

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**ÉTUDE DU MODE DE REPRODUCTION :
APOMIXIE FACULTATIVE
DU POINT DE VUE DE LA GÉNÉTIQUE
DES POPULATIONS**



par J. PERNÈS



ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser à :

SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93 - BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par virement postal ou chèque bancaire barré, au nom du Régisseur des Recettes et Dépenses des SSC de l'ORSTOM, 70-74, route d'Aulnay, 93 - BONDY; compte courant postal n° 9.152-54 PARIS.
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, PARIS (8°).

REVUES ET BULLETINS DE L'ORSTOM

I. CAHIERS ORSTOM

- a) *Séries trimestrielles* :
- Pédologie (1) — Sciences humaines
 - Océanographie — Hydrologie
 - Hydrobiologie — Entomologie médicale et Parasitologie
- Abonnement : France 90 F ; Etranger 110 F ; le numéro 25 F
- b) *Série semestrielle* :
- Géologie. Abonnement : France 70 F ; Etranger 75 F
- c) *Séries non encore périodiques* :
- Biologie (3 ou 4 numéros par an)
 - Géophysique

Prix selon les numéros

II. BULLETINS ET INDEX BIBLIOGRAPHIQUES

- Bulletin analytique d'Entomologie médicale et vétérinaire Mensuel
Abonnement : France 70 F ; Etranger : 80 F ; le numéro 8 F
- Index bibliographique de Botanique tropicale Trimestriel
Abonnement : France 25 F ; Etranger 30 F

(1) Masson et Cie, 120, bd Saint-Germain, Paris-VI, dépositaires de cette série à compter du vol. VIII, 1970. Abonnement étranger : 124 F.

Dans la même collection :

- n° 1 - CANTRELLE (P.) -
Etude démographique dans la région du Sine-Saloum (Sénégal). ... 24 F
- n° 2 - DABIN (E.) -
Etude générale des conditions d'utilisation des sols de la cuvette tchadienne. 68 F
- n° 3 - Guinée I - Croisière du navire océanographique "Jean Charcot".
Hydrologie. Courantométrie. Phytoplancton. 30 F
- n° 4 - FAGES (J.), RAVALT (F.), RINGON (C.), ROBINEAU (C.) -
Moorea. Etude sur la Société, l'Economie et l'Utilisation de l'Espace. 60 F
- n° 5 - PODLEWSKY (A. M.) -
Un essai d'observation permanente des faits d'Etat Civil dans l'Adamaoua (Cameroun). 60 F
- n° 6 - PIAS (J.) -
La végétation du Tchad. Ses rapports avec les sols. Variations paléobotaniques au quaternaire. 36 F
- n° 7 - LACOMBE (E.) -
Fakao (Sénégal). Dépouillement de registres paroissiaux et enquête démographique rétrospective. 48 F

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.
N°9

O . R . S . T . O . M .

PARIS

1971

.....
" La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41,
" d'une part, que les "copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du co-
" piste et non destinées à une utilisation collective" et, d'autre part, que les analyses et les
" courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, "toute représentation ou reproduc-
" tion intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit
" ou ayants cause, est illicite" (alinéa 1er de l'article 40).

" Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc
" une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal."
.....

ÉTUDE DU MODE DE REPRODUCTION :
APOMIXIE FACULTATIVE
DU POINT DE VUE DE LA GÉNÉTIQUE
DES POPULATIONS

par J. PERNÈS

SOMMAIRE

INTRODUCTION	9
DIFFUSION, DANS UNE POPULATION D'EFFECTIF ILLIMITE, EN ABSENCE DE SELECTION, D'UN ALLELE PERMETTANT LE DEVELOPPEMENT DE SACS EMBRYONNAIRES NON REDUITS	13
. Cas de l'apomixie stricte	14
. Cas de l'apomixie facultative	20
. Généralisation - Introduction d'une autogamie partielle	26
. Relations interalléliques autres que dominance et récessivité	34
. Effets de la limitation des effectifs de la population	37
. Evolution d'un modificateur du taux de sexualité	37
. Conclusions	38
EVOLUTION DE LA VALEUR ADAPTATIVE SUIVANT LES DIFFERENTS MODES DE REPRODUCTION - THEOREMES DE LA SELECTION NATURELLE	41
. Résultats préliminaires	42
. Théorèmes de la sélection naturelle	46
. Conclusions	60
CONCLUSION GENERALE	63
BIBLIOGRAPHIE	66

Summary

Seed formation of *Panicum maximum* Jacq. is aposporous apomixis, as it happens in many other species. This process of seed formation has been defined and a genetic control studied from the point of view of population analysis.

We have studied the settlement of a gene allowing to development of unreduced embryo sacs either by competition or by replacement of cells produced by macrosporogenesis. Such a gene will always settle down in an unlimited population.

When apomixis is realized and selection absent, HARDY-WEINBERG law is disturbed and genotypic frequencies reach equilibrium only asymptotically. Conclusions of fundamental theorem of natural selection are modified and evolution under selective pressures does not maximise population fitness, even when only one locus is involved. An other function of adaptive values is quasi-maximised in the neighbourhood of panmictic equilibrium. Facultative apomixis acts upon population almost as linkage does.

Mathematical results are compared with biological facts and genetic structures of *Panicum maximum* Jacq. populations are interpreted.

Résumé

Comme pour de nombreuses autres espèces, le mode de reproduction par graines de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. est apomictique par aposporie. Les conditions biologiques de sa réalisation sont définies et un mécanisme génétique de son contrôle est étudié du point de vue de l'analyse des populations.

On envisage les possibilités d'installation d'un gène qui permet le développement de sacs embryonnaires non réduits, soit par compétition avec les sacs embryonnaires réduits, soit en remplacement des cellules issues de la méiose femelle lorsqu'elles dégénèrent toutes. Un tel gène s'installera toujours dans une population illimitée.

L'acquisition du mode de reproduction par apomixie facultative modifie la loi de HARDY-WEINBERG, l'équilibre des fréquences génotypiques en absence de sélection n'est atteint qu'asymptotiquement. Les conclusions du théorème de la sélection naturelle en sont modifiées et l'évolution en présence de pressions sélectives ne tend plus à rendre maximum la valeur adaptative moyenne de la population, même lorsqu'il s'agit d'un seul locus. Une autre fonction des valeurs adaptatives est quasimaximisée au voisinage de l'équilibre panmictique. L'apomixie facultative agit sur la population de façon un peu analogue au linkage.

Les résultats mathématiques sont confrontés avec les faits biologiques et les structures génétiques des populations de *Panicum maximum* Jacq. interprétées.

**

Introduction

PRÉSENTATION DE L'APOMIXIE PAR AOSPORIE A L'AIDE DE L'EXEMPLE *PANICUM MAXIMUM* (JACQ.)

Divers modes de reproduction sans recombinaison coexistent avec la sexualité dans le monde végétal. De nombreuses espèces ont acquis, de façon parfois quasi-exclusive, une multiplication asexuée par formation de graines apomictiques par aposporie. Une revue de certaines de ces espèces est faite par STEBBINS (1950). L'étude de ce mode de reproduction a été particulièrement bien développée pour le complexe agamique *Botriochloa dichantium* par HARLAN *et col.* (1964) et pour l'espèce *Paspalum notatum* (Flugge) par G.W. BURTON (1960). Le *Panicum maximum* possède également un tel mode de formation de graines (WARMKE, 1954 ; PERNES et COMBES, 1969).

L'acquisition de ce mécanisme de production de graines apomictiques pose un certain nombre de problèmes évolutifs dont certains seront abordés ici. L'exemple du *Panicum maximum* nous permettra une description de l'apomixie par aposporie. Ce schéma est très général parmi les plantes apomictiques et dépasse largement l'exemple choisi.

La multiplication par graines de l'espèce *Panicum maximum*

Selon les deux références précédemment citées les caractéristiques essentielles de la formation de la graine chez l'espèce *Panicum maximum* sont les suivantes :

- pour une faible proportion des graines observées (2% environ des graines viables étudiées tant à Porto Rico qu'à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), la reproduction est sexuée. Ces caractéristiques restent inchangées de génération en génération, même en prenant les 2% de plantes issues de reproduction sexuée.
- le reste des graines résulte du développement d'un sac embryonnaire non réduit qui ne subit pas de fécondation. Ces graines ont rigoureusement le même génotype que la plante mère. Ce dernier mode de reproduction est désigné par l'expression "apomixie par aposporie".

Conditions du développement de l'apomixie par aposporie

Le développement d'un sac embryonnaire non réduit peut avoir lieu soit conjointement au développement d'un sac normalement réduit, soit en remplacement si toutes les cellules issues de la méiose femelle dégénèrent. L'obtention de graines apomictiques résultera dans le premier cas d'une compétition défavorable aux sacs embryonnaires réduits, dans le second cas de leur remplacement.

Pour les clones de l'espèce *Panicum maximum* étudiés, la stérilité à la méiose, tant mâle que femelle, était assez élevée, le taux de production de sacs embryonnaires réduits ne dépassant guère 25% dans les meilleurs cas. Cependant la proportion définitive de graines sexuées (2%) est bien inférieure à celle rendue possible par le taux de réussite de la méiose femelle.

Plusieurs explications sont possibles :

- une partie des graines issues de reproduction sexuée sont létales par suite de réassortiments génétiques désavantageux ;
- les sacs embryonnaires réduits sont concurrencés dans l'ovaire par les sacs embryonnaires non réduits, meilleurs compétiteurs. Des ovaires contenant plusieurs sacs embryonnaires ont été observés et des graines à embryons doubles (2‰ des graines germées) donnent des plantules qui peuvent être ou non identiques. Il existe donc vraisemblablement une certaine compétition entre sacs embryonnaires à l'intérieur de l'ovaire ;
- l'espèce a un taux d'autoincompatibilité élevé, ce qui, selon STEBBINS (1950), est généralement le cas dans les complexes apomictiques et chez leurs parents. Les observations de PERNES et COMBES (1968) ont eu lieu sur des descendances autopollinisées. Les observations de WARMKE concernaient des descendances obtenues en pollinisation libre ; la situation peut cependant être équivalente à une autopollinisation parce que :
 - les clones laissés en champ polycross différaient considérablement pour leurs heures d'anthèse qui ne se recouvraient pas ;
 - le développement de la graine nécessite une fécondation de l'albumen, l'autopollen intervient donc et entre en compétition avec les éventuels pollens étrangers sur les stigmates.

Les données fondamentales du schéma de réalisation de l'apomixie sont donc essentiellement :

- a — une stérilité partielle de la méiose femelle ;
- b — le développement sans réduction d'un sac embryonnaire à partir d'une cellule du nucelle ;
- c* — une autoincompatibilité limitant l'exploitation des sacs embryonnaires réduits en régime d'autopollinisation.

La donnée a. peut éventuellement ne correspondre qu'à une faible valeur compétitive des sacs issus de méiose.

Leur réalisation simultanée peut paraître hautement improbable. L'hypothèse de travail suivante a pour l'espèce *Panicum maximum* une vraisemblance suffisante pour justifier quelques développements théoriques. De plus, elle permet d'ordonner convenablement les recherches biologiques en cours.

Panicum maximum, de nombre chromosomique $2n = 4x = 32$ est un autotétraploïde. Des diploïdes ($2n = 16$) ont été découverts (prospection D. COMBES et J. PERMES, 1967, 1969). Ils sont rares et entièrement sexués. L'état diploïde est observé plus souvent chez *Botriochloa* et *Paspalum notatum*, mais à cela près la situation est semblable à celle du *Panicum maximum*.

Un schéma évolutif vraisemblable conduisant à la réunion des conditions a, b et c est le suivant : l'autotétraploïdisation d'un élément diploïde crée une plante plus vigoureuse qui s'installe ; les accidents chromosomiques fréquents à la méiose des autotétraploïdes crée la stérilité partielle exigée (condition a), l'autoincompatibilité (condition c) peut être simplement héritée du parent diploïde ; le seul événement nouveau sera donc l'apparition d'un facteur qui permette le développement sans réduction d'un sac embryonnaire (condition b).

Les problèmes qui seront abordés sont donc les suivants :

- quelles sont les possibilités d'installation d'un facteur mendélien (gène) dont la présence permet le développement de sacs embryonnaires non réduits ?
- comment évolueront les fréquences géniques et la valeur adaptative d'une population ayant acquis ce mode de reproduction.?

Les modèles utilisés seront explicités au niveau diploïde afin d'obtenir des calculs plus simples. Ceci ne modifie pas le sens biologique des conclusions. En outre, en ce qui concerne l'évolution des fréquences géniques d'une population ayant acquis l'apomixie, les résultats seront directement valables s'il s'agit d'autotétraploïdes anciens et d'amphiploïdes.

* La donnée c. du schéma n'est pas indispensable pour justifier la faiblesse du taux de descendance sexuées. Outre sa vraisemblance elle permet une description unique de l'apomixie facultative et de l'apomixie stricte.

Une population créée grâce à la colonisation par une seule plante d'un nouveau milieu sera un unique clone pour laquelle l'apomixie sera absolue du fait de l'autoincompatibilité. Une population polymorphe où les conditions a et b se sont réalisées aura une apomixie facultative, le taux de reproduction sexuée pouvant y atteindre le taux de production de sacs réduits du fait de la présence d'allopollinisateurs.

La donnée c. permet ainsi la construction de modèles assez généraux ; de plus on peut en éprouver expérimentalement la validité biologique.

1

Diffusion, dans une population d'effectif illimité, en absence de sélection, d'un allèle permettant le développement de sacs embryonnaires non réduits

Compétition ou remplacement des sacs embryonnaires

Dans le cas où le développement de sacs embryonnaires non réduits a lieu en remplacement des sacs embryonnaires réduits dégénérés, l'apomixie ne paraîtra pas allélique de la sexualité*. En effet, si l'aptitude à développer des sacs non réduits est contrôlée par un gène, celui-ci ne se manifestera que s'il y a une stérilité méiotique femelle. En absence de cette stérilité la plante sera normalement sexuée même si elle possède cet allèle.

Dans le cas où l'apomixie résulte d'une compétition entre les deux types de sacs, la sexualité complète paraîtra allélique de l'apomixie puisque, si l'allèle permettant le développement de sacs non réduits n'existe pas, les sacs réduits se développent normalement.

* Cette situation, assez vraisemblable chez *Panicum maximum*, correspond peut-être à ce qui est observé dans le complexe *Botriochloa Dichantium* (cf. J.R. HARLAN et coll., 1964).

Dans le cas de l'apomixie par remplacement, le taux de sexualité de l'apomixie facultative sera lié au taux de stérilité méiotique femelle. Dans le cas de l'apomixie par "compétition" des sacs embryonnaires, le taux de sexualité sera lié à la proportion de sacs réduits qui sont mauvais compétiteurs (l'aptitude à la compétition pourrait d'ailleurs être contrôlée géniquement).

CAS DE L'APOMIXIE STRICTE

On suppose, lorsque le caractère "développement de sacs embryonnaires non réduits" se manifeste, que la plante ne produit plus de sacs réduits (ceux-ci étant supposés éliminés par les sacs non réduits). Ceci revient à réduire l'apomixie à la donnée *b*. de l'Introduction. Le caractère ne confère en lui-même aucun avantage ni désavantage sélectif ; la plante apomictique produit autant de descendants à la génération suivante que la plante sexuée.

Rien ne permet a priori d'augurer de la dominance d'un tel facteur.

Modèles à apomixie dominante

Génération discontinues

Soit A l'allèle dominant qui confère l'apomixie. A la génération *n* les trois génotypes AA, Aa et aa sont présents dans la population avec les fréquences suivantes :

Tableau I

Phénotype	Génotype	Fréquence
(A) apomictique	AA	P_n
(A) apomictique	Aa	$2Q_n$
(a) sexué	aa	R_n

$$P_n + 2Q_n + R_n = 1$$

La génération *n + 1* est constituée à partir des gamètes mâles et femelles dont les fréquences sont décrites ci-dessous :

Tableau II

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
A	$P_n + Q_n$	A	0
a	$Q_n + R_n$	a	R_n
		AA	P_n
		Aa	$2Q_n$

On suppose l'union au hasard des gamètes. La fréquence des trois génotypes à la génération *n + 1* est alors donnée par :

$$\begin{aligned} AA & P_{n+1} & = & P_n \\ Aa & 2Q_{n+1} & = & 2Q_n + R_n (P_n + Q_n) \\ aa & R_{n+1} & = & R_n (R_n + Q_n) \end{aligned}$$

puisque la pollinisation des plantes apomictiques AA et Aa permet le développement de sacs embryonnaires non réduits (gamètes femelles AA et Aa) sans qu'il y ait fécondation. Le génotype Aa est obtenu à la fois par développement sans fécondation de l'oosphère non réduite Aa et par la fécondation de l'oosphère réduite a par un gamète mâle A.

La fréquence des génotypes AA est stable $P_{n+1} = P_n = P$. La fréquence des plantes sexuées (génotype aa) devient :

[1]

$$R_{n+1} = \frac{R_n (1 - P_n + R_n)}{2} \quad \text{puisque } Q_n = \frac{1 - P_n - R_n}{2}$$

La relation de récurrence [1] admet deux points d'équilibre :

$R = 0$ équilibre stable pour lequel la population est entièrement apomictique (P de génotypes AA ; 1-P de génotypes Aa)

$R = 1$ équilibre instable pour lequel la population est entièrement sexuée aa.

S'il apparaît un allèle A dans la population, celle-ci sera finalement entièrement apomictique, tous les génotypes devenant Aa, et ce bien qu'aucun avantage sélectif ne soit donné à priori au phénotype apomictique*

La fréquence de l'allèle A tend vers $(1+P)/2$. S'il est apparu sous la forme d'une seule mutation à l'état hétérozygote, quelle que soit sa fréquence de départ, il se stabilisera à la fréquence 1/2. Dans ce cas, tous les génotypes étant Aa toute mutation réverse rétablit la sexualité de l'individu bien qu'elle soit récessive. En absence de sélection favorable elle ne pourra se propager dans la population.

Temps continu (recouvrement des générations)

Afin d'obtenir une indication plus précise sur la rapidité avec laquelle la diffusion du gène A a lieu dans la population nous recherchons l'analogie continue de l'équation [1]. Les caractéristiques des génotypes, l'union au hasard des gamètes, la non limitation de l'effectif de la population, la production des nouveaux génotypes, sont identiques au modèle précédent.

A l'instant t, les fréquences des divers génotypes sont :

AA P(t)

Aa 2Q(t) P(t) + 2Q(t) + R(t) = 1.

aa R(t)

Dans l'intervalle de temps, (t, t+dt) une fraction de la population égale à dt disparaît suivant les proportions P(t)dt, 2Q(t)dt, R(t)dt de AA, Aa et aa respectivement. Ils sont

* Ce résultat est à rapprocher de celui obtenu par FISHER (1941) où l'allèle G qui tend à rendre la plante uniquement autogame s'implante intégralement dans une population au départ normalement allogame.

immédiatement remplacés, dans le même intervalle (t, t+dt), proportionnellement aux fréquences des génotypes créés par l'union au hasard des gamètes. Ainsi :

$$\text{AA} \quad P(t+dt) = P(t) (1 - dt) + P(t)dt = P(t) = P$$

$$\text{Aa} \quad 2Q(t+dt) = \underset{\text{disparus}}{2Q(t) (1 - dt)} + \underset{\text{apomictiques}}{2Q(t)dt} + \underset{\text{fraction issue de croisement}}{R(t) [P(t) + Q(t)] dt}$$

$$\text{aa} \quad R(t+dt) = \underset{\text{disparus}}{R(t) (1 - dt)} + \underset{\text{fraction issue de croisement}}{R(t) [R(t) + Q(t)] dt}$$

Ici encore la proportion de génotypes AA est constante, égale à P. Etudions la variation de la proportion des sexués (génotypes aa) :

$$R(t+dt) - R(t) = R(t) [-1 + R(t) + 1 - P(t) - R(t)] dt$$

puisque

$$2Q(t) = 1 - P(t) - R(t), \text{ d'où}$$

$$\frac{dR(t)}{dt} = -\frac{1}{2} R(t) [1 + P(t) - R(t)].$$

Puisque P(t) est une constante, posons $u = 1 + P(t) = 1 + P$; $u \in (1, 2)$.

L'analogie de l'équation de récurrence [1] est :

$$[2] \quad \frac{dR(t)}{dt} = -\frac{1}{2} R(t) [u - R(t)].$$

Puisque $u - R(t) \geq 0$, $\forall t$, la proportion de génotypes sexués ne peut croître ; elle décroît sauf pour $R(t) = 0$ (les éléments sexués ont disparu), et $R(t) = 1$, (le gène A n'est pas apparu). Seul l'équilibre $R(t) = 0$ est stable.

L'équation [2] est une équation différentielle du premier ordre à variables séparables,

$$\int \frac{dR(t)}{R(t) (u - R(t))} = -\frac{1}{2} \int dt.$$

d'où R(t) :

$$R(t) = \frac{-u}{1 - Ce^{\frac{u}{2}t}}$$

C est une constante d'intégration ; l'origine des temps étant arbitraire, celle-ci peut être choisie pour que $C = -1$, d'où

$$[3] \quad R(t) = \frac{u}{1 + e^{\frac{u}{2}t}}$$

Quelles que soient les valeurs initiales P(t), Q(t), R(t), il existe une courbe d'équation [3] qui sera la courbe d'évolution de la population puisque u est donné avec $P(t) = P$: $u = 1 + P$.

Pour u donné le maximum de R est $1 - P = R_0$. On peut choisir l'origine des temps pour que $R(0) = R_0$. L'équation [3] devient alors :

[4]

$$R(t) = \frac{u}{1 + \frac{2P}{R_0} e^{\frac{u}{2}t}}$$

Là encore le gène a ne disparaît pas, sa fréquence tend vers $R_0/2$.

Remarquons enfin que ces modèles, sans sélection, conduisent à une variation des fréquences géniques du seul fait du mode de reproduction étudié.

Modèles à apomixie récessive

Génération discontinues

Désignons par S l'allèle responsable de la sexualité ; les génotypes SS et Ss donnent des gamètes femelles réduits subissant la fécondation normale, ss est apomictique tous les sacs embryonnaires sont de type non réduits, la pollinisation permet le développement de l'embryon sans fécondation.

A la génération n les fréquences des génotypes sont :

sexué	SS	P_n
sexué	Ss	$2Q_n$
apomictique	ss	R_n

Les fréquences des gamètes sont :

Tableau III

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
S	$P_n + Q_n$	S	$P_n + Q_n$
s	$Q_n + R_n$	s	Q_n
		ss	R_n

On admet que l'union des gamètes a lieu au hasard pour constituer la génération suivante. Les fréquences des divers génotypes à la génération $n+1$ sont alors :

$$SS \quad P_{n+1} = (P_n + Q_n)^2$$

$$Ss \quad 2Q_{n+1} = (P_n + Q_n)(2Q_n + R_n) = (P_n + Q_n)(1 - P_n)$$

$$ss \quad R_{n+1} = R_n + Q_n(Q_n + R_n)$$

Les fréquences des trois génotypes varient ; celle des plantes apomictiques augmente à chaque génération de la fraction $Q_n/(Q_n + R_n)$.

La fréquence de l'allèle sexué S est à la génération $n+1$:

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) \left(1 - \frac{R_n}{2}\right), \quad \left(1 - \frac{R_n}{2}\right) < 1, \quad \forall R_n \in]0, 1]$$

La fréquence de l'allèle sexué S décroît constamment. Les positions d'équilibre sont, pour la fréquence génique :

- $P + Q = 0$ toute la population est apomictique, équilibre stable ;
- $Q + R = 0$ équilibre instable, toute la population est sexuée SS .

L'équation de la fréquence des gamètes S ne donne comme condition d'équilibre que $R = 0$, mais l'invariance des fréquences des génotypes impose en outre $P = 1$, $Q = 0$.

Dans le cas où l'apomixie est déterminée par un gène récessif, si ce gène existe dans la population celle-ci deviendra entièrement apomictique, l'allèle S sera éliminé (alors qu'il était indéfiniment conservé, mais masqué dans le cas de l'apomixie dominante).

Comparons les accroissements de fréquence des génotypes apomictiques dans le cas de la dominance et de la récessivité du caractère apomictique :

- apomixie dominante, fréquence des phénotypes apomictiques (A) :

$$2Q_{n+1} + P_{n+1} = 2Q_n + P_n + R_n (P_n + Q_n)$$

variation de fréquence ,

$\Delta (A)$, des phénotypes apomictiques en une génération :

$$\Delta (A) = R_n (P_n + Q_n)$$

- apomixie récessive, fréquence des phénotypes apomictiques (s)

$$R_{n+1} = R_n + Q_n (Q_n + R_n)$$

$$\Delta (s) = Q_n (Q_n + R_n)$$

A chaque génération dans l'un et l'autre cas la variation est proportionnelle à la fréquence de l'allèle apomictique de la génération précédente ; au génotype sexué dans le cas de la dominance et au génotype sexué hétérozygote dans le cas de la récessivité. En début d'installation de A ou s, à fréquence égale de l'allèle apomictique, l'accroissement de fréquence des plantes apomictiques sera plus rapide dans la situation dominante que dans la situation récessive. En effet, si l'allèle A ou s apparaît par mutation, au taux μ (μ^2 étant négligeable) :

cas de la dominance

$$R_n = 1 - 2\mu$$

$$\Delta(A) = (1 - 2\mu)\mu \approx \mu$$

$$P_n + Q_n = Q_n = \mu$$

cas de la récessivité

$$Q_n = \mu$$

$$\Delta(s) = \mu^2$$

$$(Q_n + R_n) = Q_n = \mu$$

Dans une population d'effectif limité les chances d'installation de l'allèle apomictique seront beaucoup plus faibles s'il est récessif que s'il est dominant.

Temps continu (recouvrement des générations)

Les conditions du modèle sont équivalentes à celles du paragraphe précédent à cela près que les générations ne sont plus discontinues. Les proportions des génotypes à l'instant t sont :

$$\begin{array}{lll} \text{sexué SS} & & P(t) \\ \text{sexué Ss} & & 2Q(t) \\ \text{apomictique ss} & & R(t) \end{array}$$

On suppose qu'une proportion dt d'individus disparaît de la population dans l'intervalle de temps $(t, t + dt)$ et qu'ils sont remplacés proportionnellement aux fréquences obtenues par union au hasard des gamètes du tableau III. Les fréquences des génotypes à l'instant $t + dt$ sont alors :

$$\begin{aligned} P(t+dt) &= [P(t)] [1-dt] + [P(t) + Q(t)]^2 dt \\ 2Q(t+dt) &= 2Q(t) [1-dt] + [P(t) + Q(t)] [1 - P(t)] dt \\ R(t+dt) &= R(t) [1-dt] + [R(t) + Q(t)] [Q(t) + R(t)] dt. \end{aligned}$$

On obtient le système différentiel suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dP(t)}{dt} = [P(t) + Q(t)]^2 - P(t) \\ \frac{2dQ(t)}{dt} = [P(t) + Q(t)] [1 - P(t)] - 2Q(t) \\ \frac{dR(t)}{dt} = Q(t) [Q(t) + R(t)] . \end{array} \right.$$

$dR(t)/dt$ est toujours positif sauf si $Q(t) = 0$, cas où il n'existe pas d'hétérozygotes Ss. $R(t)$ est donc constamment croissante.

La variation de fréquence du gène S est donnée par :

$$\frac{d}{dt} [P(t) + Q(t)] = - \frac{P(t) + Q(t)}{2} R(t)$$

$P(t) + Q(t)$ décroît sauf si $P(t) + Q(t) = 0$, (S n'existe pas dans la population) ou $R(t) = 0$, (pas de génotype ss). Pour que cette dernière condition corresponde à un équilibre il faut que $dR(t)/dt = 0$ et donc $Q(t) = 0$ (le gène s n'existe pas dans la population).

Les résultats sont qualitativement identiques à ceux du modèle discontinu.

Conclusions relatives aux modèles d'apomixie absolue

Dans une population d'effectif illimité, où l'union des gamètes se fait au hasard, en absence de toute sélection favorable à l'allèle responsable de l'apomixie absolue, si celui-ci apparaît, la population se transformera de telle sorte qu'elle devienne homogène pour le phénotype reproduction par apomixie absolue.

Si l'allèle responsable de l'apomixie absolue est dominant, sa fréquence se stabilisera aux environs de la valeur $1/2$, la population sera, dans sa quasi-totalité, constituée d'hétérozygotes et toute mutation réverse fera réapparaître chez un individu la sexualité.

S'il s'agit, par contre, d'un allèle récessif, celui-ci atteindra la fréquence 1 et la population sera entièrement homozygote, apomictique.

La transformation de la population est beaucoup plus lente pour un gène récessif.

CAS DE L'APOMIXIE FACULTATIVE

Ce modèle se rapproche davantage de la situation décrite pour l'espèce *Panicum maximum*. On suppose que le phénotype apomictique produit deux sortes de sacs embryonnaires (ou d'oosphères) : les sacs non réduits qui se développent sans fécondation de l'oosphère avec une fréquence $(1 - k)$ et les sacs réduits dont le développement de l'oosphère en embryon exige une fécondation normale, avec une fréquence k .

Ce modèle est plus réaliste puisque l'étude cytologique des sacs embryonnaires a montré qu'il existe des sacs réduits normaux avec une fréquence k dont une valeur moyenne est 25%.

Comme dans les modèles précédents on suppose : l'uniformité et la stabilité du milieu, une population d'effectif illimité, l'absence de pressions sélectives différentielles entre les génotypes qu'ils soient ou non porteurs de l'allèle apomictique et l'union au hasard des gamètes.

Modèles à apomixie facultative dominante

Génération discontinues

Chaque plante produit le même nombre de graines (compétition)

On désigne par A l'allèle qui permet le développement de sacs embryonnaires non réduits. A la génération n les fréquences des génotypes sont les suivantes :

AA	génotype produisant $1 - k$ sacs non réduits, k sacs réduits	P_n
Aa	génotype produisant $1 - k$ sacs non réduits, k sacs réduits	$2Q_n$
aa	génotype ne produisant que des sacs sexués	R_n

Les gamètes produits par cette génération sont :

Tableau IV

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
A	$P_n + Q_n$	AA	$(1-k) P_n$
a	$Q_n + R_n$	Aa	$2(1-k) Q_n$
		A	$k(P_n + Q_n)$
		a	$kQ_n + R_n$

Leur union au hasard conduit aux fréquences des génotypes suivantes à la génération $n + 1$:

$$P_{n+1} = k(P_n + Q_n)^2 + (1-k)P_n$$

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

$$R_{n+1} = (Q_n + R_n) (kQ_n + R_n) .$$

La fréquence de l'allèle A à la génération $n+1$ est :

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

Puisque $(1-k)R/2$ est > 0 pour $k \in [0, 1[$, et $R_n \in]0, 1]$, la fréquence de l'allèle A augmente indéfiniment. Les valeurs d'équilibre sont obtenues pour :

$P + Q = 0$ A n'existe pas dans la population ; équilibre instable ; population sexuée
 $R = 0$ l'allèle a n'existe plus à l'état homozygote, et pour que ceci soit une valeur d'équilibre il faut que a disparaisse complètement de la population

Si $k = 1$ il n'existe pas de différence entre les allèles A et a, la population est sexuée et stable, c'est le cas banal. Si $k = 0$ on retrouve la situation de l'apomixie absolue dominante.

Conclusion : S'il apparaît dans la population un allèle qui permette le développement de sacs embryonnaires non réduits en compétition partielle avec les sacs embryonnaires réduits, cet allèle se fixera dans la population qui sera homogène pour le mode de reproduction apomixie facultative et ce en absence de toute sélection défavorable à la reproduction sexuée.

Les génotypes sexués ne produisent pas le même nombre de graines que les autres (remplacement)

Le modèle précédent suppose, pour ne pas faire intervenir de sélection contre les génotypes sexués, que chaque plante produit le même nombre de graines ; l'apomixie facultative résulte d'une proportion k de sacs embryonnaires réduits meilleurs compétiteurs que les sacs non réduits.

On considère maintenant le mécanisme de remplacement, les génotypes qui ne portent pas l'allèle du développement de sacs non réduits ne produisent qu'une fraction k de graines.

Ainsi à la génération n les fréquences des génotypes sont :

AA	apomictique facultatif (1 - k) sacs non réduits, k sacs réduits	P_n
Aa	apomictique facultatif (1 - k) sacs non réduits, k sacs réduits	$2Q_n$
aa	sexué	R_n

Les fréquences des gamètes produits par cette génération sont :

Tableau V

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
A	$P_n + Q_n$	AA	$\frac{(1-k)P_n}{1-(1-k)R_n}$
a	$Q_n + R_n$	Aa	$\frac{2(1-k)Q_n}{1-(1-k)R_n}$
		A	$\frac{k(P_n + Q_n)}{1-(1-k)R_n}$
		a	$\frac{k(Q_n + R_n)}{1-(1-k)R_n}$

Par union au hasard des gamètes les fréquences des génotypes de la génération suivante sont :

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

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

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

La fréquence de l'allèle A à la génération $n + 1$ est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{P_n + Q_n}{1 - (1-k)R_n}$$

puisque $0 < 1 - (1-k)R_n < 1$ pour $k \in [0, 1[$, et $R_n \in]0, 1]$, la fréquence du gène A augmente de génération en génération. Les valeurs d'équilibre sont :

$P + Q = 0$ A n'existe pas dans la population, équilibre instable.

$R = 0$ il n'existe pas de génotype aa, et pour que ce soit une position d'équilibre il faut, en outre, que a ait complètement disparu de la population et l'équilibre est stable.

La valeur $k = 1$, sans intérêt, correspond à l'identité d'action des gènes A et a et à l'absence de stérilité.

La comparaison des deux modèles : chaque plante produit le même nombre de graines, d'une part, et les génotypes sexués ne produisent pas le même nombre de graines que les autres, d'autre part, montre que la fixation de l'allèle permettant le développement de sacs embryonnaires non réduits est comme, il fallait s'y attendre, plus rapide dans le second cas. On a en effet :

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

$$\text{Remplacement} \quad P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) \left[1 + (1-k)R_n + \sum_{i=2}^{\infty} (1-k)^i R_n^i\right].$$

Temps continu (recouvrement des générations)

Les systèmes différentiels s'obtiennent de la façon habituelle et n'apportent pas de renseignements complémentaires.

La conclusion essentielle est la suivante : lorsqu'il y a dominance de l'allèle apomictique, même en absence de sélection contre l'allèle sexué, dans le cas de l'apomixie facultative l'allèle sexué disparaît de la population alors que dans le cas de l'apomixie absolue il reste présent, avec une fréquence qui peut atteindre 1/2, à l'état hétérozygote.

Modèles à apomixie facultative récessive

Génération discontinues

Compétition

A la récessivité près les hypothèses de ce modèle sont les mêmes que celles du premier modèle du paragraphe précédent A. Les fréquences des génotypes sont, à la génération n :

SS	sexué	P_n
Ss	sexué	$2Q_n$
ss	apomictique facultatif, (1 - k) sacs embryonnaires non réduits k réduits	R_n

Les fréquences des gamètes produits sont :

Tableau VI

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
S	$P_n + Q_n$	ss	$(1 - k) R_n$
s	$Q_n + R_n$	S	$P_n + Q_n$
		s	$Q_n + k R_n$

Par union au hasard des gamètes on obtient les fréquences des génotypes à la génération suivante :

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

La fréquence du gène S est :

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

La fréquence de l'allèle S décroît à chaque génération, sauf si :

- $P + Q = 0$ équilibre stable, toute la population est homogène pour l'allèle s, l'apomixie facultative est installée,
 $R = 0$ équilibre instable ; pour qu'il y ait équilibre il faut, en outre, que l'allèle s ait complètement disparu.

Ainsi, comme dans le cas précédent, l'allèle responsable du développement de sacs embryonnaires non réduits s'établira complètement dans la population bien qu'aucun désavantage sélectif n'ait été conféré à l'allèle sexué.

Remplacement

Les génotypes sont caractérisés ainsi :

SS	donnent k sacs embryonnaires réduits	P_n
Ss	donnent k sacs embryonnaires réduits	$2Q_n$
ss	donnent (1-k) sacs embryonnaires non réduits, k sacs embryonnaires réduits	R_n

Les fréquences des gamètes produits par ces génotypes sont :

Tableau VII

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
S	$P_n + Q_n$	ss	$\frac{(1-k)R_n}{k+(1-k)R_n}$
s	$Q_n + R_n$	S	$\frac{k(P_n + Q_n)}{k+(1-k)R_n}$
		s	$\frac{k(Q_n + R_n)}{k+(1-k)R_n}$

Le terme $k+(1-k)R_n$ est un terme de normalisation égal à $R_n + k(P_n + 2Q_n)$. Les fréquences des différents génotypes à la génération (n+1) sont alors :

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

D'où la fréquence de l'allèle S à la génération (n+1) :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{k}{k+(1-k)R_n} (P_n + Q_n).$$

Puisque $(1-k)R_n > 0$ pour $R_n \in]0, 1]$, et $k \in [0, 1[$, la fréquence de l'allèle S décroît régulièrement de génération en génération. Les valeurs d'équilibre sont obtenues pour $P + Q = 0$, équilibre stable où l'allèle S a disparu de la population et $R = 0$ qui ne correspond à un équilibre (instable) que si l'allèle s n'existe pas.

La fréquence de l'allèle S dans les deux modèles sont respectivement :

Compétition $P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) (1 - \frac{1-k}{2} R_n)$

Remplacement $P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) (1 - \frac{1-k}{2} R_n + \sum_{i=2}^{\infty} (-1)^i \frac{(1-k)^i}{k^i} R_n^i).$

Pour les faibles valeurs de R_n , l'élimination de l'allèle S dans le modèle de remplacement est beaucoup plus rapide, comme il fallait s'y attendre, que dans le modèle de compétition. Le terme "faible valeur de R_n " signifie :

$\sum_{i=2}^{\infty} (-1)^i \frac{(1-k)^i}{k^i} R_n^i$ négligeable, c'est-à-dire $\frac{R_n(1-k)}{k}$ suffisamment faible pour qu'on puisse en négliger les termes d'ordre supérieur.

Temps continu (recouvrement des générations)

La considération de ces modèles qui s'établissent comme précédemment n'apportent pas de conclusions nouvelles.

Conclusions relatives aux modèles d'apomixie facultative

Dans une population d'effectif illimité, où l'union des gamètes se fait au hasard, en absence de toute sélection favorable à l'allèle responsable de l'apomixie facultative, qu'il soit dominant ou récessif, si cet allèle apparaît, il remplacera complètement l'allèle sexué et la population sera homogène pour le mode de reproduction par apomixie facultative.

L'élimination de l'allèle sexué est encore plus rapide dans le cas du remplacement des sacs réduits dégénérés par les sacs non réduits car la stérilité due à la dégénérescence des quatre cellules issues de la méiose femelle se traduit par une production de graines moindre quand l'apomixie n'a pas lieu.

L'installation de l'allèle A est très rapide lorsqu'il est rare alors que l'élimination de S est lente lorsque s est rare. Autrement dit les chances d'installation de l'apomixie facultative sont beaucoup plus élevées si l'allèle de l'apomixie facultative est dominant que s'il est récessif.

GÉNÉRALISATION - INTRODUCTION D'UNE AUTOGAMIE PARTIELLE

Les modèles décrits plus haut semblent, dans l'état actuel de nos connaissances, les plus vraisemblables pour un même niveau de simplicité. L'hypothèse de l'union au hasard des gamètes sera tout d'abord écartée et l'on étudiera l'apparition de l'allèle apomictique en régime autogame.

Cette situation est d'un point de vue évolutif a priori peu intéressante puisqu'elle met en présence deux modes de reproduction uniparentaux.

Autogamie stricte

Apomixie absolue

Si l'allèle apomictique est dominant, les fréquences des trois génotypes sont invariantes d'une génération à l'autre ; l'allèle apomictique ne peut donc pas s'installer dans une population autogame.

Si l'allèle apomictique est récessif, la population évoluera vers la constitution de deux sous-populations, l'une homozygote SS, l'autre homozygote ss, la fréquence de ces deux populations étant égale aux fréquences des allèles S et s respectivement.

Dans les deux cas, un allèle responsable de l'apomixie stricte ne se développera pas dans une population autogame où il serait apparu et, inversement, un allèle même dominant qui permet le développement d'une reproduction sexuée autogame ne pourra s'installer dans une population apomictique.

Ainsi, il est mathématiquement évident qu'en absence de pressions sélectives l'apomixie absolue et l'autogamie stricte sont deux systèmes de reproduction mutuellement exclusifs qui ne peuvent coexister, même à titre transitoire, dans une même population.

L'apomixie ne peut donc se développer qu'à partir d'une population non strictement autogame.

Apomixie facultative

Apomixie dominante

• Compétition entre sacs embryonnaires

Les fréquences des génotypes à la génération n sont :

AA	(1 - k) apomictiques, k sexués	P_n
Aa	(1 - k) apomictiques, k sexués	$2Q_n$
aa	sexués	R_n

A la génération (n + 1) on a :

$$P_{n+1} = P_n + \frac{k}{2} Q_n$$

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

$$R_{n+1} = R_n + \frac{k}{2} Q_n$$

Les génotypes sexués ne sont pas éliminés. L'installation de l'allèle permettant l'apomixie facultative ne pourra avoir lieu. Il survivra, si l'effectif est illimité, une fraction de la population apomictique de génotype AA.

• Remplacement

Les fréquences et caractéristiques des génotypes à la génération n sont :

AA	(1-k) apomictiques, k sexués	P_n
Aa	(1-k) apomictiques, k sexués	$2Q_n$
aa	k sexués	R_n

A la génération suivante, on a :

$$P_{n+1} = \left[(1-k)P_n + kP_n + \frac{k}{2} Q_n \right] \frac{1}{1 - (1-k)R_n}$$

apomixie autogamie

$$2Q_{n+1} = 2Q_n + \frac{1-k/2}{1 - (1-k)R_n} = \left[2(1-k)Q_n + kQ_n \right] \frac{1}{1 - (1-k)R_n}$$

apomixie auto-gamie

$$R_{n+1} = \left[kR_n + \frac{k}{2} Q_n \right] \frac{1}{1 - (1-k)R_n}$$

auto-gamie

La fréquence de l'allèle A est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{P_n + Q_n}{1 - (1-k)R_n}$$

Le seul équilibre stable correspond à $P + Q = 1$, l'allèle responsable de l'apomixie facultative envahira complètement la population dont le mode de reproduction passera de l'autogamie stricte à l'apomixie facultative avec autogamie quand il y a reproduction sexuée.

Apomixie récessive

• Compétition

Les fréquences et les caractéristiques des génotypes à la génération n sont :

SS	sexués	P_n
Ss	sexués	$2Q_n$
ss	(1-k) apomictiques, k sexués	R_n

A la génération (n+1) on a :

$$P_{n+1} = P_n + \frac{Q_n}{2}$$

$$2Q_{n+1} = Q_n$$

$$R_{n+1} = R_n + \frac{Q_n}{2}$$

La fréquence de S est : $P_{n+1} + Q_{n+1} = P_n + Q_n$. La fréquence de l'allèle apomictique ne varie pas mais il n'existera finalement que sous forme homozygote. Pratiquement si le gène apomixie est nouveau il ne s'installera pas dans une telle population autogame. Inversement si la population est apomictique avec autogamie, elle ne pourra évoluer vers l'autogamie stricte.

• Remplacement

Les fréquences et les caractéristiques des génotypes sont :

SS	k sexués	P_n
Ss	k sexués	$2Q_n$
ss	(1-k) apomictiques, k sexués	R_n

A la génération (n+1) on a :

$$P_{n+1} = \frac{k P_n + k Q_n / 2}{k + (1-k) R_n}$$

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

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

La fréquence de S est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{k}{k + (1-k) R_n} (P_n + Q_n).$$

La disparition de S se déroule exactement au même taux que dans la situation de l'union au hasard des gamètes ; l'accroissement des génotypes apomictiques est cependant plus rapide du fait de l'autogamie. En définitive, le mode de reproduction de la population se déplacera de l'autogamie stricte à l'apomixie facultative avec autogamie, la population étant homogène pour l'allèle responsable de l'apomixie.

Autogamie partielle

Apomixie absolue

L'autogamie partielle est définie ainsi : une fraction f des sacs embryonnaires réduits est autofécondée ; la fraction complémentaire (1-f) est pollinisée par un échantillonnage au hasard des pollens produits par l'ensemble de la population.

Apomixie dominante

Les fréquences des génotypes à la génération n sont :

AA	apomictiques	P_n
Aa	apomictiques	$2Q_n$
aa	sexués à autogamie partielle	R_n

A la génération $n+1$ on a :

$$P_{n+1} = P_n$$

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

$$R_{n+1} = \frac{1}{2} R_n \left[(1+f) - (1-f) P_n + (1-f) R_n \right] .$$

Si $f = 0$, on retrouve évidemment la situation de l'union au hasard des gamètes. La fréquence des génotypes apomictiques homozygotes est constante.

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

La position d'équilibre correspond à $R = 0$, disparition des homozygotes aa. La population sera constituée presque uniquement de Aa.

Apomixie récessive

Les fréquences des génotypes à la génération n sont :

SS	sexués, f autogames, $(1-f)$ allofécondés	P_n
Ss	sexués, f autogames, $(1-f)$ allofécondés	$2Q_n$
ss	apomictiques	R_n .

Les fréquences des génotypes à la génération $(n+1)$ seront :

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

auto- gamie
auto- gamie
allofécondation

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

autogamie
allofécondation

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

apomixie
auto- gamie
allofécondation

La fréquence de l'allèle S est :

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

L'allèle S disparaît de la population, mais moins vite que s'il n'y avait pas d'auto-gamie partielle.

Apomixie facultative

Apomixie dominante

• Compétition

Les différents génotypes et leurs caractéristiques sont :

AA	(1-k) apomictiques, k sexués dont 1-f allofécondés	P_n
Aa	(1-k) apomictiques, k sexués dont 1-f allofécondés	$2Q_n$
aa	tous sexués dont f autofécondés 1-f allofécondés	R_n

Les fréquences des différents génotypes à la génération (n+1) sont :

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

apomictiques sexués sexués sexués
 autofécondés autofécondés allofécondés
 de AA de Aa

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

apomictiques auto- sacs embryonnaires réduits A sacs embryonnaires réduits a
 fécondés fécondés par pollen a fécondés par pollen A

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

auto- allofécondés
 fécondés

La fréquence de l'allèle A est :

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

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

Cette expression résume toutes les situations de l'apomixie dominante où les génotypes sexués ne sont pas défavorisés pour leur nombre de descendants (compétition entre sacs embryonnaires).

L'allèle A s'installera complètement dans la population sauf si $f = 1$, autogamie stricte. (La situation $k = 1$ correspond à l'absence d'apomixie). L'établissement de A est ralenti quand le taux d'autogamie augmente ou/et quand le taux de sacs sexués en apomixie facultative croît.

• Remplacement

Les différents génotypes et leurs caractéristiques sont :

AA	(1-k) apomictiques, k 1-f allofécondés	P_n
Aa	(1-k) apomictiques, k 1-f allofécondés	$2Q_n$
aa	k sexués dont f 1-f allofécondés	R_n

La génération (n+1) est constituée comme suit :

$$P_{n+1} = \frac{(1-k)P_n + kfP_n + kfQ_n/2 + k(1-f)(P_n + Q_n)^2}{1 - (1-k)R_n}$$

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

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

La fréquence de l'allèle A devient :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{(P_n + Q_n) [1 - k + kf + k(1-f)]}{1 - (1-k)R_n}$$

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = (P_n + Q_n) \frac{1}{1 - (1-k)R_n}$$

Cette expression générale montre que la fréquence de l'allèle A augmente indépendamment du taux d'autogamie, même l'autogamie stricte sera éliminée et remplacée par l'apomixie facultative avec autogamie.

Apomixie récessive

• Compétition

Les différents génotypes et leurs caractéristiques sont :

SS	tous sexués f 1-f allofécondés (union au hasard des gamètes)	P_n
Ss	tous sexués f 1-f allofécondés (union au hasard des gamètes)	$2Q_n$
ss	(1-k) apomictiques, k 1-f allofécondés (union au hasard des gamètes)	R_n

A la génération suivante, les fréquences des génotypes sont :

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= \underset{\substack{\text{autogamie} \\ \text{de SS}}}{f P_n} + \underset{\text{allogamie}}{(1-f) (P_n + Q_n)^2} + \underset{\substack{\text{autogamie} \\ \text{de Ss}}}{\frac{f}{2} Q_n} \\
 2Q_{n+1} &= \underset{\substack{\text{autogamie} \\ \text{de Ss}}}{f Q_n} + \underset{\substack{\text{allogamie sacs S} \\ \text{par pollen s}}}{(1-f) (P_n + Q_n) (Q_n + R_n)} + \underset{\text{sacs s par pollen S}}{(1-f) (Q_n + k R_n) (P_n + Q_n)} \\
 R_{n+1} &= \underset{\text{apomictiques}}{(1-k) R_n} + \underset{\text{auto-gamie ss}}{k f R_n} + \underset{\substack{\text{allogamie sacs s} \\ \text{par pollen s}}}{(1-f) (Q_n + R_n) (Q_n + k R_n)} + \underset{\substack{\text{autogamie} \\ \text{Ss}}}{\frac{f}{2} Q_n}
 \end{aligned}$$

La fréquence de l'allèle S est donc :

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} + Q_{n+1} &= f(P_n + Q_n) + (1-f) (P_n + Q_n) \left(\frac{Q_n + R_n + Q_n + k R_n}{2} + P_n + Q_n \right) \\
 &= (P_n + Q_n) \left[f + (1-f) \left(1 - \frac{(1-k)}{2} R_n \right) \right] \\
 P_{n+1} + Q_{n+1} &= (P_n + Q_n) \left[1 - \frac{(1-f)(1-k)}{2} R_n \right]
 \end{aligned}$$

L'allèle S disparaît de la population sauf si l'autogamie est absolue, $f = 1$. L'élimination de S est d'autant plus rapide que le taux d'allogamie $(1-f)$ et le taux d'apomixie $(1-k)$ sont plus élevés. L'élimination est lente au départ puisque R_n est très faible.

• Remplacement

Les différents génotypes et leurs caractéristiques sont :

SS	k sexués	$1-f$ autofécondés	$1-f$ allofécondés (union au hasard des gamètes)	P_n
Ss	k sexués	f autofécondés	$1-f$ allofécondés (union au hasard des gamètes)	$2Q_n$
ss	$(1-k)$ apomictiques,	k sexués dont f autofécondés	$1-f$ allofécondés (union au hasard des gamètes)	R_n

A la génération suivante les fréquences des génotypes sont :

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= \frac{\underset{\text{autogamie SS}}{k f P_n} + \underset{\text{allogamie}}{k(1-f) (P_n + Q_n)^2} + \underset{\text{autogamie Ss}}{k f Q_n / 2}}{k + (1-k) R_n} \\
 2Q_{n+1} &= \frac{\underset{\text{autogamie Ss}}{k f Q_n} + \underset{\text{allogamie}}{2k(1-f) (P_n + Q_n) (Q_n + R_n)}}{k + (1-k) R_n}
 \end{aligned}$$

$$R_{n+1} = \frac{(1-k)R_n + kfR_n + \cdot kfQ_n/2 + k(1-f)(Q_n + R_n)^2}{k + (1-k)R_n}$$

La fréquence de l'allèle S est donc :

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

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{k}{k + (1-k)R_n} (P_n + Q_n)$$

L'élimination de S a lieu indépendamment du taux d'autogamie. Pour R_n faible, et une valeur de k pas très voisine de 0, en négligeant les termes en R_n^i à partir de $i = 2$ compris,

$$P_{n+1} + Q_{n+1} \approx (P_n + Q_n) \left(1 - \frac{1-k}{k} R_n\right).$$

L'élimination commence lentement et est d'autant plus rapide que k est faible. Elle est beaucoup plus rapide que dans le cas précédent (le coefficient de proportionnalité de décroissance en fonction de R_n est multiplié par $2/k(1-f) > 2$).

Ces derniers modèles très généraux décrivent tous les cas particuliers analysés précédemment. Les résultats en seront résumés dans le tableau suivant où le devenir de la population sera déterminé en supposant que l'allèle apomictique est apparu avec une fréquence faible (le génotype dominant, presque unique, est indiqué).

Conclusions relatives aux modèles d'apomixie tenant compte de l'autogamie

Les deux paramètres k (taux de reproduction sexuée) et f (taux d'autofécondation) permettent d'entrer dans le tableau VIII subdivisé par les deux catégories d'apomixie (compétition et remplacement).

L'apomixie par remplacement implique un désavantage sélectif de la sexualité et n'a de sens que si k diffère de 0 ($k = 0$ correspond à l'absence initiale de reproduction sexuée). Dans cette situation biologique, la population évoluera toujours vers la fixation complète (à l'état homozygote) de l'apomixie.

L'apomixie par compétition présente une diversité plus riche d'évolutions :

- en autogamie stricte, l'apomixie ne s'installera jamais ;
- dans tous les autres cas, la population deviendra homogène pour le mode de reproduction apomictique, l'allèle sexué étant complètement éliminé sauf pour l'apomixie stricte dominante où il se maintiendra indéfiniment avec la fréquence 1/2 à l'état hétérozygote.

TABLEAU VIII

		Allogamie f = 0	Autogamie partielle f	Autogamie stricte f = 1
Apomixie par compétition de sacs réduits et non réduits	dominante k=0	Aa	Aa	aa
	A k	AA	AA	aa
	récessive k=0	ss	ss	SS
	s k	ss	ss	SS
Apomixie par remplacement des cellules réduites dégénérées	dominante k=0			
	A k	AA	AA	AA
	récessive k=0			
	s k	ss	ss	ss

RELATIONS INTERALLÉLIQUES AUTRES QUE DOMINANCE ET RÉCESSIVITÉ

En supposant que l'alternative apomixie-sexualité soit sous contrôle génique, on ne voit pas bien les raisons pour lesquelles l'un ou l'autre des allèles ne serait pas dominant, puisque le phénomène biologique est : possibilité ou non de formation de sacs embryonnaires non réduits.

Cependant, dans le cas où deux allèles interviendraient primitivement, l'évolution pourrait conduire à la réalisation d'un supergène dont l'état hétérozygote seul déterminerait l'une ou l'autre alternative.

Apomixie facultative déterminée à l'état hétérozygote

Compétition

Les fréquences et les caractéristiques des génotypes sont les suivantes :

AA sexués	P_n
Aa (1-k) apomictiques, k sexués	$2Q_n$
aa sexués	R_n

On suppose l'union au hasard des gamètes. Les gamètes sont produits avec les fréquences suivantes :

Tableau IX

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
A	$P_n + Q_n$	A	$P_n + kQ_n$
a	$Q_n + R_n$	a	$R_n + kQ_n$
		Aa	$2(1-k)Q_n$

Les fréquences des génotypes à la génération (n+1) sont alors :

$$P_{n+1} = (P_n + Q_n) (P_n + kQ_n)$$

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

$$R_{n+1} = (R_n + Q_n) (R_n + kQ_n).$$

On peut écrire $2Q_{n+1}$ sous la forme :

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

Les conditions d'équilibre, $Q_{n+1} = Q_n$ imposent

$$Q_n(1-k-2Q_n) + 2P_n R_n = 0.$$

[1]

On voit que lorsque Q_n augmente, $P_n R_n$ décroît. Il existe donc une certaine valeur Q telle que $(1-k) - 2Q < 0$, soit $Q > (1-k)/2$, et telle que $2P_n R_n < Q(1-k-2Q)$ du fait de l'évolution inverse de Q_n et $P_n R_n$, puisque $P_n R_n$ tend vers 0.

Calculons cette valeur Q dans le cas symétrique où $P = R = (1-2Q)/2$. L'équation devient :

$$Q(1-k-2Q) + \frac{(1-2Q)^2}{2} = 0,$$

soit :

$$Q = \frac{1}{2(1+k)}$$

valeur supérieure, effectivement, à $(1-k)/2$. Il existe une certaine fréquence d'équilibre $2Q = 1/(1+k)$ des génotypes apomictiques, la fréquence des génotypes sexués étant $k/(1+k)$. Ainsi la population soumise à ce régime d'apomixie facultative sera en permanence constituée de génotypes sexués et apomictiques. La proportion des génotypes sexués étant à l'équilibre inférieure au taux k de production de sacs réduits en régime d'apomixie facultative.

Cette position d'équilibre est stable ; les autres positions d'équilibre sont réalisées par l'absence de l'un ou l'autre des allèles, la population étant alors totalement sexuée.

Si l'apomixie est absolue, $k = 0$, la population sera uniforme pour le génotype apomictique Aa .

Remplacement

Les fréquences des génotypes et leurs caractéristiques sont :

AA	k sexués	P_n
Aa	(1-k) apomictiques, k sexués	$2Q_n$
aa	k sexués	R_n .

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

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

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

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

Bien entendu une valeur d'équilibre intermédiaire est atteinte.

Le seul intérêt des modèles, compétition et remplacement dans le cas d'apomixie facultative déterminée à l'état hétérozygote, est de démontrer que la population n'évolue pas pour éliminer l'un des deux allèles et revenir ainsi à la sexualité mais, au contraire, évoluera vers une composition stable où il existera à la fois des individus entièrement sexués et des individus à apomixie facultative.

Sexualité déterminée par l'état hétérozygote

Compétition

Les fréquences des génotypes et leurs caractéristiques sont :

AA	(1-k) apomictiques, k sexués	P_n
Aa	sexués	$2Q_n$
aa	(1-k) apomictiques, k sexués	R_n

En supposant l'union au hasard des gamètes, la fréquence des génotypes à la génération suivante est :

$$P_{n+1} = (1-k) P_n + (k P_n + Q_n) (P_n + Q_n)$$

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

$$R_{n+1} = (1-k) R_n + k (R_n + Q_n) (P_n + Q_n).$$

En supposant à l'équilibre l'égalité de P et R, cas symétrique, $2Q = k/(1+k)$ le génotype sexué ne disparaît pas complètement ; il est d'autant plus rare que le taux de sexualité k est plus faible. Cependant, dans la population les génotypes sexués et apomictiques facultatifs coexisteront. La fréquence des génotypes sexués est la même que dans le cas du modèle compétition, apomixie facultative déterminée à l'état hétérozygote.

Selon les modèles de compétition (apomixie facultative ou sexualité déterminée par l'état hétérozygote) si $k = 1/4$ (valeur moyenne observée cytologiquement), à l'équilibre la population comprendra $1/5$ de génotypes sexués pour $4/5$ de génotypes apomictiques facultatifs. Des génotypes entièrement sexués ne peuvent être obtenus dans des populations en équilibre que si l'hétérozygotie correspond à un état reproductif particulier (apomixie facultative, ou sexualité). Cette situation exceptée, des individus entièrement sexués ne pourront être obtenus par prospection dans des populations naturelles que si l'apparition de l'apomixie est récente, en cours d'installation (polymorphisme transitoire pour la sexualité).

EFFETS DE LA LIMITATION DES EFFECTIFS DE LA POPULATION

Dans tous les modèles analysés, l'analyse déterministe ne répond pas à la question suivante : quelles sont les chances d'installation de l'apomixie pour une population d'effectif N . Nous avons vu qu'elles sont probablement plus élevées si l'apomixie est dominante mais il est particulièrement intéressant de pouvoir les évaluer. C'est le but de modèles probabilistes qui seront étudiés ultérieurement (dans des cas simples).

Si la population est limitée, dans la situation hétérozygote, du fait des hasards successifs lors de la constitution de la descendance, un allèle sera perdu et donc la population sera homogène sexuée ou homogène apomictique.

ÉVOLUTION D'UN MODIFICATEUR DU TAUX DE SEXUALITÉ

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 :

$K_1 K_1$	$1 - (k - \alpha)$ apomictiques,	$k - \alpha$	sexués	P_n
$K_1 K_2$	$1 - k$ apomictiques,	k	sexués	$2Q_n$
$K_2 K_2$	$1 - (k + \alpha)$ apomictiques,	$k + \alpha$	sexués	R_n

Le paramètre α , 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	$K_1 K_1$	$(1 - k) P_n + \alpha P_n$
	$K_1 K_2$	$2 (1 - k) Q_n$
	$K_2 K_2$	$(1 - k) R_n - \alpha R_n$
	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 :

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

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

$$R_{n+1} = 1 - (k + \alpha) R_n + k (Q_n + R_n)^2 + \alpha R_n (Q_n + R_n).$$

La fréquence de l'allèle K_1 est :

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

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

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

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

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

$$\Delta p = \frac{\alpha}{2} pq$$

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 :

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

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

Si l'allèle K_1 est dominant, la situation est analogue, $\Delta p = \alpha p_n q_n$.

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.

CONCLUSIONS

L'évolution des populations, en dehors de toute pression sélective, a lieu généralement sans modification des fréquences géniques, les cas d'homogamie phénotypique négative mis à part. Une nouvelle exception étudiée ici est liée à l'apparition de facteurs géniques qui perturbent le mode de reproduction en rendant possible une multiplication asexuée alternative de la sexualité normale.

Les analyses de ce chapitre montrent que l'apomixie, contrôlée par un gène, éliminera toujours la sexualité au niveau phénotypique sauf dans deux situations exceptionnelles :

- . le mode de reproduction sexué initial est l'autogamie stricte (l'apomixie ne s'installera pas) ;
- . l'une des formes (sexuée ou apomictique) est déterminée par l'état hétérozygote (l'apomixie et la sexualité coexisteront dans la même population).

En dehors de cette dernière situation (et dans le cadre des déterminismes étudiés) on ne peut espérer retrouver des formes sexuées dans les populations d'espèces à apomixie prédominante que si leur élimination (non sélective) n'est pas intégralement réalisée - ce polymorphisme étant alors transitoire - ou si un mécanisme externe tend à préserver préférentiellement les populations où l'apomixie n'est pas apparue, ce qu'une étude ultérieure analysera.

La phase critique d'installation de l'apomixie (fréquence encore rare de l'allèle correspondant) est beaucoup plus étendue dans le cas d'un allèle récessif, de sorte qu'en absence de toute raison a priori pour que l'effet génique paraisse récessif ou dominant, on peut s'attendre à ce que les apomixies contrôlées génétiquement soient dans leur majorité dominantes.

Un taux d'apomixie facultative établi peut toujours être ultérieurement déplacé par accumulation de modificateurs. Ceux-ci, qu'ils agissent ou non additivement, se fixeront à l'état homozygote et auront pour conséquence la diminution du taux de sexualité. L'apomixie facultative tend toujours à être déplacée vers les faibles taux de reproduction sexuée. Ainsi un phénomène primaire (fréquence d'échec de la méiose) permettant encore un taux de 25% de sexualité peut finalement n'en exprimer que 2% du fait de l'intervention de modificateurs agissant sur des caractéristiques biologiques différentes et incapables seules de justifier l'apparition de l'apomixie.

Enfin, en régime d'apomixie facultative, on ne peut attendre des plantes issues du faible taux de reproduction sexuée qu'elles possèdent un génotype sexué puisque, avec ce mode de reproduction, l'apomixie est fixée à l'état homozygote dans la population.

Ces faits établis, il reste à étudier les possibilités évolutives des populations ayant acquis l'apomixie. Le chapitre suivant étudie l'évolution des valeurs adaptatives pour différents modes de reproduction. Une étude ultérieure (en préparation) abordera l'analyse comparée des valeurs sélectives externes de populations panmictiques et apomictiques à l'aide du concept de coût de la sélection naturelle.

2

Évolution de la valeur adaptative suivant les différents modes de reproduction - Théorèmes de la sélection naturelle

Les modèles précédents traitaient de populations situées dans un environnement stable, sans pressions sélectives, où la seule variation génétique concernait les allèles responsables de l'apomixie ou de la sexualité.

Dans la quasitotalité des cas, l'apomixie absolue ou facultative s'implante intégralement dans la population, même si l'apomixie facultative résulte d'une compétition entre sacs réduits et non réduits (pas de sélection a priori contre l'allèle sexué).

Bien entendu, le maintien de la reproduction sexuée pourrait résulter d'un effet sélectif pleiotropique défavorable de l'allèle apomictique qui empêcherait ainsi son développement. L'allèle apomictique pourrait également ne se manifester qu'en présence de modificateurs eux-mêmes défavorables par d'autres de leurs manifestations.

Toutes ces hypothèses, même s'il arrive qu'elles soient vérifiées, nous écartent du problème évolutif central qui est le suivant : une population, variable génétiquement, est située dans un milieu lui-même spatialement et temporellement structuré et variable, quel sera son comportement évolutif si son mode de reproduction est apomictique ?

RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

Modification de la loi de Hardy-Weinberg en régime d'apomixie facultative

Soit une population homogène pour le mode de reproduction par apomixie facultative ; chaque individu produit une fraction $(1-k)$ de descendants à partir d'une oosphère non réduite, et une fraction k à partir d'une oosphère réduite subissant une fécondation normale. On étudie les fréquences de deux allèles x et y d'un même locus, en absence de pression sélective dans une population d'effectif illimité où la fécondation lorsqu'elle a lieu résulte de l'union au hasard des gamètes.

Génération discontinues

Les caractéristiques et les fréquences des différents génotypes sont :

xx	$(1-k)$	sacs embryonnaires non réduits, k réduits	P_n
xy	$(1-k)$	sacs embryonnaires non réduits, k réduits	$2Q_n$
yy	$(1-k)$	sacs embryonnaires non réduits, k réduits	R_n

Les fréquences des gamètes sont :

Gamètes mâles	Fréquence	Gamètes femelles	Fréquence
x	$P_n + Q_n$	xx	$(1-k)P_n$
y	$Q_n + R_n$	xy	$2(1-k)Q_n$
		yy	$(1-k)R_n$
		x	$k(P_n + Q_n)$
		y	$k(Q_n + R_n)$

Les fréquences des génotypes à la génération suivante sont :

$$P_{n+1} = (1-k)P_n + k(P_n + Q_n)^2$$

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

$$R_{n+1} = (1-k)R_n + k(Q_n + R_n)^2$$

La fréquence de l'allèle x est :

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

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = P_n + Q_n$$

Ainsi les fréquences alléliques sont stables. On pose $P+Q = p$ et $Q+R = q$, fréquences respectives de x et y .

Les fréquences des génotypes peuvent être alors écrites sous la forme :

$$[1] \quad \begin{cases} P_{n+1} = (1-k) P_n + kp^2 \\ 2Q_{n+1} = 2(1-k) Q_n + 2k pq \\ R_{n+1} = (1-k) R_n + kq^2 \end{cases}$$

Les fréquences génotypiques seront en équilibre si :

$P = (1-k) P + kp^2$ ou, $P = p^2$ et $2Q = 2pq$, $R = q^2$. Les fréquences d'équilibre sont donc celles de la loi de Hardy-Weinberg. La résolution des équations de récurrence [1] permet d'obtenir la loi d'évolution des fréquences génotypiques :

$$P_{n+1} - p^2 = (1-k) (P_n - p^2).$$

Posons $\Delta P_n = P_n - p^2$

$$[2] \quad \Delta P_{n+1} = (1-k) \Delta P_n,$$

d'où $\Delta P_n = (1-k)^n \Delta P_0$ avec $\Delta P_0 = P_0 - p^2$

$$P_n = (1-k)^n P_0 + p^2 [1 - (1-k)^n].$$

La population tend asymptotiquement vers les fréquences génotypiques de la loi de Hardy-Weinberg et non en une seule génération comme pour une population panmictique.

La même expression est valable pour Q_n et R_n .

L'écart par rapport aux fréquences génotypiques à l'équilibre est une caractéristique importante dont nous aurons besoin ultérieurement. Nous utiliserons la notation suivante : $P_{xy} = P_{yx} = Q_n$; $P_{xx} = P_n$; $P_{yy} = R_n$. L'écart sera mesuré par θ_{ij} où i et j désignent x ou y et pourraient désigner n'importe quel allèle d'une série multiallélique. θ est tel que :

$$P_{xx} = \theta_{xx} P_x^2$$

où P est la fréquence de l'allèle x ; de même

$$P_{xy} = \theta_{xy} P_x P_y.$$

De l'expression [2] on tire :

$$\theta_{n,xx} - 1 = (1-k) (\theta_{n-1,xx} - 1)$$

$$\theta_{n,xx} - 1 = (1-k)^n (\theta_{0,xx} - 1)$$

$$\theta_{n,xx} = (1-k)^n \theta_{0,xx} + 1 - (1-k)^n.$$

$\theta_{n,xx}$ tend effectivement vers 1 (valeur en panmixie) quand n augmente indéfiniment.

Temps continu (recouvrement des générations)

Les hypothèses fondamentales sont inchangées ; les génotypes ont les mêmes caractéristiques.

A l'instant t les fréquences sont :

$$\begin{array}{ll} xx & P(t) \\ xy & 2Q(t) \\ yy & R(t) \end{array}$$

Dans l'intervalle de temps $(t, t+dt)$ il meurt une fraction dt de la population, chaque génotype disparaît proportionnellement à sa fréquence à l'instant t (pas de sélection) et il réapparaît proportionnellement aux fréquences obtenues par l'union au hasard des gamètes comme dans le modèle précédent. On obtient :

[3]
$$P(t+dt) = P(t) (1-dt) + (1-k) P(t) dt + k [P(t) + Q(t)]^2 dt$$
, et les équations analogues pour les fréquences des autres génotypes. On vérifie que $P(t+dt) + Q(t+dt) = P(t) + Q(t) = p$ et l'équation [3] devient à l'aide du raisonnement habituel :

$$\frac{dP(t)}{dt} = k [p^2 - P(t)] .$$

[4] D'où :

$$P(t) = p^2 + C e^{-kt} ,$$

où C est une constante. $P(t)$ tend vers p^2 quand t tend vers l'infini. A l'instant origine, $P(0) = P_0$ et [4] devient

[5]
$$P(t) = p^2 (1 - e^{-kt}) + P_0 e^{-kt} .$$

On définit les paramètres θ_{ij} comme précédemment.

$$P(t) = \theta_{xx}(t) p^2 .$$

De [5] on tire :

$$\theta_{xx}(t) p^2 = p^2 = p^2 (1 - e^{-kt}) + \theta_{xx}(0) p^2 e^{-kt}$$

$$\theta_{xx}(t) = (1 - e^{-kt}) + \theta_{0,xx} e^{-kt}$$

[6]
$$\theta_{xx}(t) = 1 + e^{-kt} (\theta_{0,xx} - 1) .$$

Théoriquement l'équilibre panmictique n'est jamais atteint et les analyses de la sélection qui utilisent l'hypothèse des fréquences de la panmixie sont impraticables, sauf à titre d'approximations.

Dans les conditions naturelles, la stabilité du milieu et l'effectif illimité des populations ne sont probablement pas vérifiées assez longtemps pour que cette approximation soit satisfaisante.

Apomixie facultative en autogamie partielle, absence de sélection

Les caractéristiques des génotypes et leurs fréquences sont les suivantes :

xx	(1-k)	sacs embryonnaires non réduits		P_n
	k	sacs embryonnaires réduits dont	f autofécondés	
			1-f allopollinisés	
xy	(1-k)	sacs embryonnaires non réduits		$2Q_n$
	k	sacs embryonnaires réduits dont	f autofécondés	
			1-f allopollinisés	
yy	(1-k)	sacs embryonnaires non réduits		R_n
	k	sacs embryonnaires réduits dont	f autofécondés	
			1-f allopollinisés	

Aux restrictions d'autogamie près les hypothèses sont les mêmes que précédemment ; la fréquence des génotypes à la génération suivante est :

$$P_{n+1} = (1-k)P_n + \underset{\substack{\text{apomixie} \\ \text{fécondation} \\ \text{de xx}}}{kf} P_n + \underset{\substack{\text{auto-} \\ \text{fécondation} \\ \text{de xy}}}{\frac{kf}{2}} Q_n + \underset{\substack{\text{allopollinisation des sacs} \\ \text{réduits x par pollen x.}}}{k(1-f)} (P_n + Q_n)^2$$

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

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

La fréquence de l'allèle x est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = P_n + Q_n = p, \quad Q_n + R_n = q$$

constante indépendante des générations. Les fréquences des génotypes s'écrivent alors :

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

$$2Q_{n+1} = 2Q_n (1-k + \frac{kf}{2}) + 2k(1-f)pq$$

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

Cherchons s'il existe une valeur d'équilibre des fréquences génotypiques. Soit Q la fréquence d'équilibre des hétérozygotes xy. On doit avoir :

$$2Q = 2Q (1-k + \frac{kf}{2}) + 2k(1-f)pq,$$

soit,

$$2Q = 2 \frac{1-f}{1-f/2} pq.$$

Si $f = 0$ (union au hasard des gamètes) on retrouve bien les résultats du modèle précédent ;

Si $f = 1$, autogamie stricte les hétérozygotes disparaissent. La fréquence d'équilibre des hétérozygotes est indépendante de k taux de reproduction sexuée dans l'apomixie facultative. Les fréquences d'équilibre des homozygotes sont respectivement :

$$P = \frac{1-f}{1-f/2} p^2 + \frac{f}{2(1-f/2)} p$$

$$R = \frac{1-f}{1-f/2} q^2 + \frac{f}{2(1-f/2)} q.$$

L'évolution vers l'équilibre est décrite par l'équation de récurrence suivante :

$$Q_{n+1} - \frac{1-f}{1-f/2} pq = (1-k + \frac{kf}{2}) (Q_n - \frac{1-f}{1-f/2} pq).$$

Soit, en posant $\Delta Q_n = Q_n - \frac{1-f}{1-f/2} pq,$

$$\Delta Q_n = \left[1 - k \left(1 - \frac{f}{2}\right)\right]^n \Delta Q_0,$$

d'où $Q_n = \left[1 - k \left(1 - \frac{f}{2}\right)\right]^n Q_0 + \frac{1-f}{1-f/2} pq \left\{1 - \left[1 - k \left(1 - \frac{f}{2}\right)\right]^n\right\}$

L'évolution vers la valeur d'équilibre est d'autant plus rapide que k est plus faible.

En situation d'autogamie absolue associée à l'apomixie facultative ($f = 1$) on a :

$$Q_{n+1} = \left(1 - \frac{k}{2}\right)^{n+1} Q_0.$$

Si $k = 0$, $Q_{n+1} = Q_0$ les fréquences génotypiques sont invariantes en apomixie stricte; si $k = 1$, $Q_{n+1} = (1/2)^{n+1} Q_0$, formule classique de l'autogamie.

Ainsi, l'apomixie facultative agit par rapport à une population panmictique comme le linkage en empêchant l'établissement immédiat des fréquences d'équilibre caractérisées par l'association au hasard non seulement des gamètes mais également des gènes. Ceci est dû au maintien en association de deux allèles d'un même locus dans certains gamètes femelles (les gamètes non réduits). Le paramètre θ traduit cette survivance de la même façon que le paramètre D du déséquilibre du linkage traduit la survivance de certaines associations entre loci dans les gamètes.

On sait que l'introduction d'une valeur non nulle de D complique singulièrement l'étude de l'évolution des populations lorsque la valeur sélective dépend de plus de deux loci. En particulier, le principe selon lequel une population évoluerait de façon à rendre maximum sa valeur adaptative n'est plus acceptable et ne permet même pas de définir rigoureusement les valeurs pour lesquelles la population est en équilibre dès qu'il y a épistasie. Des difficultés analogues apparaîtront en étudiant l'évolution des populations apomictiques et aucun des principes ou théorèmes habituels à la génétique des populations ne pourra a priori être tenu pour acquis.

THÉORÈMES DE LA SÉLECTION NATURELLE

Valeurs sélectives

Lorsqu'on étudie des modèles à générations discontinues, la valeur adaptative (ou valeur sélective) d'un génotype donné est définie comme le nombre moyen de descendants qui atteignent le même stade de développement que ce génotype dans la génération suivante. On désignera par w cette valeur, produit de la fertilité par la fécondité de ce génotype.

La valeur adaptative moyenne de la population, \bar{w} , est la moyenne des valeurs sélectives des divers génotypes qui composent cette population. Si P_i est la fréquence du génotype i et w_i sa valeur sélective, \bar{w} est définie par :

$$\bar{w} = \sum_i w_i P_i$$

La signification de \bar{w} pour la population est importante puisqu'elle va définir l'évolution de son effectif. Il convient dans toute l'analyse qui suivra de bien séparer les deux situations théoriques suivantes :

1 - l'effectif de la population est considéré comme illimité ou constant ; les valeurs w_i ne sont responsables que des modifications des fréquences relatives des différents génotypes de la population et ne modifient en rien la population dans son ensemble à l'intérieur de la niche écologique qu'elle occupe.

2 - l'effectif de la population est à chaque instant une valeur bien définie et \bar{w} détermine les variations de cet effectif. Cette valeur définira donc le rôle de la population dans l'écosystème et son devenir. Dans ce dernier cas, la décroissance de la fréquence relative d'un génotype ne signifiera pas forcément son élimination, si la population est dans son ensemble en expansion.

Ainsi que l'a montré FELLER (1966, 1967), un accroissement en valeur adaptative n'implique pas forcément un accroissement de l'effectif final de la population. Ceci complique singulièrement la comparaison de deux populations dont le mode de reproduction est apomictique ou sexué puisque le critère accroissement de valeur adaptative ne recouvre pas l'expansion réelle de la population dans un environnement donné. Ce point sera abordé dans un autre travail, les remarques précédentes n'étant destinées qu'à préciser les définitions.

Si \bar{w}_n est la valeur adaptative moyenne à la génération n d'une population dont l'effectif est N_n , l'effectif de la population à la génération suivante sera :

$$N_{n+1} = \bar{w}_n N_n.$$

On voit ainsi qu'en fonction des valeurs adaptatives moyennes à chaque génération,

$$N_{n+1} = \bar{w}_n \bar{w}_{n-1} \dots \bar{w}_0 N_0,$$

il est possible d'obtenir l'effectif de la population en fonction de son effectif à la génération 0 au moment où le processus évolutif qui conduit à la variation de la valeur adaptative a commencé. Les valeurs prises par les éléments de la suite $\bar{w}_0, \bar{w}_1, \dots, \bar{w}_n$ permettront de définir si la population est constamment croissante, décroissante ou stationnaire, et sa valeur d'équilibre N_∞ / si elle existe. L'accroissement de la population entre la génération n et $n+1$ est :

$$N_{n+1} - N_n = (\bar{w}_n - 1) N_n,$$

la décroissance de la population a lieu si $\bar{w}_n - 1 < 0$.

Lorsqu'on étudie des modèles pour lesquels les générations se recouvrent, paramètre temps continu, on utilise "le paramètre malthusien", m , défini comme la racine de l'équation :

$$\int_0^\infty e^{-mx} l_x b_x dx = 1$$

où l_x est la proportion de la population qui survit jusqu'à l'âge x et b_x est le taux de natalité à l'âge x . Approximativement, la population caractérisée par le paramètre m augmentera ou diminuera au taux de e^m par génération. Cette dernière signification de m n'est parfaitement acceptable qu'en absence de facteurs de régulation de l'effectif dépendants de la densité de la

population, et si la population a une distribution d'âge stable. Dans ce cas, m est approximativement égal à $B - D$ où B est le taux de natalité instantané et D le taux de mortalité instantané. A chaque génotype i correspond une valeur $m_i = B_i - D_i$. La moyenne de m_i calculée sur l'ensemble de la population définira le paramètre malthusien m , indice de la variation d'effectif de la population étudiée. m est donc dans ce cas la mesure de la valeur adaptative de la population lorsque les générations se recouvrent, analogue à \bar{w} (approximativement m est équivalent à $\log \bar{w}$).

Évolution des fréquences génotypiques d'une population strictement apomictique

Considérons une population homogène pour le mode de reproduction par apomixie absolue. A la génération n les fréquences des génotypes et leurs valeurs adaptatives sont :

génotypes	fréquences	valeurs adaptatives
xx	P_n	w_1
xy	$2Q_n$	w_2
yy	R_n	w_3

La valeur adaptative moyenne de la population est :

$$\bar{w} = w_1 P_n + 2 w_2 Q_n + w_3 R_n,$$

et les fréquences des divers génotypes à la génération suivante seront :

$$P_{n+1} = \frac{w_1 P_n}{\bar{w}}$$

$$Q_{n+1} = \frac{2w_2 Q_n}{\bar{w}}$$

$$R_{n+1} = \frac{w_3 R_n}{\bar{w}}$$

La fréquence de l'allèle x sera :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{w_1 P_n + w_2 Q_n}{\bar{w}}$$

et son accroissement entre la génération n et la génération $n+1$ sera :

$$\Delta(P_n + Q_n) = \frac{P_n (w_1 - 1) + Q_n (w_2 - 1)}{\bar{w}}$$

L'étude de l'équilibre de la fréquence d'un allèle n'est, dans ce cas, pas un paramètre intéressant pour la population qui pratiquement se comporte comme un ensemble de sous-populations (chacune correspondant à un génotype) en compétition.

Dans ces conditions la valeur adaptative propre de chaque génotype ne peut être considérée comme une constante même si l'environnement de la population est stable, elle dépendra de la fréquence des divers génotypes qui constituent la population avec lesquels il entre en compétition pour l'exploitation d'un même milieu. Cette compétition est d'autant plus forte que les génotypes sont plus voisins.

L'analyse mathématique de ce problème est déjà classique, il s'agit des travaux de HALDANE, LOTKA, VOLTERRA et KOSTITZIN pour l'analyse déterministe. Diverses analyses probabilistes ont été réalisées par BARTLETT et LESLIE.

Analyse de Haldane (1924)

On suppose que la population est constituée uniquement de deux phénotypes (A) et (a). A la génération n la fréquence des (A) relativement aux (a) est u_n , celle des (a) est 1. On ne s'intéresse donc qu'aux fréquences relatives des deux phénotypes. Les valeurs sélectives des deux génotypes sont dans le rapport 1 pour (A) à $(1-k)$ pour (a). A la génération suivante on aura :

$$u_{n+1} = \frac{u_n}{1-k},$$

et si u_0 désigne le rapport à la génération 0 des fréquences des phénotypes (A) et (a)

$$u_n = (1-k)^{-n} u_0.$$

La proportion des phénotypes (a) relativement à la population totale est désignée par y_n dans la n ème génération. Alors

$$y_n = \frac{1}{1 + u_n} = \frac{1}{1 + (1-k)^{-n} u_0}$$

$$y_n = \frac{y_0}{y_0 + (1-k)^{-n} (1 - y_0)}$$

Ainsi y_n tend vers 0 quand n augmente indéfiniment et la proportion des phénotypes (a) tend vers 0, si k est positif. Si k est faible, cas d'une sélection très lente,

$$y_n = \frac{1}{1 + ekn}$$

Pratiquement, quel que soit le nombre de phénotypes en présence, une différence sélective entre les phénotypes aura pour conséquence l'établissement du phénotype le mieux adapté aux dépens des autres. Si l'environnement est stable et homogène la population sera monomorphe.

FELLER (1967) a repris cette analyse en étudiant les variations d'effectifs de la population. Si m_A et m_a désignent les valeurs adaptatives de chacune des sous-populations de phénotypes (A) et (a) respectivement,

$$\frac{m_a}{m_A} = 1 - k.$$

Les effectifs des deux sous-populations sont à la génération n :

$$N_{A,n} = N_{A,0} m_A^n \quad \text{et} \quad N_{a,n} = N_{a,0} m_a^n$$

L'effectif de la population globale est $N_{A,n} + N_{a,n}$ et y_n la proportion de la population (a) est :

$$y_n = \frac{N_{a,n}}{N_{A,n} + N_{a,n}}$$

Le taux d'accroissement moyen de la population d'ensemble, μ_n est donné par

$$\mu_n = \mu (1 - ky_n).$$

Ainsi le taux d'accroissement moyen de la population d'ensemble varie de génération en génération (ce qui n'est pas le cas de chacune des sous-populations pour lesquelles m_A et m_a étaient supposés constants). Si k est positif la population d'ensemble tendra asymptotiquement vers une population de taux d'accroissement m_A .

L'expression de y_n indique que la dimension relative de la sous-population (a) tend vers 0, mais si $m_A > m_a > 1$ les deux sous-populations augmentent toutes deux selon une progression géométrique, si $m_A > 1 > m_a$ la sous-population (a) décroît géométriquement mais la population d'ensemble continue à s'accroître géométriquement, si $m_A = 1 > m_a$, la sous-population (a) tend à disparaître selon une progression géométrique négative, et l'espérance de l'effectif de la sous-population (A) est constante N_0 . La population d'ensemble décroît de $N_0 + N'_0$ à N_0 .

L'appréciation de l'importance du remplacement du phénotype (a) par le phénotype (A) pour la population dépend des conditions de l'environnement. Si celui-ci impose un effectif constant pour la population, le remplacement de (a) par (A) n'est pas un avantage en soi pour la population, mais une modification du processus de remplacement qui permet de compenser la disparition précoce des phénotypes (a) (un tel mécanisme pouvant être une migration). Si l'environnement est stable et si la valeur adaptative de la population d'ensemble, μ dépend de l'effectif réel de la population, le remplacement de (a) par (A) se traduira par un comportement nouveau du taux d'accroissement de la population, en fonction de l'effectif réel. Dans certains cas le remplacement de (a) par (A) se traduira par l'acquisition d'un effectif d'équilibre de la population différent de celui connu lorsqu'il était (a). C'est en définitive ce dernier point de vue qui permettra d'apprécier la nouvelle valeur sélective externe de la population, c'est-à-dire les nouvelles possibilités d'extension de l'espèce.

Ainsi l'avantage conféré par un mode de reproduction particulier ne peut être uniquement apprécié d'après la valeur adaptative moyenne de la population. Il faudra nécessairement tenir compte d'une composante particulière de l'environnement d'un phénotype donné, qui est la présence d'autres phénotypes en compétition, leur densité modifiant l'expression de la valeur adaptative de ce phénotype. C'est pourquoi il est nécessaire d'obtenir une expression de l'effet de l'environnement génétique lui-même.

Analyse selon les modèles de compétition

L'utilisation d'un modèle à paramètre temps continu est ici plus simple. Soit N_A l'effectif de la sous-population de phénotype (A) et N_a celui de la sous-population de phénotype (a). Les taux d'accroissement intrinsèque (paramètres malthusiens) sont m_A et m_a . Les variations d'effectif de chacune des deux sous-populations sont déterminées par les équations :

$$\frac{d N_A}{dt} = m_A N_A - f_A (N_A, N_a)$$

$$\frac{d N_a}{dt} = m_a N_a - f_a (N_A, N_a).$$

Les fonctions f_A et f_a traduisent les modifications du taux d'accroissement qui dépendent des effectifs réalisés dans la population et expriment les pressions sélectives de l'environnement, par l'intermédiaire de la composition génétique de la population. En première approximation, on peut supposer que le degré de compétition se traduit par une modification de m_A et m_a qui dépend linéairement des effectifs de chaque sous-population N_A et N_a . Ainsi, les équations [1] s'écrivent :

[1]

$$\frac{dN_A}{dt} = (m_A - \beta_{AA} N_A - \beta_{Aa} N_a) N_A$$

$$\frac{dN_a}{dt} = (m_a - \beta_{aA} N_A - \beta_{aa} N_a) N_a$$

où β_{AA} , β_{Aa} , β_{aA} , β_{aa} traduisent la compétition entre les deux individus A, des individus a sur les individus A, des individus A sur les individus a, et les individus a entre eux. KOSTITZIN (1937) indique (après VOLTERRA) que lorsque les populations en compétition ont des exigences très voisines (ce qui est probablement le cas pour deux phénotypes d'une même espèce), les coefficients β sont liés par la relation

$$\beta_{AA} \beta_{aa} - \beta_{Aa} \beta_{aA} = 0.$$

Dans ce cas, en posant $\beta_A = \beta_{AA} = \beta_{Aa}$ et $\beta_a = \lambda \beta_{aa}$, on obtient :

$$\frac{N_A \beta_a}{N_a \beta_A} = \frac{N_{A,0} \beta_a}{N_{a,0} \beta_A} \exp \left\{ (m_A \beta_a - m_a \beta_A) t \right\}$$

Ainsi, même en introduisant une régularisation par des facteurs dépendants de la densité, un seul phénotype sera finalement représenté dans la population et sa croissance sera réglée par l'équation de croissance logistique

$$\frac{dN_A}{dt} = (m_A - \beta_{AA} N_A) N_A.$$

La population atteindra l'effectif $N_{\infty, A} = m_A / \beta_{AA}$ si le phénotype (A) élimine (a), ou l'effectif $N_{\infty, a} = m_a / \beta_{aa}$ si (A) est éliminé. La coexistence des deux phénotypes n'est théoriquement possible que si $m_A / \beta_A = m_a / \beta_a$, c'est-à-dire si leurs taux d'accroissement intrinsèques pondérés par leurs pouvoirs de compétition sont égaux ; la moindre différence entraîne l'élimination d'un des phénotypes. Ainsi, l'analyse du comportement d'une population aponictique absolue met en évidence deux résultats importants :

- si les conditions d'environnement sont stables, et si le milieu est homogène (une seule niche écologique pour l'espèce), la population sera à l'équilibre monomorphe pour le phénotype le mieux adapté (au sens de la plus grande valeur m_A / β_A). L'acquisition de caractéristiques nouvelles a lieu par le remplacement pur et simple d'un phénotype par un autre.
- Le paramètre malthusien seul ne permet pas d'indiquer le phénotype de meilleure valeur sélective ; la vraie valeur sélective, qui permet de prédire à la fois le phénotype éliminé et l'effectif réalisable par la population, est $m_A - \beta_A N$ (où $N = N_A + \lambda N_a$). Cette dernière valeur, même dans un environnement constant, est variable avec N et donc au cours du temps. Si l'on considère que l'environnement modifie l'effectif d'équilibre d'une population par l'intermédiaire de facteurs "dépendants de la densité", cette dernière expression de la valeur adaptative permettra de tenir compte des variations de l'environnement.

Théorème de la sélection naturelle en régime d'aponixie absolue

Soit N l'effectif de la population d'ensemble, N_i le nombre d'individus de génotype i ; la fréquence du génotype i est $P_i = N_i N^{-1}$. Soit m_i la valeur adaptative du génotype i ; m_i est telle que $dN_i / dt = m_i N_i$. La valeur adaptative moyenne de la population est :

$$\bar{m} = \sum_i m_i P_i.$$

Si l'on désigne par G_i la contribution, propre au génotype i , à la valeur adaptative de la population, on peut écrire :

$$m_i = \bar{m} + G_i .$$

On étudie la variation de la valeur adaptative moyenne \bar{m} de la population.

$$\frac{d\bar{m}}{dt} = \sum_i P_i \frac{dm_i}{dt} + \sum_i m_i \frac{dP_i}{dt} .$$

$$\frac{dN_i}{dt} = m_i N_i = N m_i P_i \text{ par définition de } m_i .$$

$$\frac{dN}{dt} = N \sum_i m_i P_i \text{ puisque } N = \sum_i N_i, \quad \frac{dN}{dt} = \sum_i \frac{dN_i}{dt} .$$

Puisque $P_i = N_i N^{-1}$,

$$\frac{dP_i}{dt} = \frac{1}{N^2} (N \frac{dN_i}{dt} - N_i \frac{dN}{dt})$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_i}{dt} &= m_i P_i - P_i \sum_i m_i P_i \\ &= P_i (m_i - \bar{m}) \end{aligned}$$

$$\text{soit, } \frac{dP_i}{dt} = P_i G_i .$$

$$\begin{aligned} \text{D'où, } \frac{d\bar{m}}{dt} &= \sum_i P_i \frac{dm_i}{dt} + \sum_i (\bar{m} + G_i) P_i G_i \\ &= \sum_i P_i \frac{dm_i}{dt} + \sum_i P_i G_i^2 \text{ puisque } \sum_i P_i G_i = 0 \text{ par définition de } G_i . \end{aligned}$$

$\sum_i P_i G_i^2$ est la variance génotypique V_G de la population, $\sum_i P_i \frac{dm_i}{dt}$ est la moyenne des variations \bar{m} des valeurs adaptatives de chaque génotype. Le théorème fondamental de la sélection naturelle prend alors la forme :

$$\frac{d\bar{m}}{dt} = \bar{m} + V_G$$

Le taux d'accroissement de la valeur adaptative moyenne de la population est égal à la somme de :

- . la variance génotypique en valeur adaptative de la population et de
- . la moyenne des taux d'accroissements des valeurs adaptatives de chaque génotype.

Nous avons vu précédemment que la valeur m_i telle que $dN_i/dt = m_i N_i$ est une expression composite qui tient compte à la fois du taux d'accroissement intrinsèque de la population de génotype i et de son contrôle par les facteurs dépendants de la densité. L'expression de m_i est alors $m'_i - \beta_i N$ et le terme \bar{m} devient :

$$\bar{m} = -\sum_i \beta_i \frac{dN}{dt} ,$$

puisque m'_i et β_i sont des constantes. Si la population est en cours de croissance, $d\bar{m}/dt$ sera inférieur à la variance génotypique et peut-être même, dans certaines conditions, négative. Ainsi, sans que l'environnement physique de la population n'ait subi de modifications, l'accroissement de la valeur adaptative de la population d'ensemble ne résulte pas du processus

de sélection lui-même. Autrement dit, le principe selon lequel une population évoluerait dans un milieu constant de façon à rendre maximum sa valeur adaptative moyenne n'est pas acceptable. Cela résulte du fait qu'une population réelle, dont l'effectif est nécessairement borné par les conditions de milieu extérieures à la population, connaît une modification de son milieu interne génétique de par sa réponse même à la sélection naturelle.

Nous rencontrons ainsi une première difficulté, la comparaison du pouvoir évolutif de deux modes de reproduction peut difficilement s'évaluer à l'aide des "théorèmes de la sélection naturelle". En outre, les variations de \bar{m} ne peuvent pas représenter simplement les variations du milieu. L'analyse du rôle du mode de reproduction pour l'ajustement d'une population à un environnement variable en est compliquée.

MAC ARTHUR (1962) a essayé de remplacer la valeur adaptative précédemment définie par la "capacité portante K" du milieu pour une population donnée, c'est-à-dire l'effectif de la population pour lequel le taux de natalité équilibre exactement le taux de mortalité. La transformation d'une population sous l'action de la sélection naturelle ne se traduirait pas par un accroissement de K. Ce qui semblerait toujours décroître sous l'action de la sélection naturelle, c'est la densité de la ressource limitante exigée pour maintenir la population à un niveau constant. Ce concept permettrait alors de reconsidérer la charge, ou le fardeau, génétique d'une population non pas en termes de morts génétiques équivalents (notion issue directement de l'utilisation de la valeur adaptative pour décrire l'évolution d'une population) mais en termes de gaspillage de la ressource naturelle limitante.

Nous limitons ici la critique de l'utilisation de la notion de valeur adaptative comme critère d'appréciation de l'avantage conféré par un mode de reproduction. L'étude du théorème fondamental de la sélection naturelle dans le cas d'une population dont le mode de reproduction est l'apomixie facultative permettra une meilleure appréciation de la complexité du problème.

Évolution des fréquences géniques d'une population à apomixie facultative

Évolution des fréquences géniques

Le modèle à générations discontinues sera utilisé. Les génotypes et leurs caractéristiques sont :

Génotypes	Valeur adaptative	Fréquence	Caractéristiques
xx	w_1	P_n	(1 - k) sacs embryonnaires non réduits, k sacs réduits allofécondés
xy	w_2	$2Q_n$	(1 - k) sacs embryonnaires non réduits, k sacs réduits allofécondés
yy	w_3	R_n	(1 - k) sacs embryonnaires non réduits, k sacs réduits allofécondés.

Quand la fécondation a lieu elle résulte de l'union au hasard des gamètes. Les fréquences des génotypes à la génération suivante sont :

$$P_{n+1} = \frac{(1-k) P_n w_1 + k (P_n + Q_n)^2 w_1}{\bar{w}}$$

$$2Q_{n+1} = \frac{2(1-k) Q_n w_2 + 2k (P_n + Q_n) (Q_n + R_n) w_2}{\bar{w}}$$

$$R_{n+1} = \frac{(1-k) Q_n w_3 + k (Q_n + R_n)^2 w_3}{\bar{w}}$$

où $\bar{w} = P_n w_1 + 2 Q_n w_2 + R_n w_3$.

La nouvelle fréquence de l'allèle x est :

$$P_{n+1} + Q_{n+1} = \frac{k}{\bar{w}} (P_n + Q_n) [w_1 (P_n + Q_n) + w_2 (Q_n + R_n)] + \frac{1-k}{\bar{w}} (w_1 P_n + w_2 Q_n).$$

Introduisons les paramètres $\theta_{xx}, \theta_{xy}, \theta_{yy}$ définis p.43, qui représentent l'écart d'avec les fréquences génotypiques à la panmixie. On a :

$$P_n = p_n^2 \theta_{xx} ; 2 Q_n = 2 p_n q_n \theta_{xy} ; R_n = q_n^2 \theta_{yy},$$

$p_n = P_n + Q_n$ et $q_n = Q_n + R_n$ désignent les fréquences de x et y respectivement à la génération n

$$\bar{w} = w_1 p_n^2 \theta_{xx} + 2 p_n q_n w_2 \theta_{xy} + q_n^2 w_3 \theta_{yy}.$$

Puisque $P_n = p_n^2 \theta_{xx} = p_n^2 + p_n^2 (\theta_{xx} - 1)$, et pareillement pour Q_n et R_n ,

$$\bar{w} = p_n^2 w_1 + 2 p_n q_n w_2 + q_n^2 w_3 + p_n^2 w_1 (\theta_{xx} - 1) + 2 p_n q_n w_2 (\theta_{xy} - 1) + q_n^2 w_3 (\theta_{yy} - 1).$$

Désignons par \bar{w}_p l'expression de la valeur adaptative moyenne de la population si les fréquences génotypiques de la panmixie étaient réalisées, on a :

$$\bar{w}_n = \bar{w}_{p,n} + \bar{w}_{\theta,n}$$

où $\bar{w}_{\theta,n} = p_n^2 w_1 (\theta_{xx} - 1) + 2 p_n q_n w_2 (\theta_{xy} - 1) + q_n^2 w_3 (\theta_{yy} - 1)$ est la correction à la valeur adaptative panmixique due à l'écart des fréquences des génotypes avec l'équilibre.

$\bar{w}_{\theta,n}$ peut être positif ou négatif. Par exemple $\bar{w}_{\theta,n}$ est négatif s'il y a un excès d'homozygotes (par rapport à l'équilibre panmixique) et des valeurs adaptatives de l'hétérozygote qui peuvent même être légèrement supérieures aux valeurs adaptatives des homozygotes.

Etudions la variation de fréquence de l'allèle x entre la génération n et la génération n+1

$$\Delta p = \underbrace{\frac{k}{\bar{w}} p_n (p_n w_1 + q_n w_2)}_{\text{part due à la panmixie dans } P_{n+1} \text{ et } Q_{n+1}} + \underbrace{\frac{1-k}{\bar{w}} (P_n w_1 + Q_n w_2)}_{\text{part due à l'apomixie dans } P_{n+1} \text{ et } Q_{n+1}} - \underbrace{k p_n - (1-k) p_n}_{p_n}$$

$$\Delta p = \frac{k}{\bar{w}} p_n (p_n w_1 + q_n w_2 - \bar{w}_{p,n} - \bar{w}_{\theta,n}) + \frac{1-k}{\bar{w}} (P_n w_1 + Q_n w_2 - p_n \bar{w}),$$

$$\Delta p = \frac{k}{\bar{w}} p_n q_n \frac{d\bar{w}_{p,n}}{2 dp} - \frac{k}{\bar{w}} p_n \bar{w}_{\theta,n} + \frac{1-k}{\bar{w}} p_n q_n \frac{d\bar{w}}{2 dp}$$

$$\Delta p = \underbrace{\frac{k p_n q_n}{2 \bar{w}} \frac{d\bar{w}}{dp}}_{\text{en remplaçant } \frac{d\bar{w}_{p,n}}{dp} \text{ par } \frac{d\bar{w}}{dp} - \frac{d\bar{w}_{\theta,n}}{dp}} - \frac{k}{\bar{w}} p_n q_n \frac{d\bar{w}_{\theta,n}}{2 dp} - \frac{k}{\bar{w}} p_n \bar{w}_{\theta,n} + \frac{1-k}{\bar{w}} p_n q_n \frac{d\bar{w}}{2 dp},$$

d'où enfin :

[1]

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{2 \bar{w}} \frac{d\bar{w}}{dp} - \frac{k p_n}{\bar{w}} (\bar{w} \theta_{,n} + \frac{1}{2} q_n \frac{d\bar{w} \theta_{,n}}{dp}),$$

ou encore

[2]

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{2 \bar{w}} \frac{d\bar{w}}{dp} - \frac{k p_n}{\bar{w}} (p_n w_1 (\theta_{xx}^{-1}) + q_n w_2 (\theta_{xy}^{-1}))$$

Ainsi, $\Delta p = 0$ ne correspond pas à $d\bar{w}/dp = 0$ lorsque les fréquences de l'équilibre panmictique ne sont pas atteintes ; une population où le mode de reproduction est l'apomixie facultative n'évolue donc pas a priori vers une position d'équilibre qui rende maximum sa valeur adaptative.

Si on reprend l'image des topographies adaptatives de Wright, même lorsqu'un seul locus est concerné, le déplacement du point représentatif de la population ne se fera pas le long d'une ligne de plus grande pente.

L'équilibre diffèrera toujours du maximum de \bar{w} si les valeurs θ peuvent rester en permanence différentes de 1, c'est-à-dire s'il existe pour la population une valeur d'équilibre de l'écart des fréquences génotypiques d'avec les fréquences panmictiques, ainsi que cela a lieu parfois pour une population panmictique où on considère deux loci dont le paramètre D "de déséquilibre du linkage" se maintient à une valeur différente de 0 (par suite d'épistasie).

L'évolution vers l'équilibre $d\bar{w}/dp = 0$ peut avoir lieu par oscillations successives amorties.

L'équation [1] peut s'écrire encore :

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{2 \bar{w}} \left(\frac{d\bar{w}}{dp} - k \frac{d\bar{w} \theta_{,n}}{dp} - k p_n \frac{\bar{w} \theta_{,n}}{\bar{w}} \right),$$

soit, en remarquant que :

$$\frac{d\bar{w}}{dp} = \frac{d\bar{w}_{P,n}}{dp} + (1-k) \frac{d\bar{w} \theta_{,n}}{dp} + k \frac{d\bar{w} \theta_{,n}}{dp},$$

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{2 \bar{w}} \left(\frac{d\bar{w}_{P,n}}{dp} + (1-k) \frac{d\bar{w} \theta_{,n}}{dp} \right) - k p_n \frac{\bar{w} \theta_{,n}}{\bar{w}}.$$

L'expression

$$\bar{w}_{P,n} + (1-k) \bar{w} \theta_{,n} = \bar{w}_n^*,$$

est une nouvelle fonction de la valeur adaptative de la population qui ajoute à la valeur adaptative en régime panmictique (1-k) fois la fraction de valeur adaptative due à l'écart d'avec la panmixie. Le coefficient (1-k) est exactement le taux de production de sacs embryonnaires non réduits.

L'accroissement de la fréquence de l'allèle x s'écrit alors :

[3]

$$\Delta p = \frac{p_n q_n}{2 \bar{w}} \frac{d\bar{w}_n^*}{dp} - k p_n \frac{\bar{w} \theta_{,n}}{\bar{w}}$$

Lorsque les valeurs de θ sont proches de 1, le terme $\bar{w}_{\theta,n}/\bar{w}$ devient négligeable et [3] est approximativement :

[4]

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

C'est-à-dire qu'en état de quasi-équilibre panmictique (état où les valeurs θ sont très voisines de 1, atteint rapidement d'après les équations d'évolution de θ) la population évolue vers une position quasi-stable des fréquences des allèles x et y correspondant au maximum de \bar{w}_n^* . Cette expression est approximative ; elle est un peu analogue à la situation de "quasi-équilibre de linkage" décrite par KIMURA (1965) lorsqu'il s'agit de l'évolution de deux loci dans une population panmictique.

Théorème de la sélection naturelle en régime d'apomixie facultative

Les notations utilisées sont celles des modèles à paramètre temps continu. Nous reprenons la démonstration de KIMURA (1958) dont la généralité permet l'introduction de la situation de l'apomixie facultative. Les étapes de la démonstration sont les suivantes : m_{ij} est la valeur adaptative (au sens du paramètre malthusien) du génotype ij (l'un des allèles est i , l'autre j). On distingue formellement m_{ij} de m_{ji} , qui sont cependant bien entendu égaux.

$n_{ij} = n_{ji}$ est le nombre de génotypes ij de la population totale diploïde d'effectif N . La population a donc $2N$ gènes, $2N_i$ est le nombre d'allèles.

$P_{ij} = n_{ij} N^{-1}$ est la fréquence du génotype ij .

$$P_{i.} = N_i N^{-1} = \sum_j P_{ij} .$$

$m_{ij} = B_{ij} - D_{ij}$ où B_{ij} est le taux de natalité des génotypes ij et D_{ij} le taux de mortalité. Dans l'intervalle $(t, t+dt)$ la variation d'effectif de l'allèle i est donnée par :

$$\frac{dN_i}{dt} = \sum_j m_{ij} N_{ij} = N \sum_j m_{ij} P_{ij}$$

et par sommation,

$$\frac{dN}{dt} = \sum_i \frac{dN_i}{dt} = N \sum_i \sum_j m_{ij} P_{ij}$$

$$\frac{dP_i}{dt} = \frac{d}{dt} \left(\frac{N_i}{N} \right) = \sum_j m_{ij} P_{ij} - P_i \sum_j \sum_j m_{ij} P_{ij}$$

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i (m_{i.} - \bar{m}),$$

en posant $m_{i.} = P_i^{-1} \sum_j m_{ij} P_{ij}$, $\bar{m} = \sum_i \sum_j m_{ij} P_{ij}$. Jusqu'ici le calcul est analogue à l'analyse en régime d'apomixie absolue. Du fait des disjonctions réalisables par l'apomixie facultative la valeur adaptative du génotype m_{ij} peut être décomposée suivant les effets attribuables à chaque allèle et à leur interaction :

$$m_{ij} = \bar{m} + E_i + E_j + \epsilon_{ij} .$$

E_i et E_j sont les effets additifs des allèles i et j , ϵ_{ij} est leur interaction due aux effets de dominance. Ces quantités sont définies en minimisant :

$S = \sum_i \sum_j P_{ij} (m_{ij} - \bar{m} - E_i - E_j)^2$. On obtient ainsi les équations normales pour les E_i :

$$[1] \quad 2 E_i P_i + 2 \sum_k P_{ik} E_k = 2 \sum_k P_{ik} M_{ik} \quad , \text{ avec } M_{ik} = m_{ik} - \bar{m}. \text{ La variance génétique (ou génique selon KIMURA (1958)), qui est une part de la variance génotypique (variance d'ensemble des } m_{ij}, \text{ comprenant les effets de dominance } \epsilon_{ij}) \text{ est alors évaluée à :}$$

$$[1'] \quad V_g = 2 \sum_i P_i \cdot E_i^2 = 2 \sum_i E_i \frac{dP_i}{dt}$$

L'introduction des paramètres θ_{ij} tels que $P_{ij} = \theta_{ij} P_i \cdot P_j$, dans les équations normales [1] conduit à l'écriture :

$$[2] \quad E_i + \sum_k P_k \cdot \theta_{ik} E_k = \sum_k P_k \cdot \theta_{ik} M_{ik}$$

La variation de la valeur adaptative moyenne de la population s'écrit :

$$[3] \quad \frac{d\bar{m}}{dt} = \sum_i \sum_j \frac{dm_{ij}}{dt} P_{ij} + \sum_i \sum_j m_{ij} \frac{dP_{ij}}{dt}$$

Le deuxième terme du membre de droite de [3] est égal à $\sum_i \sum_j M_{ij} \frac{dP_{ij}}{dt}$ et en substituant $\theta_{ij} P_i \cdot P_j$ à P_{ij} il devient :

$$[4] \quad \sum_i \sum_j M_{ij} \frac{dP_{ij}}{dt} = 2 \sum_i \sum_j M_{ij} P_j \theta_{ij} \frac{dP_i}{dt} + \sum_i \sum_j M_{ij} P_i \cdot P_j \frac{d\theta_{ij}}{dt}$$

$\sum_i \sum_j M_{ij} P_j \theta_{ij} \frac{dP_i}{dt} = \sum_i \left(\frac{dP_i}{dt} \sum_j M_{ij} P_j \theta_{ij} \right)$, et en utilisant [2] , [4] devient :

$$\sum_i \sum_j M_{ij} \frac{dP_{ij}}{dt} = 2 \sum_i \frac{dP_i}{dt} (E_i + \sum_k P_k \theta_{ik} E_k) + \sum_i \sum_j M_{ij} P_i \cdot P_j \frac{d\theta_{ij}}{dt}$$

$$[5] \quad = V_g + 2 \sum_i \sum_k \frac{dP_i}{dt} P_k \theta_{ik} E_k + \sum_i \sum_j M_{ij} P_i \cdot P_j \frac{d\theta_{ij}}{dt}$$

en utilisant la relation [1'] .

Puisque $\sum_i P_i \cdot P_j \theta_{ij} = P_j$, $\sum_i P_i \cdot \theta_{ij} = 1$ et en différenciant $\sum_i \frac{dP_i}{dt} \theta_{ij} + \sum_i P_i \cdot \frac{d\theta_{ij}}{dt} = 0$.

D'où

$2 \sum_i \sum_k \frac{dP_i}{dt} P_k \theta_{ik} E_k$ devient :

$$- 2 \sum_i \sum_k P_i \cdot P_k E_k \frac{d\theta_{ik}}{dt} = - \sum_i \sum_k P_i \cdot P_k (E_i + E_k) \frac{d\theta_{ik}}{dt} \text{ et [5] devient :}$$

$$[6] \quad \sum_i \sum_j M_{ij} \frac{dP_{ij}}{dt} = V_g + \sum_i \sum_j (M_{ij} - E_i - E_j) P_i \cdot P_j \frac{d\theta_{ij}}{dt}$$

En utilisant la notation $M_{ij} - E_i - E_j = d_{ij}$, déviations dues à la dominance, et en reportant [6] dans [3], on a :

$$[7] \quad \frac{d\bar{m}}{dt} = V_g + \sum_i \sum_j P_{ij} \frac{dm_{ij}}{dt} + \sum_i \sum_j d_{ij} P_{ij} \frac{d\text{Log } \theta_{ij}}{dt} ,$$

expression du théorème fondamental de la sélection naturelle donnée par KIMURA (1958), soit en utilisant la notation \dot{m} pour dm/dt :

$$[8] \quad \boxed{\frac{d\bar{m}}{dt} = V_g + \bar{m} + \sum_i \sum_j d_{ij} P_{ij} \frac{d\text{Log } \theta_{ij}}{dt}}$$

En régime d'apomixie absolue, nous avons obtenu :

$$[9] \quad \frac{d\bar{m}}{dt} = V_G + \bar{m} .$$

- Si $d_{ij} = 0 \forall i, \forall j$, $V_g = V_G$ et les deux expressions sont identiques, et identiques aussi à la situation en régime panmictique. Donc :

. à fréquences génotypiques égales, en absence d'interaction interallélique due à la dominance, le taux de variation de la valeur adaptative moyenne de la population ne dépend pas du mode de reproduction (apomixie absolue, facultative ou panmixie).

- Si $d_{ij} \neq 0$ pour au moins une valeur de ij et θ_{ij} constante (dans le cas de la panmixie $\theta_{ij} = 1, \forall i, \forall j$) [8] devient :

$$\frac{d\bar{m}}{dt} = V_g + \bar{m}$$

alors que [9] est toujours $\frac{d\bar{m}}{dt} = V_G + \bar{m}$

$V_G > V_g$ du fait de la dominance et par suite :

. en régime d'apomixie facultative où les fréquences génotypiques ont atteint l'équilibre panmictique (situation équivalente à la simple panmixie) la variation de la valeur adaptative moyenne de la population est inférieure à celle d'une population de même constitution génotypique en régime d'apomixie absolue, s'il existe des interactions interalléliques (dominance).

Dans ce cas l'acquisition des fréquences alléliques d'équilibre est plus rapide en régime d'apomixie absolue et la population aboutit plus tôt à la composition qui lui confère sa valeur adaptative maximum.

Si une valeur élevée de \bar{m} correspond à une installation rapide d'une population dans un nouveau milieu (taux de croissance intrinsèque), l'apomixie absolue permettra, dans cette situation, le tri le plus rapide du génotype le mieux adapté et donnera donc à la population un avantage dans la compétition avec d'autres espèces susceptibles d'utiliser le même milieu.

Ajoutons que si le génotype de valeur sélective la plus élevée est hétérozygote, la population peut atteindre cette valeur quand le mode de reproduction est l'apomixie absolue, ce qu'elle ne fera pas si le mode de reproduction est l'apomixie facultative. En terme de "morts génétiques" ou de "charge génétique" cela veut dire qu'une charge due à l'avantage hétérozygote se maintiendra là où il y a disjonction et non en apomixie absolue.

- Si $d_{ij} \neq 0$ et $\theta_{ij} \neq C$ (C une constante qui vaut 1 dans le cas de l'équilibre panmictique). Dans ce cas, le signe de $\sum_i \sum_j d_{ij} P_{ij} d\text{Log } \theta_{ij}/dt$ indiquera si la structure de la population rend ou non l'apomixie facultative avantageuse par rapport à la panmixie, à variances géniques égales. Nous avons montré que dans le modèle à paramètre temps continu,

$$\theta_{ij}(t) = 1 + e^{-kt}(\theta_{0,ij} - 1).$$

$$\frac{d\text{Log } \theta_{ij}(t)}{dt} = \frac{d\theta_{ij}(t)}{dt} \frac{1}{\theta_{ij}(t)} = \frac{-k(\theta_{0,ij} - 1)e^{-kt}}{1 + e^{-kt}(\theta_{0,ij} - 1)}$$

Illustrons l'application de ces expressions dans des situations simples :

Dominance-deux allèles $A_i A_j$ (dominance pour le caractère valeur adaptative)

. dominance de l'allèle avantageux

$$M_{ii} = 0 \quad M_{ij} = a + d = 2a \quad M_{jj} = 2a ; \quad d_{ii} = d_{jj} = 0, \quad d_{ij} = a$$

Si $\theta_{0,ij} > 1$, excès initial d'hétérozygotes par rapport à la panmixie, le terme de correction due à la dominance et au non équilibre panmictique est négatif, le taux d'accroissement de la valeur adaptative sera plus faible que celui obtenu avec la même variance génique en régime panmictique.

Si $\theta_{0,ij} < 1$, moins d'hétérozygotes qu'à l'équilibre panmictique, l'apomixie facultative conduira pour une même valeur de V_g à un accroissement supérieur de la valeur adaptative de la population.

Ceci veut dire qu'en régime d'apomixie facultative, l'accroissement de valeur adaptative sera moins élevé si au départ les hétérozygotes étaient en surnombre. Une partie de l'accroissement de valeur adaptative est gaspillée par une diminution de la fréquence des hétérozygotes avantageux. Cette diminution de dm/dt est d'autant plus élevée que k (taux de reproduction sexuée) est plus grand. Ainsi, plus le taux d'apomixie est élevé plus le bénéfice dû à l'excès d'hétérozygotes est longtemps maintenu. Autrement dit une population panmictique gaspille brutalement sa réserve en valeur adaptative due à l'excès d'hétérozygotes, ce qui diminue considérablement la variation de \bar{m} alors qu'en apomixie facultative la diminution progressive des hétérozygotes perturbe moins nettement la variation de \bar{m} .

Il s'agit là d'un facteur de stabilité pour la population à apomixie facultative dont l'accroissement de la valeur adaptative se maintient sans fléchissement important.

. dominance de l'allèle désavantageux

$$M_{ii} = 0, \quad M_{ij} = a + d = 0, \quad M_{jj} = 2a, \quad d_{ii} = d_{jj} = 0, \quad d_{ij} = -a.$$

La situation est inverse de la précédente et les conclusions opposées.

Superdominance pour la valeur adaptative-deux allèles $A_i A_j$

$$M_{ii} = 0, \quad M_{ij} = 3a, \quad M_{jj} = 2a, \quad d_{ii} = d_{jj} = 0, \quad d_{ij} = 2a$$

— en régime d'apomixie facultative si les fréquences génotypiques ont atteint l'équilibre panmictique, la population se comporte sous l'action de pressions sélectives comme une population panmictique.

— hors des fréquences génotypiques de l'équilibre panmictique, l'évolution de la population à apomixie facultative sous l'action de pressions sélectives ne tend pas à rendre maximum la valeur adaptative moyenne de la population (\bar{w}). La valeur adaptative moyenne \bar{w} doit être décomposée en deux termes :

a. \bar{w}_p valeur adaptative d'une population panmictique de mêmes fréquences géniques,

b. \bar{w}_0 la contribution à la valeur adaptative due aux écarts avec l'équilibre panmictique.

Lorsque l'écart avec l'équilibre panmictique est faible, \bar{w}_0 négligeable devant \bar{w} , la population est dite dans une situation de "quasi-équilibre panmictique". Dans ce cas, l'évolution des fréquences géniques est telle qu'elle rende approximativement maximum la fonction :

$$\bar{w}_p^* = \bar{w}_p + (1 - k) \bar{w}_0$$

— l'évolution de la valeur adaptative moyenne $d\bar{m}/dt$ est différente de celle d'une population panmictique, lorsque les fréquences génotypiques de la population à apomixie facultative ne sont pas celles de l'équilibre panmictique. Les effets dus aux interactions alléliques (dominance) tendent à modifier $d\bar{m}/dt$. La valeur adaptative moyenne peut même décroître ($dm/dt < 0$) si, par exemple, l'allèle responsable de la plus grande valeur adaptative est dominant et qu'il y a un excès d'hétérozygotes relativement aux fréquences de l'équilibre panmictique.

La comparaison des comportements d'une population panmictique et d'une population à apomixie facultative est de ce point de vue très instructive. La population panmictique rejoint en une génération les fréquences de la loi de Hardy-Weinberg, d'où une modification brusque de l'évolution de la valeur adaptative ; une population à apomixie facultative tamponnera sur plusieurs générations le retour aux fréquences panmictiques et l'évolution de \bar{w} ne subira pas de modifications brusques. Dans la situation précédemment décrite, $d\bar{m}/dt$ peut être rendu négatif en régime panmictique et pas en apomixie facultative, pour des fréquences génotypiques de départ identiques.

L'apomixie facultative a donc pour effet de tamponner les variations de valeur adaptative dues aux fluctuations accidentelles qui écartent la population de son équilibre panmictique (réductions d'effectif, migrations, colonisation) et permettre une meilleure continuité dans la compétition avec les autres espèces pour l'exploitation d'une niche écologique. Une brusque diminution de la valeur adaptative peut être catastrophique, alors qu'un accroissement de valeur adaptative moins rapide n'a que des effets mineurs.

Conclusion générale

INTÉRÊT BIOLOGIQUE DES RÉSULTATS MATHÉMATIQUES.

Nous regroupons ci-dessous les conséquences biologiques des expressions mathématiques établies dans les chapitres 1 et 2.

Évolution du mode de reproduction

1. Que l'apomixie soit dominante ou récessive, elle éliminera la sexualité. Une espèce ne peut utiliser conjointement l'avantage de la sexualité (création de variabilité par recombinaison) et celui de l'apomixie (réponse plus rapide à la sélection et plus grand pouvoir de colonisation) à l'intérieur d'un groupe d'individus interféconds. Dans tous les cas connus, les possibilités d'apomixie et de sexualité se situent à des niveaux de ploïdie différents. L'exploitation de la sexualité et de l'apomixie ne peut avoir lieu que si la polyploïdisation est spontanée et régulière. Celle-ci peut être plus facile là où coexistent par exemple des tétraploïdes apomictiques facultatifs et des diploïdes sexués (situation observée dans le cas du *Panicum maximum*).

2. En absence de sélection l'apomixie facultative tend à évoluer vers un taux de sexualité de plus en plus faible par acquisition de modificateurs. Un polymorphisme pour ce caractère ne peut être que transitoire.

3. Dans le cas de *Paspalum notatum* l'apomixie est due à un gène dominant, c'est ce qui correspond au taux d'installation le plus élevé pour l'apomixie. Cette observation est également valable pour le complexe *Botriochloa-Dichantium*.

4. L'apomixie ne peut apparaître à partir de plantes autogames ; cette conclusion mathématique est bien en accord avec les observations signalées par STEBBINS (1950) d'ancêtres allogames des complexes apomictiques.

5. Lorsque l'apomixie est facultative, à l'équilibre les génotypes sont tous homozygotes pour ce gène alors que l'hétérozygotie est conservée en apomixie absolue. L'absence de disjonction pour la sexualité, observée dans les descendance qui correspondent au taux de sexualité de l'apomixie facultative, pourrait être ainsi expliquée dans le cas du *Panicum maximum*. Pour le *Paspalum notatum* où l'apomixie est absolue, des génotypes hétérozygotes pour l'apomixie ont été observés par G.W. BURTON (1960).

Structure génétique des populations apomictiques

L'apomixie facultative ne crée pas, a priori, dans une population infinie de structures génétiques fondamentalement nouvelles. La loi de Hardy-Weinberg est asymptotiquement valable ; l'évolution des fréquences géniques sous l'action des pressions sélectives tend approximativement à rendre maximum une fonction simple des valeurs adaptatives.

Si une population est génétiquement très variable et d'effectif élevé, cette variabilité ne sera pas appauvrie du fait de l'apomixie facultative ; les recombinaisons qui enrichissent les populations en génotypes ont lieu ; chaque génération est de ce fait porteuse de nouveauté. Relativement à une population panmictique ou partiellement autogame, l'effet essentiel de l'apomixie est analogue à celui du linkage. Les fluctuations aléatoires sont amorties, les réponses moins brutales.

Si, par contre, la population est initialement peu variée, constituée au départ de quelques génotypes colonisateurs, d'effectif faible, un fort taux d'apomixie écrasera la variabilité créée à chaque génération (de faible valeur sélective en outre de par la consanguinité) ; dans ces conditions la population tendra essentiellement à être monomorphe, son adaptation se réalisant essentiellement à l'intérieur du développement asexué.

Ainsi, les populations apomictiques facultatives resteront très marquées par leur origine. La variabilité des populations dans les centres d'origine sera comparable à celle des populations normalement allogames, les différents génotypes observés témoignant de la recombinaison des gènes. Par contre, les populations créées par migration seront essentiellement monomorphes ou constituées de quelques génotypes très différents occupant des niches écologiques particulières ; les témoignages de recombinaison seront rares et temporaires sauf dans des milieux très remaniés susceptibles d'offrir des niches écologiques nouvelles à des hybrides introgressifs.

L'observation des populations du *Panicum maximum* s'accorde avec ces prévisions. La variabilité des tétraploïdes d'un centre d'origine déterminé par les prospections de COMBES

et PERNES (1967, 1969) semble exprimer toutes les recombinaisons qu'on peut attendre d'une population allogame (alors que le mode de reproduction est bien l'apomixie facultative de taux de sexualité 2%). Dans les régions éloignées, marginales ou submarginales, la variabilité, lorsqu'elle existe, apparaît structurée par quelques génotypes distincts et des hybrides introgressifs, en association à un environnement hétérogène. Dans les milieux homogènes et uniformes, les populations sont monomorphes et peu différenciées.

Notons cependant qu'une autre explication de la variabilité des tétraploïdes du centre d'origine étudié peut être, comme proposé plus haut, la présence des diploïdes entièrement sexués. Ceux-ci sont apparemment aussi variables que les tétraploïdes. On peut s'interroger ainsi : les diploïdes sont-ils les générateurs directs et contemporains de cette variabilité ou témoignent-ils seulement de la position du centre d'origine, la recombinaison due aux 2% de sexualité à l'intérieur des tétraploïdes apomictiques étant suffisante du fait de l'effectif énorme des populations ?

|| *Nous remercions vivement M. J. DEJARDIN pour toutes ses corrections et patientes relectures du manuscrit.*

BIBLIOGRAPHIE

- BURTON (G.W.), FORBES (I.Jr.) — 1961 — The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia Grass (*Paspalum notatum* Flugge). Int. Grassland Congr. 8, 1960. Reading, Alden Press, Oxford, pp.66-71.
- CROW (J.F.), KIMURA (M.) — 1965 — Evolution in sexual and asexual populations — *Amer. Naturalist*, 99, pp.437-450.
- FELLER (W.) — 1966 — On the influence of natural selection on population size. *Proc. nat. Acad. Sci.*, 55, pp.733-738.
- FELLER (W.) — 1967 — On fitness and the coast of natural Selection. *Genet. Res.*, 9, pp.1-15.
- FISHER (R.A.) — 1941 — Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugen.*, 11, pp.53-63.
- FISHER (R.A.) — 1958 — *The genetical theory of natural selection*. Dower Pub., New-York, 291 p.
- HALDANE (J.B.S.) — 1924 — A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. *Trans. Cambridge Philos. Soc.*, 23, pp.19-41.
- HARLAN (J.R.), BROOKS (M.H.), BORGAONKAR (D.S.), de WET (J.M.S.) — 1964 — Nature and inheritance of apomixis in *Botriochloa* and *Dichantium*. *Bot. Gaz.*, 125, pp.41-46.
- KIMURA (M.) — 1958 — On the change of population fitness by natural selection. *Heredity*, 12, pp.145-167.
- KIMURA (M.) — 1965 — Attainment of quasi linkage equilibrium when gene frequencies are changing by natural selection. *Genetics*, 52, pp.876-890.
- KOSTITZIN (V.A.) — 1937 — *Biologie mathématique*. A. Colin, Paris, 223 p.
- MAC ARTHUR (R.H.) — 1962 — Some generalized theorems of natural selection. *Proc. nat. Acad. Sci.*, 48, pp.1893-1897.
- MORAN (P.A.P.) — 1962 — *The statistical Processes of evolutionary theory*. Clarendon Press, Oxford, 200 p.
- PERNES (J.), COMBES (D.) — 1968 — Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, 30 p. mult.
- PERNES (J.), COMBES (D.) — 1970 — Incidences des systèmes de multiplication sur la répartition et la variabilité phénotypique de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Biol. (sous presse).
- STEBBINS (G.L.) — 1950 — *Variation and evolution in plants*. Columbia Iniversity Press, New-York, 643 p.
- WARMKE (J.E.) — 1954 — Apomixis in *Panicum maximum*. *Americ. J. Bot.*, 41, pp.5-11.

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes et les problèmes que pose le développement des pays qui s'y trouvent.

CAHIERS ORSTOM.

— Séries périodiques :

- **entomologie médicale et parasitologie** : articles relatifs à l'épidémiologie des grandes endémies tropicales transmises par des invertébrés, à la biologie de leurs vecteurs et des parasites, et aux méthodes de lutte.
- **géologie** : études sur les trois thèmes suivants : altération des roches, géologie marine des marges continentales, tectonique de la région andine.
- **hydrobiologie** : études biologiques des eaux à l'intérieur des terres, principalement dans les zones intertropicales.
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes en Afrique, Madagascar, Amérique du Sud, Nouvelle-Calédonie...
- **océanographie** : études d'océanographie physique et biologique dans la zone intertropicale, dont une importante partie résulte des campagnes des navires océanographiques de l'ORSTOM ou utilisés par lui.
- **pédologie** : articles relatifs aux problèmes soulevés par l'étude des sols des régions intertropicales et méditerranéennes (morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité des sols) ; résumés de thèses et notes techniques.
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques concernant les milieux et les problèmes humains principalement dans les zones intertropicales.

— Séries non périodiques :

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale.
- **géophysique** : données et études concernant la gravimétrie, le magnétisme et la sismologie.

MÉMOIRES ORSTOM : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (44 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES D'OUTRE-MER : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE : ouvrages concernant l'Afrique du Nord, l'Afrique tropicale, Madagascar, la Réunion et la partie orientale de l'Atlantique tropical (18 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES : mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (15 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM : cette collection, très souple dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très divers par l'origine, la nature, la portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (6 titres parus).

L'HOMME D'OUTRE-MER : exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, et maintenant réservée à des auteurs n'appartenant pas aux structures de l'ORSTOM (13 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressantes des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETINS ET INDEX BIBLIOGRAPHIQUES : Bulletin analytique d'entomologie médicale et vétérinaire (mensuel) et Index bibliographique de botanique tropicale (trimestriel).

O. R. S. T. O. M.

Direction générale :

24, rue Bayard, PARIS 8^e

Services Scientifiques Centraux .

Service Central de Documentation :

70-74, route d'Aulnay - 93 - BONDY
