

Polymorphismes des populations à reproduction uniparentale prédominante (autogamie et apomixie)

Jean PERNÈS

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

RÉSUMÉ

La présente étude montre comment les systèmes de reproduction uniparentaux (apomixie et autogamie) sont associés dans les populations naturelles à des degrés de polymorphismes plus élevés qu'il n'était attendu. L'analyse et une tentative d'interprétation sont supportées par les données de la bibliographie pour l'autogamie et les observations directes d'un complexe organique, le groupe des *maximae*, pour l'apomixie.

ABSTRACT

This paper shows how uniparental multiplication (self fertilization and apomixis) are bound to highly polymorphic populations, more than classically expected. The analysis and tentative explanation are supported by bibliography for self fertilization and field observations of the agamic complex (*maximae* group), for apomixis.

Il ne faudrait pas, du titre de cette étude, inférer une correspondance simple du mode de reproduction à la structure des populations. L'ensemble intégré statistiquement stable que constitue une population naturelle dans un environnement approximativement stationnaire¹ résulte des interactions de plusieurs caractéristiques, dont le mode de reproduction. Celui-ci, bien qu'il modèle de façon importante le pool génique, n'impose cependant pas une structure génétique déterminée telle qu'on la puisse reconnaître ou prévoir sans la connaissance détaillée de nombreux autres facteurs.

Les modalités des réponses de ce pool génique à des perturbations imposées du mode de reproduction seront évidemment spécifiques de la population considérée et pas seulement du type de perturbation (in-

¹ Cet environnement peut être spatialement et temporellement hétérogène; les fluctuations cycliques ou fortuites qu'il subit ne l'éloignent pas irréversiblement de son état moyen. La structure du pool génique peut-être considérée comme la transposition, à travers les contraintes biologiques de la population, du patron moyen et des fluctuations de cet environnement.

roduction de gènes de stérilité mâle dans des populations principalement autogames ou restauration de la sexualité dans les populations à apomixie facultative, interventions du sélectionneur, par exemple).

L'extrême variété des polymorphismes observables pour des populations aux structures reproductives semblables mérite d'être présentée, nous essaierons de suggérer quelques éléments qui en permettent la compréhension.

1. CONCEPTS ET DONNÉES THÉORIQUES

COHÉRENCE ET STABILITÉ STATISTIQUE DES POOLS GÉNIQUES

Linkats et ensembles gamétiques

Les loci ne sont pas, chez les végétaux supérieurs, distribués de façon quelconque sur les chromosomes. On observe des regroupements de gènes dont les fonctions semblent complémentaires ou coopératives vis-à-vis des caractères adaptatifs. Au cours de l'évolution les génomes ont été structurés dans le sens du renforcement du linkage de loci pour lesquels se manifestaient de fortes épistasies. Les effets géniques liés de façon primaire à la fitness ont des actions pour beaucoup non additives ou épistatiques contrairement aux caractères dont l'importance est marginale vis-à-vis des valeurs sélectives (SCOWCROFT, 1971).

Ainsi le locus de l'hétérostylie et celui de l'incompatibilité (type S) chez *Jepsonia heteranda* (ORNOUFF, 1971) collaborent à une meilleure réalisation de l'allogamie (l'hétérostylie favorise l'allogamie, le système S empêche le gaspillage lié aux pollinisations illégitimes homostyles).

Les épistasies permettent la création de « linkats » (ensembles de loci associés dans une même région chromosomique, DEMARLY). Elles sont généralement nécessaires à la création de gamètes équilibrés pour les allèles qui composent un même linkat. L'existence de déséquilibre gamétique stable (en termes de fréquence des associations alléliques) impose des taux de crossing-over faibles (appartenance des loci concernés à un même linkat) et des interactions épistatiques (responsables à la fois de l'évolution vers une struc-

ture de linkat et de l'arrangement particulier des allèles dans ce linkat).

Un pool génique est généralement constitué de gamètes bien balancés dont la fréquence est prédominante (ce qu'indique le paramètre D de déséquilibre gamétique « linkage disequilibrium »). La stabilité de ces structures gamétiques est d'ordre statistique c'est-à-dire qu'elle est sans cesse détruite et recrée de génération en génération par le jeu des recombinaisons et de la sélection.

Les modèles analysés par simulation de FRANKLIN et LEWONTIN, (1970) montrent cette extrême organisation des ensembles gamétiques d'une population, deux structures chromosomiques (alternance des allèles + et - dans un ordre bien déterminé le long d'un chromosome) constituent plus de 80% de toutes les structures présentes alors qu'il en existe 236 possibles dans la simulation à 36 loci choisie). La cohésion des types gamétiques réalisés ne dépend pas des effets individuels des allèles ni du nombre de loci mais de la longueur totale de la carte chromosomique et de la dépression d'ensemble due à l'inbreeding.

Cela signifie que malgré une très grande diversité potentielle, une population stable ne produit qu'un pool gamétique très raréfié responsable de la valeur adaptative moyenne optimum. Dans des conditions analogues, et avec les mêmes structures géniques initiales, une autre population acquièrera une valeur adaptative semblable avec un ensemble gamétique différent mais également raréfié.

Toute modification du système de croisement brisera la cohérence de l'ensemble gamétique, l'homogénéité apparente de la population éclatera et la variabilité cachée de la population sera révélée.

Quand des loci sont pressés dans les linkats organisés des ensembles gamétiques, leurs allèles pourtant neutres manifesteront une superdominance apparente (superdominance associative à travers le déséquilibre gamétique, MARUYAMA et KIMURA, 1968 ; OTHA et KIMURA, 1970). Par là, se maintiendront dans les populations sans fardeau de ségrégation réel, des loci hétérozygotes.

SIMULATION DU LINKAGE PAR L'AUTOGAMIE ET L'APO-MIXIE FACULTATIVE

La forte cohésion statistique des ensembles gamétiques se réalise grâce au linkage dans des populations à structure allogame; elle permet l'entretien d'états hétérozygotes nombreux même avec des allèles sélectivement neutres.

Les modes de reproduction uniparentaux qui nous intéressent (autogamie prédominante, apomixie facultative), ont, dans l'écriture des modèles d'évolution de populations, un effet analogue à celui d'un renforcement du linkage. L'autogamie partielle conduit à des déséquilibres gamétiques en faveur de doubles homozygotes et de doubles hétérozygotes même pour des loci n'appartenant pas à un même groupe de

linkage. Ceci a été mathématiquement démontré¹ (HALDANE, 1949 ; BENNETT et BINET, 1956) et vérifié expérimentalement (HARDING et ALLARD, 1969) sur *Phaseolus lunatus* dont le taux d'autogamie est de l'ordre de 90 à 95%. Cette prédominance, de doubles hétérozygotes, du fait de la structure reproductive, autogame, résulte d'interactions interalléliques superdominantes certes, mais les valeurs des coefficients de sélection des hétérozygotes nécessaires à un maintien de telles structures génotypiques sont beaucoup plus faibles du fait de l'autogamie qui simule un renforcement du linkage. Il existe vraisemblablement une limite asymptotique tolérable de la superdominance d'ensemble, qui permette le maintien d'un grand nombre de loci hétérozygotes, grâce à cette cohésion due à l'autogamie.

La viscosité des génomes relativement aux recombinaisons interloci est, de façon comparable, réalisée par l'apomixie facultative (PERNÈS, 1970) et l'évolution de ces populations se déroule à travers des déséquilibres gamétiques quasi-stables, selon l'expression de KIMURA (1965). Quand un pool génique intégré peut-être réalisé dans les conditions de l'apomixie facultative, il doit manifester une cohésion renforcée de son ensemble gamétique.

SUPERDOMINANCE MOYENNE (OU STATISTIQUE) — CARACTÈRE DES VÉGÉTAUX QUI EN FAVORISENT LA FRÉQUENCE DES MANIFESTATIONS

Les interactions interalléliques de type superdominantes jouent, au moins comme amorces à partir desquelles s'établit la cohésion des ensembles, gamétiques, un rôle considérable dans l'organisation de gamètes équilibrés. A partir de ces noyaux de superdominance vraie, des superdominances associatives d'allèles sélectivement neutres se manifestent, ainsi que des renforcements apparents des valeurs sélectives hétérozygotes liées au mode de reproduction.

La richesse des interactions superdominantes en valeur adaptative, pour des segments chromosomiques repérés par des loci marqueurs, semble nette dans les populations autogames. ALLARD *et al.* (1968) donnent un tableau dans lequel l'évaluation des valeurs sélectives des homozygotes et des hétérozygotes est réalisée pour 15 loci (pour des espèces et des populations différentes). Pour douze d'entre eux, l'hétérozygote à la viabilité la plus élevée, la superdominance pour les valeurs sélectives relatives est souvent très élevée (de l'ordre de A_1A_1 0,6 — A_1A_2 : 1,00 — A_2A_2 : 0,6).

Une partie de ces interactions peut être due à des

¹ HALDANE montre que l'excès de doubles homozygotes et de doubles hétérozygotes est proportionnel à la variance du coefficient de consanguinité dans la population. Dans le cas de l'autofécondation, cette variance sera d'autant plus élevée que le taux d'autogamie sera plus variable. La démonstration de BENNETT et BINET suppose constant le taux d'autogamie. A l'équilibre, l'hétérozygotie tend à être concentrée dans certains membres de la population.

phénomènes de complémentation, et constituer une superdominance stricte. Cependant, les types de développement et d'occupation de l'habitat par les végétaux favorisent l'expression d'une superdominance « statistique » ou moyenne qui résulte de la pondération des valeurs sélectives différentes des génotypes sous différentes conditions. Les particularités des végétaux intéressants sous cet aspect sont :

— *La plasticité* : la rencontre dans un même lieu de deux génotypes distincts ne se traduit évidemment pas par la fuite de l'un des partenaires, mais par l'établissement d'interactions de leurs développements rendus possibles par la grande plasticité de l'expression d'un génotype réalisable au cours de la morphogenèse d'un végétal. Ceci peut être l'occasion d'interactions compétitives de type (+, +) ou même (+, -) génératrices de polymorphismes stables dans les populations (ALLARD et ADAMS, 1969; PERNÈS, 1971) par suite de la mise en place de valeurs sélectives dépendantes des fréquences des génotypes. Les hétérozygotes ont souvent des valeurs sélectives, dans les populations autogames, décroissantes quand leurs fréquences augmentent (ALLARD *et al.* 1968, SHUTZ et USANIS, 1969). Des interactions compétitives génératrices de polymorphismes stables ont été mises en évidence pour des génotypes ayant eu une histoire évolutive commune (issus d'une même population) alors que des lignées sélectionnées indépendamment n'exprimaient pas entre elles de telles interactions positives (ALLARD et ADAMS, 1969 sur orge et blé).

— *La pérennité* : vis-à-vis des fluctuations temporelles de l'environnement.

L'ancrage des plantes à leur habitat et la prolongation souvent très étendue de leur morphogenèse facilite l'expression d'avantages hétérozygotes en eux-mêmes, la richesse allélique conférant une gamme de réponses ou d'adaptabilité plus grande. Les organismes à cycle court et ceux susceptibles de migrer ou de protéger leur habitat seront moins susceptibles d'exprimer des superdominances liées à des vagues successives de conditions externes différentes connues au cours d'un même cycle vital.

— *La fixité* de l'organisme à l'habitat lié à une grande dispersion des pollens et des graines favorise la confrontation, de génotypes analogues, à des niches écologiques très diverses, ce dont les animaux qui choisissent leurs territoires pour vivre et procréer sont davantage préservés. Les analyses de LEVENE (1953), LI (1955), MATHER (1954) confirment la possibilité de polymorphismes stables liés à des superdominances issues de la pondération des valeurs adaptatives des génotypes dans les différentes niches. Les analyses de LEVINS (1962 et suivantes) systématisent ces diverses situations.

ECONOMIE (EN TERMES DE FARDEAUX GÉNÉTIQUES) DES HÉTÉROZYGOTIES MAINTENUES

Des manifestations de superdominances extrêmement variées sont ainsi susceptibles de se manifester

dans les pools géniques des populations végétales. Outre les formes de « superdominance statistique » communes à bien des végétaux liées aux variations des valeurs adaptatives avec les fréquences génotypiques et aux hétérogénéités spatiales et temporelles des environnements, les systèmes uniparentaux prédominants, par leur simulation globale du linkage, sont susceptibles d'une plus grande rétention de superdominance associative.

L'apomixie facultative stocke les combinaisons superdominantes avec une grande efficacité, seul le taux de sexualité (généralement faible de 2% à 10%) entraîne par recombinaison une dégradation des associations favorables. Le fardeau génétique de ségrégation paraît dans ce cas minimisé relativement à une population entièrement sexuée allogame. Cette constatation est en fait trop schématique, et le fonctionnement de l'apomixie facultative vis-à-vis du fardeau de ségrégation, dépend de la structure de la population considérée, qui, nous le verrons plus loin, peut, avec ce même mode de reproduction, être extrêmement variée, (PERNÈS 1971, a). Pratiquement, vis-à-vis des charges de ségrégation, les populations apomictiques facultatives se situent entre les deux extrêmes suivants :

1° Un génotype prédominant est installé et le taux de sexualité n'intervient que comme contribution au fardeau génétique global.

2° La structure de la population est du type allogame, entretenu par le taux de sexualité, l'apomixie s'exprimant par une augmentation globale du linkage, (PERNÈS, 1970); le pool génique est très intégré comme dans une population naturellement allogame, et le fardeau génétique de disjonction n'a pas d'autre originalité que celle liée au renforcement du linkage que l'on retrouve dans la situation de l'autogamie présentée ci-dessous.

Remarquons que le fardeau de substitution global, s'il peut être considérablement allégé en régime apomictique est cependant, rapporté à une génération, du même ordre de grandeur que celui porté par une population entièrement sexuée (PERNÈS, 1971 b).

L'autogamie prédominante peut, par contre, paraître extrêmement coûteuse du point de vue du fardeau génétique de ségrégation, au point de douter, a priori, de la possibilité du maintien de nombreux loci à interactions superdominantes dans de telles populations. On s'attendrait plutôt à voir évoluer, dans ces populations des modificateurs de dominance, ou s'accumuler des duplications (tandems ou globales) qui transposent horizontalement sur plusieurs loci les interactions interalléliques superdominantes. Il est très vraisemblable que ce dernier processus agit de façon très importante au cours de l'organisation évolutive des populations autogames. Il n'en reste pas moins vrai que des effets de superdominance extrêmement élevés ont été observés comme nous l'avons rappelé plus haut en citant ALLARD *et al.* (1968).

Nous avons distingué, dans le paragraphe précédent, la superdominance vraie et les superdominances « statistiques » ou moyennes. A la première catégorie est attaché un fardeau de disjonction très important,

et l'on comprend que des duplications puissent être fortement sélectionnées pour esquiver cette charge¹. La deuxième catégorie contient par contre des situations très différentes :

— Aux superdominances associatives ou apparentes ne doit être directement associée aucune charge puisqu'elles concernent en fait des allèles sélectivement neutres.

— Aux superdominances liées à des sélections variables avec les fréquences, les fardeaux génétiques associés de deux sortes : le fardeau de dérive et le fardeau dissymétrique (KIMURA et OHTA, 1970). S'il y a neutralité à l'équilibre, il n'y a de charges génétiques que si l'équilibre diffère de l'optimum en valeur adaptative ou et si la dimension effective de la population est faible.

— Aux superdominances liées à l'hétérogénéité du milieu, les fardeaux génétiques sont réduits, puisque le polymorphisme exprimé par les ségrégations peut constituer la stratégie adaptative optimale.

Ainsi de nombreuses interactions apparemment superdominantes peuvent être tolérées par des populations autogames bien qu'elles amplifient considérablement les ségrégations vers les homozygotes. Enfin, nous l'avons signalé plus haut, il existe des épistasies dominance x dominance entre loci superdominants qui réduisent l'effet de superdominance moyen par locus quand l'amplification de l'effet de linkage par la structure reproductive accumule les gamètes responsables de très fortes balances relationnelles en appariement, (HARDING et ALLARD, 1969). Les fardeaux génétiques sont alors tolérables (SVED *et al.* 1967, KING 1967).

LES SUPERDOMINANCES OBSERVÉES PEUVENT-ELLES, EN AUTOGAMIE PRÉDOMINANTE, CONDUIRE A DES POLYMORPHISMES STABLES AVEC PRÉSENCE D'HÉTÉROZYGOTES ?

Nous avons essayé de montrer comment des ensembles de gamètes très structurés et équilibrés sont organisés dans les pools génétiques des populations soumises à des pressions de sélection. Les interactions interalléliques superdominantes ont une importance considérable pour l'initiation et le maintien de ces ensembles gamétiques de grande cohésion statistique. Les modes de reproduction uniparentaux, par leur simulation du linkage, amplifient cette organisation. La décomposition des interactions en superdominance vraie, en superdominance statistique et en superdominance associative et la mise en évidence d'épistasies dominance x dominance permettent d'admettre que ces polymorphismes nombreux ne soient pas associés à des fardeaux génétiques inacceptables, qui abaisseraient par trop le potentiel reproductif de ces populations.

¹ C'est ainsi que l'allopolypléidie ou des duplications tandem transfèrent les interactions de superdominants à épistasiques.

Il reste à montrer que cette organisation théoriquement acceptable est possible, c'est-à-dire que l'autogamie prédominante permette le maintien d'équilibres hétérozygotes stables. Ces conditions d'équilibre ont été analysées, nombre de conclusions ont été présentées dans ALLARD *et al.* 1968.

Etudier les effets de la sélection sur des populations non panmictiques au lieu de populations panmictiques est une étape mathématiquement difficile à franchir car, outre les fréquences géniques, une nouvelle caractéristique des fréquences génotypiques devient variable, à savoir l'indice de fixation F (qui se confond avec le coefficient de consanguinité en absence de sélection). F dépendra des lois de croisements dans la population, et des pressions de sélection. La définition de F due à WRIGHT (1951, 1965) a permis de grands progrès dans l'analyse théorique des populations non panmictiques.

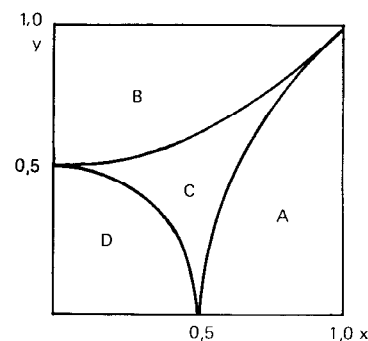
Pratiquement l'analyse revient à délimiter les régions suivantes dans un diagramme de phase :

- A : Régions où l'équilibre de la population est réalisé
- B : sans polymorphisme (homozygotie pour un seul locus)
- C : Région où l'équilibre correspond à un polymorphisme pour lequel la fréquence des hétérozygotes est inférieure à celle qu'elle serait avec les mêmes fréquences géniques dans une population panmictique, en absence de sélection.
- D : Région où l'équilibre correspond à un polymorphisme où la fréquence des hétérozygotes est supérieure à celle réalisée dans la population panmictique de référence.

Ces diagrammes de phase dus à HAYMAN (1953) ont été exploités et analysés ultérieurement par JAIN et WORKMAN (1967) JAIN et JAIN (1970), JAIN et MARSHALL (1968), pour étudier différentes situations d'équilibre dans le cas de l'autogamie. Nous en donnerons les conclusions ci-dessous. Des conditions particulières d'équilibres dans des situations multialléliques ont été étudiées par WEIR (1970).

Pour exemple, considérons le diagramme de phase pour un taux d'autofécondation de 95%.

Les valeurs sélectives des homozygotes sont x et y , la valeur sélective de l'hétérozygote étant prise égale à un. Le diagramme montre que le maintien perma-



ment de la variabilité en régime d'autogamie prédominante demande un avantage hétérozygote très marqué, cet avantage étant d'autant plus élevé que le taux de consanguinité est plus grand.

Les valeurs sélectives relatives données dans ALLARD *et al.* (1968) que nous avons cités plus haut, et plus récemment dans MARSHALL et ALLARD (1970) correspondent très bien aux zones de polymorphisme stable. Nous avons discuté plus haut des différentes significations des superdominances ainsi impliquées.

Différentes modifications des caractéristiques du modèle ont été introduites pour analyser leur effet sur l'étendue des régions D et C.

JAIN et MARSHALL (1968) ont étudié l'effet des fluctuations aléatoires du taux d'allogamie ($t = I - s$) et des valeurs sélectives x et y sur la stabilité des polymorphismes. Les fluctuations pour t ne modifient guère l'étendue des régions D et C par contre les fluctuations dans x et y se traduisent par une augmentation de la taille des régions d'équilibres polymorphes stables.

JAIN et JAIN (1970) ont analysé les transformations du diagramme de phases dans le cas de sélection dépendant des fréquences géniques. Ces modèles se traduisent par une extension considérable des régions à équilibres polymorphes stables; la région C est très large même en régime de sous-dominance ($x, y > I$). On voit l'importance des variations des valeurs sélectives liées aux fréquences génotypiques notées dans ALLARD *et al.* (1968) et HATDING et ALLARD (1969).

Ainsi, nous disposons des éléments essentiels qui permettent de considérer la variabilité des populations naturelles à reproduction uniparentale dominante. Des polymorphismes stables où des hétérozygotes soient largement présents sont a priori possibles. L'intégration des pools géniques en des ensembles gamétiques structurés statistiquement stables, peut amplifier ces polymorphismes initiaux et organiser les populations en systèmes hautement variables sans ressemblance avec ces cul de sacs évolutifs décrits traditionnellement pour les espèces apomictiques et à forte autogamie. Conceptuellement, il est bien clair que l'autogamie prédominante et l'apomixie facultative ne sont pas, par elles-mêmes, responsables de paralysie évolutive. Les données de l'observation des populations naturelles seront maintenant plus objectivement situées.

2. LES STRUCTURES RÉELLES ET LEURS RÉALISATIONS

Plusieurs données expérimentales ont été citées pour étayer la présentation des structures de populations proposées.

L'analyse des populations naturelles comporte deux étapes. La première est la décomposition des variabilités en parts dues aux variations entre régions, entre populations d'une même région, entre familles d'une même population, enfin les variations intra-familles.

La deuxième étape, souvent plus difficile à réaliser, consiste à fabriquer une population à partir de caractéristiques reproductives et génétiques connues, et suivre l'organisation progressive du pool génique ainsi initié.

Ces deux étapes sont expérimentalement représentées, en ce qui concerne les plantes autogames, dans ALLARD *et al.* (1968) et quelques études ultérieures. En ce qui concerne les plantes apomictiques, les données expérimentales sont beaucoup moins riches. Bien que le mode de reproduction apomixie facultative ait été analysé à plusieurs reprises (citons pour les graminées : WARMKE-1954 ; BURTON-1961 ; DEWET et HARLAN-1970 ; COMBES et PERNÈS-1970), l'étude des structures de population a peu attiré l'attention. Nous pensons que les deux étapes d'investigation des structures des populations apomictiques ont été, par chance, simulées par le cours de l'évolution et qu'il faut nous efforcer de les y lire.

POPULATIONS A AUTOGAMIE PRÉDOMINANTE

1° Structures des populations

ALLARD *et al.* (1968) résume les différentes analyses qu'il décrit en différents points :

a) Variabilité géographique

« Les espèces de plantes autogames sont différenciées géographiquement et les différenciations observées apparaissent être celles qui offrent à chaque population les propriétés adaptatives qui sont nécessaires pour répondre aux exigences de l'environnement local. L'aspect dominant est celui de différenciations locales marquées, souvent de l'ordre de quelques mètres carrés ou moins, mais des clinies ont également lieu en association avec des changements progressifs en pluviosité, température et autres facteurs de l'environnement physique ou biotique ».

Des résultats comparables sont présentés dans JONES (1971, b) sur *Arabidopsis thaliana*.

b) Variabilité intrapopulation

« Chaque population inclut des plants de nombreux génotypes différents vis-à-vis des caractères étudiés. Un génotype donné n'est pas représenté par plus de quelques individus, et peut-être même les individus de la population diffèrent-ils génotypiquement tous entre eux ».

JONES sur *Arabidopsis thaliana* (1971, a) et KANNENBERG et ALLARD (1967) pour le complexe *Festuca microstachys* apportent des observations complémentaires à celles citées dans ALLARD *et al.* 1968.

c) Variabilité intrafamille

« Les individus dans une population sont souvent hétérozygotes pour de nombreux gènes qui gouvernent des caractères quantitatifs. La variabilité qui est observée communément dans des familles indi-

viduelles n'est donc pas exclusivement d'ordre environnemental ou développemental, mais une grande part peut en être attribuée à la ségrégation. Il est clair que l'organisation génétique d'une population ne peut pas être déduite uniquement du taux d'allogamie qui a lieu dans la population».

Le niveau d'hétérozygotie résiduelle, important dans les populations à autogamie prédominante, est révélé par la grande différenciation consécutive aux introductions d'un très petit lot de graines de *Stylosanthes humilis* (BODGAN, communication personnelle) en Australie par les variabilités étudiées sur *Trifolium ruelianum* (BODGAN, communication personnelle), les analyses de JONES (1971 a), sur *Arabidopsis thaliana*. HAYWARD et JACKSON (1971) sur *Lolium temulentum*, espèce naturellement cleistogame, ont décomposé par un plan d'analyse hiérarchique les diverses sources de variabilité d'un ensemble de populations. Le tableau schématise l'ensemble des situations décrites (nous extrayons les résultats pour trois caractères).

Origine de la variation	d.l.	Taux de germination	Taux de production de talles	Longueur de la 5 ^e feuille
Entre populations	4	197**	4,10*	749**
Entre famille intra-populations	88	20**	1,46**	74**
Entre génotypes intra-famille	233	7**	0,41**	12**
Intra-génotypes	1 532	2	0,07	5

* significatif au seuil 0,05

** significatif au seuil 0,01

Ainsi, la décomposition de la variabilité des populations autogames manifeste de très grandes hétérogénéités à tous les niveaux¹. La prospection, même d'individus uniques, de plantes autogames peut être la source d'importantes variabilités. L'autogamie quasi absolue, si elle facilite le travail du sélectionneur, pour la préparation de lignées pures, ne lui fournit cependant pas sans préparation des génotypes homozygotes, et il doit s'attendre à devoir décomposer ses variabilités cachées au cours de générations d'auto-fécondations contrôlées successives. En outre des phénotypes apparemment voisins tirés d'une même population apporteront par leur recombinaison de très grandes nouveautés dans les générations ultérieures. Enfin, des populations voisines, de milieu écologique analogue et de phénotype global assez

¹ La variabilité d'ensemble est toujours décomposée dans les catégories du tableau d'analyse de variance. Une même variabilité adaptative subira des partitions qui ne différencieront que quantitativement avec l'intensité du taux d'autogamie.

voisin, peuvent cacher des pools géniques très dissemblables. L'homéostasie des développements qui conduit à des phénotypes peu distincts ne doit pas faire ignorer les sources de variabilité importantes que révèlent des populations naturelles à autogamie prépondérantes.

2° Réorganisation et évolution des pools géniques par modification du taux d'allogamie

Une série d'analyse JAIN et SUNESON (1963, 1964, 1966), JAIN (1969), étudie, sur orge, les modifications de populations synthétiques liées à un changement du taux d'allogamie réalisé par introduction de stérilité mâle génique. Le taux d'allogamie passait ainsi, en début d'évolution, de 2% à 40%. L'intégration du pool génique n'a pas été massivement réduite et l'élimination des gènes de stérilité mâle a eu lieu plus lentement que le désavantage sélectif lié à la stérilité ne permettait de prévoir. Un certain avantage de l'état hétérozygote était ainsi sensible dans ces populations.

L'accroissement de l'allogamie s'est traduit par une augmentation de la variabilité, mais une variabilité liée à l'état hétérozygote non négligeable était entretenue dans la population synthétique sans stérilité mâle (autogamie 98%), la variabilité de la descendance de chaque génotype étant très supérieure à celle des lignées parentales (sources de populations synthétiques sans que cela soit attribuable à une homéostasie plus faible).

Cependant les accroissements de valeur adaptative moyenne des populations étaient nettement inférieurs dans les populations à taux d'allogamie élevée. Ainsi malgré l'accroissement de variabilité et une situation de sélection pour un optimum lié à des structures hétérozygotes, le système reproductif primitif d'autogamie maximale s'est révélé le plus efficace, il permettait dans ce cas une meilleure incorporation dans le pool génique des structures avantageuses.

POPULATIONS A APOMIXIE FACULTATIVE

L'analyse d'ensemble des populations du groupe agamique des *Panicum maximum* a été menée systématiquement à partir de prospections en Côte d'Ivoire et en Afrique de l'Est (Kenya, Tanzanie). Le taux de sexualité de ces plantes, généralement autotétraploïdes est stable et d'environ 2%. Seules quelques rares formes diploïdes sont entièrement sexuées, mais nous n'étudierons pas ici leurs structures de populations.

Dans des situations d'introduction récente, (dans des buts de production fourragère) le taux de sexualité des apomictiques ne s'est pas révélé créateur de variabilité, les génotypes restants inchangés au cours d'introductions successives dans différents pays (PERNÈS, 1971).

En Côte d'Ivoire les différenciations entre populations sont très faibles et correspondent à des clinées pour des gradients géographiques précis. Ces différenciations finement adaptatives se sont vraisemblablement déroulées à travers les mécanismes na-

turels de multiplications asexuées (PERNÈS et COMBES 1970 ; PERNÈS *et al.* 1970).

Les populations sont monomorphes, constituées essentiellement par un seul clone.

Quelques polymorphismes transitoires et construits sur deux phénotypes sont exceptionnellement observés. Les 2% de plantes issues d'autofécondations contrôlées (les 98% de plantes restantes sont sans disjonction et identiques à la plante mère) présentent une très grande variabilité. Elles sont peu vigoureuses et ne manifestent qu'une faible homéostasie. Le haut niveau d'hétérozygotie des apomictiques est ainsi exprimé.

En Afrique de l'Est, plusieurs ensembles de populations ont été repérés (COMBES et PERNÈS, 1971). Certains présentent des caractéristiques analogues à celles de Côte d'Ivoire. D'autres présentent des populations polymorphes à phénotypes discontinus et peu nombreux. Ce polymorphisme est entretenu par multiplication asexuée dans des populations spécialement hétérogènes, chaque phénotype ayant un habitat bien déterminé. D'autres ensembles de populations ont des structures simplement descriptibles par le jeu de compétitions et de migration en régime asexué, (PERNÈS, 1971).

Ainsi, il existe une grande variabilité globale pour le groupe *Panicum maximum*, mais celle-ci a été décomposée naturellement par voie asexuée (apomixie) conduisant à des polymorphismes simples ou à des ensembles de populations monomorphes adaptativement différenciées.

Cependant, mêlées aux populations diploïdes sexuées certaines populations tétraploïdes apomictiques présentent des structures totalement différentes. La variabilité de population y est analogue à celle des formes diploïdes sexuées (très auto-stériles) constituées de phénotypes tous dissemblables, mais cependant proches, recombinant aléatoirement les divers caractères qui peuvent être recensés. Cette variabilité d'ensemble est comparable à celle obtenue par famille dans les descendances librement pollinisées des diploïdes sexués. Des processus biologiques permettant un flux continu de gènes des formes diploïdes sexuées aux formes tétraploïdes apomictiques ont été proposés. Le fait le plus intéressant est la capacité de l'apomixie facultative à entretenir la structure apparemment allogame, du pool génique. Cette structure se dégrade progressivement, lorsqu'on s'éloigne du centre où coexistent les formes diploïdes sexuées et tétraploïdes apomictiques (PERNÈS, 1971).

Ainsi le mode de reproduction apomixie facultative correspond dans les zones d'extension lointaines et marginales à des structures de populations simples construites à partir de quelques rares phénotypes distincts, très hétérozygotes, les différences entre populations étant modelées par le milieu géographique, et les aléas des colonisations successives et des compétitions.

Cependant, des pools géniques intégrés sont possibles, lorsqu'un flux de gènes constant d'origine sexuée

traverse une population¹. Dans ce cas, le faible taux de sexualité de l'apomixie facultative entretient une structure génétique semblable à celle de la population diploïde allogame qui l'alimente.

Rétention, distillation et recréation d'hétérozygotes dans les régions prédominairement uniparentales

Les deux modes de reproduction étudiés peuvent conduire à des pools géniques extrêmement variables ; entretenus par des disjonctions et des recombinaisons. Rappelons brièvement les processus de stockage de l'hétérozygotie et de son entretien.

La superdominance (vraie et statistique) permet l'entretien de polymorphisme hétérozygote stable, si les valeurs sélectives sont suffisantes. Ce processus est amplifié par le linkage vrai et le très important linkage simulé par les deux modes de reproduction : autogamie et apomixie.

Les fluctuations occasionnelles du taux d'autogamie permettent des recombinaisons importantes qui sont régulièrement distillées au cours de générations suivantes.

Des variations dans le taux de sexualité de l'apomixie facultative permettent également d'exprimer transitoirement des disjonctions ultérieurement triées par l'apomixie.

A partir d'une structure panmictique, l'apomixie facultative entretient de façon très visqueuse des disjonctions et des recombinaisons, maintenant ainsi longtemps le souvenir de structures allogames.

A ces mécanismes dont nous avons essayé de montrer le fonctionnement et l'efficacité, s'ajoutent d'autres processus liés à des changements de niveaux de ploïdie. Les duplications créées par l'allopolyploïdie permettent de séparer les interactions superdominantes sur deux génomes et d'acquérir ainsi un hétérosisme superdominant horizontal, chaque génome pouvant être homozygote pour des allèles différents. Dans cette situation un allopolyploïde autogame tire parti des superdominances vraies sans supporter les fardeaux génétiques considérables de la ségrégation. L'existence d'associations multivalentes occasionnelles (parfois systématiquement exploitées en amélioration des plantes par introduction de gènes d'asyn-dèse) permettent des explosions de variabilité dont l'effet peut être très longtemps prolongé du fait des linkages.

L'allopolyploïdie joue également un rôle majeur dans le cas de l'apomixie facultative, la reproduction asexuée maintient indéfiniment des hybrides interspécifiques adaptatifs. Ces hybrides interspécifiques peuvent, à travers les recombinaisons autorisées par le taux de sexualité facultative (au même niveau de ploïdie ou par polyhaploïdie) conduire à des restaurations partielles (COMBES 1971, PERNÈS, 1971) ou totales (DEWET et HARLAN, 1970) de la sexualité.

¹ C'est le cas d'une tétraploïdisation récurrente enrichissant une population apomictique à partir de génotypes d'une population sexuée diploïde associée (PERNÈS, 1972).

Celle-ci entraîne des brassages importants des génomes, et la création de nouvelles formes très variées qui réacquièrent l'apomixie et seront ainsi soumises à un tri sélectif très efficace.

CONCLUSION

Aux structures reproductives uniparentales prédominantes sont associés des polymorphismes extrêmement divers. Certains ne sont pas nettement discernables de ceux classiquement réalisés par des plantes allogames. D'autres, au contraire, sont plus simples et séparables par famille.

L'uniformité apparente des populations naturelles liée à la connaissance de la nature uniparentale du mode de reproduction, pourraient conduire à des erreurs de prospections (en négligeant l'échantillonnage multiple de populations d'apparence homogène) ou d'exploitation (en négligeant d'analyser les variabilités intra-famille et en ne recroisant pas des individus de populations phénotypiquement voisines).

Les structures reproductives ne constituent qu'un élément, en définitive rarement déterminant, de la variabilité d'ensembles de populations. Elles modulent quantitativement la partition de la variance génétique globale. L'histoire de l'espèce ou de l'ensemble des populations, leur intégration dans un complexe d'espèces apparentées pèseront très lourdement sur l'organisation des pools géniques et construiront le cadre dans lequel s'exprimeront les structures reproductives, dont l'effet ne sera donc relatif qu'aux situations ainsi définies.

Enfin, les modes de reproduction prédominamment uniparentaux confèrent un polymorphisme exceptionnel et un pouvoir évolutif considérable aux complexes d'espèces qui les possèdent. Le jeu des hybridations interspécifiques et des polypléidies, associé au système de distillation des variabilités, particuliers aux modes de reproduction que nous venons d'étudier, sont bien loin de frapper ces complexes de paralysie évolutive. Ce vicieux point de vue, longtemps répandu, reposait sur deux a priori injustifiés. En fait :

1° Tous les niveaux de variabilité et de polymorphisme sont réalisables, et effectifs, en autogamie quasi stricte et en apomixie quasi absolue.

2° Les espèces sont intégrées dans des complexes évolutifs qui les transcendent et les modes de reproduction uniparentaux ne prennent tous leur sens que dans de vastes ensembles que les taxonomistes ont par trop dissociés.

N.B. — Nous devons à M. DEMARLY nombre des idées ici exprimées.

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

BIBLIOGRAPHIE

ALLARD (R. W.) — 1963 — Evidence for genetic restriction of recombination in the lima bean. *Genetics*, 48, 1389-1395.

ALLARD (R. W.) — 1965 — Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. The genetics of colonizing species, H. G. BAKER, G. LEYDAKD, STEBBINS, 50, 78.

ALLARD (R. W.), JAIN (S. K.), WORKMAN (P. L.) — 1968 — The genetics of inbreeding populations *Advances in genetics*, 14, 55-125.

ALLARD (R. W.), HANSCH (P. E.) — 1963 — Population and biometrical genetics in plant breeding. *Genetics today*, 3, 665-679.

ALLARD (R. W.), HANSCH (P. E.) — 1964 — Some parameters of population variability and their implications in plant breeding. *Advances in agronomy*, 16, 281-324.

ALLARD (R. W.), JAIN (S. K.), 1965 — The nature and stability of equilibria under optimizing selection. *Proc. N.A.S.*, 54, 1436-1443.

BENNETT (J. H.), BINET (F. E.) — 1956 — Association between mendelian factors with mixed selfing and random mating.

BLISS (F. A.), GATES (C. E.) — 1968 — Directional selection in simulated populations of self pollinated plants. *Aust. Journal of biological sciences*, 21, 4, 705-721.

BURTON (G. W.), FORBES (I. J.) — 1961 — The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia Grass (*Paspalum notatum* FLUGGE) Int. Grassland Congr. 8, 1960 Reading Alden Press, Oxford, 66-71.

COMBES (D.), PERNÈS (J.) — 1970 — Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 270, 782-785.

DE WET (J. M. J.), HARLAN (J. R.) — 1970 — Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichantium*. *Evolution*, 24, 2, 270-278.

FRANKLIN (I.), LEWONTIN (R. C.) — 1970 — Is the gene the unit of selection? *Genetics*, 65, 707-734.

GATES (C. E.), COMSTOCK (R. E.), ROBINSON (H. F.) — 1957 — Generalized genetic variance and covariance formulae for self fertilized crop assuming linkage. *Genetics*, 42, 749-763.

GRIFFING (B.), LANDGRIDGE (J.) — 1971 — Phenotypic stability of growth in the self fertilized species *Arabidopsis thaliana*. Statistical genetics and plant breeding, 1963, 368-394.

HALDANE (J. B. S.) — 1949 — The association of characters as a result of inbreeding and linkage. *Eugenics*, 15, 1, 15-23.

HARLAN (J. R.), DE WET (J. M. J.), NAIK (S. M.), LAMBERT (J. R.) — 1970 — Chromosome pairing within genomes in Maize-Tripsacum hybrids, *Sciences*, 147, 3922, 1247-1248.

HARDING (J.), ALLARD (R. W.), SMELTZER (G. D.) — 1966 — Population studies in predominantly self-pollinated species. IX. Frequency dependent selection in *Phaseolus lunatus*. *Genetics* 56, 99-104.

- HARDING (J.), ALLARD (R. W.) - 1969 - Population studies in predominantly self-pollinated species. XII. Interactions between loci-affecting fitness in a population of *Phaseolus lunatus*. *Genetics*, 61, 3, 721-736.
- HARDING (J.), JUCKER (C. L.) - 1969 - Quantitative studies on mating systems. III. Method for the estimation of male gametophytic selective values and differential outcrossing rates. *Evolution*, 23, 85-95.
- HAYWARD (M. D.), JACKSON (J. C.) - 1971 - The genetic organisation of populations of the inbreeding species *Lolium temulentum*. *Heredity*, 26, 2, 323-327.
- HAYMAN (B. I.) - 1953 - Mixed selfing and random mating when homozygotes are at disadvantage. *Heredity*, 9, 185-192.
- JAIN (S. K.) - 1961 - On the possible adaptative significance of male sterility in predominantly inbreeding populations. *Genetics*, 46, 1237-1240.
- JAIN (S. K.) - 1968 - Simulation of models involving mixed selfing and random mating II effects of selection and linkage in finite populations. *Theoret. appl. genetics*, 38, 6, 232-242.
- JAIN (S. K.) - 1969 - Increased recombination and selection in Barley populations carrying a male sterility factor. II Genetopic frequencies at marker loci. *Heredity*, 24, 3, 457-465.
- JAIN (S. K.), ALLARD (R. W.) - 1966 - The effects of linkage, epistasis, and inbreeding on population changes under selection. *Genetics*, 53, 633-659.
- JAIN (K.B.L.), JAIN (S. K.) - 1970 - Frequency dependent selection under mixed selfing and random mating. *Heredity*, 25, 2, 217-223.
- JAIN (S. K.), MARSHALL (D. R.) - 1968 - Simulation of models involving mixed selfing and random mating. *Heredity*, 23-3, 411-432.
- JAIN (S. K.), MARSHALL (D. R.) - 1970 - Within family selection in *Avena fatua* and *Avena barbata*. *Theoret. appl. Genetics* 1970, 40, 2, 73-76.
- JAIN (S. K.), SUNESON (C. A.) - 1963 - Male sterility for increased outbreeding in populations of barley. *Nature*, 199, 4888, 407-408.
- JAIN (S. K.), SUNESON (C. A.) - 1964 - Population studies in predominantly self pollinated species. VIII. Survival of a male sterility gene in relation to heterozygosity in barley populations. *Genetics*, 50, 05-913.
- JAIN (S. K.), SUNESON (C. A.) - 1966 - Increased recombination and selection in barley populations, carrying a male sterility factor. I Quantitative variability. *Genetics*, 54, 5, 1215-1224.
- JAIN (S. K.), WORKMAN (P.) - 1967 - Generalized F statistics and the theory of inbreeding and selection. *Nature*, 214, 5088, 674-680.
- JONES (M. E.) - 1971 - The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. I The breeding system. *Heredity*, 27, 1, 39-51.
- JONES (M.E.) - 1971 - The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. II Population structure. *Heredity*, 27, 1, 51-59.
- JONES (M.E.) - 1971 - The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. III The effect of vernalisation. *Heredity*, 27, 1, 59-73.
- KANNENBERG (L. W.), ALLARD (R. W.) - 1967 - Population studies in predominantly self-pollinated species. VIII Genetic variability in the *Festuca microstachys* complex. *Evolution*, 21, 2, 227-241.
- KIMURA (M.), OHTA (T.) - 1970 - Genetic load at a polymorphic locus which is maintained by frequency-dependent selection. *Genet. res. Camb.*, 16, 145-150.
- KIMURA (M.), OHTA (T.) - 1970 - Probability of fixation of a mutant gene in a finite population when selective advantage decreases with time. *Genetics*, 65, 525-534.
- KIMURA (M.) - 1965 - Attainment of quasi-linkage equilibrium when gene frequencies are changing by natural selection. *Genetics*, 52, 875-890.
- KING (J. L.) - 1967 - Continuously distributed factors affecting fitness. *Genetics*, 55, 483-492.
- LEVINS (R.) - 1968 - Evolution in changing environments. Princeton university, New Jersey.
- MARSHALL (D. R.), ALLARD (R. W.) - 1970 - Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena barbata*. *Genetics*, 66, 2, 393-399.
- MARSHALL (D. R.), ALLARD (R. W.) - 1970 - Isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Heredity*, 25, 3, 373-383.
- MARSHALL (D. R.), JAIN (S. K.) - 1968 - Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Amer. Nat.*, 102, 927, 457-467.
- MATHER (K.), 1955 - Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution*, 9, 52-61.
- OHTA (T.), KIMURA (M.) - 1970 - Development of associative overdominance through linkage disequilibrium in finite populations. *Genet. Res. Camb.*, 16, 165-177.
- ORNDUFF (R.) - 1971 - The reproductive system of *Jepsonia heterandra*. *Evolution*, 25, 2, 300-312.
- PERNÈS (J.), COMBES (D.) - 1970 - Incidences des systèmes de multiplication sur la répartition et la variabilité phénotypique du *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 14, déc.
- PERNÈS (J.) - 1970 - D.E.A. d'amélioration des plantes, ORSAY, 1970-1971. Coûts moyens de la sélection naturelle en régime panmictique et apomictique.
- PERNÈS (J.) - 1972 - Thèse de doctorat es-sciences, Faculté d'Orsay, Paris, *Mémoires ORSTOM*, n° 75.
- SCOWCROFT (W. R.), JAMES (A.P.) - 1971 - The estimation of intra and inter-allelic interaction affecting a quantitative character in yeast. *Genetics*, 68, 1, 59-66.

- SCOWCROFT (W. R.), LATTER (B.D.H.) – 1971 – Decanalization of scutellar bristle number in *Drosophila*. *Genet. Res. Camb.*, 17, 2, 95-103.
- SING (Ch.F.), BREWER (G.J.) – 1969 – Isozymes of a polyploid series of wheat. *Genetics*, 61, 2, 391-398.
- SINGH (R.S.), JAIN (S. K.) – 1971 – Population biology of *Avena*. II. Isoenzyme polymorphisms in populations of the mediterranean region and central California. *Theoret. Appl. Genet.*, 41, 2, 79-85.
- SNAPE (J. W.), LAWRENCE (M.J.) – 1971 – The breeding system of *Arabidopsis thaliana*. *Heredity*, 27, 2, 299-303.
- SCHUTZ (W.M.), USANIS (S.A.) – 1969 – Inter-genotypic competition in plant population. II. Maintenance of allelic polymorphisms with frequency-dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics*, 61, 4, 875-891.
- SVED (J. A.), REED (E.), BODMER (W.J.) – 1967 – The numbers of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. *Genetics*, 55, 469-481.
- WEIR (B.S.) – 1970 – Equilibria under inbreeding and selection. *Genetics*, 65, 2, 371-378.
- WOHRMANN (K.) – 1970 – Untersuchungen zur wechselwirkung von selektion und selbstungsrate auf das genetische gleichgewicht unter besonderer berücksichtigung tetraploider populationen. I. *Theoret. Appl. Genet.*, 40, 6, 267-280.
- WOHRMANN (K.), LANGE (P.) – 1970 – Untersuchungen zur wechselwirkung von selektion und selbstungsrate auf das genetische gleichgewicht unter besonderer berücksichtigung tetraploider populationen. II. *Theoret. Appl. Genet.*, 40, 7, 289-296.
- WOHRMANN (K.) – 1970 – Untersuchungen zur wechselwirkung von selektion und selbstungsrate auf das genetische gleichgewicht unter besonderer berücksichtigung tetraploider populationen. III. *Theoret. Appl. Genet.*, 40, 7, 296-300.
- WRIGHT (S.) – 1951 – The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics*, 15, 323-354.
- WRIGHT (S.) – 1965 – The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19, 395-420.