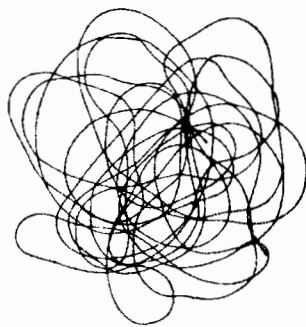


J. PERNES

**OPTIMISATION DU TAUX DE
SEXUALITE DE L'APOMIXIE FACULTATIVE**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIPODUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B. P. 20 - ABIDJAN



Juillet 1973

OPTIMISATION DU TAUX DE SEXUALITE
DE L'APOMIXIE FACULTATIVE

par J. PERNES

L'avantage évolutif de la sexualité, relativement à l'apomixie, n'est pas chose facile à démontrer. Il semble bien que du point de vue de l'évolution interne d'une population cet avantage ne réside pas dans une grande rapidité d'adaptation. Par contre la sexualité, par une économie des réponses à court terme, confère à la population une réserve d'excès reproductif. Celle-ci permet de payer des acquisitions de variabilité dont certaines seront utilisables dans le très long terme. Ainsi la sexualité assure une plus grande stabilité vis-à-vis des fluctuations aléatoires de l'environnement et une plus grande gamme de transformations évolutives potentielles (PERNES 1973). Cependant la sexualité est, dans le court terme, très facilement éliminée, par sélection interne, par l'apomixie. La survie des structures sexuées, pourrait cependant être assurée par la sélection de groupes (sélection externe), les populations apomictiques ayant une plus grande probabilité d'extinction que les populations sexuées. C'est ce que nous nous proposons d'étudier ici.

Fonction d'extinction

Considérons un milieu dans lequel une population est établie. Cette population présente une distribution des phénotypes centrée sur la norme adaptative correspondant au milieu moyen. Les phénotypes sont mesurés par leur degré d'adaptation à ce milieu moyen ; leur "Fitness" décroît avec la valeur absolue de l'écart entre leur phénotype et le phénotype optimum. La variance de cette distribution, caractéristique de la population sera :

σ_s^2 pour une population sexuée

σ_a^2 pour une population monomorphe à apomixie absolue

σ_x^2 pour une population mixte, dont une fraction x est monomorphe à apomixie absolue et une fraction $1-x$ sexuée.

Le milieu peut occasionnellement subir des variations brusques fortuites. Un nouvel environnement, temporaire, peut être défini par la position du phénotype limite de survie. Une population ne survivra à cette saute d'environnement que si elle possède au moins un individu situé, par rapport au phénotype limite du même côté que le nouveau phénotype optimum (figure 1).

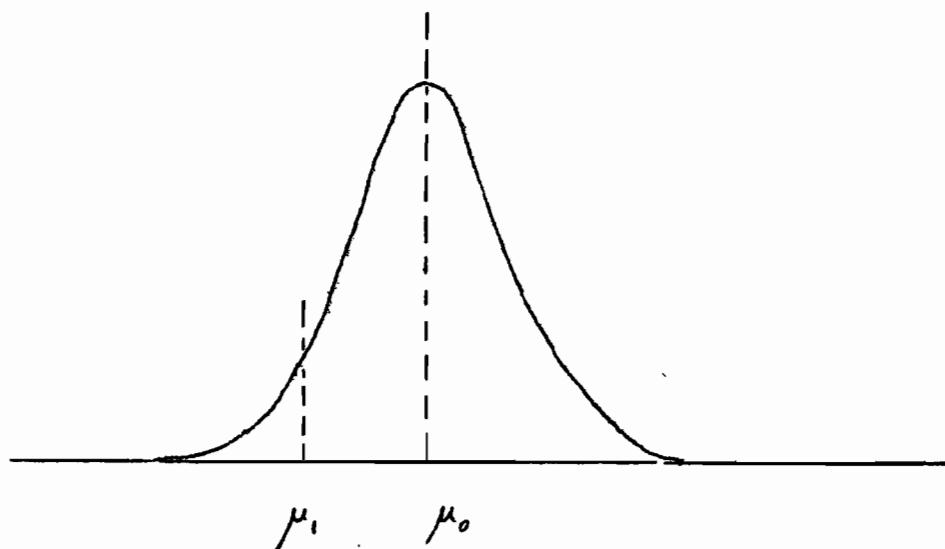


Figure I : μ_0 est le phénotype optimum de la population dans le milieu avant la transformation de l'environnement. Dans le nouvel environnement tout phénotype dont la valeur est à droite de μ_1 disparaîtra. La condition de survie de la population dans le nouvel état de l'environnement est d'avoir au moins un individu dont le phénotype est à gauche de μ_1 .

La distance $|\mu_1 - \mu_0|$ peut être estimée en fonction de l'écart-type σ de la distribution phénotypique de la population dans son milieu primitif.

$$|\mu_1 - \mu_0| = k .$$

Si la distribution phénotypique est normale, la probabilité d'avoir un individu à gauche de μ_1 est donnée par $P(k)$. Si la population comprend N individus, la probabilité que la population disparaisse, c'est à dire qu'elle ne possède aucun individu à gauche de μ_1 sera

$$E(k, N) = [1 - P(k)]^N$$

$E(k, N)$ est la fonction d'extinction de la population.

Comparaison des fonctions d'extinction de plusieurs populations

Nous définirons le paramètre k d'excentricité du milieu par référence à une population sexuée de variance σ_s^2 . Une population dont la variance σ_x^2 est inférieure à σ_s^2 ressentira la fluctuation de milieu définie par le paramètre k en ayant une probabilité de survie plus faible (figure II).

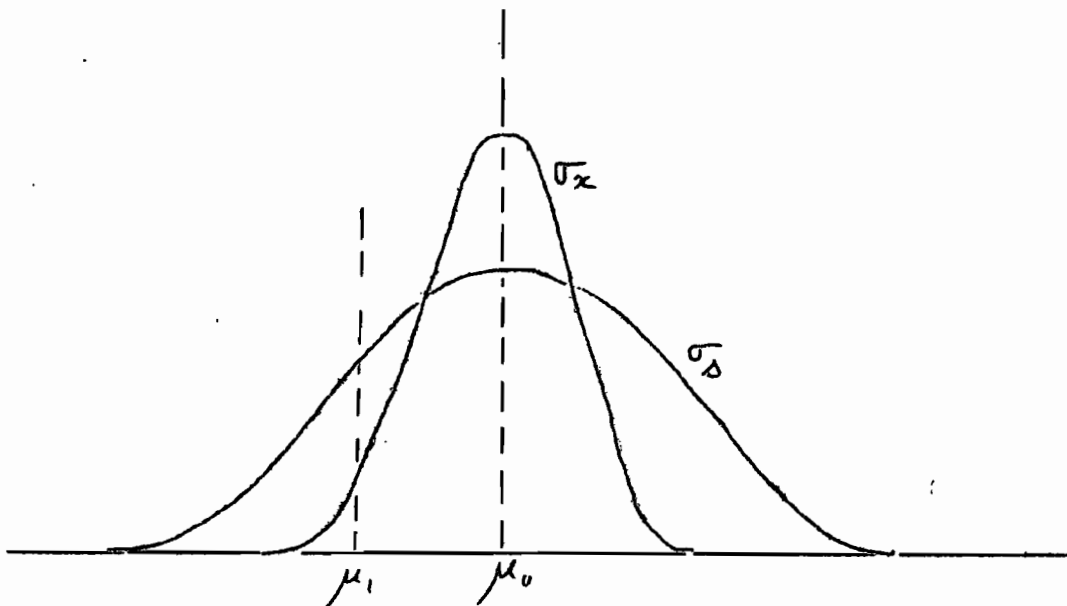


Figure II : k défini par rapport à σ_s correspond à une valeur k' pour la distribution de variance σ_x^2 , le phénotype limite μ_1 étant inchangé :

$$|\mu_1 - \mu_0| = k \sigma_s = k' \sigma_x .$$

Cette probabilité de survie sera calculée à partir du paramètre k' défini par

$$|\mu_1 - \mu_0| = k \sigma_s = k' \sigma_x.$$

La fonction d'extinction de la population de variance σ_x^2 sera :

$$E(k, N, x) = E(k', N) = [1 - P(k, x)]^N = [1 - P(k')]^N.$$

L'avantage de la sexualité par rapport à l'apomixie sera définie par les probabilités d'extinction qui caractérisent la sélection de groupe.

La sexualité confère à la population une variabilité supérieure à celle réalisée en apomixie absolue avec une population monomorphe.

Posons :

$$\sigma_s^2 = \beta^2 \sigma_a^2,$$

β^2 est le coefficient de multiplication de variance permis par la sexualité. Pour une population mixte (x apomictique monomorphe, $1 - x$ sexuée) où les composantes sont toutes deux centrées sur le même phénotype optimum initial μ_0 , nous admettrons que :

$$\sigma_x = x \sigma_a + (1 - x) \sigma_s$$

$$\sigma_x = x \sigma_a + \beta (1 - x) \sigma_s$$

Pour k donné par $|\mu_1 - \mu_0| = k \sigma_s$, le k' correspondant à la population de variance σ_x^2 sera :

$$k' = \frac{k}{x + \beta(1 - x)}$$

Ainsi nous allons étudier l'influence de l'apomixie sur les probabilités d'extinction des populations en fonction des quatre paramètres suivants.

k degré d'excentricité du nouveau milieu par rapport au milieu primitif

β degré d'amplification de la variabilité réalisé par la sexualité

N effectif de la population

x proportion de la population qui est apomictique monomorphe. Ce pourrait être également le taux d'apomixie d'une population à apomixie facultative ; $(1 - x)$ taux de hors-types.

Nous étudierons les familles de courbe $E(x; k, N, \beta)$ pour différentes valeurs des 3 paramètres β, k, N (figure III).

Données des courbes d'extinction

$\beta = 1$ correspond à $\sigma^2 = \sigma_a^2$, la sexualité n'introduit pas d'excès de variabilité.

$\beta = \infty$ correspond à $\sigma_a^2 = 0$, il n'y a aucune variabilité propre à l'apomixie.

Les courbes observées sont des sigmoïdes dont quatre caractéristiques sont biologiquement significatives :

a. La valeur de x à partir de laquelle la probabilité d'extinction cesse d'être quasi-nulle.

b. La valeur de x à partir de laquelle la probabilité d'extinction atteint quasiment la valeur 1.

c. L'intervalle entre les deux valeurs de x précédentes, ou la pente de la partie linéaire de la sigmoïde.

d. La valeur de x pour laquelle la probabilité d'extinction atteint $\frac{1}{2}$.

Les trois premières valeurs sont essentiellement des caractéristiques qualitatives utiles pour décrire les positions relatives des différentes courbes. La dernière valeur permet d'évaluer quantitativement le mode de la distribution stationnaire correspondant à l'équilibre entre les évolutions, par sélection interne et externe, des fréquences de l'apomixie que nous étudierons plus loin.

Les commentaires résultent directement de l'examen de la figure III.

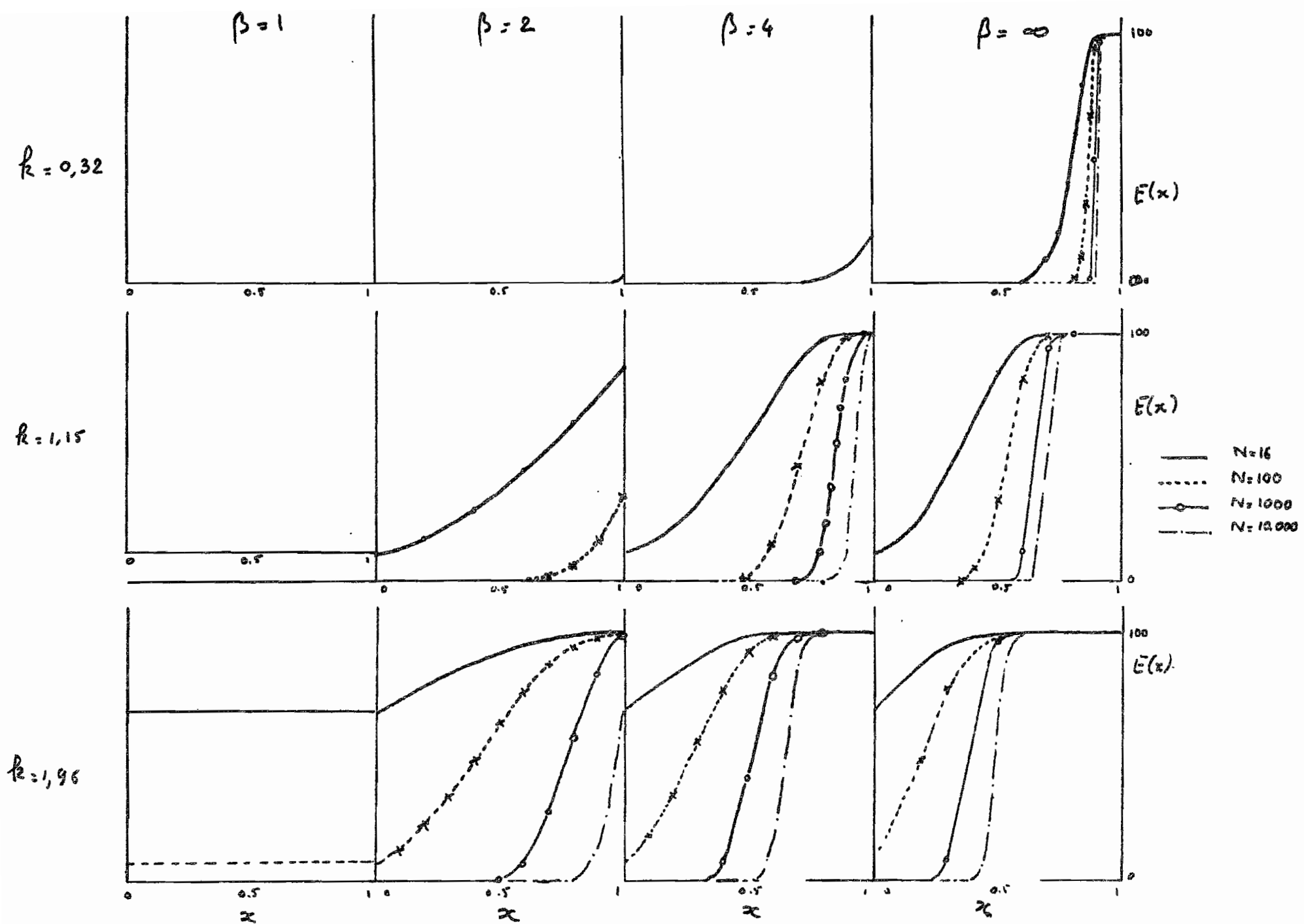


Figure III : famille des courbes d'extinction $E(x; \beta, k, N)$

Effet de l'effectif de la population.

Une population peut supporter une fraction d'apomixie d'autant plus élevée que son effectif est plus grand. La sexualité est une condition primordiale de survie pour des isolats de petit effectif.

L'intervalle de variation de x , entre la situation où la présence d'apomixie n'introduit pas de risque majeur d'extinction et celle où elle est au contraire rédhibitoire, est d'autant plus restreint que l'effectif est plus grand. La gamme de variation possible du taux d'apomixie est très réduite avec des effectifs élevés.

Pour $N = 100$ et $\sigma_s^2 = 4\sigma_a^2$, avec $k = 1,96$, la sigmoïde couvre tout l'intervalle de variation $(0,1)$ de x . Pour $N = 1000$, l'apomixie n'a d'effet sensible sur l'extinction que sur l'intervalle $(0,5 ; 1)$.

Les valeurs modales $E(x_m) = \frac{1}{2}$ représentent bien les positions des différentes courbes.

$k = 1,96$ et $\sigma_s^2 = 4\sigma_a^2$ correspondent à des valeurs assez réalistes; pour les différents effectifs on obtient :

N	16	100	1000	10.000
x_m	0	0,40	0,77	0,97

Ainsi l'apomixie quasi-absolue peut être supportée avec un effectif de 10.000.

Rôle de la variabilité introduite par la sexualité.

Plus l'excédent de variabilité introduit par la sexualité est important et plus le taux d'apomixie tolérable est faible. Cependant, même pour $\beta = \infty$, des valeurs élevées de x n'introduisent pas d'extinction sensible. Considérons $k = 1,96$ (tel que dans une population sexuée seuls 2,5 % des individus sont capables de survivre), un taux d'apomixie de 25 % n'entraîne pas d'accroissement sensible du taux d'extinction si l'effectif est de 1000, et bien que les apomictiques n'apportent aucun génotype

efficace pour la survie. Certes dans ce cas extrême ($\beta = \infty$), cette saute du milieu aura fait disparaître l'apomixie de la population, mais la population elle n'aura pas disparue et elle pourra réacquérir l'apomixie à partir des migrations polliniques et installer ainsi l'apomixie à un niveau phénotypique moyen différent.

Dans cette même situation, et avec un effectif de 10.000 individus, il faut atteindre des taux d'apomixie de 60 % pour **condamner** radicalement une population.

Pour des variations modérées du milieu ($k = 0,32$), et $\beta = \infty$, l'apomixie n'est responsable de l'extinction que si elle dépasse 80 à 90 % de la population.

Ainsi il faut constater une très grande tolérance des populations à l'apomixie, vis-à-vis de la sélection de groupe.

Rôle de l'ampleur de la variation du milieu.

De petites variations du milieu sont pratiquement sans effet, et la présence d'apomixie ne modifie nullement les probabilités d'extinction. Il faut atteindre des variations du milieu responsables de l'extinction de 97,5 % d'une population sexuée pour que l'apomixie apparaisse réellement désavantageuse, et même des taux d'apomixie élevée y sont encore tolérables.

Ainsi la sélection de groupe est très tolérante pour des fréquences moyennes d'apomixie. Cependant dès que la variabilité d'origine sexuée est très importante relativement à la variabilité apomictique, les populations intégralement apomictiques sont sans avenir. Généralement une proportion élevée d'apomictiques est acceptable. La transition par des populations partiellement sexuées permet par les cycles (milieux sélectifs - réinfestation pollinique) de diversifier rapidement les phénotypes apomictiques et leurs domaines d'adaptation.

Il convient donc d'étudier l'ensemble des populations et d'analyser les sources de sexualité et d'apomixie.

Distribution Stationnaire de la fréquence d'individus apomictiques dans les populations à effectifs limités

Les modèles déterministes PERNES (1970, 1973), PERNES et al. (1973) montrent que l'apomixie par elle-même tend à éliminer la sexualité. Dans le cas de l'apomixie absolue, dominante il faut imposer aux phénotypes apomictiques des désavantages sélectifs de l'ordre d'au moins 0,3 à 0,5 pour préserver la sexualité par sélection interne dans une population.

La méthode des équations de Diffusion (CROW et KIMURA, 1970) permet de rechercher les caractéristiques d'évolution des fréquences d'apomictiques en effectif limité.

L'évolution moyenne de la fréquence x ($M_{\delta x}$) est en apomixie absolue dominante :

$$M_{\delta x} = \frac{1}{2} x (1 - x).$$

La variance d'échantillonnage due à l'effectif limité N de la population est :

$$V_{\delta x} = \frac{x(1-x)}{N}.$$

La distribution $\phi(x,t)$ des fréquences d'apomictiques sera donnée par la résolution de l'équation :

$$\frac{\partial \phi(x,t)}{\partial t} = \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left\{ x(1-x) \phi(x,t) \right\} - \frac{\partial}{\partial x} \left\{ x(1-x) \phi(x,t) \right\}.$$

Cette équation correspond à celle de l'évolution en régime de sélection génique avec un s (coefficient de sélection) = $\frac{1}{2}$. L'aptitude de l'apomixie à éliminer spontanément la sexualité est équivalent à un avantage sélectif de 0,5. L'utilisation des résultats de CROW et KIMURA (1970) montre l'intensité de la fixation des classes non fixées et la très grande vitesse d'installation de l'apomixie. Les courbes en J obtenues sont très fortement concentrées sur les hautes valeurs de x . Avec un effectif de $N = 16$, environ la moitié des classes non fixées,

est fixée à chaque génération. Cette valeur doit être approximativement vraie pour N supérieur à 16. L'équation de la courbe en \bar{J} obtenue, lorsque le rythme de fixation est devenu stationnaire est

$$\phi(x) = \frac{c e^{2Nx}}{x(1-x)} .$$

Ainsi, la sélection de groupe préserve une queue de distribution de plus en plus réduite. S'il n'y a pas de migration régulière de formes sexuées, malgré la sélection de groupe les structures sexuées ont de fortes chances de disparaître.

Distribution stationnaires des populations (fréquence des populations à x apomictiques)

Récemment, BOORMAN et LEVITT (1973) ont établi des modèles d'analyse de l'évolution des distributions stationnaires, obtenues comme dans le paragraphe précédent, quand on introduit en plus des sélections internes une sélection de groupe définie par une loi d'extinction donnée.

Ils ont montré que dans certains cas la sélection de groupe peut modifier singulièrement les distributions stationnaires initiales, représentatives des différents moments d'évolution interne des populations. La structure de la fonction d'extinction est un paramètre particulièrement important, et les fonctions sigmoïdes (du type de celles que nous avons obtenues) sont génératrices de distributions résultantes qualitativement nouvelles. Ceci est d'autant plus net que la courbe d'extinction se rapproche davantage d'une fonction à saut (ce qui est le cas pour certaines valeurs des paramètres de la figure III). La figure IV symbolise le type d'évolution des distributions résultantes.

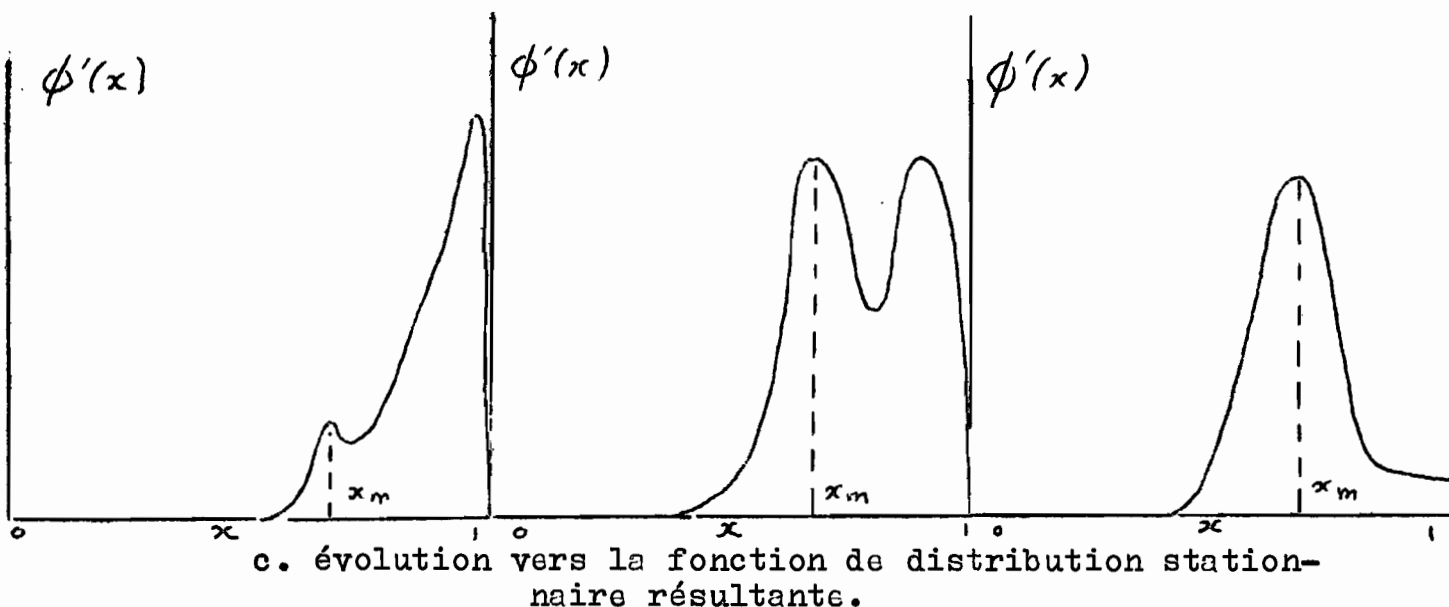
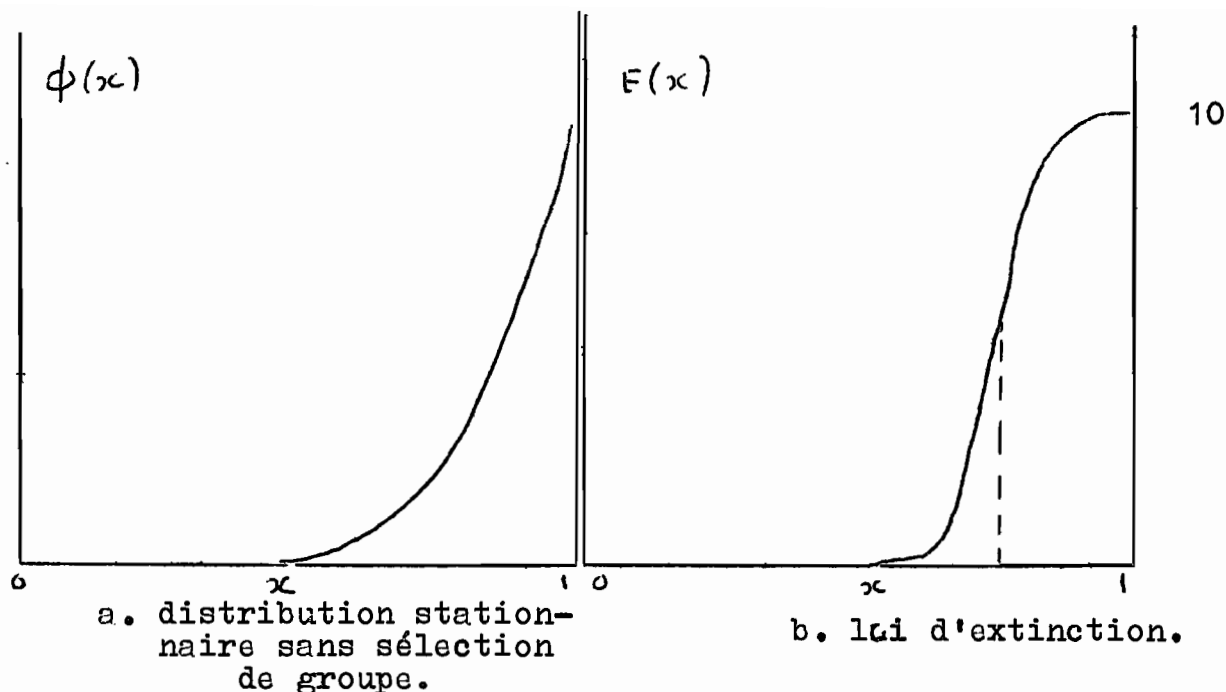


Figure IV : Représentation schématique de l'évolution de la distribution résultante.

La valeur x_m , telle que $E(x_m) = \frac{1}{2}$, correspond au mode de la distribution stationnaire résultante IV, 3. Cette distribution est celle réalisée pendant toute la phase finale du phénomène d'extinction progressive des populations. Une condition primordiale pour que cela ait lieu, est que le phénomène d'extinction soit un processus à court terme, relativement au processus interne qui conduit à l'élimination de la sexualité.

Le phénomène ainsi décrit représente l'équilibre entre un flux régulier de structures apomictiques qui tendent à faire disparaître par évolution interne la sexualité et l'élimination par sélection de groupe des populations trop hautement apomictiques.

Pour que ces flux aient lieu de façon stable et entretenue il faut des sources de structures sexuées et apomictiques.

Les structures sexuées maintenues sont constituées par la part de populations à haut pourcentage de sexualité qui sont sans cesse réalisées par dérive génétique, et sans cesse favorisées par la sélection intergroupe. Elles viennent aussi des nouvelles populations **créées** par migration d'individus sexués. Cette dernière source exige un courant migratoire élevé conduisant à la création de populations nouvelles à partir d'un nombre très restreint de migrants, et un isolement pollinique suffisant pour que le système ne soit pas dominé entièrement par le processus de sélection interne.

Les structures apomictiques sont entretenues par leur propre pouvoir de sélection et du fait que la sélection de groupe ne tend pas à les éliminer de façon absolue (la courbe d'extinction reste très longtemps au plateau 0).

On voit que la structure modale pourrait être réalisée par des populations uniformément apomictiques facultatives, de taux de sexualité égal à x_m . La sélection interne ne porterait plus que sur le taux de sexualité, la sexualité intégrale n'étant plus alors entretenue par la sélection de groupe. On voit d'après certaines courbes d'extinction comment la marge de variation acceptable du taux de sexualité peut être très étroite. Il suffit de quelques pour cent pour passer d'un taux de sexualité inutilement élevé à un taux de sexualité trop bas conduisant à une extinction très forte. La distribution stationnaire résultante est alors celle des modificateurs du taux de sexualité et non plus celle de fréquences de génotypes sexués.

Conclusions

L'équilibre de la sélection de groupe, favorable à la sexualité, et de l'évolution interne, favorable à l'apomixie, montre comment des structures sexuées peuvent être maintenues. La sexualité est entretenue grâce à la variabilité phénotypique qu'elle assure, ce qui permet aux populations qui la possèdent

d'échapper aux instabilités du milieu. Ces sauts discontinus des conditions d'environnement doivent être suffisamment nets pour mettre en cause la survie de la population et avoir lieu à un rythme élevé relativement à la vitesse d'élimination de la sexualité en régime interne.

L'effet de la sexualité peut être simplement simulé par une apomixie facultative de taux convenable. Dans ces conditions il n'y aura plus conflit entre sélection interne et externe, les populations seront uniformément apomictiques, la sélection de groupe conduisant seulement à définir le mode de la distribution stationnaire pour le taux de sexualité.

BIBLIOGRAPHIE

- BOORMAN S.A., LEVITT P.R. (1973) - Group selection on the Boundary of a Stable Population. *Theor. Pop. Biol.* 4, 1, 85-128.
- CROW J.F., KIMURA M. (1970) - An Introduction to Population Genetics Theory - Harper and Row, New-York.
- PERNES J. (1970) - Etude du mode de reproduction Apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, 9, Paris.
- PERNES J. (1973) - Evolution in Sexual and Asexual Populations : the apomixis model (en préparation).
- PERNES J., RENE-CHAUME R., SAVIDAN Y. (1973) - Genetic Analysis of Sexual and Apomict Panicum maximum. (Communication to the XIIIth Congress of Genetics).

R é s u m é

L'établissement de fonctions d'extinction de populations en fonction des fréquences relatives de plantes apomictiques et de plantes sexuées permet de montrer comment un taux de sexualité résulte des interventions opposées d'une sélection de groupe favorable à la sexualité d'une part et de la tendance interne spontanée des populations à fixer l'apomixie.

$E(x, N)$

x	R'	$N=16$	$N=100$	$N=1000$	$N=10000$
0	0,320	0,000	0,000	0,000	0,000
0,5	0,640	0,000	0,000	0,000	0,000
0,6	0,800	0,000	0,000	0,000	0,000
0,7	1,067	0,085	0,000	0,000	0,000
0,72	1,143	0,115	0,000	0,000	0,000
0,74	1,231	0,157	0,000	0,000	0,000
0,76	1,333	0,216	0,000	0,000	0,000
0,78	1,455	0,297	0,001	0,000	0,000
0,80	1,600	0,405	0,004	0,000	0,000
0,82	1,778	0,540	0,021	0,000	0,000
0,84	2,000	0,692	0,100	0,000	0,000
0,86	2,286	0,836	0,326	0,000	0,000
0,88	2,667	0,940	0,681	0,022	0,000
0,90	3,200	0,989	0,934	0,503	0,001
0,92	4,000	0,999	0,997	0,969	0,728
0,94	5,333	1,000	1,000	1,000	1,000
1,00	∞	1,000	1,000	1,000	1,000

$k = 0,32$

$\beta = \infty$

VALEURS
NUMERIQUEES POUR LES
COURBES
D'EXTINCTION
(FIGURE III)

x	R'	$N=16$	$N=100$	$N=1000$	$N=10000$
0	0,320	0,000	0,000	0,000	0,000
0,9	0,582	0,005	0,000	0,000	0,000
1,0	0,640	0,008	0,000	0,000	0,000

$k = 0,32$

$\beta = 2$

0,6	0,582	0,005	0,000	0,000	0,000
0,7	0,674	0,010	0,000	0,000	0,000
0,8	0,800	0,022	0,000	0,000	0,000
0,9	0,985	0,059	0,000	0,000	0,000
1,0	1,280	0,184	0,000	0,000	0,000

$k = 0,32$

$\beta = 4$

x	k'	$E(x, N)$			
		$N=16$	$N=100$	$N=1000$	$N=10000$
0	1,150	0,118	0,000	0,000	0,000
0,1	1,211	0,147	0,000	0,000	0,000
0,2	1,278	0,183	0,000	0,000	0,000
0,3	1,353	0,229	0,000	0,000	0,000
0,4	1,438	0,286	0,000	0,000	0,000
0,5	1,533	0,355	0,002	0,000	0,000
0,6	1,643	0,439	0,006	0,000	0,000
0,7	1,769	0,534	0,020	0,000	0,000
0,8	1,917	0,639	0,061	0,000	0,000
0,9	2,091	0,765	0,158	0,000	0,000
1,0	2,300	0,842	0,340	0,000	0,000

$$k = 1,15$$

$$\beta = 2$$

x	k'	$E(x, N)$			
		$N=16$	$N=100$	$N=1000$	$N=10000$
0	1,150	0,118	0,000	0,000	0,000
0,1	1,243	0,162	0,000	0,000	0,000
0,2	1,353	0,227	0,000	0,000	0,000
0,3	1,484	0,316	0,001	0,000	0,000
0,4	1,643	0,436	0,006	0,000	0,000
0,5	1,840	0,586	0,035	0,000	0,000
0,6	2,091	0,744	0,158	0,000	0,000
0,7	2,421	0,883	0,459	0,000	0,000
0,8	2,875	0,968	0,814	0,128	0,000
0,9	3,538	0,997	0,979	0,811	0,122
1,0	4,600	1,000	1,000	0,998	0,979

$$k = 1,15$$

$$\beta = 4$$

x	k'	$E(x, N)$ $N=10000$
0,82	2,987	0,246
0,84	3,108	0,390
0,86	3,239	0,550
0,88	3,382	0,698
$N=10000$		
0,92	3,710	0,355
0,94	3,898	0,616
0,96	4,107	0,818
0,98	4,340	0,931

VALEURS NUMERIQUES POUR LES COURBES D'EXTINCTION (FIGURE III)

x	R'	E(x, N)			
		N=16	N=100	N=1000	N=10000
0	1,150	0,118	0,000	0,000	0,000
0,1	1,278	0,183	0,000	0,000	0,000
0,2	1,438	0,286	0,000	0,000	0,000
0,3	1,643	0,439	0,006	0,000	0,000
0,4	1,917	0,639	0,060	0,000	0,000
0,5	2,300	0,842	0,340	0,000	0,000
0,6	2,875	0,968	0,817	0,132	0,000
0,7	3,833	0,999	0,994	0,939	0,531
0,8	5,750	1,000	1,000	1,000	1,000

$$R = 1,15$$

$$\beta = \infty$$

x	R'	E(x, N)			
		N=16	N=100	N=1000	N=10000
0	1,960	0,667	0,080	0,000	0,000
0,1	2,063	0,729	0,137	0,000	0,000
0,2	2,178	0,789	0,227	0,000	0,000
0,3	2,306	0,843	0,345	0,000	0,000
0,4	2,450	0,892	0,488	0,001	0,000
0,5	2,613	0,931	0,638	0,011	0,000
0,6	2,800	0,960	0,774	0,077	0,000
0,7	3,105	0,980	0,879	0,276	0,000
0,8	3,267	0,991	0,947	0,580	0,004
0,9	3,564	0,997	0,982	0,833	0,160
1,0	3,920	0,999	0,996	0,957	0,642

$$R = 1,96$$

$$\beta = 2$$

VALEURS
NUMERIQUEES POUR LES
COURBES D'EXTINCTION

(FIGURE III)

E(x, N)					
x	k'	N=16	N=100	N=1000	N=10 000
0	1,960	0,667	0,080	0,000	0,000
0,1	2,119	0,755	0,179	0,000	0,000
0,2	2,306	0,844	0,346	0,000	0,000
0,3	2,529	0,912	0,564	0,003	0,000
0,4	2,800	0,960	0,774	0,077	0,000
0,5	3,136	0,986	0,918	0,425	0,000
0,6	3,564	0,997	0,982	0,833	0,160
0,7	4,126	1,000	0,998	0,982	0,832
0,8	4,900	1,000	1,000	1,000	0,995
0,9	6,031	1,000	1,000	1,000	1,000
1,0		1,000	1,000	1,000	1,000

$$k = 1,96$$

$$\beta = 4$$

E(x, N)					
x	k'	N=16	N=100	N=1000	N=10 000
0	1,96	0,667	0,080	0,000	0,000
0,2	2,45	0,844	0,346	0,000	0,000
0,3	2,90	0,997	0,960	0,776	0,000
0,5	3,92	0,999	0,996	0,957	0,642
0,6	4,90	1,000	1,000	1,000	0,995
0,7		1,000	1,000	1,000	1,000

$$k = 1,96$$

$$\beta = \infty$$

VALEURS NUMERIQUES POUR
LES COURBES D'EXTINCTION (FIGURE III)