

# Modèles génétiques des populations apomictiques

Jean PERNÈS  
C.N.R.S.  
Laboratoire de Physiologie Pluricellulaire  
91190 Gif-sur-Yvette (France)

## RÉSUMÉ

*Quelques modèles de génétique des populations sont analysés pour expliquer comment l'apomixie génétiquement contrôlée peut envahir des populations sexuées. Les structures génétiques des populations à apomixie facultative et absolue sont décrites ; on suggère divers mécanismes pour l'obtention de polymorphismes stables. Ces résultats sont comparés aux données de l'observation des populations naturelles.*

## ABSTRACT

*Some population genetics models are analysed to explain how a genetically controlled apomixis could be spread into sexual populations. Genetic structures of facultative and absolute apomict populations are described, and some mechanisms explaining stable polymorphisms are suggested. These results are parallelized with the observed results elsewhere reported.*

L'étude de la biologie et des populations naturelles du *Panicum maximum* (J. PERNÈS *et al.*) a mis en évidence certains phénomènes qui ne peuvent être expliqués par les observations biologiques directes.

Une interprétation et une compréhension de ces phénomènes semblent possibles en considérant les implications évolutives de l'apomixie au niveau de la génétique des populations.

Les faits suivants sont à interpréter :

1) Les tétraploïdes sexués peuvent être obtenus expérimentalement ; ils ne sont ni stériles, ni défectueux. Cependant il n'en a jamais été rapporté dans les nombreux échantillons de populations naturelles. Même là où coexistent diploïdes sexués et populations tétraploïdes, tous les tétraploïdes observés sont apomictiques. Pourquoi les formes tétraploïdes sexuées sont-elles si rares qu'on n'en ait jamais récoltées ?

2) Le taux de sexualité des apomictiques naturels est très homogène, compris entre 1 et 5%. Il est expérimentalement possible d'obtenir des plantes apomictiques dont le taux de sexualité atteint et dépasse 60%. La variabilité génétique pour le taux de sexualité existe encore dans certaines populations naturelles puisque des taux de sexualité élevés ont pu être sélectionnés à partir des hors-types issus de telles plantes. Pourquoi les taux de sexualité sont-ils si bas ? Existe-t-il un système qui tend à diminuer ce taux de sexualité ? Le niveau atteint peut-il être considéré comme un optimum et selon quels critères ?

3) L'apomixie quasi absolue se traduit par des structures de population extrêmement variées. Celles-ci sont monomorphes ou polymorphes simples dans les zones marginales. Leur variabilité est par contre analogue à celle attendue pour des plantes allogames dans certaines populations centrales. À tel point que la variabilité de ces dernières populations apomictiques a servi d'indice pour rechercher les formes diploïdes sexuées. L'apomixie facultative de taux de sexualité faible permet-elle l'entretien d'une variabilité de type allogame ? L'apomixie absolue permet-elle d'entretenir des polymorphismes simples stables ?

L'ordre d'analyse de ces diverses situations permettra d'étudier globalement les caractéristiques évolutives comparées de la sexualité et de l'apomixie.

## 1. REMPLACEMENT, DANS LES POPULATIONS, DE LA SEXUALITÉ PAR L'APOMIXIE

### 1.1. ÉVOLUTION INTERNE DES POPULATIONS

Bien que dans les conditions naturelles les plantes apomictiques soient tétraploïdes, pour la simplicité des calculs les modèles étudient le niveau diploïde. Les résultats qualitatifs devraient être inchangés.

1.1.1. *Substitution sans sélection d'un allèle qui permet le développement d'un sac embryonnaire non réduit.*

*Apomixie dominante*

Considérons un locus A et une population infinie. Les génotypes (AA) et (Aa) ont pour mode de reproduction l'apomixie facultative. Soit k le taux de réduction (ou de sexualité) ; une plante mère dont le phénotype est (A) donne avec une probabilité k des descendants obtenus par reproduction sexuée (fécondation d'une oosphère réduite), et avec une probabilité (1 - k) des descendants obtenus par apomixie (développement sans fécondation d'une oosphère non réduite). Le génotype (aa) est entièrement sexué.

Lorsque la reproduction sexuée a lieu une proportion f des oosphères sont autofécondées, et une proportion (1 - f) sont fécondées au hasard par l'ensemble de la population.

Le tableau I résume la formation des gamètes dans les différents génotypes.

TABLEAU I  
PROBABILITÉ DE FORMATION DES GAMÈTES QUAND L'APOMIXIE EST FACULTATIVE,  
DE TAUX DE SEXUALITÉ K.

Apomixie dominante, f est le taux d'autofécondation quand la reproduction est sexuée.

Gamète Génotype	Gamète mâle		Gamète femelle				
	A	a	AA	Aa	aa	A	a
AA	1	0	(1 - k)	0	0	k	0
Aa	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	(1 - k)	0	$\frac{k}{2}$	$\frac{k}{2}$
aa	0	1	0	0	0	0	1

Soit  $P_n, 2Q_n, R_n$  la fréquence des génotypes AA, Aa et aa respectivement, à la  $n^{\text{ième}}$  génération. Les fréquences à la génération  $n + 1$  sont :

$$P_{n+1} = (1 - k) P_n + \underset{\substack{\text{apomixie} \\ \text{de AA et Aa}}}{kf} P_n + \underset{\substack{\text{autofécondation} \\ \text{de AA et Aa}}}{\frac{kf}{2}} Q_n + \underset{\substack{\text{pollinisation} \\ \text{au hasard}}}{k(1-f)} (P_n + Q_n)^2$$

$$2Q_{n+1} = 2(1 - k) Q_n + kfQ_n + k(1 - f) (P_n + Q_n) (R_n + Q_n) + [k(1 - f)Q_n + (1 - f) R_n] (P_n + Q_n)$$

$$R_{n+1} = fR_n + (1 - f) (R_n + kQ_n) (R_n + Q_n)$$

La fréquence du gène A à la  $(n + 1)^{\text{ième}}$  génération est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) \left( 1 + \frac{(1 - k)(1 - f)}{2} R_n \right) \quad (1)$$

Examinons l'expression (1). Si  $k \neq 1$  et  $f \neq 1$ , la fréquence de l'allèle A augmente constamment jusqu'à ce que  $R_n = 0$ . L'apomixie élimine la sexualité.

Si  $k = 1$ , pas d'apomixie, la fréquence A ne change pas (résultat classique !).

Si  $k = 0$ , apomixie absolue, et  $f = 0$ ,  $P_{n+1} = P_n$ , la fréquence du génotype AA est constante, seule la fréquence de Aa augmente. L'allèle a ne disparaît pas, mais le génotype (aa) lui disparaît.

Si  $f = 1$ , autofécondation stricte, l'apomixie ne peut s'établir dans la population. Il est bien connu (STEBBINS, 1950), que l'autogamie et l'apomixie sont incompatibles ; les ancêtres des plantes apomictiques sont allogames.

Quand l'apomixie est facultative, la population est à l'équilibre homogène de génotype (AA) ; lorsque l'apomixie est absolue et si A est initialement apparu par mutation, la population est homogène de génotype Aa.

*Apomixie récessive*

Les hypothèses concernant le mode de reproduction sont inchangées ; les génotypes SS et Ss sont entièrement sexués, le taux d'autofécondation est f. Le génotype ss se reproduit par apomixie facultative de taux de réduction (ou taux de sexualité) k.

Le tableau II donne les possibilités de formation des gamètes.

Soit  $P_n, 2Q_n, R_n$  les fréquences des génotypes SS, Ss et ss respectivement à la  $n^{\text{ième}}$  génération. A la génération  $(n + 1)$ , les fréquences sont :

$$P_{n+1} = f P_n + (1 - f) (P_n + Q_n)^2 + \frac{f}{2} Q_n$$

$$2Q_{n+1} = f Q_n + (1 - f) (P_n + Q_n) (Q_n + R_n) + (1 - f) (Q_n + k R_n) (P_n + Q_n)$$

$$R_{n+1} = (1 - k) R_n + k f R_n + \frac{f}{2} Q_n + (1 - f) (Q_n + R_n) (Q_n + k R_n)$$

La fréquence de l'allèle S devient à la  $(n + 1)^{\text{ième}}$  génération :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) \left( 1 - \frac{(1-f)(1-k)}{2} R_n \right) \tag{2}$$

TABLEAU II

PROBABILITÉ DE FORMATION DES GAMÈTES AVEC UNE APO MIXIE FACULTATIVE ET TAUX DE SEXUALITÉ K ; F EST LE TAUX D'AUTO FÉCONDATION ; L'APO MIXIE EST RÉCESSIVE.

Gamète Génotype	Gamète mâle		Gamète femelle				
	S	s	SS	Ss	ss	S	s
SS	1	0	0	0	0	1	0
Ss	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
ss	0	1	0	0	$(1 - k)$		k

Analysons l'expression (2). Si  $k \neq 1$  et  $f \neq 1$ ,  $P_n + Q_n$  décroît constamment et l'allèle S sera éliminé. Au début de la substitution  $R_n$  est voisin de 1 dans l'expression (1) et de 0 dans l'expression (2). La substitution commence plus lentement dans le cas de l'apomixie récessive que dans celui de l'apomixie dominante. L'équilibre est réalisé quand la population est homogène de génotype (ss). Quand  $f = 1$  la substitution ne peut démarrer.

1.1.2. *Modificateurs, à action additive, du taux de réduction*

On suppose que l'allèle permettant le développement de sacs non réduits (soit par compétition, soit en remplacement) est établi dans la population. Le taux k de sexualité pourrait être modifié soit par régularisation des méioses femelles (remplacement), soit par acquisition de gènes permettant une meilleure réussite des sacs réduits (compétition).

Un modificateur de k présent sous les deux formes alléliques  $K_1, K_2$  donne les caractéristiques suivantes des génotypes, en supposant un effet intermédiaire de l'hétérozygote  $K_1, K_2$  :

$$K_1 K_1 \quad 1 - (k - \alpha) \text{ apomictiques, } k - \alpha \text{ sexués} \quad P_n$$

$$K_1 K_2 \quad 1 - k \text{ apomictiques, } k \text{ sexués} \quad 2Q_n$$

$$K_2 K_2 \quad 1 - (k + \alpha) \text{ apomictiques, } k + \alpha \text{ sexués} \quad R_n$$

Le paramètre  $\alpha$ , effet additif de l'allèle modificateur, est positif, constant. Les fréquences gamétiques sont les suivantes :

gamètes mâles	$K_1$	$P_n + Q_n$
	$K_2$	$Q_n + R_n$
gamètes femelles	$K_1K_1$	$(1 - k) P_n + \alpha P_n$
	$K_1K_2$	$2 (1 - k) Q_n$
	$K_2K_2$	$(1 - k) R_n - \alpha R_n$
	$K_1$	$k (P_n + Q_n) - \alpha P_n$
	$K_2$	$k (Q_n + R_n) + \alpha R_n$

Les fréquences des génotypes sont, à la génération suivante, en supposant l'union au hasard des gamètes :

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= 1 - (k - \alpha) P_n + k (P_n + Q_n)^2 - \alpha P_n (P_n + Q_n) \\
 2Q_{n+1} &= (1 - k) Q_n + 2k (Q_n + R_n) (P_n + Q_n) + \alpha R_n (P_n + Q_n) - \alpha P_n \\
 &\quad (Q_n + R_n) \\
 R_{n+1} &= 1 - (k + \alpha) R_n + k (Q_n + R_n)^2 + \alpha R_n (Q_n + R_n)
 \end{aligned}$$

La fréquence de l'allèle  $K_1$  est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = P_n + Q_n + \frac{\alpha}{2} [(P_n + Q_n) (R_n - P_n) + P_n]$$

La variation de la fréquence de l'allèle  $K_1$  est (après transformation d'écriture simple) :

$$\Delta p = \frac{\alpha}{2} [2 P_n + Q_n - 2 (P_n + Q_n)^2] \tag{3}$$

Si les fréquences de la panmixie étaient réalisées pour les génotypes  $K_1K_1$ ,  $K_1K_2$  et  $K_2K_2$ , on aurait :

$$P_n = p^2, Q_n = pq, R_n = q^2, \text{ d'où } \Delta p = \frac{\alpha}{2} pq$$

$p$  serait donc constamment croissant, l'équilibre n'étant atteint que pour  $p = 0$  (équilibre instable) ou  $q = 0$  (équilibre stable). Les fréquences géniques évoluent de façon à réduire le taux de sexualité (soit en empêchant la régularisation de la méiose, soit en ne fixant pas un avantage compétitif des sacs réduits). Un polymorphisme pour le taux de sexualité serait ainsi transitoire, dans le sens d'une régression de la sexualité.

Si l'état d'équilibre panmictique des génotypes n'est pas atteint (et nous verrons qu'en régime d'apomixie facultative il n'est atteint qu'asymptotiquement), on peut poser :

$$P_n = \theta_{11,n} P_n^2, \quad Q_n = \theta_{12,n} P_n q_n$$

où  $P_n$  et  $q_n$  sont les fréquences des allèles  $K_1$  et  $K_2$  respectivement. Avec cette écriture on a :

$$\Delta p = \frac{\alpha}{2} p [2p (\theta_{11} - 1) + \theta_{12} q]$$

Si  $\frac{1 - \theta_{11}}{\theta_{12}} > \frac{q}{2p}$ ,  $\Delta p$  décroît. L'évolution vers la valeur d'équilibre définitive  $p = 1$  peut avoir lieu oscillatoirement. On montrera que  $\theta_{ij}$  tend vers les valeurs de l'équilibre panmictique.

Ainsi même par l'action de modificateurs, soit de régularisation de la méiose, soit du pouvoir compétitif des sacs réduits, l'apomixie tend à s'installer de plus en plus complètement.

### 1.1.3. Apomixie absolue dominante, on suppose que les génotypes apomictiques sont sélectivement défavorisés

Les résultats précédents ne donnaient aucun avantage sélectif a priori à la sexualité. Ce pouvait être le cas au niveau tétraploïde. Ici, nous nous plaçons dans le cas où les génotypes apomictiques seraient désavantagés. Ceci pourrait avoir lieu si l'on considère le niveau diploïde où l'apomixie serait initialement introduite par des individus dihaploïdes ; l'allèle de l'apomixie pourrait ainsi être assez longtemps associé à des structures déséquilibrées.

Considérons la situation particulière décrite dans le tableau III. C'est la situation la plus favorable à l'apomixie.

TABLEAU III  
VALEURS ADAPTATIVES (« FITNESS ») ET FRÉQUENCES DES GÉNOTYPES  
QUAND L'APOMIXIE ABSOLUE EST DOMINANTE.

Génotype	Phénotype	Fréquence	Fitness
AA	apomict	$P_n$	$1 - s$
Aa	apomict	$2 Q_n$	$1 - s$
aa	sexual	$R_n$	1

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= k P'_{n+1} = P_n (1 - s) \\
 2Q_{n+1} &= k \times 2Q'_{n+1} = 2Q_n (1 - s) + R_n (P_n + Q_n) (1 - s) \\
 R_{n+1} &= k R'_{n+1} = R_n (Q_n + R_n) \\
 \text{avec } k &= 1 - s [1 - R_n (R_n + Q_n)]
 \end{aligned}$$

La valeur à l'équilibre  $R_\infty = R$  est solution de :

$$R (1 - s [1 - R (R + Q)]) = (R + Q) R \quad (4)$$

Etudions le cas où  $P = 0$ , pas de génotype AA initialement. Alors  $2Q + R = 1$ , et l'équation (4) devient  $R (1 - R) \left( \frac{1}{s} (1 - 2s) - R \right) = 0$  (5)

Il y a trois points d'équilibre dont nous allons analyser les stabilités. Analysons d'abord, par commodité le point  $R'''$  tel que :

$$R''' = \frac{1}{s} (1 - 2s)$$

$R'''$  est une fréquence génotypique si :

$$\frac{1}{3} \leq s \leq \frac{1}{2}. \text{ Si } s = \frac{1}{3}, R''' = R' = 1; \text{ si } s = \frac{1}{2}, R''' = R'' = 0.$$

Si  $R_n < R'''$ , alors  $R_{n+1} < R_n > R'''$ , alors  $R_{n+1} > R_n$ .

Donc  $R'''$  est un point d'équilibre instable. Le tableau IV donne les différentes situations de stabilité en fonction des valeurs de  $s$ .

Si  $s \leq \frac{1}{3}$ , le désavantage sélectif des génotypes apomictiques est insuffisant pour empêcher l'établissement de l'apomixie, et la sexualité disparaîtra.

Si  $\frac{1}{3} < s < \frac{1}{2}$  l'élimination ou la fixation de l'apomixie dépendra de la fréquence initiale des génotypes apomictiques. Si  $R_0 < \frac{1}{s} (1 - 2s)$  l'apomixie sera fixée, si  $R_0 > \frac{1}{s} (1 - 2s)$  l'apomixie sera éliminée.

Si  $s \geq \frac{1}{2}$  le désavantage sélectif est trop lourd pour que l'apomixie puisse s'établir dans la population.

Ainsi les valeurs de  $s$  sont plutôt élevées et une population peut payer l'acquisition de l'apomixie par un très lourd fardeau génétique. Le désavantage sélectif qui empêche la fixation de l'apomixie est facilement atteint pour les plantes dihaploïdes observées.

TABLEAU IV  
STABILITÉ DE L'ÉQUILIBRE SUIVANT LES VALEURS DE  $s$  (DÉSAVANTAGE SÉLECTIF DE L'APOMIXIE).

$s$	$R''$ (0)	$R'''$ $\frac{s}{2}(1-2s)$	$R'$ (1)
$< \frac{1}{3}$	stable		instable
$= \frac{1}{3}$	stable	$R'' = R'''$	instable
$\frac{1}{3} < s < \frac{1}{2}$	stable	instable	stable
$= \frac{1}{2}$	instable	$R' = R'''$	stable
$> \frac{1}{2}$	instable		stable

On peut ainsi penser que la diploïdie est une bonne protection de la sexualité et que c'est le meilleur niveau pour la stocker.

1.2. SÉLECTION DE GROUPE ET VALEUR ADAPTATIVE DE L'APOMIXIE

1.2.1. Coûts de la sélection naturelle dans les populations panmictique et apomictique

Les substitutions de phénotypes avantageux ont lieu par substitution d'allèle quand la population est panmictique et par substitution phénotypique directe si l'apomixie est absolue. La comparaison ne peut donc être faite qu'au niveau des fréquences phénotypiques. Quand il s'agira de populations apomictiques, on parlera de fréquences géniques équivalentes, c'est-à-dire des fréquences géniques qui rendraient compte des fréquences phénotypiques observées si la population était panmictique. Les fréquences géniques équivalentes ne seront généralement pas égales aux fréquences géniques vraies.

Nous voulons estimer :

1. Le fardeau de substitution global lié à une substitution phénotypique donnée ;
2. La durée nécessaire pour réaliser un changement donné des fréquences phénotypiques ;
3. Le fardeau de substitution moyen par génération, par le rapport des deux estimations précédentes. Cette dernière mesure sera une bonne mesure de la diminution de valeur reproductive qui est imposée, à chaque génération, à une population qui entreprend une telle substitution phénotypique.

Nous analyserons les deux situations suivantes :

1. Le phénotype avantageux est contrôlé par l'allèle dominant ;
2. Le phénotype avantageux est contrôlé par l'allèle récessif.

CAS OU LE GÈNE DOMINANT EST AVANTAGÉ

Le tableau des effets et des fréquences phénotypiques est le suivant (tableau V) :

TABLEAU V

Génotype	Phénotype	Fréquences phénotypiques initiales	Fréquences génotypiques	Valeurs sélectives
AA Aa aa	(A) a	$P_0$ $I - P_0$	$P_0^2$ $2P_0q_0$ $q_0^2$	$I + s$ $I + s$ $I$

Quand l'apomixie est absolue, les fréquences phénotypiques à la génération  $n$  sont données par :

$$\frac{P_n}{1 - P_n} = (I + s)^n \frac{P_o}{1 - P_o}$$

d'où,  $n_A$  le nombre de générations pour passer de  $P_o$  à  $P_n$  :

$$n_A = \frac{I}{\text{Log}(I + s)} \left[ \text{Log} \frac{P_n}{1 - P_n} - \text{Log} \frac{P_o}{1 - P_o} \right]$$

On pose :

$$P_o = I - q_o^2 : (I - q_o)(I + q_o) = p_o(I + q_o)$$

$$P_n = I - q_n^2 = p_n(I + q_n)$$

et l'on obtient en termes de  $p$  et  $q$  :

$$n_A = \frac{1}{\text{Log}(I + s)} \left[ \text{Log} \frac{P_n}{(1 - P_n)^2} - \text{Log} \frac{P_o}{(1 - P_o)^2} + \text{Log} \frac{2 - P_n}{2 - P_o} \right] \quad (6)$$

Dans le cas de la panmixie, l'évolution des fréquences géniques est obtenue de façon classique (EWENS, 1968, par exemple :

$$\Delta p \simeq s p_o q_o^2$$

et

$$n_p = \frac{1}{s} \left[ \text{Log} \frac{P_n}{P_o} - \text{Log} \frac{1 - P_n}{1 - P_o} + \frac{1}{2} \left( \frac{1}{1 - P_n} - \frac{1}{1 - P_o} \right) \right] \quad (7)$$

En comparant  $n_p$  et  $n_A$  pour  $s$  petit ( $\text{Log}(I + s) \sim s$ ) on a :

$$n_p - n_A = \frac{1}{s} \left[ \frac{q_o - q_n}{2q_n q_o} + \text{Log} \frac{q_n}{1 + q_n} - \text{Log} \frac{q_o}{1 + q_o} \right] \quad (8)$$

Ainsi  $n_p > n_A$  ; la substitution est beaucoup plus lente en régime panmictique qu'apomictique ; l'allèle  $a$  peut être stocké dans le cas de l'apomixie, pas dans celui de la panmixie. Un exemple numérique donne :

pour :

$$\begin{aligned} s &= 10^{-3} \\ p_o &= 10^{-1} \\ p_n &= 1 - 10^{-1} \end{aligned}$$

on a :

$$\begin{aligned} n_p - n_A &= 2,85 \cdot 10^3 \\ n_A &= 6,93 \cdot 10^3 \end{aligned}$$

Calculons maintenant les fardeaux de substitution.

Avec l'apomixie absolue, l'approximation continue pour le temps donne l'expression suivante pour la variation temporelle des fréquences phénotypiques

$$\frac{dp}{dt} = s P (I - P)$$

Dans l'intervalle de temps  $(t, t + dt)$ , les morts génétiques différentiels du phénotype ( $a$ ) est :

$$(I - P)s dt,$$

et le fardeau total, de  $P_o$  à  $P_n$  est :

$$L_A(P_o, P_n) = \text{Log} P_n - \text{Log} P_o$$

En utilisant les fréquences géniques équivalentes on a :

$$L_A(P_o, P_n) = \text{Log} \frac{P_n}{P_o} + \text{Log} \frac{2 - P_n}{2 - P_o} \quad (9)$$

Dans le cas de la panmixie,

$$L_p(p_0, p_n) = \text{Log } p_n - \text{Log } p_0 \quad \text{EWENS (1968)} \quad (10)$$

Quand  $p_n = 1$  et  $p_0$  petit,  $L_p - L_A \simeq \text{Log}^2$ . Le fardeau de substitution est inférieur en apomixie qu'en panmixie. L'exemple numérique précédent donne :

$$L_A = 1,52 ; L_p = 2,20$$

Les deux rapports  $L'_A = \frac{L_A}{n_A}$  et  $L'_p = \frac{L_p}{n_p}$  sont très voisins,  $2,20 \cdot 10^{-4}$  et  $2,25 \cdot 10^{-4}$  respectivement.

Comparons  $L'_A$  et  $L'_p$ . On obtient :

$$L'_p - L'_A = k s \quad (11)$$

$$\text{où } k = \frac{1}{1 - \frac{2}{L_A} \log \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_p} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} + \frac{1}{2L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}}$$

écrivons :

$$k = \frac{N}{C}, \text{ où } C \text{ est toujours } > 0 \text{ et}$$

$$N = \left[ \frac{1}{L_p} - \frac{1}{L_A} \right] \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0} - \frac{1}{2L_p} \frac{p_n - p_0}{(1 - p_n)(1 - p_0)}$$

Cherchons le signe de N (ou k).

1. Si  $p_0$  est fixé et  $p_n \rightarrow 1$ ,  $N \rightarrow -\infty$  avec  $\frac{1}{1 - p_n}$  et  $C \rightarrow +\infty$  avec  $\frac{1}{1 - p_n} \text{Log}(1 - p_n)$ . Ainsi au moment de la fixation,  $L'_p - L'_A$  s'annule. Au cours de la substitution  $L'_p$  est légèrement inférieur à  $L'_A$ .
2. En début de substitution, quand  $p_0$  et  $p_n$  sont petits et peu différents, posons  $p_n = (1 + \epsilon) p_0$ , on trouve :

$$L'_A \sim s \text{ et } L'_p \sim \frac{2s}{2 + p_0}$$

et

$$L'_p - L'_A \sim \frac{1}{2} p_0 s \quad (12)$$

Au début de la substitution le fardeau moyen est plus petit par génération dans le cas de la panmixie. Ainsi la substitution est plus rapide et globalement moins coûteuse en régime apomictique. Par génération les fardeaux sont équivalents ; le démarrage est un peu moins lourd dans le cas de la panmixie.

#### CAS OU LE PHÉNOTYPE RÉCESSIF EST AVANTAGÉ

De la même manière, et avec les caractéristiques du tableau VI, on obtient les résultats suivants quand c'est le phénotype récessif qui est avantagé.

TABLEAU VI  
FRÉQUENCES ET VALEURS ADAPTATIVES DANS LE CAS OU LE PHÉNOTYPE RÉCESSIF EST AVANTAGÉ

Génotype	Phénotype	Fréquence phénotypique	Fréquence génotypique	Valeur sélective
AA	(A)	1 - p <sub>0</sub>	q <sub>0</sub> <sup>2</sup>	I
Aa			2p <sub>0</sub> q <sub>0</sub>	I
aa	(a)	p <sub>0</sub>	p <sub>0</sub> <sup>2</sup>	I + s

$$n_p - n_A \simeq \frac{1}{p_0 s} \quad (14)$$

$$L_p - L_A \simeq \frac{1}{p_0} \quad (15)$$

$$L'_p - L'_A = ks \quad \text{où} \quad (16)$$

$$k = \frac{1}{1 - \frac{1}{L_p} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}} - \frac{1}{1 - \frac{1}{L_A} \text{Log} \frac{1 - p_n}{1 - p_0}}$$

On trouve encore que pour l'ensemble de la substitution  $L'_p$  et  $L'_A$  diffèrent peu.

Quand  $p_n$  et  $p_0$  sont petits et voisins (début de la substitution),

$$L'_p - L'_A \simeq - p_0^2 s$$

Les conclusions sont qualitativement analogues au cas dominant. L'économie initiale de la panmixie en morts génétiques est moins prononcée dans le cas récessif.

### 1.2.2. Fonction d'extinction dans des populations sexuées et apomictiques mélangées

On se propose ici de rechercher l'influence du mode de reproduction sur les probabilités d'extinction d'une population soumise à des fluctuations brusques mais rares du milieu. L'obtention d'une fonction d'extinction est la première étape avant la recherche des distributions stationnaires résultant de l'interaction d'une évolution interne (élimination de la sexualité) et d'une sélection de groupe (extinction des populations trop hautement apomictiques).

L'article récent de BOORMAN et LEVITT (1973) montre l'importance de certaines formes de fonction d'extinction (sigmoïdes) et nous voulons seulement montrer ici comment de telles courbes peuvent être obtenues lorsqu'on considère des populations qui contiennent en mélange des individus sexués et des individus apomictiques.

L'environnement d'une population peut subir une variation brusque telle que seule une proportion donnée d'individus puisse tolérer ce nouveau milieu et permettre la survie de la population. La variation du milieu sera d'autant plus brutalement ressentie par la population que la diversité génétique de ses individus sera plus faible.

On suppose que le caractère « aptitude à survivre dans un nouveau milieu » est distribué normalement parmi les individus de la population, autour d'une valeur moyenne qui coïncide avec la moyenne de l'environnement réel.

Soit  $\sigma_s^2$  la variance, pour ce caractère, d'une population entièrement sexuée ;  $\sigma_A^2$  est la variance d'une population entièrement apomictique.

$$\sigma_s^2 = \beta^2 \sigma_A^2$$

$\sigma_x^2$  est la variance d'une population mélangée avec une proportion  $x$  de plantes apomictiques.

On admettra que,

$$\sigma_x = x \sigma_A + (1 - x) \sigma_s = [x + \beta(1 - x)] \sigma_A$$

Supposons que la nouvelle valeur de l'environnement est  $\mu$ , la précédente valeur était  $\mu_0$ .

Dans une population sexuée,

$$|\mu_1 - \mu_0| = k \sigma_s,$$

et le pourcentage de plantes qui survivent est  $P(k)$ . Dans une population mélangée, soumise à la même variation de l'environnement, le pourcentage de plantes qui survivent est  $P(k')$ .

$k'$  est donné par :  $|\mu_1 - \mu_0| = k' \sigma_x$ , d'où  $k' = \frac{\beta k}{x + \beta(1 - x)}$

Si l'effectif de la population est  $N$ , la probabilité pour qu'aucun individu de la population ne survive dans le nouveau milieu est :

$$E(k, N, x) = [1 - P(k')]^N = \left[ 1 - P\left(\frac{\beta k}{x + \beta(1 - x)}\right) \right]^N$$

Ainsi  $E(k, N, x)$  est la fonction d'extinction cherchée. Cette fonction dépend des paramètres suivants :

$k$  (mesure l'ampleur de la variation du milieu)

$N$  (mesure l'effectif de la population)

$\beta$  (mesure l'importance de la variabilité supplémentaire par la sexualité).

On s'intéresse aux variations de  $F$  en fonction de  $x$  pour différentes valeurs des paramètres  $k$ ,  $N$  et  $\beta$ .  $E$  est une courbe sigmoïde, dont deux caractéristiques sont particulièrement intéressantes.  $x_m$  est la valeur à partir de laquelle  $E$  est notablement différente de 0 (au-dessus de cette valeur l'apomixie n'a pas d'effet sur l'extinction).  $x_M$  est la valeur à partir de laquelle  $E$  est approximativement 1, la population est trop apomictique pour pouvoir survivre à de telles variations du milieu.

Il est facile de représenter différentes fonctions d'extinctions, avec diverses valeurs des paramètres.

Qualitativement les résultats sont les suivants :

1. Plus l'effectif de la population est élevé et plus le pourcentage de plantes apomictiques tolérable est élevé. La sexualité est une condition majeure de survie pour les petits isolats. Une proportion d'apomictiques d'environ 95% est bien acceptée avec  $N = 10\ 000$ ,  $k = 1,96$  et  $\sigma_s^2 = 4\ \sigma_A^2$ .

2. Plus la variabilité supplémentaire apportée par la sexualité est élevée et plus le pourcentage d'apomixie tolérable est faible. Cependant si  $N = 10\ 000$ ,  $k = 1,96$  et  $\beta = \infty$ , le taux d'apomixie doit atteindre 60% pour condamner une population.

3. Les petites variations d'environnement sont sans effet pratique. Il faut des sauts du milieu qui tuent 97,5% des plantes d'une population sexuée pour obtenir un désavantage significatif de l'apomixie; même avec ces valeurs des taux élevés d'apomixie peuvent être supportés.

Ainsi on peut facilement imaginer que le taux de sexualité observé dans les populations naturelles soit juste suffisant pour assurer une bonne probabilité de survie aux populations apomictiques d'effectif élevé, telles celles trouvées au voisinage du centre d'origine Est Africain.

## 2. LES POLYMORPHISMES EN RÉGIME APOMICTIQUE

Les polymorphismes dans les populations naturelles ont pour origine soit l'équilibre stable de quelques génotypes multipliés par voie asexuée, soit un équilibre mobile entre la recombinaison et la sélection. Le premier type d'équilibre peut être très simple, le deuxième résulte des interactions compliquées de plusieurs *loci* et le polymorphisme d'ensemble est d'un type continu.

L'apomixie absolue peut conduire à des équilibres du premier type soit du fait de l'hétérogénéité du milieu soit du fait d'interactions compétitives particulières entre génotypes, que nous étudierons d'abord.

L'apomixie facultative peut également maintenir des équilibres du deuxième type.

### 2.1. COMPÉTITION EN APOMIXIE ABSOLUE

Les modèles très simples utilisés ici sont analogues à ceux de SCHUTZ et USANIS (1969). On considère une population infinie ayant deux génotypes A et B de fréquence  $P$  et  $Q$  respectivement. Soit  $k$  la probabilité pour que deux plantes voisines soient du même génotype parce que l'un dérive de l'autre par multiplication végétative ;  $1 - k$  est la probabilité d'association au hasard de deux plantes du fait de la propagation lointaine, par graines. Les fréquences des différentes associations de deux plantes seront :

$$\text{AA fréquence } kP + (1 - k) P^2 = p^2 + k PQ$$

$$\text{AB fréquence } 2(1 - k) PQ$$

$$\text{BB fréquence } kQ + (1 - k) Q^2 = Q^2 + k PQ$$

$S_A$  et  $S_B$  sont les valeurs sélectives des plantes isolées A et B respectivement ; en association, du fait de la compétition ces valeurs sont modifiées par les coefficients d'interaction suivants :

$i_{AA}$ ,  $i_{AB}$ ,  $i_{BB}$  qui dépendent des associations  $AA$ ,  $AB$  et  $BB$  respectivement.

Calculons les fréquences  $P'$  et  $Q'$  des génotypes A et B à la génération suivante :

$$P' = \left[ (p^2 + kPQ) S_A i_{AA} + (1 - k) PQ S_A i_{AB} \right] \frac{1}{\bar{\omega}} = \frac{\omega_A}{\bar{\omega}} P$$

$$Q' = \left[ (Q^2 + kPQ) S_B i_{BB} + (1 - k) PQ S_B i_{AB} \right] \frac{1}{\bar{\omega}} = \frac{\omega_B}{\bar{\omega}} Q$$

$\bar{\omega}$  est la valeur adaptative moyenne de la population ( $\bar{\omega} = \omega_A P + \omega_B Q$ ). En posant  $i_{AB} = i_{AA} + \varepsilon = i_{BB} + \varepsilon'$  on trouve :

$$\begin{aligned} \omega_A &= S_A (1 + (1 - k) \varepsilon Q) \\ \omega_B &= S_B (1 + (1 - k) \varepsilon P) \end{aligned}$$

Ainsi, du fait de la compétition, les coefficients de sélection des génotypes A et B dépendent des fréquences génotypiques.

Posons  $S_A = (1 + \alpha) S_B$ ,  $\alpha$  étant choisi arbitrairement  $> 0$ . Il y aura un équilibre polymorphe si  $\omega_A = \omega_B$  avec  $P$  compris entre 0 et 1.  $\omega_A = \omega_B$  si

$$\hat{p} = \frac{\varepsilon (1 - k) (1 + \alpha) + \alpha}{\varepsilon (1 - k) (1 + \alpha) + (1 - k)\varepsilon'}$$

Lorsque  $\varepsilon > 0$  et  $\varepsilon' > 0$ ,  $\hat{p}$  est une fréquence d'équilibre stable si  $\alpha < (1 - k)\varepsilon'$ .

Lorsque  $\varepsilon < 0$  et  $\varepsilon' < 0$ , l'équilibre est instable et la population deviendra toujours monomorphe. Si  $0 < \hat{p} < 1$ , le génotype A ou B qui restera dépend de la fréquence initiale du génotype par rapport à  $\hat{p}$ .

Quand  $\varepsilon > 0$  et  $\varepsilon' < 0$ , A élimine toujours B. Quand  $\varepsilon < 0$  et  $\varepsilon' > 0$ , toutes les situations d'équilibre sont possibles (cela dépend des valeurs relatives de  $\varepsilon$ ,  $\varepsilon'$  et  $\alpha$ ), y compris l'équilibre polymorphe stable.

Lorsque  $k$  augmente (accroissement de la part de multiplication végétative), l'équilibre polymorphe stable devient de plus en plus exceptionnel.

Ainsi, les divers polymorphismes simples et les séries de populations monomorphes différentes pourraient être expliqués par le jeu de la compétition en apomixie absolue.

## 2.2. STRUCTURE DES POPULATIONS EN APOMIXIE FACULTATIVE

Nous ne rapporterons pas ici les détails de calculs publiés ailleurs, PERNÈS (1970).

Chaque génotype a pour mode de reproduction l'apomixie facultative de taux de sexualité  $\alpha$ ; les descendants de la fraction sexuée sont obtenus par pollinisation au hasard par l'ensemble de la population.

Pour de telles populations l'évolution des fréquences génotypiques en absence de sélection est telle que la loi de Hardy-Weinberg tend à être asymptotiquement vérifiée. Sous l'effet de pressions sélectives les fréquences géniques évoluent suivant la loi approximative

$$\Delta p \simeq \frac{p_n q_n}{2 \bar{\omega}} \frac{d \bar{\omega}_n^*}{dp}$$

où  $p_n$  et  $q_n$  sont les fréquences des deux allèles d'un locus à la génération  $n$ ,  $\bar{\omega}$  est la valeur adaptative moyenne de la population, définie de la manière habituelle et  $\bar{\omega}_n^*$  est :

$$\bar{\omega}_n^* = \bar{\omega}_{p,n} + (1 - \alpha) \bar{\omega}_{\theta,n}$$

où  $\bar{\omega}_{p,n}$  est la valeur adaptative moyenne d'une population où les fréquences génotypiques seraient celles de la loi de Hardy-Weinberg,  $\bar{\omega}_{\theta,n}$  est un résidu en valeur adaptative moyenne dû aux écarts d'avec l'équilibre panmictique.

Ces résultats montrent que des populations à apomixie facultative ont des régimes d'évolution très comparable à celle des populations allogames, si les structures initiales présentent la variabilité et la richesse génotypique des populations panmictiques. Dans ces conditions l'apomixie intervient comme un linkage généralisé conduisant à une réponse adaptative beaucoup plus progressive que dans une population entièrement sexuée.

On peut s'attendre aussi à ce que des déséquilibres gamétiques très importants s'installent de façon tenace dans ce type de populations. Ce pourrait être la cause de clivages rapides des populations marginales en phénotypes discontinus, par suite des migrations.

## 3. DISCUSSION

L'analyse de l'apomixie faite à travers les modèles, est-elle compatible avec les structures de populations observées ?

On voit que l'état sexué-tétraploïde a toute chance d'être éphémère. Par contre l'état sexué diploïde est beaucoup plus robuste car la faiblesse des dihaploïdes susceptibles de véhiculer l'apomixie peut être telle que la sélection contrebalance la capacité innée à s'accroître des allèles d'apomixie.

L'évolution de modificateurs<sup>1</sup> du taux de sexualité tend aussi à l'abaissement de ce taux, on comprend que les apomictiques aient tous un taux uniformément bas. On peut spéculer d'après l'analyse des fonctions d'extinction, que ces taux de sexualité puissent être optimaux pour la survie de l'espèce dans la gamme des fluctuations rencontrées. En effet, la marge est très étroite entre le degré de sexualité inutilement élevé et le degré d'apomixie dangereusement élevé. L'analyse des coûts de sélection naturelle confirme qu'il n'y ait pas une sélection externe drastique en faveur de la sexualité.

Ainsi il n'apparaît aucun obstacle évident à l'expansion de l'apomixie par le biais des individus tétraploïdes, ni à la généralisation d'un taux de sexualité faible.

Les structures de population observées montrent nettement les deux types de polymorphismes suggérés. Les polymorphismes simples peuvent être maintenus en régime d'apomixie quasi-absolue après le tri des phénotypes soit adaptés aux diverses niches, soit compatibles entre eux par leurs aptitudes de compétition.

Les polymorphismes de type allogame existent au voisinage des zones sexuées, le taux de sexualité de l'apomixie facultative permet l'entretien de telles structures initiales. Les migrations successives se traduiront par la simplification progressive de ce polymorphisme qui perdra son aspect intégré en s'éloignant du centre sexué. La structure polymorphe de base est probablement entretenue par des introgressions de pool diploïde sexué. Ces introgressions peuvent être le fruit de la fécondation d'un oosphère diploïde exceptionnellement non réduite par un pollen diploïde issu d'un tétraploïde apomictique voisin.

Les *Panicum*, et probablement d'autres graminées apomictiques, organisent ainsi leur évolution à travers les modes de reproduction sexué (diploïdes) et asexué (tétraploïdes apomictiques des populations marginales). L'apomixie facultative des tétraploïdes permet le transfert progressif des structures de populations allogames dans les structures colonisatrices très simples sans engager la survie complète du groupe. Seuls les colonisateurs extrêmes risquent l'extinction, le noyau central diploïde sexué : tétraploïde apomictique assure la création régulière de variabilité et la résistance aux fluctuations de milieu. C'est dès ce pool tétraploïde central que se constituent les structures gamétiques coordonnées libératrices de génotypes qui pourront être individualisés au cours des migrations.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM le 18 avril 1975.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOORMAN (S. A.), LEVITT (P. R.) – 1973 – Group selection on the Boundary of a stable population. *Theor. Pop. Biol.*, 1 : 85-128.
- PERNÈS (J.) – 1970 – Etude du mode de reproduction Apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 9, Paris.
- PERNÈS (J.), SAVIDAN (Y.), RÉNÉ-CHAUME (R.) – 1975 – *Panicum*, Structures génétiques du complexe des *Maximae* et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. *Boissiera*, n° 24 : 383-402.
- SCHUTZ (W. M.) – USANIS (S. A.) (1969 – Intergenotypic competition in plant population. II. Maintenance of allelic polymorphisms with frequency-dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics*, 61, 4, 875-891.
- STEBBINS (G. L.) – 1950 – Variation and evolution in plants, Columbia University press, 643 p.

<sup>1</sup> On retrouve là un exemple de cette tendance générale de l'évolution par les modificateurs vers les structures les moins génératrices de variabilité (FELDMANN *et al.* 1973).