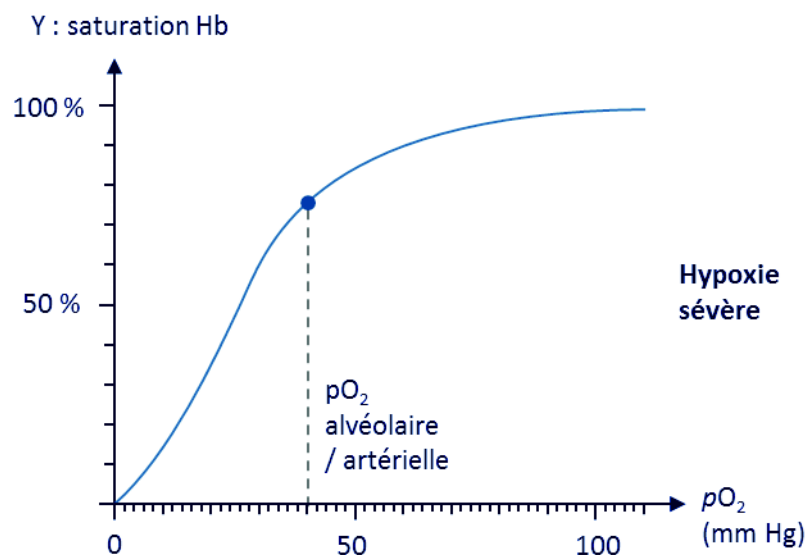
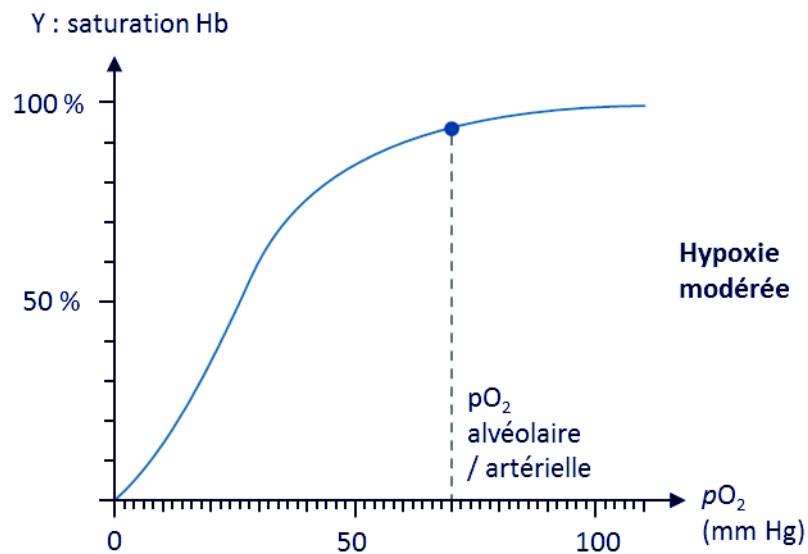
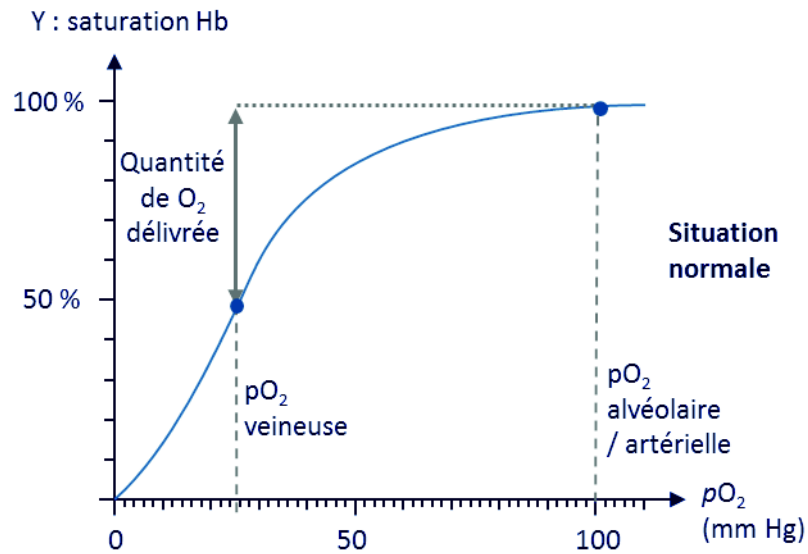


Figure 1 : courbe de saturation de l'hémoglobine humaine adulte dans les conditions physiologiques normales, en fonction de la pression partielle en dioxygène (pO₂) exprimée en millimètres de mercure (mmHg). Vous indiquez sur les deux courbes du bas (hypoxie modérée et sévère) les pO₂ veineuses pour une même distribution de O₂ de 50 % de la quantité saturante (montrée sur la courbe du haut).

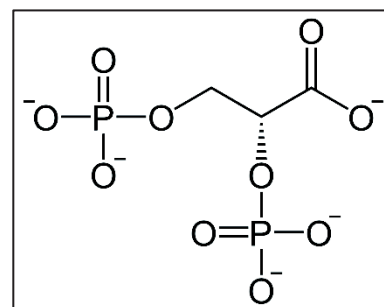
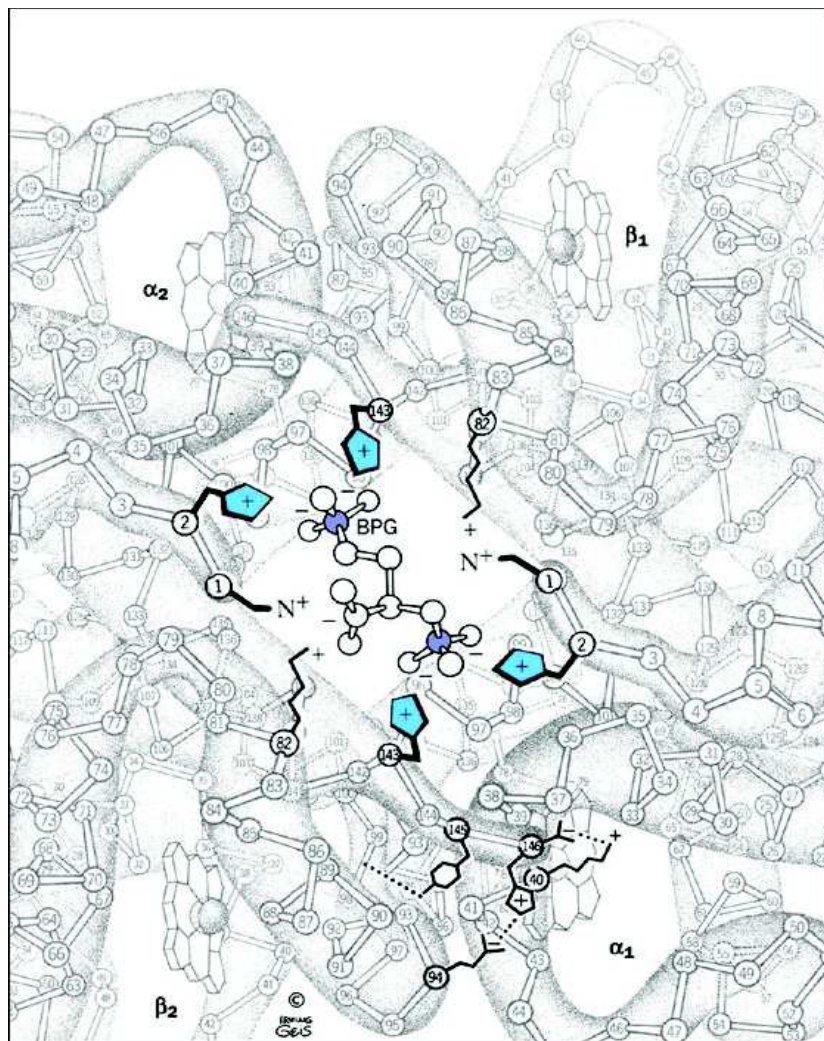


Figure 2 : association du 2,3-BPG à l'hémoglobine. Le 2,3-BPG (structure en encart, pas d'exploitation demandée) occupe une cavité au centre du tétramère $\alpha_2\beta_2$, où il établit notamment des liaisons avec des histidines des chaînes β (His 2 et His 143, sur les deux chaînes). Cette liaison stabilise la forme tendue de l'hémoglobine, de moindre affinité pour le dioxygène.

(© 2005 Brooks/Cole –Thomson)

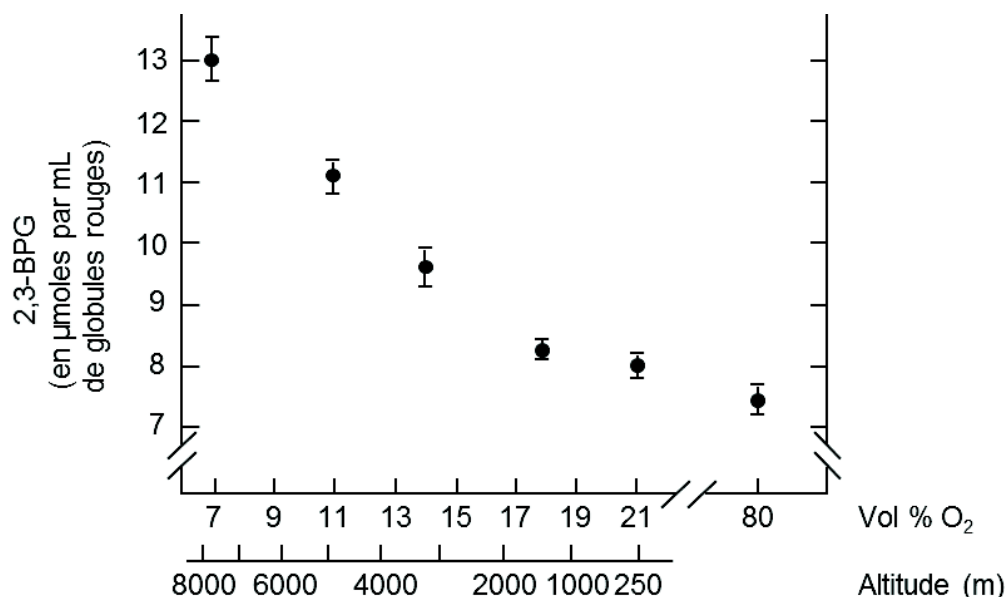


Figure 3 : concentration de 2,3-BPG dans les globules rouges chez des rats exposés pendant 24 heures à des conditions hypoxiques (les altitudes correspondant aux concentrations en dioxygène utilisées sont précisées). Pour mimer la diminution de pression partielle en dioxygène avec l'altitude, on utilise un mélange de gaz contenant des proportions de dioxygène plus faibles que la proportion normale (21 % du volume de l'air).

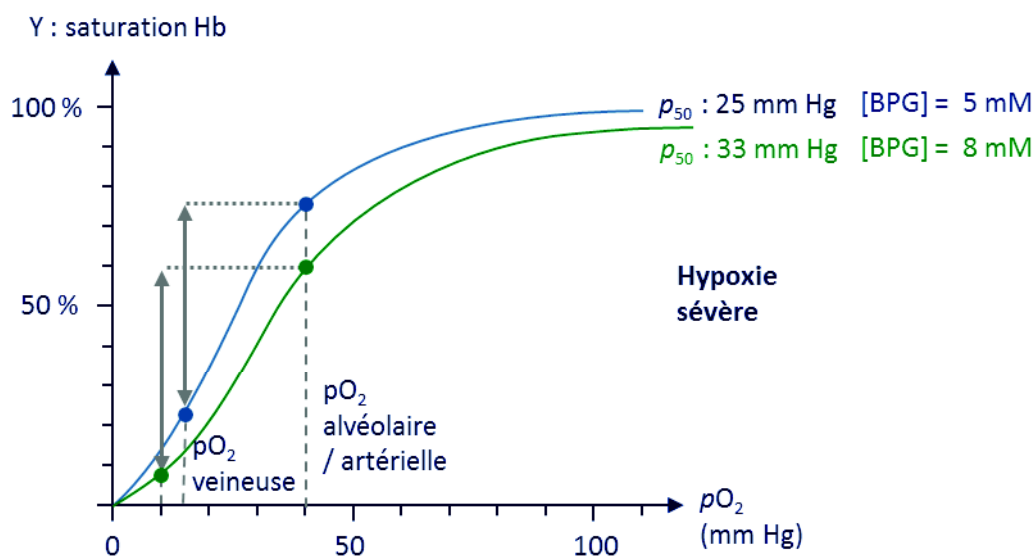
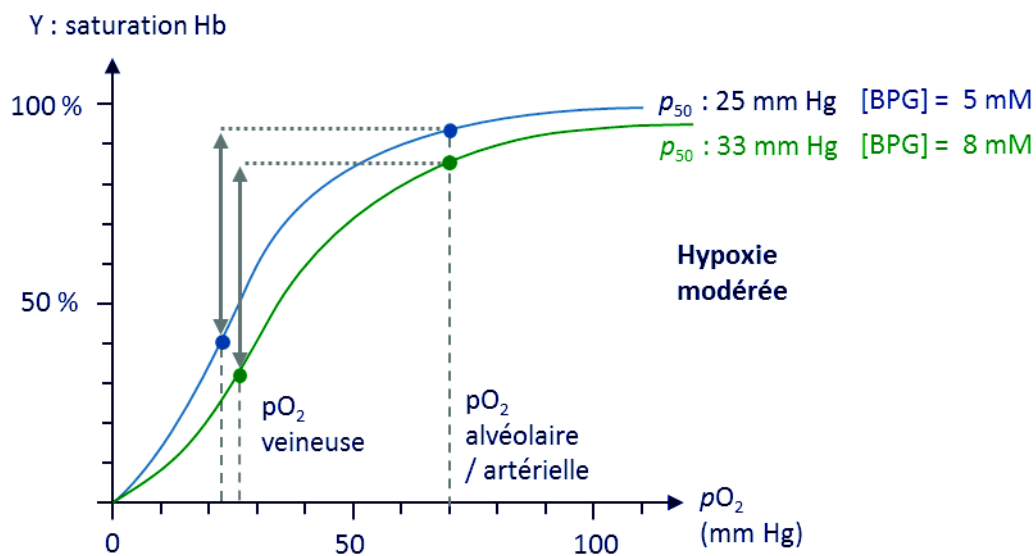
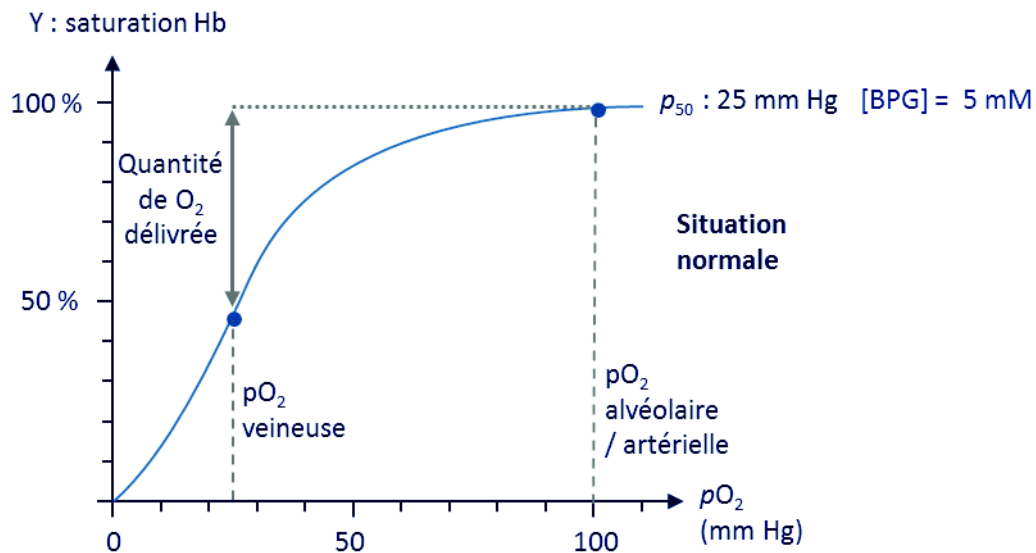


Figure 4 : effet théorique du déplacement de la courbe de saturation de l'hémoglobine humaine sur la pO_2 veineuse, pour deux situations d'hypoxie. On prédit la pO_2 veineuse pour une même distribution de O_2 aux organes (10 mL O_2 /100 mL de sang) et une même capacité totale de O_2 (20 mL O_2 /100 mL de sang). En haut, situation normale ; au milieu, hypoxie modérée ; en bas, hypoxie sévère.

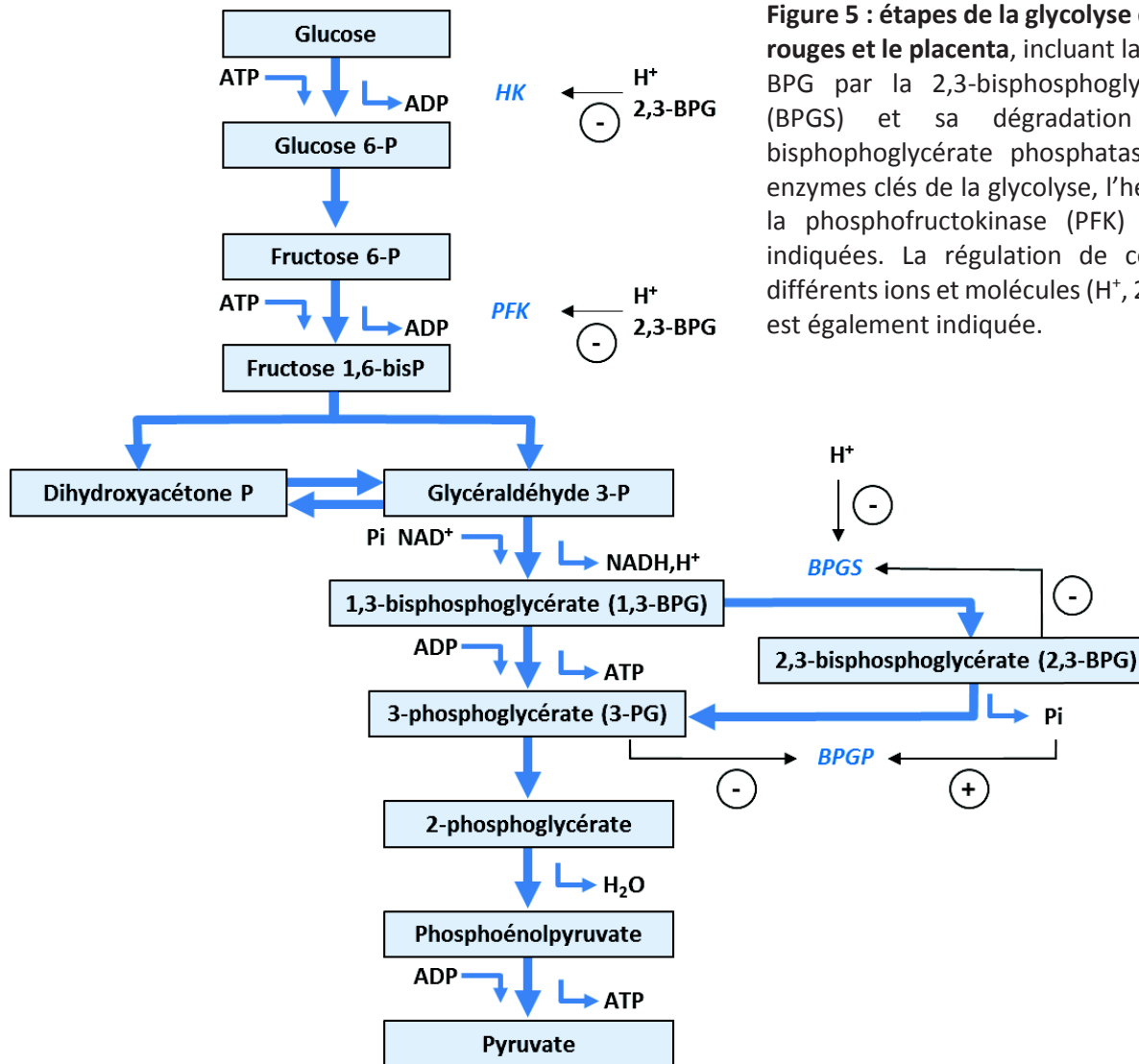


Figure 5 : étapes de la glycolyse dans les globules rouges et le placenta, incluant la synthèse du 2,3-BPG par la 2,3-bisphosphoglycérate synthase (BPGS) et sa dégradation par la 2,3-bisphosphoglycérate phosphatase (BPGP). Deux enzymes clés de la glycolyse, l'hexokinase (HK) et la phosphofructokinase (PFK) sont également indiquées. La régulation de ces enzymes par différents ions et molécules (H^+ , 2,3-BPG, 3-PG, P_i) est également indiquée.

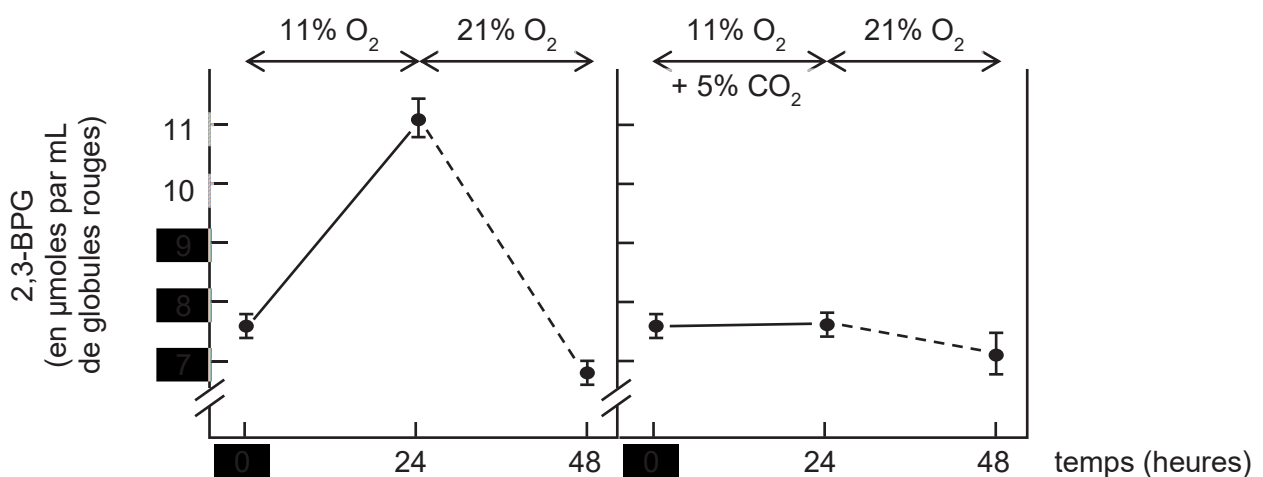


Figure 6 : effet du CO_2 sur l'accumulation de 2,3-BPG lors d'une hypoxie. On soumet des rats à des conditions hypoxiques (passage de 21 % à 11 % de O_2) pendant 24 heures puis on les ramène à la situation normale (21 % de O_2). On mesure la concentration en 2,3-BPG dans les globules rouges au début et à la fin de l'épisode hypoxique, puis 24 heures après le retour à la normale. À gauche, la concentration sanguine en CO_2 est libre d'évoluer. À droite, la concentration sanguine en CO_2 est maintenue à un niveau très élevé pendant l'épisode hypoxique par un air à 5 % de CO_2 (contre 0,04 % dans l'atmosphère normale).

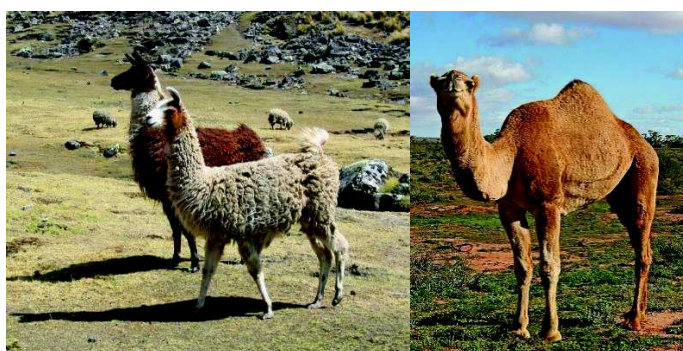
Partie 2- La vie en altitude : exemple d'adaptation chez les mammifères

Les espèces de mammifères et d'oiseaux natives des territoires de haute altitude sont exposées couramment à des conditions d'hypoxie sévères. Contrairement à ce qui se passe pour les animaux de plaine transportés en altitude, dont la p_{50} augmente, on trouve en général chez ces espèces montagnardes des valeurs de p_{50} plus faibles que chez les espèces apparentées vivant en plaine.

Question 7

Expliquez l'intérêt de ces p_{50} plus faibles grâce à la figure 4 (p. 5).

Les camélidés sud-américains (lama, alpaga, vigogne et guanaco) vivent en altitude. Par rapport au dromadaire, leur parent vivant près du niveau de la mer, et à la plupart des autres mammifères, ils partagent une même substitution sur la chaîne β de l'hémoglobine : l'histidine en position 2 est remplacée par l'asparagine (His2 β →Asn). Les globules rouges du lama et du dromadaire ont des concentrations comparables en 2,3-BPG.



Lamas (*Lama glama*) Dromadaire (*Camelus dromedarius*)

Question 8

À partir du tableau 1 (ci-dessous) et de la figure 2 (p. 4), comparez l'effet du 2,3-BPG sur les hémoglobines du lama et du dromadaire et expliquez les différences constatées.

Question 9

Indiquez la valeur adaptative de la substitution His→Asn dans la chaîne β chez les camélidés d'altitude.

Espèce	Résidu 2 chaîne β	Résidu 143 chaîne β	$p_{50}O_2$ (mmHg) sans 2,3-BPG	$p_{50}O_2$ (mmHg) + 5 mM 2,3-BPG
Lama	Asn	His	14,8	20,3
Dromadaire	His	His	12,0	21,5

Tableau 1 : différences de séquence significatives dans la chaîne β et valeurs de $p_{50}O_2$ en présence et en absence de 2,3-BPG pour les hémoglobines du lama et du dromadaire. Toutes les mesures sont faites à 37 °C et pH 7,2. Les données d'incertitude ne sont pas indiquées : on considèrera les différences significatives.

Partie 3- La vie en altitude : exemple d'adaptation chez les oiseaux

L'**oie à tête barrée** (*Anser indicus*) niche au centre de l'Asie et hiverne dans le nord du sous-continent indien. Lors de sa migration au-dessus de l'Himalaya, elle peut voler à plus de 9000 mètres d'altitude. À cette altitude, la pO_2 ne vaut plus que le tiers de sa valeur au niveau de la mer. Cette oie est étroitement apparentée à l'**oie cendrée** (*Anser anser*) qu'elle peut côtoyer en plaine. L'oie cendrée n'est pas capable de voler aussi haut que l'oie à tête barrée. Les valeurs de p_{50} pour les principales formes d'hémoglobines des deux oies sont données dans le tableau 2.

On a comparé les séquences des chaînes α et β de la principale forme d'hémoglobine de ces deux oies (tableau 2, ci-dessous) ; parmi d'autres différences, on a trouvé une substitution à la position 119 de la chaîne α (Pro→Ala chez l'oie à tête barrée). Cette substitution affecte l'interface entre chaque sous-unité α et la sous-unité β la plus étroitement associée (dimères $\alpha_1\beta_1$ et $\alpha_2\beta_2$) : chez l'oie cendrée, la proline 119 dans la chaîne α est en contact avec une leucine en position 55 dans la chaîne β .

L'hémoglobine des oiseaux peut lier l'inositol pentaphosphate (IPP), un effecteur allostérique qui joue le même rôle que le 2,3-BPG chez les mammifères.

Question 10

À partir de vos connaissances, proposez plusieurs mécanismes par lesquels cette substitution peut affecter l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène. Indiquez le plus probable.

On connaît par ailleurs un autre oiseau du groupe des anatidés capable de voler à très haute altitude (jusqu'à 6 000 mètres), l'**ouette des Andes** (*Chloephaga melanoptera*), qui vit dans la cordillère des Andes (Amérique du Sud) et descend rarement en dessous de 2000 m. Cet oiseau est proche parent du **canard musqué** (*Cairina moschata*), qui vit en plaine en Amérique du Sud (figure 7, p. 9). Dans l'hémoglobine de l'ouette, par rapport à celle du canard, on a trouvé une substitution à la position 55 de la chaîne β (Leu→Ser).

Question 11

À l'aide du tableau 2 et de la figure 7 (p. 9), expliquez en quoi les substitutions chez l'oie à tête barrée et l'ouette des Andes constituent un exemple remarquable de convergence.

Espèce	Habitat	Résidus :		$p_{50}O_2$ (mmHg) (1 mmHg = 133,3 Pa)
		Chaîne α	Chaîne β	
Oie cendrée	plaine	Pro 119	Leu 55	39,5
Oie à tête barrée	altitude	Ala 119	Leu 55	29,7
Canard musqué	plaine	Pro 119	Leu 55	41,7
Ouette des Andes	altitude	Pro 119	Ser 55	33,9

Tableau 2 : différences de séquence entre les sous-unités des hémoglobines de l'oie cendrée, de l'oie à tête barrée, du canard musqué et de l'ouette des Andes et valeurs de $p_{50}O_2$ pour le sang des quatre oiseaux (à 37 °C et pH 7,4 pour les deux premiers, 41 °C et pH 7,5 pour le troisième, 40 °C et pH 7,1 pour le quatrième : on supposera ces conditions équivalentes).

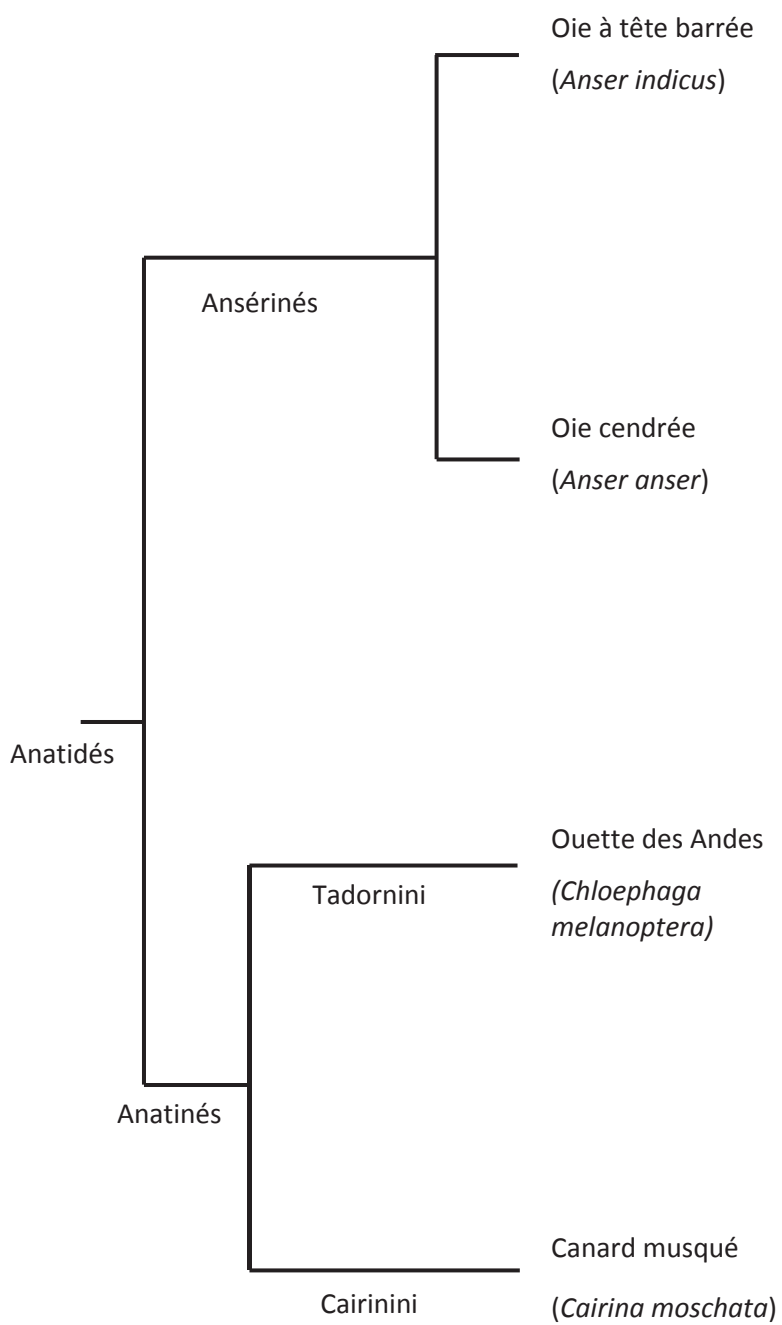


Figure 7 : relations phylogénétiques entre les 4 anatidés évoqués dans le texte.

Le système respiratoire de l'ouette des Andes a été étudié, et il en ressort plusieurs caractéristiques anatomiques remarquables en lien avec l'adaptation à la vie et au vol en altitude. En particulier, les tubules aériens, lieu des échanges respiratoires dans les poumons des oiseaux, sont très vascularisés.

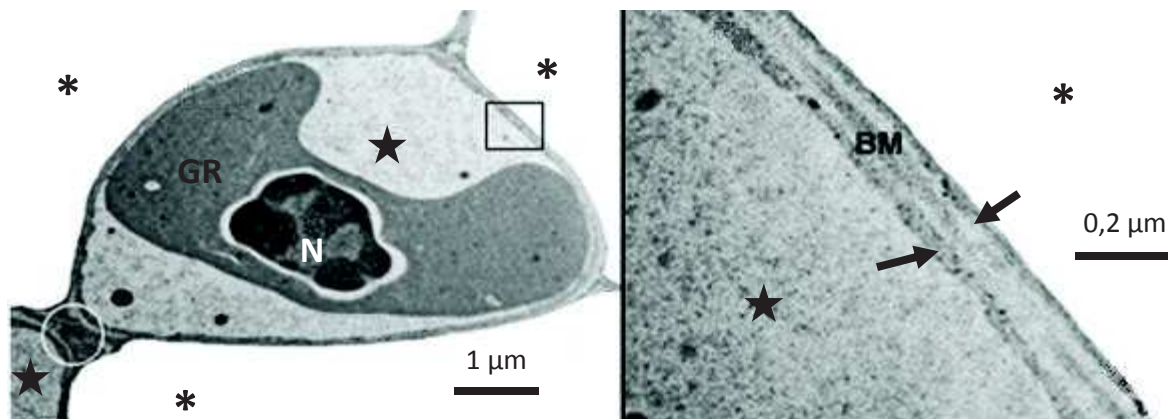


Figure 8 : électronographie d'un capillaire sanguin entouré de tubules aériens

(* : lumière d'un tubule aérien ; ★ : lumière d'un capillaire sanguin). Notez la présence d'un globule rouge (GR), doté d'un noyau (N) comme chez tous les oiseaux. À droite : agrandissement de la frontière air-sang encadrée à gauche. BM : lame basale. Flèches : structures à identifier.

La figure 8 est une électronographie qui montre quelques tubules aériens et un capillaire sanguin dans le poumon de l'ouette. La zone encadrée et grossie montre la frontière air-sang que doit franchir par diffusion le dioxygène entre la lumière des tubules aériens et les globules rouges.

Question 12

À partir de vos connaissances sur l'échangeur respiratoire des mammifères, indiquez de quoi est constituée cette frontière air-sang en réalisant un dessin d'interprétation (dans le cadre en annexe, à rendre avec la copie). Vous figurerez le gradient de dioxygène.

Question 13

Rappelez les paramètres dont dépend le flux de dioxygène par diffusion à travers la frontière air-sang constituant une surface d'échange. Indiquez le sens de variation de ces paramètres qui permet d'obtenir le flux le plus grand possible.

La figure 9 indique la surface totale de cette frontière air-sang, entre les capillaires sanguins et les tubules aériens, rapportée à la masse corporelle, pour plusieurs espèces d'oiseaux (dont l'ouette), ainsi que la moyenne de l'épaisseur de la frontière air-sang, rapportée à la masse corporelle.

Question 14

Comment se distingue l'ouette des Andes par rapport à la tendance des autres oiseaux ? Lequel des paramètres indiqués à la question 13 n'est pas optimisé concernant les échanges d'O₂ ?

En altitude, la pression de l'air dans les tubules aériens est plus faible ; en outre, la vie en altitude impose une pression artérielle élevée pour maintenir un débit sanguin élevé.

Question 15

Reliez votre réponse précédente aux caractéristiques de la vie en altitude, en considérant en particulier la contrainte qui s'impose à l'ouette des Andes par rapport à l'oie cendrée.

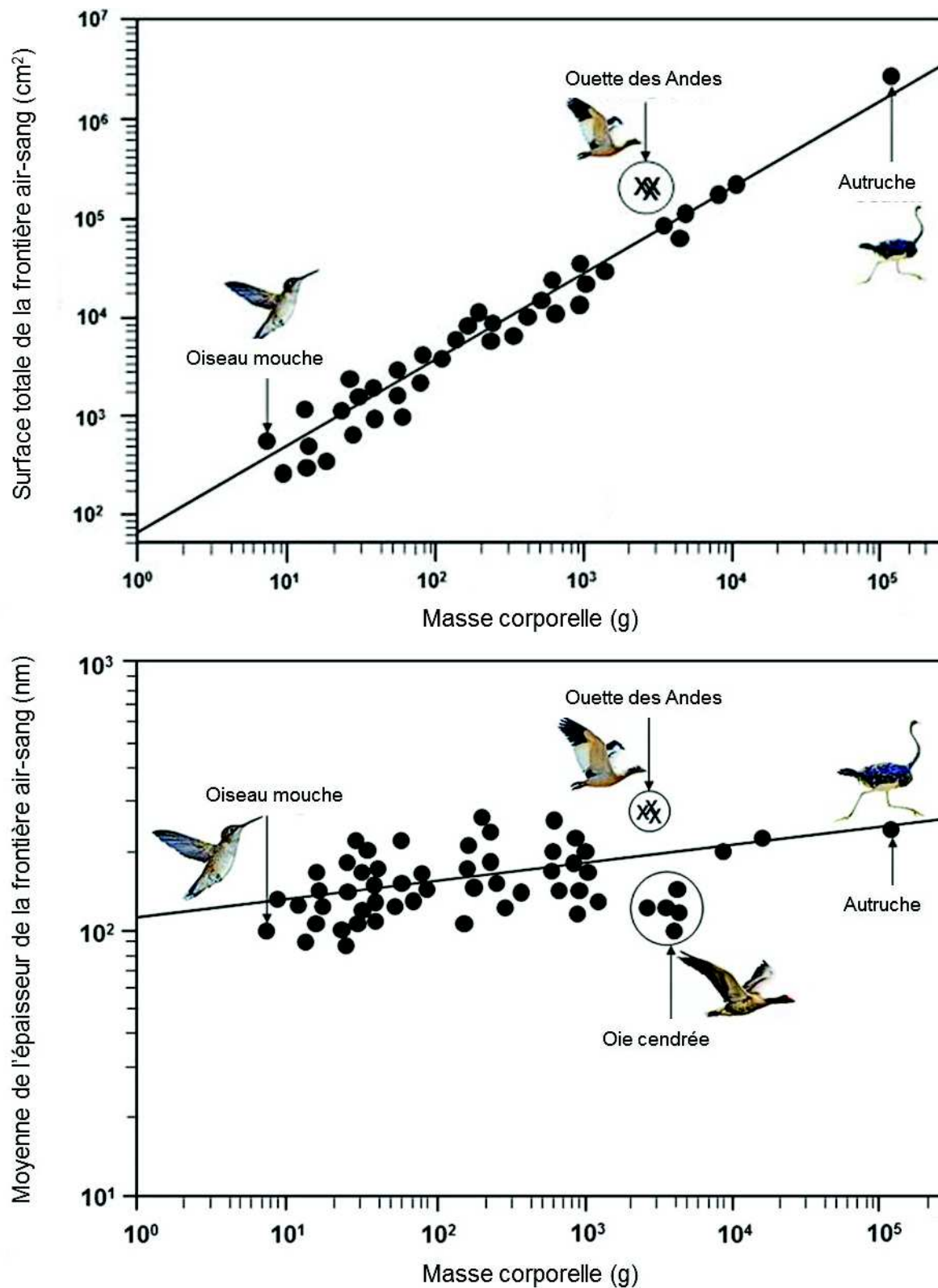
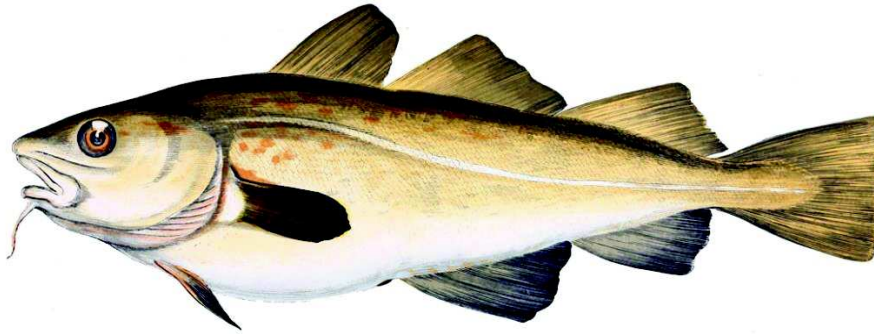


Figure 9 : en haut, surface totale de la frontière air-sang, entre les capillaires sanguins et les tubules aériens, rapportée à la masse corporelle pour plusieurs espèces d'oiseaux (dont l'ouette des Andes).

En bas : moyenne de l'épaisseur de la frontière air-sang, rapportée à la masse corporelle, pour plusieurs espèces d'oiseaux (dont l'ouette des Andes et l'oie cendrée)

Partie 4- Polymorphisme de l'hémoglobine et valeur sélective



La morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*). Taille moyenne : 70 cm.

Chez la morue de l'Atlantique, on connaît deux polymorphismes dans la chaîne β de la principale forme d'hémoglobine, majoritairement associés de deux façons : Met55 β - Lys62 β , et Val55 β - Ala62 β (figure 10, ci-dessous). Les morues peuvent être soit hétérozygotes, soit homozygotes en ces loci.

Le premier polymorphisme (méthionine ou valine en position 55) concerne le même site que la substitution Leu→Ser en 55 de la chaîne β de l'ouette des Andes (partie 3). En face de cette position, sur la chaîne α de l'hémoglobine de morue, se trouve une proline en position 120 (équivalente à la proline en position 119 chez l'oiseau).

Question 16

Au vu de cette correspondance, expliquez l'intérêt d'explorer les polymorphismes de l'hémoglobine dans des groupes de vertébrés aussi distants que les poissons téléostéens et les oiseaux.

Par souci de concision, on notera β_{MK} la chaîne β Met55 - Lys62 et β_{VA} la chaîne β Val55 - Ala62. Ces polymorphismes chez la morue se traduisent par deux formes d'hémoglobine distinguables expérimentalement, notées Hbl-1 (avec 2 chaînes β_{MK}) et Hbl-2 (avec 2 chaînes β_{VA}). Les morues peuvent présenter l'une ou l'autre de ces formes (homozygotes), ou les deux (hétérozygotes).

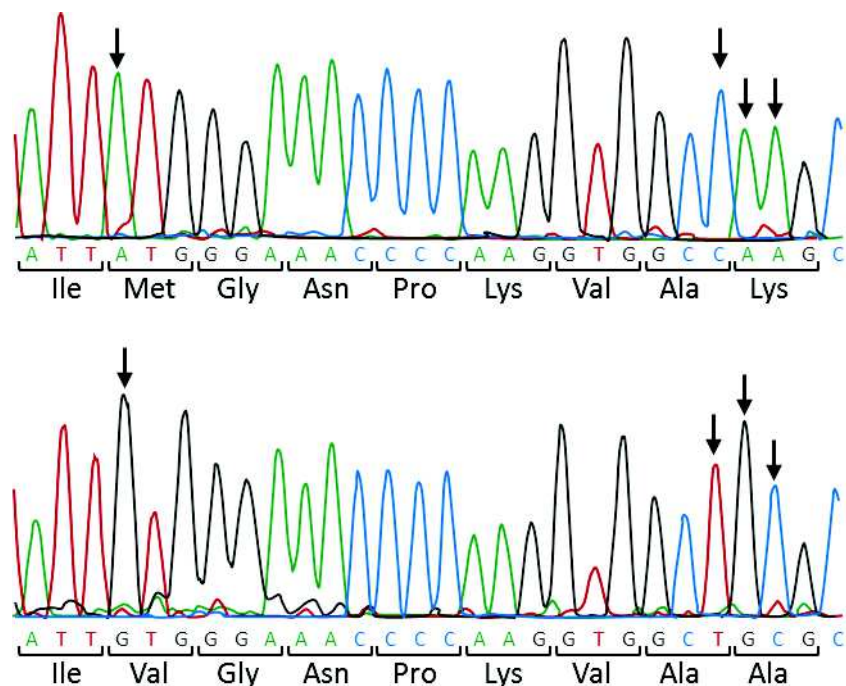


Figure 10 : polymorphismes dans la séquence du gène codant la principale forme de chaîne β chez la morue et séquences protéiques correspondantes.

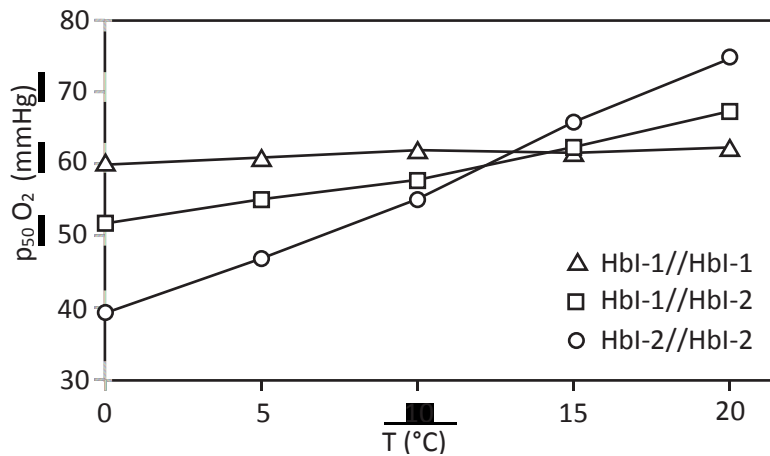


Figure 11 : $p_{50}O_2$ de globules rouges de morue pour le dioxygène, en fonction de la température, et selon le génotype ($pH = 7,5$).

La figure 11 (ci-dessus) présente l'affinité pour le dioxygène des globules rouges des trois sortes de morues (les deux homozygotes et l'hétérozygote) en fonction de la température. Dans les eaux froides (moins de 5°C), la demande en dioxygène est très forte et la meilleure adaptation semble être de privilégier la saturation en dioxygène du sang sortant des branchies.

Question 17

Quel génotype vous semble-t-il le plus adapté aux eaux froides ?

Des morues ont été pêchées en différentes localités des côtes scandinaves. Pour chaque localité, le génotype de 100 animaux a été déterminé. Pour simplifier, au lieu de considérer les deux positions polymorphes, on ne considère que la position 55 β (allèles β_V et β_M). Les résultats sont présentés pour 3 localités dans le tableau 3 ci-dessous. Ces 3 localités sont indiquées, parmi d'autres, sur la carte de la figure 12 (p.14), qui montre les fréquences des deux allèles β_V et β_M pour toutes les localités.

Génotypes (% ou nombre d'animaux)				Nombre total d'animaux	p = f(β _V)	q = f(β _M)
	β _V //β _V	β _V //β _M	β _M //β _M			
Malangen						
dénombrés	70	20	10	100	0,8	0,2
attendus (H-W)				100		
Helgoland						
dénombrés	14	48	38	100	0,38	0,62
attendus (H-W)	14,44	47,12	38,44	100		
Bjørnjøya (île aux Ours)						
dénombrés	82	16	2	100	0,9	0,1
attendus (H-W)				100		

Tableau 3 : fréquences des génotypes (en %) et fréquences alléliques pour des morues pêchées dans 3 localités scandinaves. H-W : équilibre de Hardy-Weinberg ; p = f(β_V) : fréquence de l'allèle β_V ; q = f(β_M) : fréquence de l'allèle β_M .

Le tableau 3 (reproduit en annexe) est à rendre complété avec la copie.

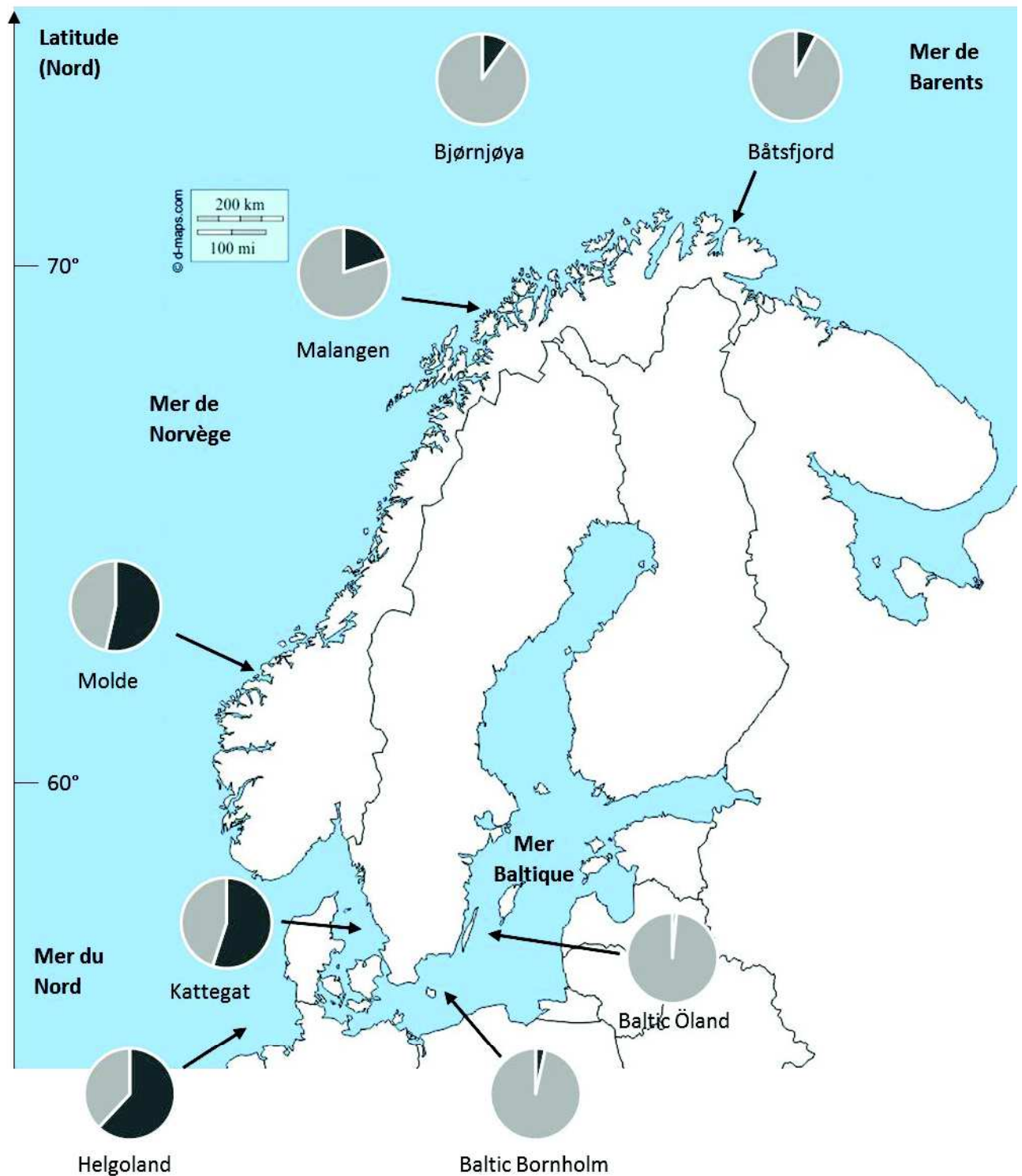


Figure 12 : fréquences alléliques dans les populations de morue des eaux de différentes localités scandinaves (position 55 sur la chaîne bêta, allèles Val (β_V , en gris clair) et Met (β_M , en gris foncé)).

Question 18

À l'aide des données du tableau 3 (p. 13), montrez, pour la localité de Malangen, que la fréquence de l'allèle codant la sous-unité β_{Val} (β_V) est égale à 0,8. Détaillez le calcul et le raisonnement.

Question 19

En déduire, pour les localités de Malangen et de Bjørnjøya, les pourcentages (= nombre d'animaux sur 100) attendus des 3 génotypes dans l'hypothèse d'un équilibre de Hardy-Weinberg (H-W).

Le tableau 3 est reproduit en annexe et est à rendre avec la copie.

Question 20

Comparez, pour chaque localité du tableau 3, les valeurs mesurées avec les valeurs attendues dans l'hypothèse d'un équilibre de Hardy-Weinberg ; concluez.

Question 21

Sur la figure 13 (reproduite en annexe, à compléter et à rendre avec la copie), placez les points correspondant à la fréquence mesurée du génotype hétérozygote en fonction de la fréquence allélique pour les populations de Helgoland, Bjørnjøya et Malangen.

Pour tout mélange de deux populations, la fréquence d'un génotype donné dans le mélange se trouve sur la droite reliant les points correspondant à ce génotype dans les deux populations de départ (droite de mélange) dans le diagramme de la figure 13.

Question 22

À l'aide des figures 12 et 13 complétée (p. 14 et ci-dessous), montrez que la structure génétique de la population de Malangen peut s'interpréter comme le mélange de deux populations aux fréquences alléliques contrastées et qui seraient à l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Question 23

À partir des figures 12 (p. 14) et 14 (p. 16), interprétez la distribution des fréquences alléliques de l'allèle β_v de la mer de Barents à la mer du Nord : proposer une explication adaptative.

La mer Baltique est une mer presque fermée, caractérisée par des eaux souvent très froides en hiver par rapport à la mer de Norvège aux mêmes latitudes. Les populations de morue de la mer Baltique présentent presque exclusivement l'allèle β_v . En revanche, pour des polymorphismes non codants (marqueurs neutres) dispersés ailleurs dans le génome de la morue, on ne constate qu'une faible différenciation entre les populations de la mer du Nord et celles de la mer Baltique.

Question 24

Indiquez deux mécanismes par lesquels un allèle peut finir par se fixer dans une population. Indiquez l'hypothèse ici la plus probable pour la forte fréquence de l'allèle β_v dans la mer Baltique, en justifiant.

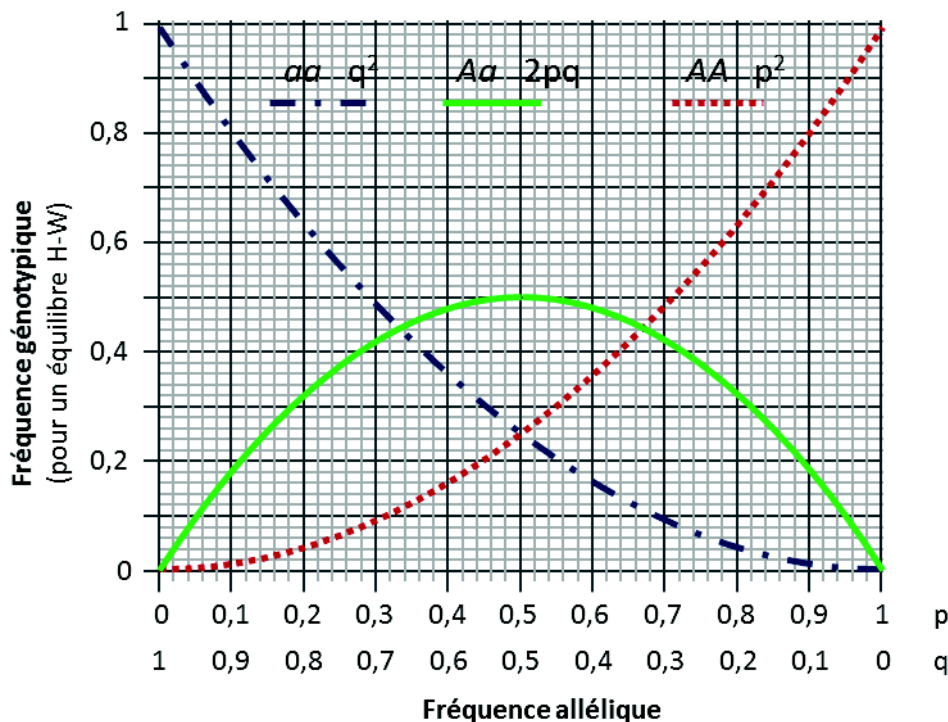


Figure 13 : fréquence des génotypes pour un couple d'allèles dans une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg, en fonction de la fréquence de l'un des allèles (p = fréquence de l'allèle A ; q = fréquence de l'allèle a). Figure reproduite en annexe, à rendre complétée avec la copie.

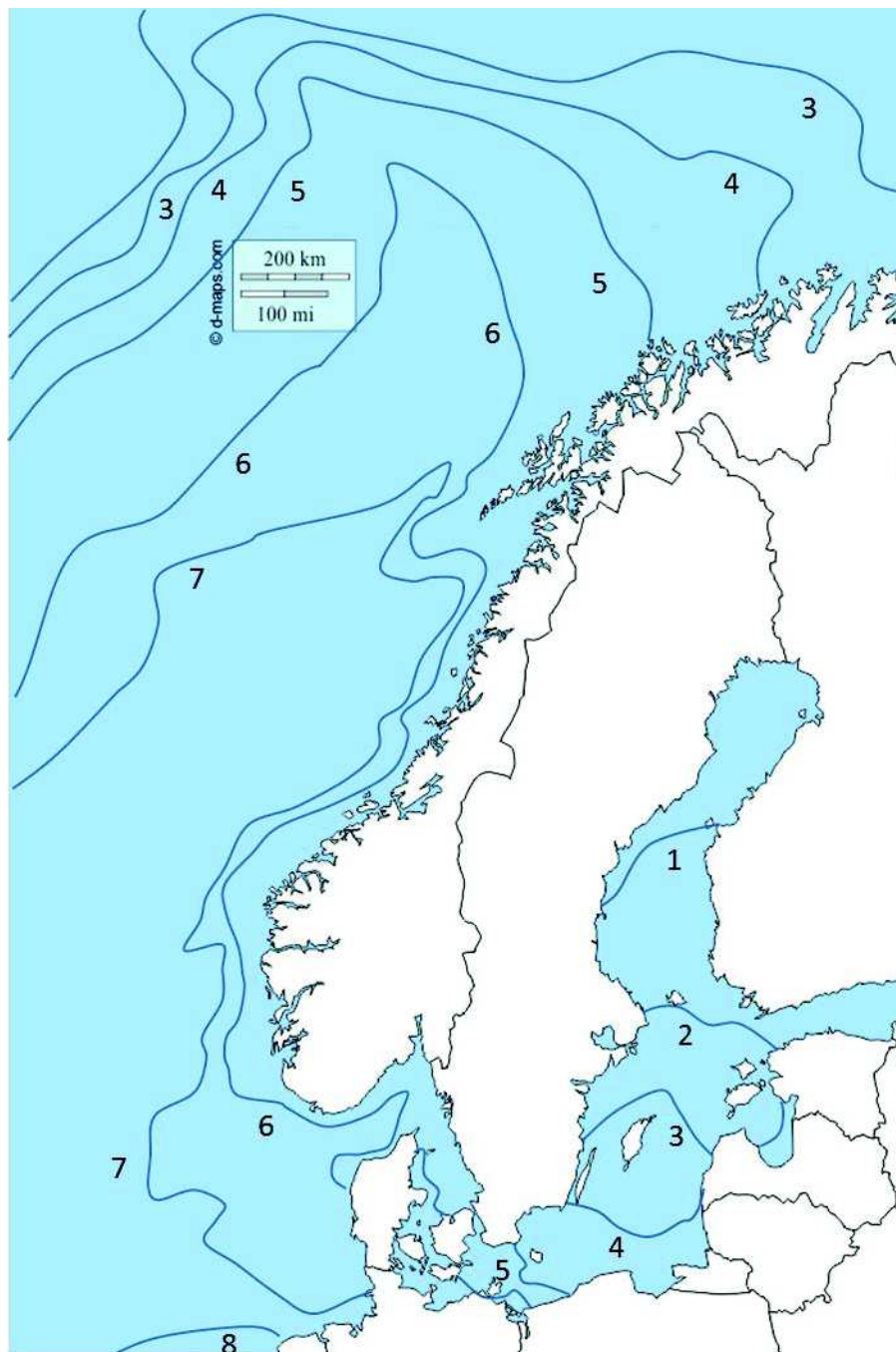


Figure 14 : température moyenne de la mer en surface en Scandinavie au printemps (en degrés Celsius). Les lignes correspondent aux isothermes approximatives. Valeurs moyennes du 8 au 14 avril 2004 (Hjermann *et al.*, 2007).

FIN DU SUJET