

1

Formalisations mathématiques de l'évolution biologique

Jean-Baptiste FERDY¹, Patrice DAVID² & François ROUSSET¹

D

ans ce chapitre, nous allons montrer comment l'on peut formaliser mathématiquement le processus d'évolution. Dès que la biologie évolutive a cherché à intégrer la génétique mendélienne, elle a dû clarifier ses concepts en se servant d'outils mathématiques. La biologie évolutive occupe à ce titre une place particulière en biologie. Nous verrons ici qu'historiquement trois grandes approches mathématiques ont été tentées. Chacune de ces trois approches met l'accent sur un aspect particulier du processus évolutif, en faisant des hypothèses fortes sur les autres processus : la dynamique adaptative permet de considérer la complexité des interactions écologiques entre individus mais néglige les complications liées à la transmission des gènes ; la génétique des populations décrit au contraire de façon précise les modes de transmission et le lien entre génotype et phénotype mais ignore le plus souvent la démographie des populations ; finalement, la génétique quantitative permet de considérer que les traits sous sélection sont déterminés par de nombreux gènes mais utilise pour cela des approximations statistiques qui ne sont pas toujours satisfaites. Nous expliquerons donc ici successivement les approximations faites dans chacune de ces trois approches. Nous montrerons enfin que ces trois approches sont liées

¹ ISEM, UMR 5554, UM II, Place Eugène Bataillon, 34 095 Montpellier cedex 5

² CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175, 1919 Route de Mende, Montpellier

et qu'il est possible de les réunir dans un formalisme mathématique plus général.

Dans tout ce qui suit, nous ferons abondamment appel à des modèles mathématiques. Il ne faut pas prendre ces modèles comme des descriptions exactes de la réalité. Ces modèles sont simplement des représentations simplifiées qui permettent de mieux comprendre des systèmes biologiques complexes. Nous développerons ces considérations dans la dernière partie du chapitre.

Les outils mathématiques utilisés sont pour l'essentiel à la portée d'un étudiant de licence. Lorsque nous le jugeons nécessaire, nous rappelons néanmoins sous forme d'encadré les notions mathématiques qui doivent être maîtrisées pour que le texte puisse être compris.

1 LA SÉLECTION COMME LE RÉSULTAT D'UN PROCESSUS DÉMOGRAPHIQUE : LA DYNAMIQUE ADAPTATIVE

Dès ses débuts, c'est-à-dire dès la formulation qu'en a donnée Darwin, la théorie de la sélection naturelle se rattache à l'idée d'une limitation de la ressource et à celle que les individus qui l'exploitent sont en compétition les uns avec les autres. Darwin reconnaît s'être largement inspiré de Malthus en la matière. Au centre de la théorie de la sélection naturelle, on trouve donc des concepts qui sont aujourd'hui ceux de l'écologie. Nous allons montrer ici comment les outils théoriques utilisés pour comprendre l'évolution rendent compte de cette proximité entre écologie et évolution.

En fait, pour passer de l'écologie à l'évolution, il ne faut qu'un changement d'échelle phylogénétique : la compétition des écologistes oppose des individus appartenant à des espèces différentes ou bien des individus de la même espèce, mais qui sont alors supposés génétiquement identiques ; la sélection naturelle opère entre génotypes différents au sein d'une même espèce. Nous allons donc dans un premier temps décrire mathématiquement la compétition telle qu'elle est comprise par les écologistes, puis opérer le changement d'échelle que nous venons de décrire et montrer comment les mêmes formalismes permettent de décrire la sélection naturelle.

1.1 Préambule : comment décrire la compétition entre deux espèces ? Le modèle de Lotka et Volterra

1.1.1 La compétition intraspécifique ; notion de point d'équilibre et de stabilité

Les effets de la compétition, en écologie, sont des effets démographiques. Il s'agit donc pour nous de comprendre comment la compétition pour une ressource commune modifie la dynamique d'une population. Pour simplifier le problème, commençons par considérer une population composée d'une espèce unique. On appelle $n(t)$ le nombre d'individus que cette population comprend au temps t . Comment ce nombre change-t-il au cours du temps ?

Pour répondre à cette question, il nous faut des informations sur le nombre de descendants et la probabilité de mourir de chaque individu de la population à chaque instant. Si on

suppose que tous les individus sont identiques, on peut appeler f et m ces deux quantités et décrire une quantité $r = f - m$ qui représente un bilan démographique réalisé pour chaque individu et à chaque instant. Les changements d'effectifs peuvent alors être décrits par l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dn(t)}{dt} = n(t)r$$

Le terme $dn(t)/dt$, la dérivée de $n(t)$ en fonction de t , représente les changements de $n(t)$ [c'est la partie $dn(t)$] sur une petite période de temps dt . Si ce terme est positif, n augmente avec le temps. Conclusion : si $r > 0$, c'est-à-dire si la fécondité f excède la mortalité m , la population croît et rien ne peut entraver cette croissance. Les effectifs tendent donc vers l'infini. Si au contraire $r < 0$, c'est-à-dire s'il y a plus de morts que de naissances à chaque instant, les effectifs tendent vers zéro : la population s'éteint. La solution de notre équation différentielle est donnée par :

$$n(t) = n(0)e^{rt}$$

où $n(0)$ est la taille de la population pour $t = 0$. Ce modèle de croissance exponentielle a été initialement décrit par Malthus.

Dans ce modèle mathématique, la fécondité et la mortalité individuelles ne dépendent pas de la taille de la population. Ceci n'est possible que si les ressources sont présentes en quantité infinie : si ce n'était pas le cas, le nombre d'individus augmentant dans la population, les ressources viendraient fatalement à manquer. Dans ces conditions, la fécondité devrait baisser et la mortalité augmenter. Une façon simple de prendre en compte cette limitation de la ressource dans notre modèle est d'écrire :

$$\frac{dn(t)}{dt} = n(t)r \left(1 - \frac{n(t)}{K} \right) \quad (1)$$

Il s'agit de l'équation logistique telle que décrite par Verhulst¹. Ici le bilan démographique individuel, qui était constant et égal à r dans le modèle précédent, est donné par la quantité $r(1 - n(t)/K)$. Il dépend donc de la taille de la population : si on suppose $r > 0$, le bilan est positif si $n(t) < K$ et négatif si $n(t) = K$. On peut montrer simplement que dans notre modèle lorsque $n(t) = K$ on a $dn(t)/dt = 0$. Le point $n(t) = K$ constitue donc un point d'équilibre, puisque lorsqu'il est atteint la population ne croît ni ne décroît. Le paramètre K est souvent appelé capacité biotique et compris comme une description de la quantité de ressources disponible dans le milieu. Notamment, lorsque K tend vers l'infini, on retrouve le modèle exponentiel qui faisait précisément l'hypothèse que les ressources n'étaient pas limitées.

En fait, l'équation logistique (Équation 1) admet deux points d'équilibre : $n(t) = K$, comme nous venons de le voir, et $n(t) = 0$. Si l'une ou l'autre de ces conditions est satisfaite, on a en effet $dn(t)/dt = 0$. Supposons que $r > 0$ et plaçons-nous au point d'équilibre $n(t) = K$. Que se passe-t-il si l'on ajoute ou si l'on retranche une petite quantité ϵ , positive et proche de zéro, à $n(t)$? On peut calculer le taux de croissance $dn(t)/dt$ de notre population lorsque $n(t) = K + \epsilon$ en posant :

$$\begin{aligned} \left. \frac{dn(t)}{dt} \right|_{n(t)=K+\epsilon} &= (K + \epsilon)r \left(1 - \frac{K + \epsilon}{K} \right) \\ &= -(K + \epsilon)r \frac{\epsilon}{K} \\ &\simeq -r\epsilon \end{aligned}$$

¹. Le modèle de Verhulst a été proposé vers 1840.

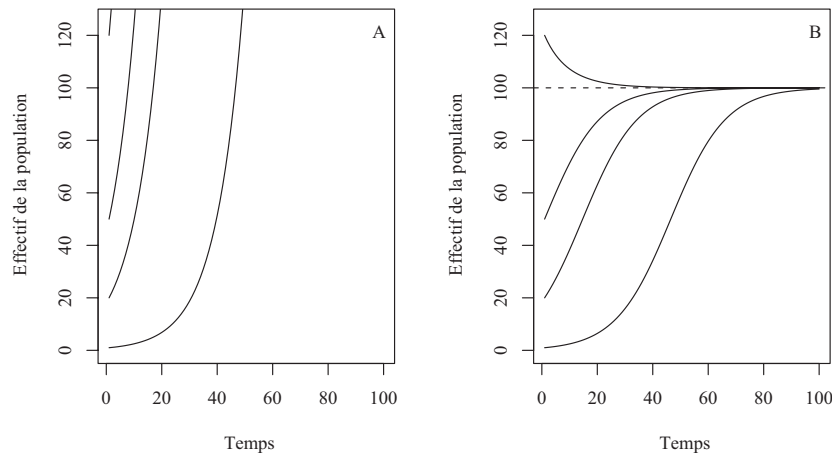


Figure 1 Croissance exponentielle ($r = 1$). Quelles que soient les conditions initiales, la population croît. Cette croissance est infinie : elle ne s'arrête jamais, même si les effectifs dans la population sont très grands. B. Croissance logistique ($r = 1$ et

$K = 100$). La population ne croît que si $n < K$. C'est le cas pour trois des quatre simulations présentées ici. Quelles que soient les conditions initiales, la taille de la population se stabilise à K .

la dernière étape du calcul supposant que ϵ est négligeable face à K . De la même façon, on a :

$$\left. \frac{dn(t)}{dt} \right|_{n(t)=K-\epsilon} \approx r\epsilon$$

Donc si on ajoute ϵ à $n(t) = K$, le produit $r\epsilon$ étant positif, la population décroît et l'on est ramené à $n(t) = K$; à l'inverse, si on retranche ϵ , la population croît et l'on est donc encore une fois ramené à $n(t) = K$. Le point d'équilibre $n(t) = K$ est donc stable, puisqu'il résiste à une petite perturbation. Le même calcul opéré au point $n(t) = 0$ montre que :

$$\left. \frac{dn(t)}{dt} \right|_{n(t)=0+\epsilon} \approx r\epsilon$$

Donc si on ajoute ϵ , la population se met à croître et on s'éloigne du point d'équilibre. Le point d'équilibre $n(t) = 0$ est donc instable, puisqu'il ne résiste pas à une petite perturbation. Les comportements des modèles logistique et exponentiel sont illustrés dans la Figure 1.

1.1.2 La compétition interspécifique : définition du modèle de Lotka et Volterra

Dans le modèle logistique, la compétition se produit entre individus de la même espèce. Comment modéliser la compétition entre individus qui n'appartiennent pas à la même espèce ? Imaginons que deux espèces vivent au même endroit. Soient $n_1(t)$ et $n_2(t)$ leurs effectifs respectifs. Chaque espèce consomme une ressource limitée, mais les deux espèces n'exploitent pas nécessairement les mêmes ressources. Cette situation a été formalisée indépendamment par Lotka et Volterra² :

$$\begin{cases} \frac{dn_1(t)}{dt} = n_1(t)r_1 \left(1 - \frac{n_1(t) + \alpha_{21}n_2(t)}{K_1} \right) \\ \frac{dn_2(t)}{dt} = n_2(t)r_2 \left(1 - \frac{n_2(t) + \alpha_{12}n_1(t)}{K_2} \right) \end{cases} \quad (2)$$

². Les équations de Lotka et Volterra ont été proposées respectivement en 1925 et 1926.

où r_1 et r_2 sont les taux de croissance des deux espèces et où K_1 et K_2 sont leurs capacités biotiques. Les paramètres α_{21} et α_{12} quantifient l'effet négatif de la présence d'une espèce sur l'autre. Si ces deux paramètres étaient nuls, par exemple, les dynamiques des deux espèces seraient totalement indépendantes : elles ne seraient pas en compétition pour une ressource commune. Considérons maintenant le cas $\alpha_{21} < 1$. Dans ce cas, la croissance de l'espèce 1 diminue plus fortement lorsqu'on ajoute un individu de l'espèce 1 à la communauté que lorsqu'on ajoute un individu de l'espèce 2 : pour l'espèce 1, la compétition interspécifique est moins forte que la compétition intraspécifique. Autrement dit, une partie de la ressource dont dépend l'espèce 1 pour sa reproduction et sa survie n'est pas accessible à l'espèce 2. Finalement, si $\alpha_{21} > 1$, la compétition interspécifique est plus forte que la compétition intraspécifique pour l'espèce 1. Cela peut se produire si par exemple l'espèce 2 produit une toxine qui affecte la croissance de l'espèce 1. Nous sommes ici dans un cas de ce que l'on appelle la compétition par interférence.

1.1.3 Les points d'équilibre du modèle de Lotka et Volterra et leur stabilité

Nous allons maintenant procéder de la même façon que pour le modèle logistique en déterminant tout d'abord les points d'équilibre du système, puis en étudiant leur stabilité. Comme nous étudions un système comprenant deux espèces, un point d'équilibre doit maintenant satisfaire en même temps les équations $dn_1(t)/dt = 0$ et $dn_2(t)/dt = 0$. On peut vérifier facilement que les couples $(0, 0)$, $(K_1, 0)$ et $(0, K_2)$ sont des points d'équilibre. Le premier correspond à l'extinction totale des deux espèces ; les deux derniers décrivent une situation où l'une des deux espèces seulement s'éteint.

Le système de Lotka et Volterra peut admettre un quatrième point d'équilibre, point correspondant à une situation où les deux compétiteurs coexistent. Ce point est défini par :

$$\begin{cases} n_1 = \frac{K_1 - \alpha_{21}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \\ n_2 = \frac{K_2 - \alpha_{12}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \end{cases}$$

ce point d'équilibre n'ayant de sens biologique que si les quantités n_1 et n_2 qu'il définit sont positives.

Comment déterminer la stabilité d'un point d'équilibre dans le modèle de Lotka et Volterra ? Dans le cas du modèle logistique, nous avons calculé l'effet d'une petite perturbation sur chacun des points d'équilibre pour déterminer sa stabilité. Ici, une perturbation du système peut se faire par l'ajout ou le retrait d'une petite quantité d'individus de l'une ou de l'autre des deux espèces. Il y a donc plusieurs façons de perturber un point d'équilibre et, pour chaque perturbation, il nous faut considérer le taux de croissance de chacune des deux espèces. Bref, le raisonnement simple que nous avons appliqué précédemment devient un peu moins simple... Pour simplifier, nous n'allons considérer la stabilité que de certains des équilibres.

Par exemple, si $n_1 = 0$ et $n_2 = 0$, une petite perturbation ε sur n_1 va rendre le taux de croissance de la première espèce égal à $r_1\varepsilon$, valeur positive, sans changer celui de la seconde espèce. Si on ajoute quelques individus de l'espèce 1 et que $r_1 > 0$, la population de l'espèce 1 se met donc à croître. De la même façon, si on ajoute quelques individus de l'espèce 2 et que $r_2 > 0$, la population de l'espèce 2 se met à croître. L'équilibre $(0, 0)$ n'est donc pas stable lorsque $r_1 > 0$ ou $r_2 > 0$.

Considérons maintenant le cas $n_1 = K_1$ et $n_2 = 0$. Tant que $n_2 = 0$, la dynamique de l'espèce 1 est décrite par une équation logistique (pour vous en convaincre, remplacez n_2 par zéro dans les équations du système 2). Donc, d'après notre analyse du modèle logistique, notre équilibre sera stable si $r_1 > 0$ et que l'on perturbe le système en ajoutant ou en enlevant quelques individus de l'espèce 1. Que se passe-t-il maintenant si on ajoute une petite quantité positive ε à n_2 ? Dans ce cas on a :

$$\begin{aligned} \left. \frac{dn_2(t)}{dt} \right|_{n_1(t)=K_1, n_2(t)=\varepsilon} &= \varepsilon r_2 \left(1 - \frac{\varepsilon + \alpha_{12}K_1}{K_2} \right) \\ &\approx \varepsilon r_2 \left(1 - \alpha_{12} \frac{K_1}{K_2} \right) \end{aligned}$$

Deux situations sont donc possibles. Si $\alpha_{12}K_1 > K_2$, le taux de croissance de l'espèce 2 est négatif. Cette espèce va donc s'éteindre et l'on est ramené à notre point d'équilibre : l'équilibre est stable. Si au contraire $\alpha_{12}K_1 < K_2$, l'équilibre $(K_1, 0)$ est instable. L'espèce 2 peut alors croître dans une situation où sa densité initiale est très faible et où l'espèce 1 est à sa capacité biotique.

Le même raisonnement s'appliquant lorsque l'espèce 2 est à sa capacité biotique, quatre situations sont possibles lorsque $r_1 > 0$ et $r_2 > 0$. Si $\alpha_{12}K_1 < K_2$ et $\alpha_{12}K_2 > K_1$, l'espèce 2 peut envahir dans une population de l'espèce 1 à l'équilibre mais l'inverse n'est pas vrai. L'espèce 2 éliminera alors systématiquement l'espèce 1 [($K_1, 0$) est instable et $(0, K_2)$ est stable]. Inversement, si $\alpha_{12}K_1 > K_2$ et $\alpha_{21}K_2 < K_1$, l'espèce 1 éliminera systématiquement l'espèce 2 [($K_1, 0$) est stable et $(0, K_2)$ est instable]. Si jamais aucune des deux espèces ne peut envahir lorsque l'autre est à sa capacité biotique [($K_1, 0$) et $(0, K_2)$ sont stables], on se trouve dans une situation où l'espèce installée, quelle qu'elle soit, empêche la colonisation de l'autre espèce. Cela pourrait correspondre à une situation de préemption de l'espace par exemple, c'est-à-dire quand la première espèce installée occupe tout l'espace. Finalement,

si $\alpha_{12}K_1 < K_2$ et $\alpha_{21}K_2 < K_1$, l'espèce 2 peut envahir dans une population de l'espèce 1 à l'équilibre mais, symétriquement, l'espèce 1 est aussi capable d'envahir dans une population de l'espèce 2 à l'équilibre [($K_1, 0$) et $(0, K_2)$ sont instables]. On peut montrer que c'est précisément dans cette situation que la coexistence des deux espèces est possible et stable. Ces trois situations sont résumées dans la Figure 2.

1.2 La sélection, c'est de la compétition entre génotypes ; formalisation et simplification du problème

Au cœur de la théorie de la sélection naturelle, on trouve l'idée que les espèces sont variables, que les variants d'une même espèce sont en compétition les uns avec les autres et que la variation est héréditaire. Imaginons par exemple qu'au sein d'une même espèce deux variants (1 et 2) existent. Imaginons que les fécondités des deux variants soient f_1 et f_2 , leurs mortalités m_1 et m_2 et que les deux variants exploitent exactement la même ressource dont l'abondance est fixée par la capacité biotique K . Imaginons en outre que la limitation de la ressource réduise la fécondité des individus mais n'augmente pas leur taux de mortalité. Si toutes ces hypothèses sont valides, on peut s'inspirer du modèle de Lotka et Volterra et écrire :

$$\begin{cases} \frac{dn_1(t)}{dt} = n_1(t) \left[f_1 \left(1 - \frac{n_1(t) + n_2(t)}{K} \right) - m_1 \right] \\ \frac{dn_2(t)}{dt} = n_2(t) \left[f_2 \left(1 - \frac{n_1(t) + n_2(t)}{K} \right) - m_2 \right] \end{cases} \quad (3)$$

où $n_1(t)$ et $n_2(t)$ sont les nombres d'individus des deux variants au temps t .

En fait, en écrivant ces équations différentielles, nous avons fait une hypothèse supplémentaire, qui n'est pas dans la liste présentée ci-dessus et qui est biologiquement très forte. Nous avons supposé que lorsqu'un individu du variant 1 se reproduit, ses descendants sont tous des variants 1. Cette situation n'est possible que si les caractéristiques qui différencient les deux variants sont héréditaires, hypothèse importante mais que nous avons déjà mentionnée. Cette situation serait en outre peu probable si l'espèce que nous considérons se reproduisait de façon sexuée. Dans ce cas, un variant 1 peut en effet produire, selon le génotype de l'individu avec lequel il se croise, des descendants possédant un mélange de gènes de variant 1 et de gènes de variant 2. Rapidement, la population serait alors composée d'un nombre de variants dépassant de beaucoup les seuls deux types parentaux présents initialement. En conclusion, notre modèle n'est bien adapté qu'à l'étude d'une espèce se reproduisant de façon clonale ou par autofécondation (voir Chapitre 9), ou bien encore à celle de caractères à transmission non mendélienne pour lesquels le phénotype d'un individu est celui de l'un de ses deux parents seulement. Nous discuterons plus loin de méthodes permettant de prendre en compte la reproduction sexuée dans un modèle d'évolution.

Une fois la compétition entre nos deux variants formalisée par l'Équation 3, on voit facilement que les raisonnements que nous venons d'appliquer au modèle de Lotka et Volterra peuvent nous permettre de prédire si l'un des deux variants emportera la compétition et si oui lequel. À partir

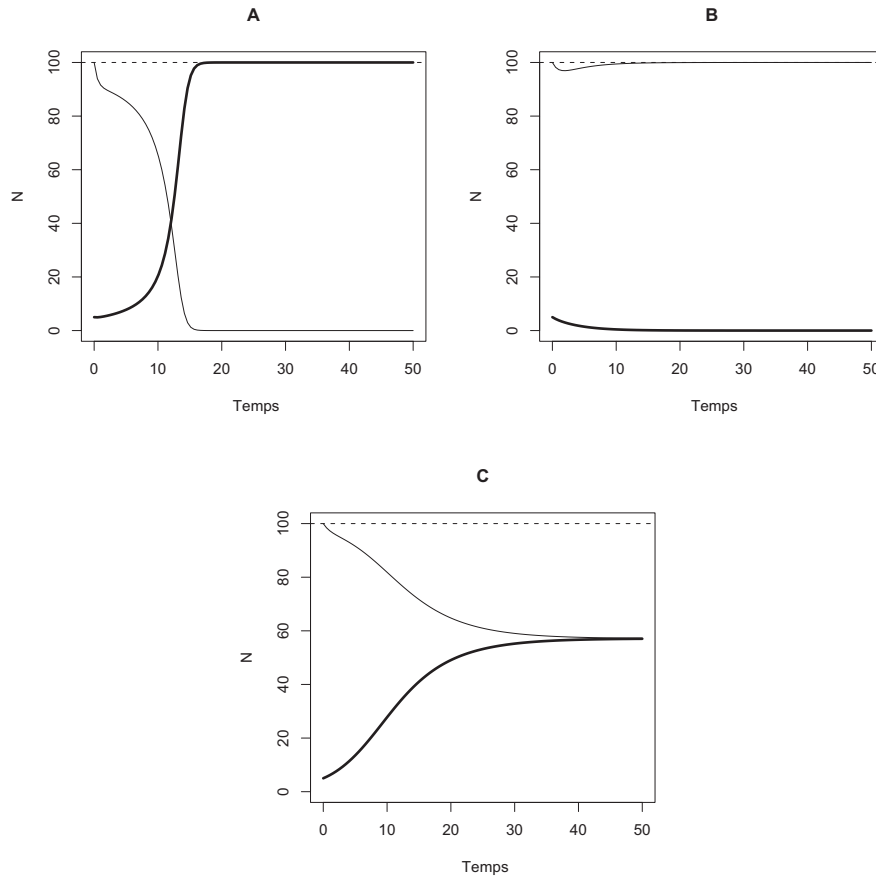


Figure 2 Les trois dynamiques possibles lorsque l'espèce 1 est initialement à sa capacité biotique. La dynamique de l'espèce 2 est indiquée en gras. A) L'espèce 2 envahit et remplace l'espèce 1.

B) L'espèce 2 ne parvient pas à envahir. C) L'espèce 2 envahit mais coexiste de façon stable avec l'espèce 1.

de l'Équation 3, on peut montrer que trois points d'équilibre sont possibles : $(0, 0)$, l'extinction totale des deux variants, $(K(1 - m_1/f_1), 0)$, l'extinction du deuxième variant et $(0, K(1 - m_2/f_2))$, l'extinction du premier variant. La coexistence des deux variants n'est jamais possible. Il est aussi facile de montrer que, comme précédemment, le premier équilibre est instable si $f_1 > m_1$ et $f_2 > m_2$. En nous plaçant à l'un des deux autres points d'équilibre et en cherchant les conditions qui permettent au variant dont la densité est nulle d'envahir, on peut montrer que le variant 1 l'emporte sur le variant 2 si et seulement si :

$$\frac{f_1}{m_1} > \frac{f_2}{m_2}$$

Bien sûr, les conclusions auxquelles nous venons d'aboutir ne s'appliquent qu'à un modèle précis décrivant une situation biologique bien particulière, celle de la compétition entre deux génotypes pour une ressource physique en quantité limitée. Dans le cas général, notre but est de décrire mathématiquement la compétition entre deux variants phénotypiques. Mais les équations doivent refléter le mécanisme biologique à l'œuvre dans cette compétition. Par exemple, si nous avons voulu représenter la compétition entre deux souches bactériennes pathogènes, il nous aurait fallu incorporer dans nos équations le processus infectieux par lequel les bactéries contaminent leur hôte et rendre compte du fait

que les hôtes constituent précisément la ressource limitante pour laquelle les bactéries sont en compétition. Les équations différentielles auraient été différentes mais, pour peu que l'on conserve l'hypothèse que les descendants d'un individu sont identiques à leur parent, la méthode d'analyse resterait identique.

1.3 De la dynamique d'invasion d'un mutant à l'évolution phénotypique ; fonction d'invasion et graphiques d'invasion par paire

Dans les calculs précédents, nous imaginions deux variants phénotypiques en compétition l'un avec l'autre. Notre modèle nous permettait de prédire lequel des deux variants l'emportait sur l'autre. Il nous faut maintenant considérer que la variation phénotypique est, dans la nature, produite par la mutation. Pour simplifier l'analyse, nous allons imaginer que le processus d'évolution est un enchaînement d'événements de mutation suivis par des épisodes de sélection. Si la mutation est un événement rare, le temps correspondant à chaque épisode de sélection est important. Notre population aura toujours eu suffisamment de temps pour atteindre son équilibre démographique au moment où un nouvel événement de mutation se produira. Chaque épisode du processus d'évolution peut alors être décomposé en trois phases :

- (i) la population est à son équilibre démographique ;
- (ii) un des individus de la population mute ;
- (iii) la population converge vers un état d'équilibre, qui peut être différent du précédent.

Essayons maintenant de préciser l'enchaînement de ces trois étapes. Supposons qu'initialement notre population ne soit composée que de variants 1 et que le variant 2 apparaisse par mutation. On aurait alors :

- la population comprend $n_1^* = K(1 - m_1/f_1)$ individus du variant 1 et aucun du variant 2 (phase 1) ;
- un individu mute et devient un variant 2 ; comme il est seul, on peut supposer que le nombre d'individus de variant 1 est très grand face à celui de variant 2 ; on est donc dans une situation où $n_1 = n_1^*$ et $n_2 = \varepsilon$ (phase 2).

Cette situation où $n_1 = n_1^*$ et $n_2 = \varepsilon$ est très proche de celle que nous avons étudiée précédemment pour déterminer la stabilité de l'équilibre $(n_1^*, 0)$. En fait, la mutation qui ajoute un petit ε d'individus du variant 2 joue exactement le rôle de la perturbation que nous considérons précédemment. Partant de cette constatation, nous pouvons maintenant clarifier les situations possibles dans la troisième phase de notre scénario :

- si l'équilibre $(n_1^*, 0)$ est stable, on doit, après perturbation, y retourner ; autrement dit, on reviendra de (n_1^*, ε) à $(n_1^*, 0)$: la mutation apparue à l'étape précédente aura été éliminée par la sélection naturelle ;
- si au contraire l'équilibre $(n_1^*, 0)$ est instable, on ne reviendra pas vers $(n_1^*, 0)$: la mutation apparue à l'étape précédente augmentera alors nécessairement en fréquence ; il est même possible que les variants 2, apparus par mutation, remplacent les variants 1.

Pour conclure, on peut donc dire que le critère permettant de déterminer la stabilité de l'équilibre $(n_1^*, 0)$ permet aussi de savoir si la mutation ayant produit les variants 2 est éliminée ou non. En fait on peut définir une fonction, que l'on nomme **fonction d'invasion**, qui correspond au « taux de croissance individuel » de la population de mutants juste après son apparition. Un mutant ne pourra envahir dans une population à l'équilibre que si sa fonction d'invasion est positive. Techniquement, on peut supposer que la densité du mutant est négligeable par rapport à celle du résident. La fonction d'invasion peut alors se calculer comme³ :

$$\lambda = \lim_{n_2 \rightarrow 0} \left(\frac{1}{n_2} \frac{dn_2}{dt} \Big|_{n_1=n_1^*} \right) \quad (4)$$

ce qui pour notre modèle donne :

$$\begin{aligned} \lambda &= f_2 \left(1 - \frac{n_1^*}{K} \right) - m_2 \\ &= f_2 \frac{m_1}{f_1} - m_2 \end{aligned} \quad (5)$$

³. Cette formulation n'est pas la plus générale. Elle ne s'applique en fait qu'aux modèles dont la dynamique du résident, en l'absence de tout mutant, est décrite par une seule équation et admet un équilibre stable. Si le système résident est décrit par plusieurs équations mais admet un équilibre stable, λ est la valeur propre dominante de la matrice Jacobienne du système dynamique prise au point $(n_1^*, 0)$. Dans le cas où la population résidente n'admet pas de point d'équilibre stable (si elle décrit des oscillations par exemple), des outils mathématiques existent mais ils dépassent de beaucoup le cadre de cet ouvrage.

On retrouve donc bien que notre mutant de variant 2 envahit dans une population de variant 1 à son équilibre démographique n_1^* si :

$$\lambda > 0 \Leftrightarrow \frac{f_2}{m_2} > \frac{f_1}{m_1}$$

Il est important de bien voir ici que le signe de la fonction d'invasion est déterminé à la fois par f_2 et m_2 , mais aussi par f_1 et m_1 . Autrement dit, le fait qu'un mutant envahisse ou non dépend, bien entendu, de ses caractéristiques propres (n'importe quel mutant ne peut pas envahir) mais aussi de celles des individus présents dans la population avant que la mutation ne se produise. Traditionnellement, on nomme ces individus les résidents. L'invasion d'un mutant dépend donc aussi des caractéristiques des résidents.

Ici, mutants et résidents se différencient par leur fécondité et leur taux de mortalité. Notre modèle prédit que les individus favorisés par la sélection naturelle sont ceux dont la fécondité est la plus élevée et la mortalité la plus faible. Cette conclusion triviale suppose néanmoins que l'on puisse augmenter la fécondité et diminuer la mortalité de façon à peu près indépendante. En fait, dans la nature, il est rare d'observer des animaux ou des plantes possédant à la fois une très forte fécondité et vivant très longtemps. En général, une fécondité élevée se paie au prix d'une survie faible (voir Chapitre 10). La raison de cette corrélation négative est probablement à chercher dans une contrainte physiologique qui fait que l'énergie allouée à la reproduction ne peut pas l'être à la survie. Nous allons tenter d'introduire cette contrainte dans notre modèle en écrivant que la mortalité des individus est une fonction croissante de leur fécondité. Par exemple :

$$m = a + bf^c$$

où a , b et $c > 0$ sont trois paramètres qui nous permettront de faire varier la forme de la contrainte physiologique reliant f à m .

Mutants et résidents peuvent maintenant être différenciés sur la seule base de leur fécondité, puisque leur mortalité est une fonction de leur fécondité. Toute augmentation de fécondité chez le mutant se paiera par une augmentation de la mortalité, puisque m est une fonction croissante de f . Comme la fonction d'invasion dépend à la fois du mutant et du résident, on peut représenter son signe en fonction de la fécondité du mutant (f_m) et de celle du résident (f_r). Cette représentation est illustrée par les trois graphiques de la Figure 3. Ce type de graphique, que l'on appelle **graphique d'invasion par paire**, va nous permettre de prédire l'évolution de la fécondité de l'organisme que nous étudions. Dans ces graphiques, la fécondité du résident est indiquée en abscisse et celle du mutant en ordonnée. Sur la diagonale, on trouve donc des mutants identiques aux résidents. Leur fonction d'invasion est, par définition, nulle (pour s'en convaincre, il suffit de remplacer f_2 et m_2 par f_1 et m_1 dans l'Équation 5). Les mutants capables d'envahir dans une population résidente à l'équilibre se trouvent dans la zone en noir. Ceux qui sont placés dans la zone en blanc ne sont pas capables d'envahir et seront donc éliminés par la sélection naturelle dès leur apparition. Les trois graphiques se différencient par les valeurs des paramètres a , b et c qui déterminent la forme du lien entre m et f . Commençons par le premier d'entre eux

(Figure 3A, $m = f^{0,5}$). Sur ce graphique, les mutants capables d'envahir se trouvent tous au-dessus de la diagonale, c'est-à-dire qu'ils sont tous caractérisés par $f_m > f_r$. Autrement dit, une mutation diminuant la fécondité sera systématiquement éliminée. Une mutation l'augmentant ne sera pas éliminée et, on peut le montrer facilement, finira par remplacer la stratégie résidente. Dans ce cas là, nécessairement, la combinaison de la mutation et de sélection devrait faire augmenter la fécondité au cours du temps. À l'inverse, si la mortalité augmente plus vite que linéairement avec la fécondité ($m = f^{1,5}$, Figure 3B), les mutations capables d'envahir dans une population résidente sont toutes placées en dessous de la diagonale. Au cours du temps, on devrait donc observer une diminution de la fécondité.

Essayons maintenant d'interpréter biologiquement ces deux situations. Lorsque $m = f^{0,5}$, la mortalité augmente avec la fécondité, mais elle augmente moins vite que linéairement. Autrement dit, pour une même augmentation de fécondité, l'augmentation de mortalité sera plus faible lorsque la fécondité est élevée : lorsque $f = 0,1$, une augmentation de 0,1 de la fécondité fait augmenter la mortalité de 0,13 ; lorsque $f = 0,8$, une augmentation de 0,1 de la fécondité ne fait

plus augmenter la mortalité que de 0,05. À cause de cette diminution du coût lorsque la fécondité augmente, ce qu'un individu gagne par une augmentation de fécondité excède toujours ce qu'il perd à cause de l'augmentation de mortalité correspondante. La sélection favorise donc toujours des fécondités de plus en plus élevées. Inversement, lorsque $m = f^{1,5}$, le prix à payer pour une augmentation de fécondité augmente avec la fécondité. Dans ce cas là, ce qu'un individu perd en diminuant sa fécondité, il le gagne grâce à la baisse de mortalité correspondante. La sélection favorise alors des fécondités de plus en plus faibles.

Intéressons-nous maintenant au troisième cas (Figure 3C, $m = 0,1 + 0,75 f^{1,5}$). Ici, les mutations capables d'envahir sont au-dessus de la diagonale lorsque la fécondité du résident est faible, mais elles sont au contraire en dessous de la diagonale lorsque la fécondité du résident est forte. Autrement dit, si on part d'une situation où la fécondité est faible, on devrait la voir augmenter au cours du temps. Si on part au contraire d'une situation où la fécondité est forte, on devrait la voir diminuer au cours du temps. Quel que soit le point de départ, la fécondité devrait donc se stabiliser à une valeur intermédiaire.

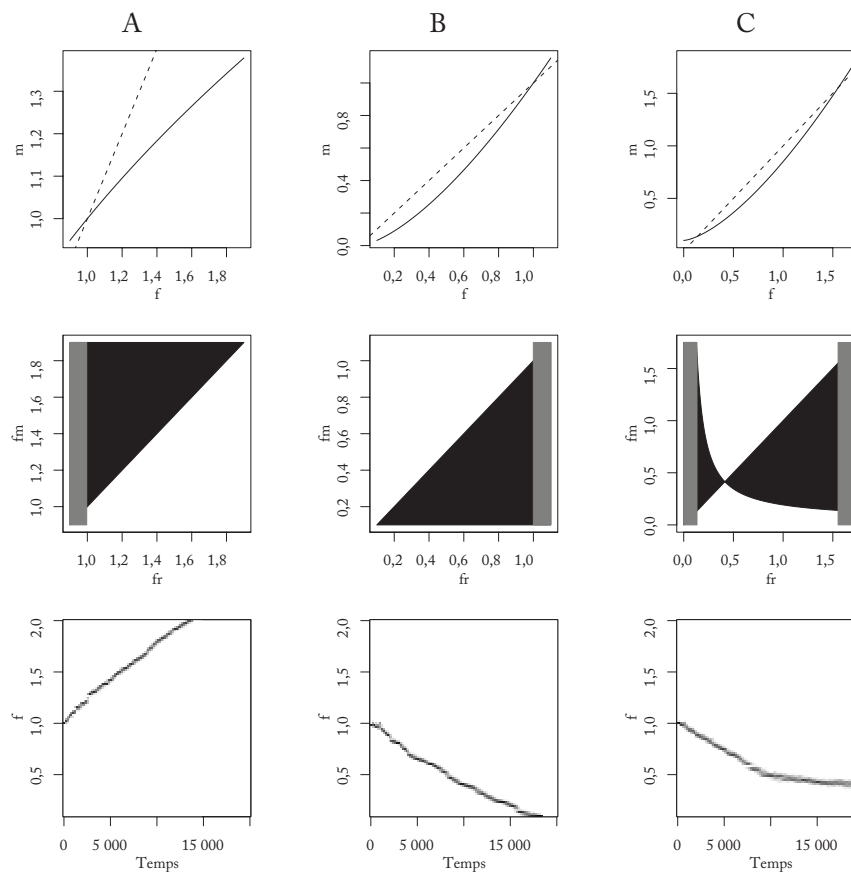


Figure 3 Évolution de la fécondité selon la forme de la relation entre f et m . La première ligne de graphiques représente la mortalité m en fonction de la fécondité f . A $m = f^{0,5}$. B $m = f^{1,5}$. C $m = 0,1 + 0,75 f^{1,5}$. La deuxième ligne représente les graphiques d'invasion par paire correspondants (fécondité du résident : f_r ; fécondité du mutant : f_m). Pour chaque stratégie résidente f_r , les valeurs de f_m comprises dans une zone en noir correspondent aux mutants capables d'envahir dans la population résidente à

l'équilibre. Les valeurs de f_m comprises dans une zone en blanc sont au contraire celles qui sont immédiatement éliminées par la sélection naturelle. Les zones en gris correspondent aux valeurs de fécondité pour lesquelles la population résidente n'est pas viable. La troisième ligne de graphiques représente une simulation de dynamique évolutive pour chacune des trois situations. Les niveaux de gris dans ces graphiques indiquent la fréquence observée des valeurs de f .

1.4 Vers quoi la sélection amène-t-elle le phénotype ? Gradient de sélection et points singuliers

Dans les graphiques de la Figure 3, la sélection naturelle amène à une augmentation de f au cours du temps lorsque les mutants qui peuvent envahir sont au-dessus de la diagonale. Autrement dit, f augmente si λ est positif lorsque $f_m > f_r$ et négatif lorsque $f_m < f_r$. Comme λ est, par construction, nul lorsque $f_m = f_r$, on en déduit qu'une condition nécessaire et suffisante pour que f augmente est que λ soit une fonction croissante de f_m lorsque f_m est proche de f_r . Le sens dans lequel f évolue au cours du temps peut donc être déterminé à partir du signe de :

$$G(f) = \left. \frac{d\lambda}{df_m} \right|_{f_m=f_r=f} \quad (6)$$

On appelle la fonction $G(f)$ le gradient de sélection. Si le gradient est positif, le trait doit augmenter sous l'effet de la sélection ; s'il est négatif, il doit au contraire diminuer. Enfin, si le gradient est nul, la sélection ne joue pas sur le trait considéré. L'Encadré 1 montre en quel sens le gradient peut être compris comme une approximation de λ . En utilisant la formulation de λ de l'Équation 5 et en remplaçant les mortalités par leur expression en fonction des fécondités, on obtient :

$$\frac{\partial \lambda}{\partial f_2} = \frac{a + bf_1^c}{f_1} - bc f_2^{c-1} \quad (7)$$

et donc :

$$G(f) = \frac{a + bf^c(1-c)}{f}$$

Lorsque $a = 0$, on constate donc bien que le gradient est toujours positif lorsque $c < 1$ (voir Figure 3A) et toujours négatif lorsque $c > 1$ (voir Figure 3B). Lorsque $a \neq 0$ et $c > 1$, il existe un point f^* tel que $G(f^*) = 0$. On peut écrire :

$$f^* = \left(\frac{a}{b(c-1)} \right)^{\frac{1}{c}}$$

Pour les paramètres utilisés dans la Figure 3C on obtient $f^* = 0,41$. Ce point a un statut bien particulier puisque, lorsqu'on s'y trouve exactement, la sélection ne joue plus. Il correspond, dans notre modèle, au point où le gain d'un petit accroissement de fécondité est exactement contrebalancé par le coût de l'accroissement correspondant de mortalité. Ce type de point est appelé **point singulier** ou bien encore candidat de **stratégie évolutivement stable** (en anglais, *candidate ESS*).

1.5 Le comportement du système au voisinage des points singuliers ; stabilité par convergence et stabilité évolutive

Dans la Figure 3C, on constate que notre système converge vers le point singulier que nous venons de définir : au cours du temps f se rapproche de f^* puis s'y stabilise. Ce type de trajectoire (illustré aussi dans la première ligne de la Figure 5) est observé lorsque deux propriétés sont vérifiées : il faut que, tant que la stratégie du résident n'est pas f^* , tout mutant plus proche de f^* que le résident soit capable d'envahir (propriété 1) et que, lorsque la stratégie du résident est f^* , aucun mutant ne soit capable d'envahir (propriété 2).

Ces deux propriétés n'ont en fait rien de général : elles sont le produit du modèle particulier que nous avons étudié.

Encadré 1.

Dérivée d'une fonction et développement limité

Soit f une fonction de x . On cherche, parmi les droites possibles, celle qui permet la meilleure approximation de f au voisinage d'un point x_0 . Pour cela, commençons par calculer la pente d'une droite passant par deux points encadrant x_0 . Soient $(x_1, f(x_1))$ et $(x_2, f(x_2))$ les coordonnées de ces deux points avec $x_1 = x_0 - \delta$ et $x_2 = x_0 + \delta$ et où δ est un réel positif proche de zéro (voir Figure 4). La pente de la droite passant par ces deux points est :

$$b = \frac{f(x_2) - f(x_1)}{x_2 - x_1} = \frac{f(x_0 + \delta) - f(x_0 - \delta)}{2\delta}$$

Si δ devient petit, les deux points se rapprochent infiniment de x_0 et on a :

$$\lim_{\delta \rightarrow 0} b = \lim_{\delta \rightarrow 0} \frac{f(x_0 + \delta) - f(x_0 - \delta)}{2\delta} = \left. \frac{df(x)}{dx} \right|_{x=x_0}$$

La droite passant par ces deux points infiniment proches de x_0 est la tangente à la courbe au point $(x_0, f(x_0))$. La pente de la tangente est donc la dérivée de f par rapport à x , calculée au point x_0 . Cette tangente, si x est proche de x_0 , est une bonne approximation de $f(x)$. On peut donc écrire que si $x \approx x_0$:

$$f(x) \approx f(x_0) + \left. \frac{df(x)}{dx} \right|_{x=x_0} (x - x_0)$$

Nous venons de réaliser un développement limité au premier ordre. En fait, cet outil est beaucoup plus général que ce que notre description pourrait laisser penser. On peut effectivement, en utilisant une technique similaire, approximer la fonction f par des polynômes de $x - x_0$ d'ordre n (c'est-à-dire ayant la forme $f(x_0) + a_1(x - x_0) + \dots + a_n(x - x_0)^n$, les coefficients a_i faisant intervenir la dérivée i^{e} de la fonction f au point x_0). Bien sûr, plus l'ordre auquel on réalise un développement limité est élevé, plus l'approximation sera précise.

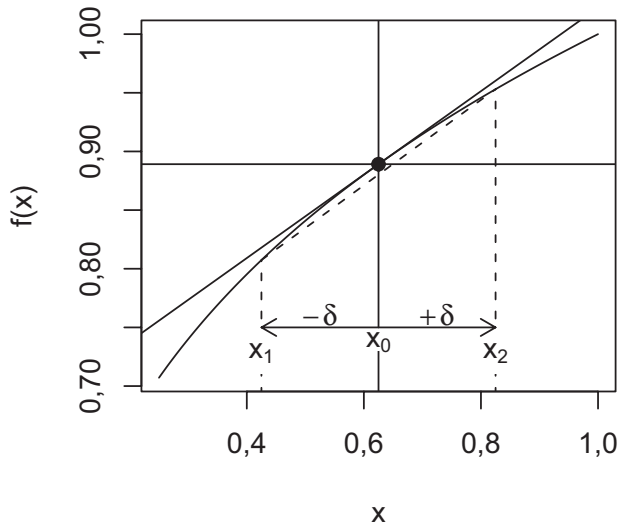


Figure 4 Fonction f représentée en fonction de x . La droite en trait plein est la tangente à f au point x_0 . Le segment de droite représenté en pointillé passe par les points d'abscisse $x_1 = x_0 - \delta$ et $x_2 = x_0 + \delta$. Quand δ se rapproche de zéro, ce segment se confond avec la tangente à f . On montre ainsi que la pente de la tangente est $\lim_{\delta \rightarrow 0} (f(x_0 + \delta) - f(x_0 - \delta)) / (2\delta)$, c'est-à-dire la dérivée de la fonction f calculée au point x_0 .

Dans d'autres modèles, l'une ou l'autre pourrait donc ne pas être vérifiée au voisinage de certains points singuliers. Si la première des deux propriétés n'est pas vérifiée, le système ne converge pas vers le point singulier mais au contraire s'en éloigne. Cette situation est illustrée par la deuxième ligne de la Figure 5. Si la première des deux propriétés est vérifiée mais pas la seconde, le système converge vers le point singulier, mais est susceptible, une fois ce point atteint, d'être envahi par certains variants avantageés par la sélection naturelle. Cette situation est illustrée par la troisième ligne de la Figure 5. Comment peut-on donc prédire le comportement d'un système au voisinage d'un point singulier ?

Nous avons vu précédemment que le gradient de sélection $G(f)$ permettait de prédire le sens dans lequel f devait varier sous l'effet conjoint de la mutation et de la sélection naturelle. Pour que le système converge vers f^* , il faut que la sélection augmente f quand $f < f^*$ et la diminue au contraire lorsque $f > f^*$. Il faut donc que le gradient de sélection soit positif pour $f < f^*$ et négatif lorsque $f > f^*$. Or $G(f^*) = 0$. La condition précédente est donc satisfaite lorsque G est une fonction décroissante au voisinage de f^* , c'est-à-dire lorsque $G'(f^*) < 0$. On dit dans ce cas que f^* est **stable par convergence**.

Une fois que le système a convergé vers le point singulier, comment va-t-il se comporter ? Lorsqu'on se trouve exactement à f^* , on a par définition :

$$G(f^*) = \left. \frac{d\lambda}{df_2} \right|_{f_1=f_2=f^*} = 0$$

autrement dit la fonction d'invasion atteint un *extremum* pour $f_2 = f^*$. Et comme la fonction d'invasion est nulle lorsque $f_2 = f_1 = f^*$, ceci veut dire que cette fonction a le même signe de part et d'autre de $f_2 = f^*$. Deux situations sont donc possibles. Si la fonction d'invasion est négative de part et

d'autre de $f_2 = f^*$, tout mutant s'écartant de f^* sera éliminé par la sélection naturelle. Si au contraire la fonction d'invasion est positive de part et d'autre de $f_2 = f^*$, n'importe quel mutant peut envahir. Dans le premier cas, on dira que le point singulier est **stable par évolution** (première ligne de la Figure 5). Le système ayant convergé vers ce point singulier ne pourra plus le quitter. Dans le second cas, le point singulier est au contraire instable par évolution (dernière ligne de la Figure 5). Les mutations qui y apparaissent n'étant pas éliminées par la sélection, le système qui a atteint un tel point devient polymorphe.

Pouvons-nous définir un critère simple, comme nous l'avons fait pour la stabilité par convergence, qui nous permette de distinguer ces deux situations ? Dans le cas où le point singulier est évolutivement stable, la fonction d'invasion λ est nulle lorsque le mutant est identique au résident et négative sinon :

$$\lambda(f^*, f_2 \neq f^*) < 0$$

Autrement dit, la fonction $\lambda(f^*, f_2)$ atteint un maximum lorsque $f_2 = f^*$ (voir le troisième graphique de la première ligne, Figure 5). À l'inverse, lorsque le point singulier est évolutivement instable on a $\lambda(f^*, f_2 \neq f^*) > 0$ et donc la fonction $\lambda(f^*, f_2)$ atteint un minimum lorsque $f_2 = f^*$ (voir le troisième graphique de la dernière ligne, Figure 5). Pour déterminer la stabilité du point singulier, il nous suffit donc de savoir si la fonction $\lambda(f^*, f_2)$ atteint un maximum lorsque $f_2 = f^*$. Il nous faut donc connaître le signe de la dérivée seconde de λ ; un point singulier est stable par évolution si et seulement si :

$$\left. \frac{d^2\lambda}{df_2^2} \right|_{f_1=f_2=f^*} < 0$$

1.6 Comment interpréter le comportement d'un modèle d'évolution

Nous venons de montrer que lorsque la relation entre fécondité et mortalité a la forme $m = a + bf^c$, la sélection peut nous amener vers une fécondité intermédiaire f^* qui, lorsqu'elle est atteinte, n'est envahie par aucun mutant. Nous pouvons en outre calculer la valeur de cette fécondité et la relier aux paramètres déterminant la forme de la relation entre m et f . Comme montré ci-dessus, on a :

$$f^* = \left(\frac{a}{b(c-1)} \right)^{\frac{1}{c}}$$

La fécondité évolutivement stable diminue donc lorsque b ou c augmente. Cette conclusion est presque triviale, puisque les paramètres b et c déterminent le coût d'une augmentation de fécondité en termes d'accroissement de la mortalité. Si ce coût est élevé, il vaut mieux avoir une fécondité plutôt faible. De façon plus intéressante, le paramètre a correspond à une mortalité minimale, celle qui est atteinte même lorsque la fécondité est proche de zéro. Cette mortalité minimale dépend probablement peu de la physiologie de l'espèce étudiée ; elle pourrait par contre être déterminée par des facteurs externes (sécheresse, épidémies, etc.). Le modèle prédit donc que plus ces facteurs sont importants, plus la fécondité évolutivement stable est élevée : si l'environnement est hostile et que l'on

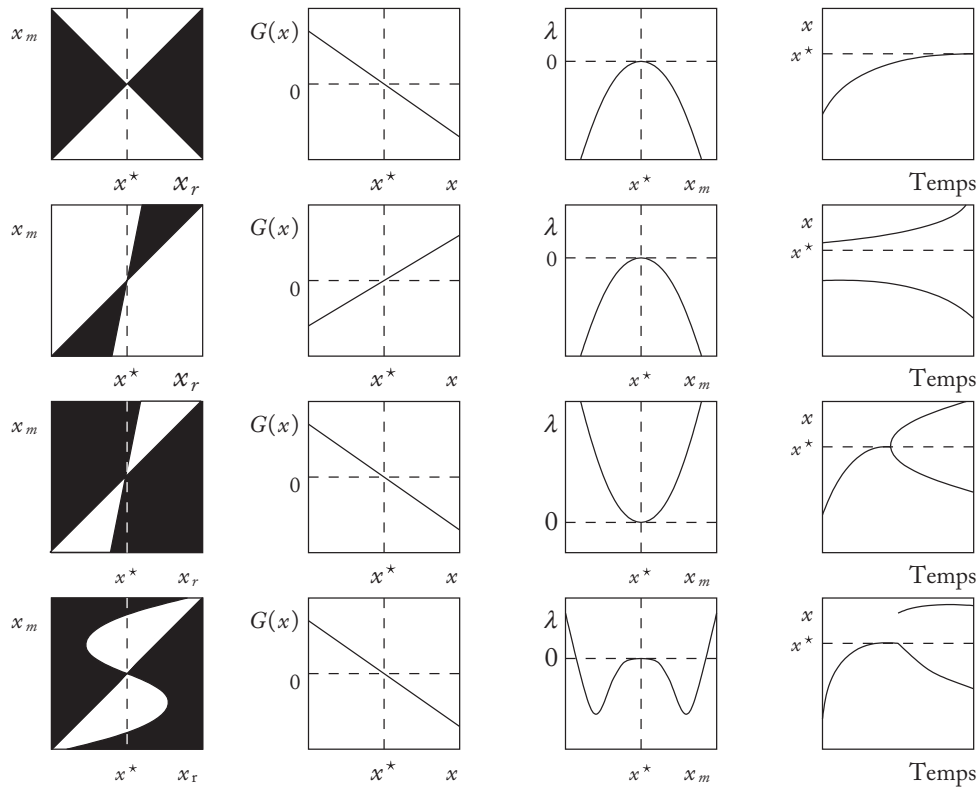


Figure 5 Quelques comportements typiques au voisinage des points singuliers. Le trait sous sélection est appelé x et x^* est un point singulier. La première colonne représente un graphique d'invasion par paire, la seconde la forme du gradient de sélection, la troisième la forme de la fonction d'invasion au voisinage de x^* et la quatrième le type de dynamique évolutive observé. **Première ligne** : le gradient est une fonction décroissante de x et la fonction d'invasion est maximale lorsque $x_m = x_r = x^*$. Le point singulier est donc stable par convergence (la sélection doit rapprocher le système du point singulier) et par évolution (une fois que le point singulier est atteint, plus aucun mutant ne peut envahir). **Deuxième ligne** : le point singulier est stable par évolution mais instable par convergence. La sélection amènera donc le système à s'éloigner du point singulier, en évoluant vers des valeurs élevées de x si x est initialement élevé, ou bien au contraire vers des valeurs

faibles si x est initialement faible. **Troisième ligne** : la fonction d'invasion est cette fois-ci minimale lorsque $x_m = x_r = x^*$. Le point singulier est stable par convergence mais instable par évolution. La sélection amènera donc le système au point singulier, mais une fois qu'il est atteint, n'importe quel mutant est capable d'envahir et la sélection va maintenir du polymorphisme. Dans certains cas deux lignées peuvent apparaître qui divergent : la sélection est disruptive au voisinage de x^* . **Quatrième ligne** : le point singulier est stable par convergence et par évolution, mais le comportement du système dépend de la taille des mutations. Des mutations de fort effet sont en effet capables d'envahir le système lorsque celui-ci a atteint son point singulier. Il est alors difficile de prédire le comportement du système. Le graphique de la quatrième colonne illustre une situation où une mutation d'effet fort est apparue et où, suite à cette apparition, le système devient polymorphe.

risque de mourir jeune quelle que soit l'énergie que l'on dépense à se reproduire, il vaut mieux se reproduire beaucoup (voir Chapitre 13).

L'interprétation que nous venons de faire repose sur le fait que l'on peut identifier un point singulier dans notre modèle et démontrer qu'il satisfait à la fois aux critères de stabilité par convergence et par évolution. Ces deux critères de stabilité sont essentiels dans l'analyse de notre modèle d'évolution. Ils permettent de comprendre beaucoup de choses sur la façon dont le système étudié devrait évoluer. Il convient néanmoins de rester prudent dans leur application : ces critères sont établis à partir du comportement de la fonction d'invasion au voisinage du point singulier ; ils ne donnent donc d'information pertinente sur le comportement du système que si les mutations sont d'effet faible.

Pour comprendre ce dernier point, revenons à la définition de la stabilité par évolution. Un point singulier est stable évolutivement si la fonction d'invasion atteint un maximum

lorsque le mutant est identique au résident. Dans cette situation, la fonction d'invasion est en effet négative pour tout mutant s'écartant du point singulier. Cependant, le critère de stabilité évolutive que nous avons choisi nous permet seulement de déterminer si le point singulier est un maximum local de la fonction d'invasion. Si jamais cette fonction admet, en plus de ce maximum local, un maximum global, certains mutants qui ne se situent pas au voisinage du point singulier sont susceptibles d'envahir. La conclusion que l'on pourra tirer du simple examen du critère de stabilité évolutive ne vaudra alors que s'il n'est que très peu probable que des mutations apparaissent ailleurs que dans le voisinage immédiat du point singulier. Ceci n'est vrai que si les effets des mutations sont faibles. Si au contraire la mutation peut créer des mutants très différents du résident, seuls les graphiques d'invasion par paire permettent de prédire véritablement la façon dont le système doit évoluer. Cette situation est illustrée par la quatrième ligne de la Figure 5.

2 QUAND CE N'EST PAS LE PHÉNOTYPE QUI EST TRANSMIS : LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Le modèle démographique du paragraphe précédent considérait les effectifs de deux types écologiques suivant le modèle démographique de Lotka-Volterra. Si on s'intéresse à des individus diploïdes, ou à un caractère déterminé par plusieurs gènes, on voit que le raisonnement doit être modifié : en cas de reproduction sexuée, un individu ne transmet pas un génotype diploïde, et il peut transmettre des gamètes recombinés porteurs de combinaisons d'allèles inexistantes dans la population parentale (voir Chapitre 9).

Nous allons maintenant voir qu'en utilisant un formalisme mathématique différent, il est possible de prédire les effets de la sélection en prenant en compte la façon dont les gènes sont transmis.

2.1 Formulation des changements de fréquence génique : modèle haploïde

Dans nombre de cas, on verra que l'évolution des effectifs des différents types dépend de la taille totale de la population et des fréquences des différents types, alors que l'évolution de ces fréquences ne dépendra que des fréquences à l'instant précédent. Il est alors commode d'ignorer la dynamique de population et de se concentrer sur l'évolution de la fréquence. Par exemple, on peut considérer les deux scénarios démographiques suivants :

- deux génotypes sont présents dans la population : les individus d'un génotype produisent f_1 descendants et les individus de l'autre génotype en produisent f_2 . On suppose que $f_1 \gg 1$ et $f_2 \gg 1$; en l'absence de régulation démographique, la population s'accroît donc indéfiniment ;
- alternativement, le nombre de sites de reproduction est limité, permettant à N adultes de se reproduire chaque année. On suppose que les parents produisent un grand nombre de jeunes ($\gg N$) qui rentrent en compétition pour les N sites de reproduction. Après cette compétition, seulement N individus sont établis et le cycle recommence. On note f_1 et f_2 les nombres relatifs de jeunes produits par différents individus (les fécondités relatives) en fonction de leur génotype.

Nous supposons dans un premier temps, comme dans le paragraphe 1, que les génotypes sont haploïdes et produisent des descendants identiques à eux-mêmes (modèle haploïde asexué). Dans les deux cas, si les effectifs des deux types d'individus reproducteurs sont $n_1(t)$ et $n_2(t)$ à la génération t , on aura $n_1(t)f_1$ et $n_2(t)f_2$ jeunes en compétition, et à la génération suivante :

$$\frac{n_2(t+1)}{n_1(t+1)} = \frac{f_2 n_2(t)}{f_1 n_1(t)} \quad (8)$$

La seule différence entre les deux scénarios est que $n_2(t) = N - n_1(t)$ dans le second cas.

Si le rapport f_2/f_1 reste constant au cours des générations, on a ainsi après T générations :

$$\frac{n_2(T)}{n_1(T)} = \left(\frac{f_2}{f_1} \right)^T \frac{n_2(0)}{n_1(0)} \quad (9)$$

et clairement le génotype 2 l'emporte si et seulement si $f_2 > f_1$. En termes de fréquence du génotype 2, $p = n_2/(n_1 + n_2)$, cette équation peut s'écrire :

$$\frac{p(T)}{1-p(T)} = \left(\frac{f_2}{f_1} \right)^T \frac{p(0)}{1-p(0)} \quad (10)$$

Ces derniers résultats, illustrés par la Figure 6, sont plus simples que le modèle du paragraphe précédent. On peut retrouver la complexité du modèle précédent en supposant que f_2/f_1 dépende des fréquences des deux types et va donc pouvoir changer d'une génération à l'autre.

Dans tous ces calculs, on a négligé les effets d'échantillonnage aléatoire liés au fait de produire un nombre fini de descendants à chaque génération. On identifie donc la fréquence chez les descendants à l'espérance de cette fréquence (voir l'Encadré 2 sur la notion d'espérance mathématique). L'ampleur des fluctuations aléatoires sur les fréquences est souvent une fonction décroissante de la taille totale de la population, et l'on invoque donc souvent l'hypothèse d'une taille totale de population élevée (ou infinie) pour justifier ce type de calcul.

2.2 Diploïdie et transmission bi-parentale

Considérons une population européenne de fauveltes migratrices. En conséquence du réchauffement global, il devient moins intéressant de migrer en Afrique (voyage dangereux et énergétiquement coûteux) et plus intéressant d'hiverner en Europe. Si la variabilité du comportement migratoire est partiellement héritable, on peut schématiser l'évolution du comportement migratoire en considérant deux allèles à un locus. Les porteurs de l'allèle A restent plus souvent en Europe que les porteurs de l'allèle a. Comme les fauveltes sont diploïdes, on doit distinguer le comportement des hétérozygotes Aa de celui des homozygotes AA et aa. N'importe quelle hypothèse peut *a priori* être considérée concernant le comportement des hétérozygotes : identique à celui d'un des deux homozygotes, intermédiaire, voire plus extrême que celui des homozygotes. Ces différentes hypothèses peuvent se traduire en termes de taux de survie des juvéniles pendant l'hiver : f_{aa} , f_{aA} et f_{AA} .

Les individus ne produisent généralement pas uniquement des descendants du même génotype. Ainsi, même si les hétérozygotes ont une survie supérieure, ils ne peuvent jamais complètement envahir la population : en se croisant entre eux, ils vont toujours produire une moitié de descendants homozygotes. Notons p_{aa} , p_{aA} et p_{AA} les fréquences des génotypes après l'hiver de l'année t , et $p_a = p_{aa} + p_{aA}/2$, $p_A = p_{AA} + p_{aA}/2 = 1 - p_a$ les fréquences des allèles.

Si les individus se croisent au hasard par rapport à leur génotype, la fréquence des jeunes de chaque génotype sera le résultat de l'association indépendante des allèles p_a^2 , p_A^2 , et $2p_a p_A$ pour les génotypes aa, AA et Aa, respectivement. En particulier, des hétérozygotes sont produits si la mère apporte A (probabilité p_A) et le père apporte a (probabilité p_a), ou réciproquement, d'où la fréquence totale $2p_a p_A$ de jeunes hétérozygotes produits (ce calcul est connu sous le nom d'équilibre génotypique de Hardy-Weinberg, voir Chapitre ??).

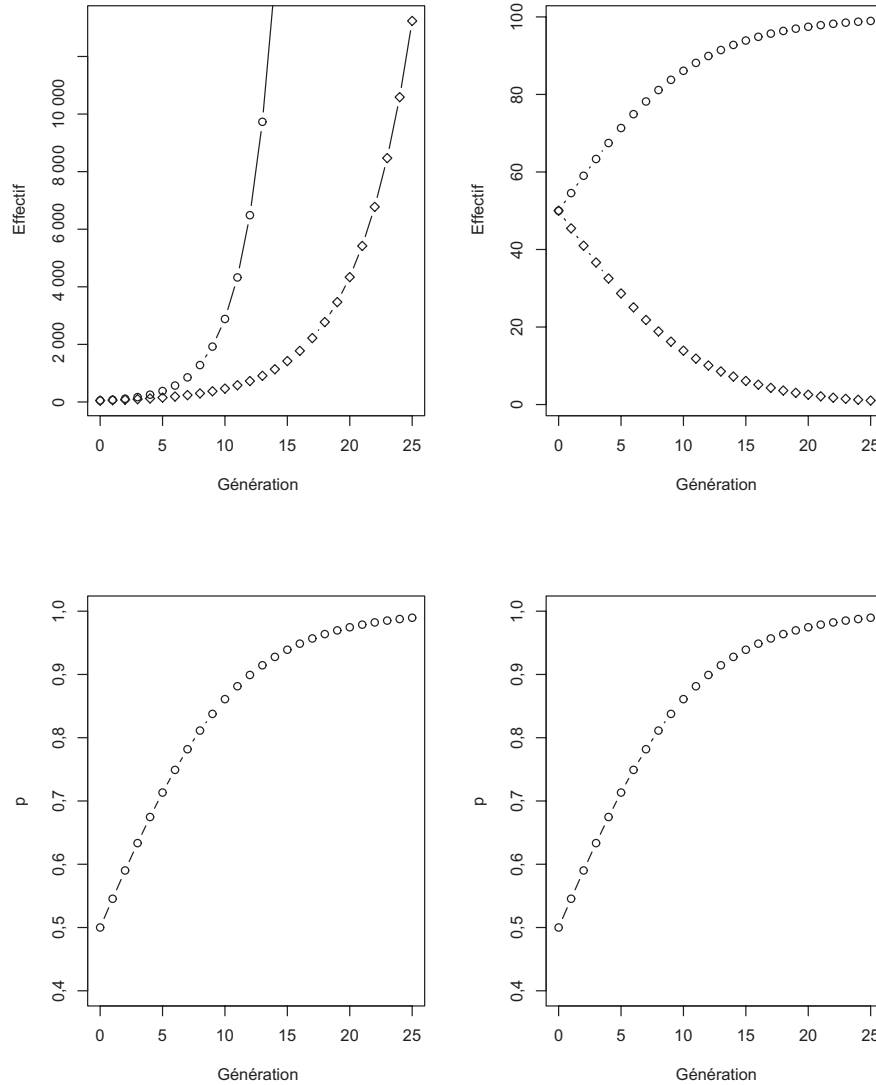


Figure 6 Dynamique de deux allèles dans un modèle en gras. Graphiques du haut : dans le graphique de gauche, les effectifs des deux allèles croissent de façon exponentielle. Dans le graphique de droite, les effectifs totaux restent constants. Dans les deux

Chez de nombreux organismes, les croisements ne se font pas au hasard. Par exemple, de nombreuses plantes et divers animaux peuvent s'autoféconder. Dans ce cas-là, les descendants tendent à recevoir le même allèle par voie maternelle et paternelle : il y a un déficit d'hétérozygotes par rapport aux proportions ci-dessus, qui doit être décrit par un paramètre supplémentaire. Ces complications modifieraient les calculs, mais pas les conclusions qualitatives suivantes.

Après l'hiver, les proportions relatives des trois génotypes parmi les jeunes survivants seront :

$$p'_{aa} : p'_{Aa} : p'_{AA} = \frac{p_a^2 f_{aa} : p_A^2 f_{AA} : 2 p_A p_a f_{Aa}}{p_a^2 f_{aa} + p_A^2 f_{AA} + 2 p_A p_a f_{Aa}} \quad (11)$$

On peut se rapprocher conceptuellement du modèle de sélection haploïde en remarquant que les fréquences alléliques sont alors :

$$p'_a : p'_A = \frac{p_a (p_a f_{aa} + p_A f_{Aa}) : p_A (p_a f_{Aa} + p_A f_{AA})}{p_a (p_a f_{aa} + p_A f_{Aa}) + p_A (p_a f_{Aa} + p_A f_{AA})} \quad (12)$$

cas, l'un des allèles est avantagé par la sélection. Graphiques du bas : le calcul des fréquences de l'allèle avantagé montre que le scénario démographique n'a pas d'influence sur la façon dont cette fréquence augmente avec le temps.

Le modèle de sélection diploïde se comporte donc comme le modèle de sélection haploïde présenté au Paragraphe 2.1 :

$$\frac{p'_a}{p'_A} = \frac{p_a f_a}{p_A f_A} \quad (13)$$

le rapport des fécondités relatives étant maintenant $f_a/f_A = (p_a f_{aa} + p_A f_{Aa}) / (p_a f_{Aa} + p_A f_{AA})$. Ce rapport représente le rapport des survies relatives des allèles : la survie de l'allèle a est ainsi la moyenne des survies des individus aa et Aa pondérées par les probabilités p_a et p_A que l'allèle a se trouve associé avec un autre allèle a ou avec un allèle A dans le génotype d'un juvénile (on parle alors de survie ou de valeur sélective marginale). L'analogie avec le modèle haploïde du Paragraphe 2.1 est exacte, mais on voit que la valeur sélective marginale des allèles dépend de leur fréquence, même quand les valeurs sélectives des génotypes (f_{aa}, f_{Aa} et f_{AA}) sont constantes.

Dans le cas de l'avantage des hétérozygotes (« superdominance » : $f_{Aa} > f_{aa}$ et $f_{Aa} > f_{AA}$), on vérifie bien que la survie

de n'importe lequel des deux allèles diminue quand cet allèle augmente en fréquence, ce qui empêche chaque allèle de se fixer dans la population (c'est-à-dire de l'envahir intégralement). La survie maximale serait atteinte si tous les individus étaient hétérozygotes, mais les croisements entre hétérozygotes recréent des homozygotes à chaque génération. Ceci illustre le point bien plus général (cf. Paragraphe 5) que l'évolution ne conduit pas nécessairement au « meilleur des mondes possibles », ici du point de vue des jeunes fauvelles.

Inversement, si les effets des allèles sont multiplicatifs, si bien que $f_{aA}/f_{aa} = f_{AA}/f_{aA}$ (remplacer un allèle a par un A a le même effet multiplicatif quel que soit l'autre allèle présent), le rapport f_a/f_A est indépendant des fréquences alléliques. La sélection amène alors à un optimum de survie des jeunes fauvelles, c'est-à-dire la fixation de celui des deux allèles qui, de A ou a, est le plus avantageux. Le cas où les effets alléliques sont additifs ($f_{aA} - f_{aa} = f_{AA} - f_{aA}$) est proche du cas multiplicatif quand f_{aA}/f_{aa} est proche de 1 (voir Figure 7).

2.3 Reproduction sexuée et recombinaison

Il se peut que le comportement migratoire de nos fauvelles soit affecté par des variations génétiques à plusieurs loci. Pour la simplicité de l'exposition, on ne considérera ici que deux loci portés par des autosomes, chacun avec deux allèles. On notera B et b les deux allèles au deuxième locus, et on notera f_g la survie hivernale des individus de génotype g ($g = aabb, \dots$). Pour décrire les fréquences des quatre génotypes haploïdes $p_{ab} : p_{Ab} : p_{aB} : p_{BB}$ parmi les différents gamètes produits dans la population, il faut trois paramètres. Ainsi, on peut décrire ces fréquences en termes des fréquences des allèles A et B et du déséquilibre gamétique D , qui mesure l'excès de génotypes AB par rapport à la fréquence $p_A p_B$ attendue en cas d'indépendance des allèles aux deux loci. Les fréquences des quatre génotypes sont alors $p_A p_b + D : p_A p_b - D : p_a p_B - D : p_a p_B + D$. Une algèbre élémentaire et

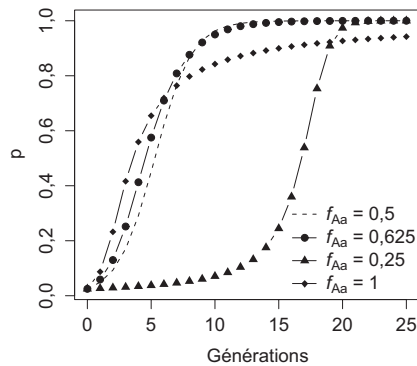


Figure 7 Effet de la dominance sur les changements de fréquence d'un allèle avantageux. Dans ces simulations, on a $f_{AA} = 1$ et $f_{aa} = 0,25$. Les courbes diffèrent entre elles de par la fécondité des hétérozygotes. Dans le cas multiplicatif ($f_{Aa} = 0,5$ et donc $f_{AA}/f_{Aa} = f_{Aa}/f_{aa} = 2$), la sélection opère comme elle le ferait chez un haploïde. Le cas additif $f_{Aa} = 0,625$ et donc $f_{AA} - f_{Aa} = f_{Aa} - f_{aa} = 3/8$ est peu différent du précédent. Si l'allèle A est dominant ($f_{Aa} = 1$), la sélection sur A est plus forte que dans le cas multiplicatif quand l'allèle est rare, et plus faible au contraire quand l'allèle est fréquent. Inversement, si l'allèle A est récessif ($f_{Aa} = 0,25$), la sélection est plus faible que dans le cas multiplicatif quand l'allèle est rare et plus forte au contraire quand il est fréquent.

laborieuse, dont une illustration partielle est donnée dans le **Tableau 1**, permet alors de calculer la valeur sélective marginale relative de chaque allèle et, en principe, de décrire le changement de fréquence sur une génération. On voit donc encore qu'on peut raisonner de la même façon que dans les modèles précédents, mais cette algèbre ne suffit pas pour décrire entièrement l'évolution de la population sur plusieurs générations. Pour cela, il faut aussi décrire les changements de D sous l'effet de la recombinaison et de la sélection. De façon générale, la sélection peut créer des déséquilibres multilocus que la recombinaison réduit. Par exemple, si les génotypes AABB ont une survie supérieure à tous les autres génotypes, une association statistique va se créer entre les allèles A et B, et D augmentera. En présence de tels déséquilibres, la survie moyenne de la population n'augmente pas nécessairement d'une génération à la suivante (il peut même y avoir un comportement cyclique du système). L'allèle qui a la plus grande valeur sélective marginale à un moment donné augmente en fréquence, mais cette valeur sélective dépend des associations entre loci qui changent elles aussi. Ainsi, la nature de l'allèle le plus transmis change au cours du temps.

2.4 La structuration spatiale

Les populations de fauvelles sont structurées géographiquement : les migrants tendent à revenir nicher dans leur région de naissance. Pour illustrer les conséquences d'une telle structuration, on va considérer deux grandes régions avec des populations nicheuses de même taille, et on notera $1 - m$ la probabilité pour un individu de revenir dans sa région d'origine. Pour la simplicité du propos, on considérera un seul locus, avec des effets multiplicatifs des allèles, mais on supposera que la survie des individus dépend de leur région d'origine. À la fin de l'hiver, les fréquences alléliques sont donc :

$$p'_{Ai} = \frac{f_{Ai} p_{Ai}}{f_{Ai} p_{Ai} + f_{ai} p_{ai}} \quad (14)$$

parmi les individus originaires de la région i . On remarque que le nombre d'individus de chaque origine qui survivent est proportionnel à $f_A p_{Ai} + f_a p_{ai}$, qui par ailleurs se trouve être le dénominateur de la fraction précédente. Le nombre d'individus originaires de la première région porteurs de l'allèle A parmi tous les individus présents en fin d'hiver est

Tableau 1 Calcul de la survie relative de l'allèle A dans le modèle à deux loci. Les effets de la sélection sur les fréquences alléliques peuvent s'écrire sous la forme $p'_A/p'_a = (p_A/p_a)(f_A/f_a)$ où f_A est la somme des termes de la troisième colonne du tableau, et f_a est calculé de façon symétrique.

Génotype	Fréquence à l'automne	Contribution à la valeur sélective de l'allèle A
AABB	p_{AB}^2	$f_{AABB} p_{AB}^2 / p_A$
AABb	$2p_{AB} p_{Ab}$	$f_{AABb} p_{AB} p_{Ab} / p_A$
AAbb	p_{Ab}^2	$f_{AAbb} p_{Ab}^2 / p_A$
AaBB	$2p_{AB} p_{aB}$	$f_{AaBB} p_{AB} p_{aB} / p_A$
AaBb	$2p_{AB} p_{ab} + 2p_{Ab} p_{aB}$	$f_{AaBb} (p_{AB} p_{ab} + p_{Ab} p_{aB}) / p_A$
Aabb	$2p_{Ab} p_{ab}$	$f_{Aabb} p_{Ab} p_{ab} / p_A$
autres génotypes	...	0

donc proportionnel à $f_{A1}p_{A1}$, et après la migration de retour, la fréquence de l'allèle A dans la région 1 est :

$$p_{A1}'' = \frac{(1-m)(f_{A1}p_{A1} + f_{a1}p_{a1})p_{A1}' + m(f_{A2}p_{A2} + f_{a2}p_{a2})p_{A2}'}{(1-m)(f_{A1}p_{A1} + f_{a1}p_{a1}) + m(f_{A2}p_{A2} + f_{a2}p_{a2})} \quad (15)$$

$$= \frac{(1-m)f_{A1}p_{A1} + mf_{A2}p_{A2}}{(1-m)(f_{A1}p_{A1} + f_{a1}p_{a1}) + m(f_{A2}p_{A2} + f_{a2}p_{a2})} \quad (16)$$

Il faut noter que ce dernier résultat simple ne serait plus valide sous d'autres hypothèses démographiques, en particulier s'il y avait régulation démographique par compétition entre les jeunes au cours de l'hivernage.

Si on s'intéresse à l'évolution de la fréquence globale de l'allèle dans la population totale (ici définie comme $p = (p_1 + p_2)/2$ pour chaque allèle), on vérifie que :

$$\frac{p_A''}{p_a''} = \frac{w_A p_A}{w_a p_a} \quad (17)$$

où w_A est la valeur sélective marginale des allèles A :

$$w_A = \frac{w_{A1}p_{A1} + w_{A2}p_{A2}}{p_{A1} + p_{A2}} \quad (18)$$

où w_{Ai} est la valeur sélective marginale des allèles A de la région i . Par exemple :

$$w_{A1} = f_{A1} \left(\frac{1-m}{(1-m)(f_{A1}p_{A1} + f_{a1}p_{a1}) + m(f_{A2}p_{A2} + f_{a2}p_{a2})} + \frac{m}{m(f_{A1}p_{A1} + f_{a1}p_{a1}) + (1-m)(f_{A2}p_{A2} + f_{a2}p_{a2})} \right) \quad (19)$$

Les dénominateurs mesurent ici les nombres relatifs d'individus qui vont venir en compétition avec les descendants qui reviennent dans la région 1 (première ligne) ou qui vont dans la région 2 (deuxième ligne) ; w_{A1} est en fait l'espérance du nombre de copies de A dans la population générale laissées à $t + 1$ par une copie donnée de A présente à t dans la population de la région 1.

On voit que l'on arrive toujours à décrire l'évolution dans la population totale sous la forme simple (17) en termes des valeurs sélectives marginales, à condition d'utiliser une définition précise de la valeur sélective, ici illustrée par les Équations 18 et 19. Ces expressions montrent que la valeur sélective dépend des fréquences alléliques dans les différentes régions, avec des rôles distincts (si $m \neq 1/2$) de la fréquence locale et de la fréquence dans l'autre région.

Comme dans les modèles précédents, une forme commune des résultats recouvre différentes implications biologiques. Par exemple, on vérifie aisément que, s'il est fortement désavantageux d'hiverner en Afrique quand on vient de la région 1 ($f_{A1} = 0 < f_{a1} = 1$) et que le contraire se produit dans la région 2 ($f_{A2} = 1 > f_{a2} = 0$), on peut maintenir des migrants dans la région 1 par immigration d'individus de la région 2. Ainsi, les populations locales ne sont pas maximales adaptées. L'immigration permet clairement de maintenir des génotypes non localement adaptés dans chaque population, et est donc une force efficace de maintien de la variabilité génétique dans les populations naturelles.

3

QUAND LE PHÉNOTYPE EST DÉTERMINÉ PAR UN GRAND NOMBRE DE GÈNES D'EFFET FAIBLE : LA GÉNÉTIQUE QUANTITATIVE

Une des caractéristiques des modèles précédents est une présentation simplifiée du mode de transmission des caractères. Dans un premier temps, nous avons simplement mis de côté la complexité de cette transmission en supposant une reproduction clonale sans ségrégation ni recombinaison ; puis nous avons intégré les lois de Mendel mais en supposant que très peu de locus déterminent chaque caractère. Or, en général, la variation d'un caractère ne se réduit pas à un ou deux gènes, et est de plus affectée par l'environnement. Même si l'on peut parfois dégager quelques locus d'effet majeur, le plus souvent nous n'avons simplement aucune information sur le nombre et l'effet des gènes impliqués. Il est *a priori* difficile de prédire l'importance d'une base multilocus sur l'évolution phénotypique d'un caractère, et ce d'autant plus que l'analyse mathématique des modèles multilocus est difficile (comme on a déjà pu s'en apercevoir avec seulement deux loci). Des approximations ont donc été développées, généralement connues sous le nom de génétique quantitative.

La génétique quantitative permet de décrire et de représenter sous forme compacte, à partir de grandeurs macroscopiques, l'action de nombreux gènes (grandeurs microscopiques). Les modèles de génétique des populations sont de type discret : le génotype d'un individu est représenté par des variables prenant un nombre fini d'états alléliques, et l'état de la population est décrit par les fréquences de ces états. En génétique quantitative, le génotype d'un individu est représenté par une variable continue (sa valeur génétique), et la population par les variables statistiques (moyenne, variance) de sa distribution. Cette génétique est en quelque sorte à la génétique mendélienne ce que la thermodynamique est à la mécanique. Les grandeurs pression, température représentent un comportement collectif (statistique) de nombreuses particules, de même que l'évolution d'un caractère, sa moyenne ou sa variance génétique dans une population reposent sur de nombreux gènes.

Un des avantages de cette démarche (comme en physique) est la possibilité de mesurer les grandeurs macroscopiques (par exemple la moyenne et la variance génétique d'un caractère, la corrélation entre deux caractères) beaucoup plus facilement que les microscopiques (fréquences des génotypes multilocus). La génétique quantitative est donc un outil de choix lorsque l'on cherche à produire artificiellement de l'évolution, soit dans un but expérimental, soit pour l'amélioration d'espèces cultivées (voir Chapitre 16). Cet avantage pratique se double cependant d'une limite théorique (comme en physique encore) : les hypothèses permettant de passer du niveau microscopique au niveau macroscopique sont fortes et difficiles à tester ou justifier. La génétique quantitative doit traiter en même temps deux problèmes fort différents : intégrer une variation non génétique (environnementale) des caractères et modéliser la transmission mendélienne. Nous les exposerons successivement pour des raisons pédagogiques, leur effet sur l'évolution étant très différent. Nous montrerons comment la génétique quantitative permet de formaliser des problèmes déjà traités par les techniques de

dynamique adaptative (Paragraphe 1) ou de génétique des populations (Paragraphe 2). Nous étendrons ensuite le modèle à l'évolution corrélée de plusieurs caractères et ferons finalement le point sur les limites des modèles quantitatifs.

3.1 Prise en compte de l'hétérogénéité environnementale et prédiction de la réponse à la sélection : l'héritabilité et le gradient de sélection

Pour aborder l'effet de la variation environnementale, le plus simple est de commencer par le cas d'une reproduction asexuée, ce qui permet d'éviter dans un premier temps les difficultés liées à la transmission mendélienne des gènes. Par principe, la génétique quantitative s'intéresse à la variabilité (génétique et environnementale) des caractères au sein d'une population : le phénotype P d'un individu (par exemple une taille de 1,80 m) est le plus souvent décrit comme la somme de la moyenne de la population (par exemple 1,60 m) et

d'une déviation individuelle (+0,20 m). Nous supposons que les individus diffèrent de la moyenne (notée μ) soit parce qu'ils ont des gènes particuliers qui tendent à augmenter ou diminuer la taille, soit parce qu'ils ont rencontré dans leur vie des environnements plus ou moins favorables à la croissance, soit les deux, d'où l'écriture :

$$P = \mu + G + E \quad (20)$$

Ainsi, deux individus issus par reproduction asexuée d'un même individu-parent seront (aux mutations près) génétiquement identiques et auront la même valeur de G , alors qu'ils pourront avoir des valeurs de E différentes. Notons que G et E sont définis par référence au génotype et à l'environnement « moyens » et ont donc pour moyenne zéro. Par ailleurs, l'Équation 20 suppose (hypothèse forte) que les contributions des gènes et de l'environnement s'additionnent. À l'échelle de la population, la statistique qui rend compte de la quantité de variation de P est sa variance $V[P]$, notion explicitée dans l'Encadré 2.

Encadré 2.

Description statistique d'une population : moyenne, variance et covariance

Considérons une population, au sens biologique, comme un groupe d'individus dont chaque membre est caractérisé par une valeur x pour un caractère. On peut définir une variable aléatoire X qui serait la valeur phénotypique d'un individu choisi au hasard dans cette population. Cette variable peut donc prendre un certain nombre de valeurs discrètes (x_1, x_2, \dots, x_n) parmi l'ensemble des valeurs observées dans la population. Chacune de ces valeurs peut de plus être associée à une fréquence p_i qui représente la proportion d'individus de la population caractérisés par la valeur x_i .

L'espérance (ou moyenne) de X dans la population est par définition :

$$E[X] = \sum_i p_i x_i$$

La dispersion des valeurs de X autour de la moyenne est caractérisée par la variance de X :

$$\begin{aligned} V[X] &= E[(X - E[X])^2] \\ &= \sum_i p_i (x_i - E[X])^2 \\ &= E[X^2] - E[X]^2 \end{aligned}$$

ou par son écart-type, défini comme la racine carrée de la variance. Des moments d'ordre supérieur (définis en remplaçant le carré par une puissance $n > 2$ dans la première des équations précédentes : $E[(X - E[X])^n]$) peuvent être définis pour compléter la description de la population, mais la moyenne et la variance sont généralement les plus utiles.

Enfin, lorsque l'on considère la distribution conjointe de deux caractères X et Y , il est nécessaire (en plus des moments de chaque variable séparée) de connaître leur degré d'association, mesuré par la covariance :

$$\begin{aligned} \text{cov}[X, Y] &= E[(X - E[X])(Y - E[Y])] \\ &= \sum_i p_i (x_i - E[X])(y_i - E[Y]) \\ &= E[XY] - E[X]E[Y]. \end{aligned}$$

Le signe de la covariance indique si les individus tendent à avoir des valeurs fortes ou faibles pour les deux variables (covariance positive) ou si ceux qui ont des valeurs fortes de l'une ont des valeurs faibles de l'autre (covariance négative). La covariance entre une variable X et elle-même est donc toujours positive et n'est autre, par construction, que la variance de X ($\text{cov}[X, X] = V[X]$). On peut par ailleurs montrer que deux variables indépendantes ont une covariance nulle.

La covariance mesure, nous venons de le voir, l'association entre deux variables X et Y . La corrélation mesure cette même association mais en donne une quantification standardisée, de telle sorte qu'elle est comprise entre -1 et $+1$. On définit la corrélation entre X et Y comme :

$$r_{xy} = \frac{\text{cov}[X, Y]}{\sqrt{V[X]V[Y]}}$$

Cette notion d'association entre deux variables peut être traduite d'une façon légèrement différente : si X et Y covarient ($\text{cov}[X, Y] \neq 0$), connaître la valeur de X pour un individu nous renseigne sur les valeurs de Y les plus probables pour ce même individu. Autrement dit, on peut prédire la valeur de Y à partir de la connaissance que l'on a de celle de X . Si jamais la relation qui relie X à Y est linéaire, on peut ainsi écrire l'espérance conditionnelle de Y sachant que X vaut x :

$$E[Y|x] = E[Y] + b_{yx}(x - E[X])$$

Cette équation définit ce que l'on appelle la droite de régression de Y sur X . Le paramètre b_{yx} est la pente de cette droite

de régression. Ce paramètre peut s'estimer en cherchant à minimiser les erreurs de prédictions du modèle linéaire produit. Si ces erreurs sont quantifiées comme la somme des carrés des écarts entre les prédictions du modèle linéaire et les observations, une procédure dite « des moindres carrés » qui vise à minimiser cette erreur amène à l'estimation de b_{XY} suivante :

$$b_{XY} = \frac{\text{cov}[X, Y]}{V[X]}$$

En supposant que les génotypes ne sont pas associés à des environnements particuliers (pas de covariance entre G et E), nous obtenons immédiatement une décomposition en une part génétique et une environnementale :

$$V[P] = V[G] + V[E] \quad (21)$$

Ces quantités peuvent être estimées expérimentalement pour des populations réelles, par des procédures que nous ne détaillons pas ici. Leur utilité principale est de permettre de prédire une réponse à la sélection (naturelle ou artificielle).

L'idée de sélection se traduit par le fait que certains parents, en fonction de leur phénotype, laissent plus de descendants que d'autres au bout d'une génération complète. Ce phénomène est quantifié par le différentiel de sélection S qui est la différence entre la moyenne des phénotypes parentaux, pondérés pour chaque parent par le nombre de descendants qu'il laisse (*i.e.* sa valeur sélective réalisée W), et la moyenne de la population parentale (non pondérée). Avec l'exemple de la taille nous pourrions dire que :

- la moyenne de taille dans une population était $\mu = 1,80$ m ;
- cette population (mais pas tous les individus) a laissé des descendants : les parents de ces descendants ont en moyenne une taille de 1,75 m ;
- il y a donc eu une sélection en faveur des tailles les plus petites, le différentiel de sélection (S) vaut $-0,05$ m.

La réponse à la sélection (notée R) est la différence entre la moyenne des descendants et celle de la génération parentale ($E[P_D] - \mu$). Pour prédire R en fonction de S , on utilise l'outil de la régression linéaire décrit dans l'Encadré 2, en l'appliquant pour prédire le phénotype des enfants à partir de celui de leurs parents, tel que décrit dans la Figure 8. La pente de la droite de régression parent-enfant étant définie par $b_{P_p, P_D} = \text{cov}[P_p, P_D] / V[P_p]$, une variation du phénotype parental de S par rapport à la moyenne des parents doit correspondre à une variation de $R = b_{P_p, P_D} S$ du phénotype des descendants. On peut donc écrire :

$$R/S = \text{cov}[P_p, P_D] / V[P_p]$$

Ce procédé n'est valable en toute rigueur que si la relation liant les phénotypes parentaux au phénotype moyen de leurs descendants est effectivement linéaire. Nous verrons plus loin quelles conditions sont nécessaires pour que cette hypothèse soit satisfaite.

Pour estimer R , il nous faut donc calculer la covariance entre les phénotypes des parents et des descendants. Voyons comment celle-ci peut être décomposée en utilisant les effets génétiques et environnementaux de l'Équation 20 :

Notons que même lorsque la régression n'est pas linéaire, la pente b_{YX} peut toujours être calculée mais n'a plus exactement le même sens. Elle représente alors la pente de la meilleure approximation linéaire de la régression, dans le sens des moindres carrés. C'est-à-dire qu'il existe une droite prédisant la valeur moyenne de Y en fonction de x qui minimise les carrés des écarts entre prédictions en observation, et que la pente de cette droite est b_{YX} .

$$\begin{aligned} \text{cov}[P_p, P_D] &= \text{cov}[G_p + E_p, G_D + E_D] \\ &= \text{cov}[G_p, G_D] + \text{cov}[G_p, E_D] + \text{cov}[E_p, G_D] \\ &\quad + \text{cov}[E_p, E_D] \end{aligned} \quad (22)$$

Dans cette formule, en supposant que l'environnement des descendants E_D est indépendant du génotype des parents G_p et de leur environnement E_p , et sachant que le génotype des descendants G_D ne dépend pas de l'environnement de leurs parents E_p , seul le premier des quatre termes est non nul. En reproduction asexuée, chaque descendant est génétiquement identique à son unique parent ($G_D = G_p$), et ce terme devient égal à $\text{cov}[G_p, G_p]$ qui n'est autre que $V[G_p]$. Il en résulte la formule suivante (en omettant les indices) :

$$R = H^2 S \quad (23)$$

où $H^2 = V[G] / V[P]$. Ainsi la réponse à la sélection s'exprime à partir d'une quantité simple H^2 , nommée l'héritabilité au sens large, qui représente la part génétique ($V[G]$) dans l'ensemble de la variation phénotypique ($V[P]$). Notons qu'une autre écriture :

$$R = V[G] \beta \quad (24)$$

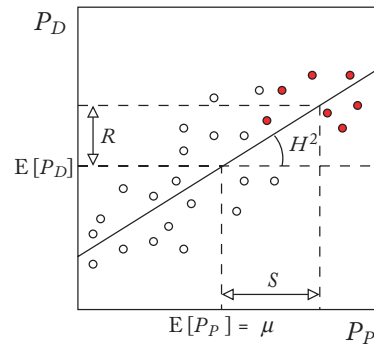


Figure 8 La régression parent-enfant et la réponse à la sélection. Chaque point représente les phénotypes d'un enfant (P_D) et de son parent (P_p). La pente de la droite de régression (droite noire oblique) de P_D sur P_p est donnée par $b_{P_p, P_D} = \text{cov}[P_p, P_D] / V[P_p]$. Elle correspond à H^2 , l'héritabilité au sens large du trait considéré (voir Équation 23). Les points sombres correspondent aux parents sélectionnés. Le phénotype moyen après sélection peut être calculé comme le phénotype prédit par la droite de régression pour un descendant dont le parent a pour phénotype le phénotype moyen des parents sélectionnés, c'est-à-dire $\mu + S$. Le rapport R/S est alors égal à la pente de la droite de régression.

où β est le gradient de sélection avec $\beta = S/V[P]$, peut être plus pratique dans certains cas. Il est en effet possible de montrer (voir Encadré 3) que le gradient de sélection β représente la pente d'une droite de régression du logarithme de la valeur sélective ($\ln(W)$) sur le phénotype étudié (P) et peut donc être approché, lorsque la valeur sélective est une fonction continue quelconque de P , par la dérivée de cette fonction autour de la moyenne de la population :

$$\beta \approx \left. \frac{d \ln(W(x))}{dx} \right|_{x=\mu} \quad (25)$$

Cette approximation suppose que les variations de P et de W ne sont pas trop grandes, de telle sorte que le comportement du système au voisinage de la moyenne est représentatif de l'ensemble (voir la démonstration dans l'Encadré 3). Notons que nous avons déjà utilisé un terme appelé gradient de sélection en dynamique adaptative, dans un sens légèrement différent (dérivée du taux de croissance d'un mutant au voisinage de la

population résidente). L'Équation 25 (et l'Encadré 3) ne fait que généraliser l'Équation 6 dans le cas où plusieurs mutants coexistent dans une population dont la moyenne serait alors considérée comme représentative de la stratégie résidente.

Nous pouvons grâce à ces expressions réexaminer certains des résultats obtenus précédemment. Prenons l'exemple de l'évolution corrélée de la mortalité m et de la fécondité f vue dans le Paragraphe 1. Le problème était de déterminer comment ces deux paramètres allaient évoluer, sachant qu'ils étaient liés par une contrainte de type $m = a + bf^c$. Nous avons alors calculé la fonction d'invasion d'un mutant (m_2, f_2) qui apparaîtrait dans une population résidente (m_1, f_1). Nous considérons maintenant qu'il n'y a pas deux, mais un grand nombre de stratégies coexistant dans la population, toutes centrées sur une moyenne (\bar{m}, \bar{f}). Supposons que l'on puisse écrire :

$$\frac{dn}{dt} = n \left(\bar{f} \left(1 - \frac{n}{K} \right) - \bar{m} \right)$$

Encadré 3.

Démonstration et conditions de l'Équation 25

Nous recherchons une expression générale de la valeur de S quand coexistent plusieurs phénotypes ($x_i, i = 1, \dots, n$) en fréquences variables ($p_i, i = 1, \dots, n$). Nous noterons w_i le nombre de descendants survivants moyen (ou valeur sélective) laissé par un individu de phénotype x_i après une génération complète. Pour chaque classe phénotypique i , nous aurons en tout $w_i p_i$ descendants survivants. D'après la définition que nous avons donnée, le différentiel de sélection S est la différence entre la moyenne, sur tous les descendants survivants, des phénotypes de leurs parents et la moyenne de la population d'où ces parents ont été tirés. Nous avons donc par définition :

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n p_i w_i (x_i - \mu)}{\sum_{i=1}^n p_i w_i} = \frac{E[XW] - \mu \bar{w}}{w} = \frac{\text{cov}[X, W]}{w}$$

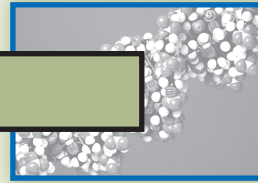
où \bar{w} est la valeur sélective moyenne. Cette écriture est connue sous le nom d'équation de Price simplifiée. Elle définit un différentiel de sélection moyen. Elle ne prend pas en compte la mutation, mais ne fait pas d'hypothèse sur la variance du trait X .

Supposons maintenant que w est une fonction continue dérivable du caractère phénotypique x , notée $w(x)$. Pour des valeurs de x peu éloignées de la moyenne, nous pouvons approcher $w(x)$ au premier ordre par une fonction linéaire :

$$w(x) = w(\mu) + (x - \mu) \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu} + O[(x - \mu)^2]$$

où $O[(x - \mu)^2]$ indique un terme de même ordre de grandeur que $(x - \mu)^2$ (voir Encadré 1). Nous pouvons déduire de cette équation :

$$\bar{w} = \sum_{i=1}^n p_i w_i$$



$$= \sum_{i=1}^n p_i \left(w(\mu) + (x_i - \mu) \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu} + O[(x_i - \mu)^2] \right)$$

et donc :

$$\bar{w} = w(\mu) + O(V[X])$$

De la même façon, on peut exprimer la covariance entre W et X de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \text{cov}[X, W] &= \text{cov}[X, w(X)] = \sum_{i=1}^n p_i (x_i - \mu)(w_i - \bar{w}) \\ &= V[X] \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu} + o(V[X]) \end{aligned}$$

où $o(V[X])$ indique un terme négligeable face à $V[X]$. Ce qui nous donne

$$S = \frac{\text{cov}[X, W]}{w} = V[X] \frac{1}{w} \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu} + o(V[X])$$

Notons par ailleurs que $V[X]$ représente simplement la variance phénotypique du caractère ($V[P]$) et que :

$$\left. \frac{d \ln(w)}{dx} \right|_{x=\mu} = \left. \frac{dw}{w dx} \right|_{x=\mu} = \frac{1}{w} \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu} + o(V[X]) = \beta + o(V[X]),$$

β étant défini dans l'Équation 25. Nous obtenons donc au premier ordre $\beta = S / V(P)$ (Équation 24). Notons qu'il est toujours possible de normer la valeur sélective de telle sorte que $\bar{w} = 1$. Dans ce cas, il n'est plus nécessaire d'utiliser la transformation logarithmique et le gradient est simplement :

$$\beta = \left. \frac{dw}{dx} \right|_{x=\mu}$$

où n est le nombre total d'individus à l'équilibre. Cette formulation suppose que tous les individus se comportent comme la moyenne de la population. Elle est en général fautive, mais donne une bonne approximation du comportement du système si la variation de f et de m autour de leur moyenne est très faible. À l'équilibre, on peut écrire $n = K(1 - \bar{m}/\bar{f})$ et la dynamique d'un phénotype particulier de fécondité f_i et de mortalité m_i est décrite par :

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left(\frac{f_i}{f} \bar{m} - m_i \right)$$

En supposant que les changements de n_i n'aient que très peu d'impact sur n , ce qui n'est vérifié qu'à court terme, et si le phénotype que l'on considère est très peu différent de la moyenne (\bar{m}, \bar{f}) ou bien encore si sa fréquence dans la population est très faible, on peut décrire la dynamique de notre phénotype par :

$$n_i(t) = n_i(0) e^{(f_i \bar{m} / \bar{f} - m_i)t}$$

et la valeur sélective relative d'un phénotype est le taux de multiplication par génération :

$$\ln(W(f_i, m_i)) = f_i \frac{\bar{m}}{\bar{f}} - m_i \quad (26)$$

ce qui est identique au calcul de fonction d'invasion présenté dans l'Équation 5. La valeur sélective relative que nous venons de calculer étant identique à la fonction d'invasion de l'approche de la partie 1, le gradient de sélection β sera lui aussi identique à celui présenté dans l'Équation 7. Les outils de la génétique quantitative nous donneront donc des résultats parfaitement identiques à ceux présentés dans le Paragraphe 1.

Tout ceci montre que les formalismes de type « gradient de sélection » issus de la génétique quantitative d'une part et de la dynamique adaptative d'autre part sont formellement identiques. Dans les deux cas, le gradient de sélection n'est utile que si la variation du trait est faible. La génétique quantitative a cependant l'avantage d'autoriser une gamme continue de variation du trait sous sélection, là où la dynamique adaptative ne considère qu'un résident et un mutant. La génétique quantitative considère aussi la variabilité de nature environnementale sur les traits environnementaux, là où la dynamique adaptative, au moins dans sa formulation la plus simple, ne la considère pas. Enfin, et surtout, le formalisme de génétique quantitative n'utilise que des variables (relativement) facilement mesurables. L'intérêt de la dynamique adaptative repose en fait surtout sur le fait qu'elle permet de prendre en compte des démographies complexes et que les diagrammes d'invasion par paire qu'elle produit sont applicables quels que soient les effets des mutations.

3.2 Modèle de Fisher et décomposition en effets alléliques

La prise en compte d'une ségrégation mendélienne (reproduction sexuée) complique un peu les modèles précédents. Dans le paragraphe précédent, nous n'avons pas utilisé l'hypothèse de reproduction asexuée jusqu'à l'Équation 22, qui reste donc valable, à ceci près qu'il faut remplacer G_p et E_p par la moyenne de ces valeurs sur les parents de chaque descendant, puisqu'il y en a deux. Le calcul de la covariance

génétique parent-enfant change également puisque les deux n'ont pas le même génotype, mais juste des allèles en commun. Supposons pour commencer qu'un seul locus, avec un nombre arbitraire d'allèles, détermine le caractère étudié. Pour chaque allèle i , nous pouvons définir l'effet moyen α_i comme la valeur génotypique moyenne G d'un individu possédant cet allèle et un autre allèle pris au hasard dans la population. Dans certains cas, la valeur génétique d'un génotype ij sera la somme des effets moyens de i et de j , mais ce n'est pas une règle générale. Dans le cas d'un allèle i dominant sur j , par exemple, l'hétérozygote ij aura la même valeur que l'homozygote ii . Pour obtenir une écriture générale nous devons ajouter un troisième terme δ_{ij} (dit « déviation de dominance », mais qui peut recouvrir n'importe quelle interaction non-additive des allèles i et j) :

$$G_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}. \quad (27)$$

Par définition, les valeurs moyennes de α et δ dans l'ensemble de la population sont nulles, et δ_{ij} ne covarie pas avec α_i et α_j . On suppose en outre que les individus s'apparient au hasard, hypothèse de panmixie déjà présentée dans le Paragraphe 2. Cette hypothèse supplémentaire nous permet de supposer que les α_i et α_j sont eux aussi indépendants. Ceci amène à une décomposition de la variance génétique en deux termes⁴ :

$$V[G] = 2V[\alpha] + V[\delta] = V[A] + V[D]. \quad (28)$$

La variance génétique est décomposée en une variance génétique dite additive $V[A] = 2V[\alpha]$ et une dite « de dominance » $V[D] = V[\delta]$.

Il est important de réaliser que les quantités intervenant dans les Équations 27 et 28 ne dépendent pas uniquement du génotype d'un individu, mais bien de la population toute entière : en effet G_{ij} (et par suite, α_i , α_j et δ_{ij}) est exprimé comme une déviation par rapport à la moyenne de la population (cf. Équation 20). Si nous reprenions le même génotype ij et que nous l'injections dans une population ayant une moyenne différente, la valeur de G_{ij} changerait automatiquement. Le modèle 27 est donc une description statistique dont chaque terme ne dépend pas uniquement des effets génétiques individuels, mais aussi de leurs valeurs moyennes dans la population. La correspondance entre la description de type génétique des populations et celle employée en génétique quantitative fait l'objet de l'Encadré 4.

La covariance entre deux individus de génotypes ij et kl s'écrit (en écartant les covariances nulles par construction) :

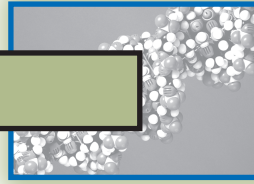
$$\begin{aligned} \text{cov}[G_{ij}, G_{kl}] &= \text{cov}[\alpha_i, \alpha_k] + \text{cov}[\alpha_i, \alpha_l] + \text{cov}[\alpha_j, \alpha_k] + \\ &\quad \text{cov}[\alpha_j, \alpha_l] + \text{cov}[\delta_{ij}, \delta_{kl}] \end{aligned} \quad (29)$$

Considérons une mère ij et son descendant kl . Le descendant a hérité d'un allèle parmi les deux de sa mère, et d'un autre allèle provenant du père. Avec une probabilité 1/4, un allèle i pris au hasard dans le descendant et un allèle k pris au hasard dans la mère seront identiques ($\alpha_i = \alpha_k$), et avec une probabilité 3/4 ils représentent des tirages indépendants dans la population, en supposant que celle-ci soit panmixique. Il en résulte :

$$\text{cov}[\alpha_{i \text{ mère}}, \alpha_{k \text{ descendant}}] = V[\alpha]/4. \quad (30)$$

⁴ Les indices étant propres à chaque gène individuel, ils sont omis lorsque l'on prend la variance sur toute la population.

Encadré 4.



Modèle biométrique et modèle génétique à un locus

On suppose le modèle génétique suivant, à un locus et deux allèles (la généralisation à plusieurs allèles est évidente mais son écriture est laborieuse) :

Génotype	$A_i A_i$	$A_i A_j$	$A_j A_j$
Phénotype	$m - a$	$m + d$	$m + a$
Fréquence	q^2	$2pq$	p^2

Les fréquences génotypiques indiquées ci-dessus supposent, une fois de plus, que la reproduction est panmictique (voir Paragraphe 2). Notons que :

- l'écriture des phénotypes moyens n'impose aucune contrainte sur la forme de la relation génotype-phénotype ;
- m , a et d , sont des constantes ne dépendant pas d'une population de référence.

La moyenne phénotypique de cette population est, elle, dépendante des fréquences alléliques qui déterminent les pondérations ($q^2, 2pq, p^2$) affectées à chaque génotype :

$$\mu = q^2(m - a) + 2pq(m + d) + p^2(m + a) = m + a(p - q) + 2pqd.$$

Les valeurs de G_{ii}, G_{ij}, G_{jj} sont obtenues en retranchant μ de chacune des valeurs données par le tableau. L'effet de l'allèle j est, par définition, la moyenne de G pour un individu

possédant un allèle j et un autre pris au hasard. Ce dernier sera j avec une probabilité p et i avec une probabilité q , soit :

$$\alpha_j = pG_{jj} + qG_{ij} = q(a + (q - p)d).$$

L'expression équivalente pour l'allèle i est obtenue en remplaçant a par $-a$ et en échangeant p et q . Les expressions de δ_{ii}, δ_{ij} et δ_{jj} sont obtenues par différence en utilisant l'Équation 27 (par exemple $\delta_{ii} = G_{ii} - 2\alpha_i$). Nous pouvons en tirer après quelques calculs :

$$V[A] = 2V[\alpha] = 2pq(a + (q - p)d)^2$$

et

$$V[D] = V[\delta] = (2pqd)^2.$$

Toutes ces expressions montrent que les effets alléliques, aussi bien que les variances additive et de dominance, sont dépendantes des fréquences alléliques. De manière évidente, des fréquences alléliques proches de $\{0, 1\}$ tendent à annuler les deux variances ($2pq = 0$). Par ailleurs, si l'hétérozygote est exactement à mi-distance des deux homozygotes ($d = 0$), la variance génétique est entièrement additive ($V[D] = 0$). Il peut sembler moins intuitif que l'effet moyen d'un allèle change en fonction de la population ambiante. Ceci est simplement dû à l'ambiguïté du terme « effet moyen d'un allèle » : cet effet est bien défini par rapport à la moyenne de la population et doit donc nécessairement refléter tout changement de cette population.

La même valeur est obtenue pour les trois autres covariances semblables présentes dans l'expression 29 (les indices pouvant être substitués arbitrairement). En revanche, la covariance entre δ_{ij} et δ_{kl} entre une mère et son descendant ne peut qu'être nulle, car l'allèle fourni par le père est (en panmixie) tiré indépendamment de celui de la mère ; la paire d'allèles ij ne peut pas être identique par descendance à kl ou, plus précisément, si i et k sont identiques, j et l ne le sont pas ; et de même si i et l sont identiques, j et k ne le sont pas. Au bilan :

$$\text{cov}[G_{\text{mère}}, G_{\text{descendant}}] = V[\alpha] = V[A]/2. \quad (31)$$

La pente de la régression entre la moyenne phénotypique parentale $(P_{\text{mère}} + P_{\text{père}})/2$ et le phénotype du descendant P_{enfant} est finalement (en utilisant la symétrie des rôles joués par le père et la mère) :

$$\begin{aligned} \frac{\text{cov}\left[\left(\frac{P_{\text{mère}} + P_{\text{père}}}{2}\right), P_{\text{enfant}}\right]}{V\left[\left(\frac{P_{\text{mère}} + P_{\text{père}}}{2}\right)\right]} &= \frac{\text{cov}[P_{\text{mère}}, P_{\text{enfant}}]}{V[P_{\text{mère}}]/2} \\ &= \frac{\text{cov}[G_{\text{mère}}, G_{\text{enfant}}]}{V[P_{\text{mère}}]/2} \quad (32) \\ &= \frac{V[A]}{V[P]} \end{aligned}$$

Nous aboutissons à une formule très semblable à celle obtenue en population asexuée :

$$R = h^2 S = V[A]\beta \quad (33)$$

où $h^2 = V[A]/V[P]$. L'héritabilité au sens large H^2 est ici remplacée par l'héritabilité au sens strict h^2 , et la variance génétique $V[G]$ par la variance génétique additive $V[A]$. $V[A]$ ne représente qu'une partie de la variance génétique, celle qui est directement transmissible de parent à enfant *via* le processus de ségrégation mendélienne. En conclusion de ce calcul, tout ce que nous avons dit sur des populations asexuées est transposable sur le cas d'une population sexuée panmictique avec un locus mendélien déterminant le caractère considéré, pour peu que l'on effectue la substitution de $V[G]$ par $V[A]$ (ou H^2 par h^2).

Rappelons que la condition nécessaire pour utiliser, comme nous venons de le faire, la régression parent-enfant était la linéarité de la relation entre le phénotype moyen des deux parents et le phénotype moyen de leurs descendants (voir Encadré 2). Il est relativement simple de constater que si un trait est déterminé par un locus bi-allélique avec de la dominance partielle, cette hypothèse n'est plus vérifiée. Mais on peut aussi constater que si un trait est déterminé par un grand nombre de gènes indépendants dont les effets s'additionnent, la relation entre le phénotype du parent moyen et celui de ses descendants est linéaire, même si les allèles de

chaque locus présentent de la dominance partielle. Cet effet est illustré par les simulations de la Figure 9. D'un point de vue mathématique, il constitue une application dans le domaine biologique du théorème central limite. Une des versions de ce théorème permet en effet de dire que si l'on considère un grand nombre de variables aléatoires indépendantes X_i et Y_i telles que $\text{cov}[X_i, Y_i] \neq 0$, alors que $\text{cov}[X_i, Y_{j \neq i}] = 0$, alors la relation entre la somme des X_i et celle des Y_i est linéaire. Dans le cas qui nous intéresse, les variables X_i représenteraient l'effet de chaque locus sur le phénotype du parent moyen ; les variables Y_i représenteraient l'effet de chaque locus sur le phénotype des descendants. Il existe bien une covariance non nulle entre X_i et Y_i , mais si les locus sont indépendants et si leurs effets s'additionnent, la covariance entre X_i et $Y_{j \neq i}$ est nulle.

On peut donc se donner comme règle que l'équation du sélectionneur (23 ou 33) est valide lorsque tous les effets, ceux des allèles et ceux des locus, s'additionnent (ce qui veut dire entre autre qu'il n'y a pas de dominance). En présence de dominance, les calculs précédents restent valables si

le trait est déterminé par un grand nombre de locus et si deux conditions supplémentaires sont respectées :

- les contributions des différents locus sur le phénotype doivent s'additionner (on dit qu'il n'y a pas d'épistasie entre locus) ;
- il doit non seulement y avoir panmixie, mais aussi absence de déséquilibre de liaison entre les différents locus codant le même caractère dans la population.

Dans la pratique, ces conditions d'applications sont souvent invérifiables, mais l'équation du sélectionneur (23 ou 33) a fait ses preuves, notamment pour prédire la réponse à court terme à la sélection agronomique sur des plantes cultivées ou des animaux d'élevage (voir Figure 10). Elle prédit la direction et les points d'équilibre, mais aussi la vitesse de réponse à la sélection, grâce à l'Équation 23. Ceci permet une comparaison avec des valeurs expérimentales, les trois paramètres (R , S et H^2) pouvant être mesurés indépendamment. Cette validation reste cependant possible uniquement à court terme, car si l'équation permet de prédire le

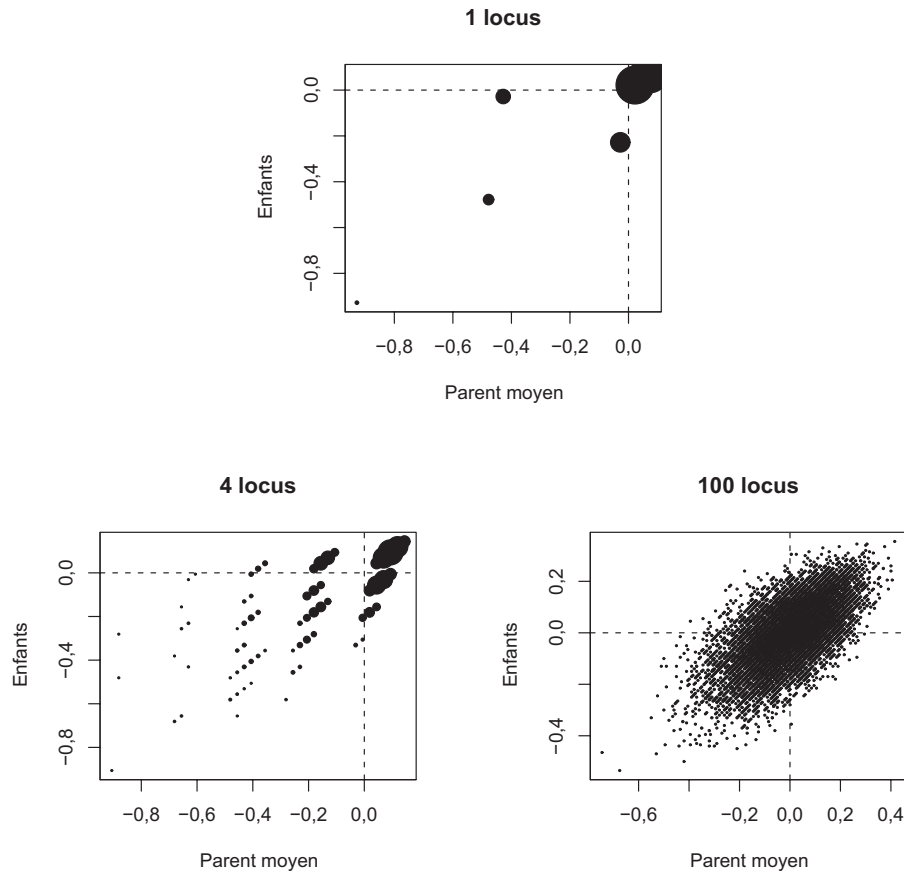


Figure 9 Relation entre la moyenne du phénotype des parents et le phénotype moyen de leurs descendants. Le phénotype est déterminé par un nombre variable de locus bi-alléliques avec dominance partielle ($d = 0,4$, où d est défini comme dans l'Encadré 4, $p = 0,2$). Les locus sont supposés indépendants et leurs effets s'additionnent. La population est panmictique. Chaque point indique la valeur moyenne des descendants pour un type de couple de parents, la taille des points augmentant avec la fréquence

de ce type de couple dans la population. Lorsque le phénotype est déterminé par un locus unique, trois phénotypes parentaux sont possibles. On peut donc observer six types de couples différents, chaque type correspondant à une valeur phénotypique de parent moyen. Dans cette situation, la relation parent-enfant n'est pas linéaire. Plus le nombre de locus déterminant le phénotype est grand (graphiques du bas), plus la relation entre le phénotype des parents et le phénotype moyen de leurs descendants est linéaire.

changement de la moyenne phénotypique en une génération (R), elle ne renseigne pas sur le changement du paramètre H^2 lui-même. En première approximation, on peut supposer que cette valeur reste constante, mais à long terme ce n'est pas le cas, car la variance génétique est peu à peu érodée par l'élimination de génotypes (par dérive génétique ou par l'effet de la sélection) de la population. Cette perte est compensée par l'apparition de nouveaux génotypes par mutation, mais en l'absence d'un modèle explicite intégrant la mutation et la sélection naturelle, ce processus n'est pas représenté par le modèle. Nous discuterons plus longuement cet aspect en Paragraphe 3.4.

3.3 Traitement des corrélations entre caractères

Il est fréquent que deux caractères covarient entre individus d'une même population : dans un des modèles précédents, nous avons ainsi supposé que la fécondité et la mortalité covariaient positivement (cf. Paragraphe 1). Pour représenter ce lien, nous avons supposé que l'une était une fonction de l'autre, donc que la connaissance de la fécondité (par exemple) était suffisante pour en déduire sans erreur la mortalité. Cette simplification masque le fait que dans la nature il existe beaucoup de variables qui covarient, mais l'une ne prédit pas exactement l'autre. Ainsi la taille et le poids covarient positivement dans les populations humaines, mais pour une même taille, des individus gros et maigres ont des poids différents. La variance du poids est donc en partie seulement liée à celle de la taille. Statistiquement, cette association est quantifiée par la covariance entre taille et poids. L'objet qui rassemble toutes les informations sur la variabilité et le degré d'association d'un jeu de caractères X_1, X_2, \dots, X_n est un tableau symétrique appelé matrice de variance-covariance et constitué ainsi :

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} V[X_1] & \text{cov}[X_1, X_2] & \dots & \text{cov}[X_1, X_n] \\ \text{cov}[X_1, X_2] & V[X_2] & \dots & \text{cov}[X_2, X_n] \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \text{cov}[X_1, X_n] & \text{cov}[X_2, X_n] & \dots & V[X_n] \end{pmatrix} \quad (34)$$

Les différentes variances (phénotypique, génétique, génétique additive, environnementale) rencontrées dans les paragraphes précédents peuvent toutes être remplacées par des matrices de ce type lorsque l'on étudie plusieurs caractères. Au prix de quelques calculs, on peut obtenir une version multivariée de l'équation du sélectionneur :

$$\mathbf{R} = \mathbf{G} \cdot \mathbf{P}^{-1} \cdot \mathbf{S} = \mathbf{G} \cdot \boldsymbol{\beta} \quad (35)$$

où \mathbf{R} et \mathbf{S} sont des vecteurs-colonnes rassemblant les réponses et des différentiels de sélections correspondant au jeu de caractères étudiés, \mathbf{G} est la matrice de variance-covariance génétique (additive si l'on est en reproduction sexuée), \mathbf{P} la matrice de variance-covariance phénotypique, et $\boldsymbol{\beta}$ le gradient de sélection (vecteur-colonne des dérivées partielles de $\ln(\mathcal{W})$ par rapport à chaque caractère). Derrière la simplicité de l'équation, il est important de réaliser ce que représentent ces termes. Imaginons la population comme un nuage de points dans un espace à n dimensions, chaque dimension représentant la valeur d'un caractère. Dans cet espace, le

vecteur $\boldsymbol{\beta}$ représente une direction, celle de la sélection, alors que la matrice \mathbf{G} caractérise la forme du nuage de points (chaque point représentant ici un génotype). Cette forme définit des voies de moindre résistance pour la réponse à la sélection : la population répondra fortement si le vecteur $\boldsymbol{\beta}$ est aligné sur l'axe d'allongement principal du nuage de points ; elle répondra faiblement s'il est aligné sur un axe le long duquel le nuage de points est peu épais (Figure 11). La direction d'évolution de la population représente un compromis entre celle de la sélection $\boldsymbol{\beta}$ et les contraintes génétiques \mathbf{G} : certains caractères évoluent même s'ils ne sont pas sélectionnés (parce qu'ils sont corrélés à des caractères sélectionnés) ;

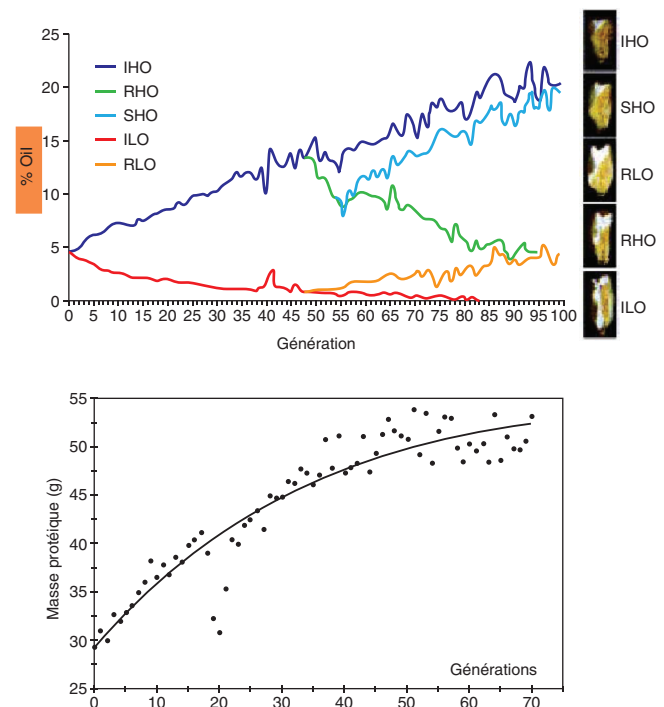


Figure 10 La réponse à la sélection artificielle. **Graphique du haut** : une expérience de sélection artificielle (d'après Moose *et al.* (2004) menée aux États-Unis sur le maïs depuis 100 ans). Des lignées ont été soumises à une intensité de sélection constante pour augmenter (bleu) ou diminuer (rouge) le pourcentage de matière grasse dans les grains de maïs. À certains moments, on a inversé la direction de la sélection (autres courbes). Tout se passe comme si l'héritabilité (pente de la courbe de réponse) était restée à peu près constante depuis le début, sans érosion visible de la variance génétique, sauf lorsqu'on approche de la valeur-plancher (zéro). Dans ce dernier cas, la pente de la courbe change parce que le différentiel de sélection (et non seulement l'héritabilité) change : il n'est pas possible de sélectionner du maïs à teneur négative en lipides ! Toutes les autres lignées, après 100 ans, continuent de répondre à la sélection. Les moyennes des lignées sont aujourd'hui très en dehors de la gamme phénotypique présente au départ. **Graphique du bas** : dans une autre expérience de sélection à long terme (Bunger *et al.* 1998), on cherchait à augmenter la masse protéique d'une souris. Dans ce cas, l'héritabilité s'est progressivement réduite et la réponse à la sélection s'est pratiquement arrêtée au bout de 70 générations (la moyenne est alors, encore une fois, très en dehors de la gamme phénotypique initiale). Pour d'autres exemples, voir aussi Chapitre 16.

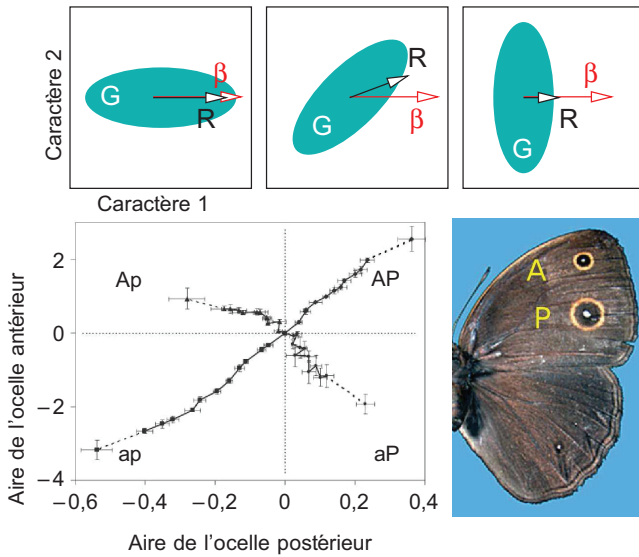


Figure 11 Haut : différents cas de figure pour la réponse à la sélection dans un contexte multivarié (ici, deux caractères).

Le gradient de sélection β considéré est toujours le même, mais les réponses R sont différentes en raison de différences de forme de la matrice de variance-covariance G (nuage de points ici représenté par une ellipse). La figure du bas représente un exemple des contraintes liées à la forme de la matrice G (tiré de Beldade *et al.* (2002)). Chez le papillon *Bicyclus anynana*, on a sélectionné pour une augmentation (AP) ou diminution (ap) de l'aire des deux ocelles alaires antérieurs et postérieurs (indiqués sur la photo), et dans deux autres lignées, pour l'augmentation d'un ocelle et la diminution de l'autre (aP et Ap). La figure représente la réponse des lignées pendant les onze premières générations et (après les pointillés) à la 25^e génération. La population a répondu positivement dans toutes les directions, mais plus rapidement dans une direction (variation des ocelles dans le même sens) que dans la direction perpendiculaire, ce qui révèle une contrainte (modérée) imposée par la matrice de variance-covariance génétique au sein de cette population. Les valeurs des caractères ont été centrées sur zéro (moyenne avant sélection) pour les deux axes.

d'autres n'évoluent pas alors qu'ils sont sélectionnés (parce qu'ils sont corrélés à des caractères sélectionnés dans l'autre sens).

L'Encadré 5 illustre un même problème impliquant des corrélations entre caractères (sélection sexuelle), traité soit par un modèle haploïde à deux locus, soit par une approche de type génétique quantitative. Le modèle quantitatif étend (sans les contredire) les conclusions du modèle haploïde en autorisant des valeurs continues de caractère.

3.4 La dynamique de la mutation et de la sélection

Dans les exemples précédents (sélection sexuelle), le traitement de la matrice de variance-covariance est implicite : on se contente de supposer qu'elle est stationnaire et de faire une résolution graphique. Il est clair pourtant que l'origine de la variance génétique est la mutation : sauf cas particulier, la variance génétique s'épuiserait si la sélection agissait seule, éliminant peu à peu des génotypes de la population. Pour des raisons pratiques, il est utile de supposer que sélection

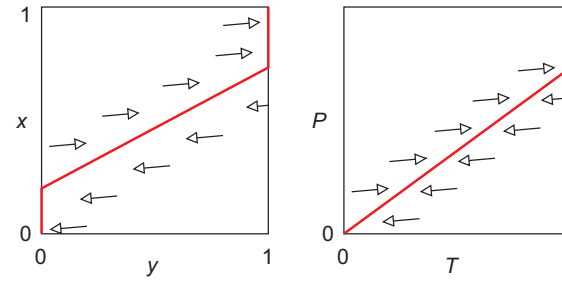


Figure 12 Ligne d'équilibres neutres dans le modèle de Kirkpatrick (1982) (à gauche) et Lande (1981) (à droite). Dans le graphe de gauche, x et y représentent la fréquence de la préférence des femelles et de l'ornement du mâle, respectivement. Dans le graphe de droite, P et T représentent des variables continues, préférence et ornement. La direction de l'évolution (convergeant vers une ligne d'équilibres, en rouge) est indiquée par les flèches. La sélection porte uniquement sur l'ornement des mâles (sur l'axe horizontal). Le déséquilibre gamétique (association entre allèles augmentant l'ornement et ceux augmentant la préférence) a pour effet que la pente des flèches est légèrement positive (x et y , ou P et T , diminuent ensemble ou augmentent ensemble), alors que le gradient de sélection est horizontal, portant uniquement sur le trait des mâles.

et mutation se compensent dans un régime stationnaire, et maintiennent une variance (ou une matrice G) constante au cours du temps. Cependant, la valeur de cette variance reste non prédite par le modèle.

L'idéal serait de disposer d'un modèle qui recalculerait à chaque pas de temps la variance (ou la matrice de variance-covariance) lorsque l'on maintient la pression de sélection : ceci reste un problème très difficile, accessible seulement au prix d'hypothèses fortes. Dans cet ordre d'idées, le modèle infinitésimal de Bulmer (1971) suppose que les variations d'un caractère sont codées par un nombre infini de locus, chacun à effet presque nul. Une des propriétés de ce modèle est qu'en présence de sélection, la part de sélection subie par chaque locus est également infinitésimale, et donc les fréquences alléliques ne bougent pas. En revanche, on peut calculer que la variance génétique additive $V[A]$ au cours des premières générations de sélection va diminuer, non parce que les fréquences alléliques changent, mais parce que la sélection crée des déséquilibres de liaison négatifs entre locus (des termes négatifs entrent donc dans la covariance parent-enfant et la diminuent). Ces déséquilibres sont constamment créés par la sélection et détruits par la recombinaison, et on aboutit rapidement à un état stationnaire où $V[A]$ est constante (elle réaugmentera si la sélection cesse pour retrouver sa valeur de départ). Globalement, le modèle infinitésimal prédit donc une constance de la variance génétique additive au cours du temps dans une espèce sexuée, même en l'absence de mutation. Cette prédiction est généralement vérifiée dans les premières générations ou premières dizaines de générations de sélection, mais pas nécessairement à très long terme ; utiliser le modèle infinitésimal dans une optique d'évolution n'est donc, sauf cas particulier, pas valide. Un modèle intégrant la mutation et la sélection sur un nombre fini de locus a été proposé par Lande (1977). Ce modèle ne suppose pas que les contributions (additives) des différents locus sont très faibles. Il suppose en revanche que,

Encadré 5.

Quelques modèles de sélection sexuelle

Problématique. La sélection sexuelle est un processus qui se met en place lorsque les femelles choisissent leurs partenaires mâles et montrent une préférence pour un trait particulier (dit « l'ornement », voir Chapitre 11). Le cas réciproque est aussi possible. Ces traits sont en général handicapants ou coûteux pour les mâles porteurs, mais leur assurent un succès reproductif élevé ; en revanche on comprend moins pourquoi les femelles développent une préférence comportementale pour ces traits. Les modèles cherchent à établir les conditions dans lesquelles une telle préférence évolue : ils prennent en compte la corrélation automatique qui se met en place entre les deux caractères (choix de la femelle et ornement du mâle), due au fait que les femelles préfèrent s'accoupler préférentiellement avec des mâles ornements. En raison de cette corrélation, l'avantage sélectif des mâles ornements peut entraîner l'évolution corrélée de la préférence de la femelle même si celle-ci n'a pas d'effet direct sur la valeur sélective des femelles.

Modèle haploïde de Kirkpatrick (1982)

Dans ce modèle on suppose une population haploïde (hypothèse destinée purement à simplifier les calculs) et deux locus. Un locus code pour la présence d'un ornement chez le mâle (allèle T), ou son absence (allèle t). L'autre code pour un comportement de préférence chez la femelle (allèle P), ou son absence (allèle p). Les individus des deux sexes portent les deux locus, mais seules les femelles expriment la préférence, et seuls les mâles expriment le trait. À chaque génération, les nouveau-nés mâles sont soumis à une sélection, la survie des mâles T étant diminuée d'un facteur $(1 - s)$. Cette étape présente le fait que l'ornement sexuel est coûteux. Arrivés à l'âge adulte, les mâles et les femelles s'accouplent, les femelles p en prenant un mâle au hasard (c'est-à-dire, chaque type de mâle avec une probabilité égale à sa fréquence), les femelles P en augmentant d'un facteur $\alpha > 1$ la probabilité de s'accoupler avec un mâle T par rapport à un mâle t . La reproduction produit des zygotes (en nombre égal pour toutes les femelles) qui subissent immédiatement la méiose pour produire des descendants mâles et femelles, et le cycle recommence.

Trois paramètres caractérisent l'état de la population : la fréquence de P (notée x), celle de T (notée y), et le déséquilibre gamétique entre les deux D , calculé comme la différence entre la fréquence des gamètes PT et leur fréquence attendue en l'absence de déséquilibre, xy . Il est possible d'écrire les équations de récurrence qui donnent les changements des valeurs de ces trois paramètres au cours d'une génération. L'équilibre est obtenu lorsque ces trois changements sont nuls. De manière surprenante, on n'obtient pas un point d'équilibre mais un ensemble d'équilibres possibles répartis sur une ligne brisée (Figure 12). Aucun de ces équilibres n'est stable : après une perturbation, le système reviendra sur la ligne, mais pas obligatoirement au point d'où il était parti. La conclusion de ce modèle est donc que toutes les valeurs de x et y sont possibles. Aussi bizarre que cela puisse paraître, même des ornements très coûteux et des préférences femelles correspondantes peuvent persister au sein d'une population pour peu qu'ils soient en fréquence suffisante au départ.

Modèle quantitatif de Lande (1981) repris par Pomiankowski *et al.* (1991)

Dans ce modèle, la même problématique est abordée, mais en supposant que la préférence et le trait sont des variables continues déterminées par de nombreux gènes. La valeur sélective des femelles (leur survie et leur fécondité) est constante et celle d'un mâle résulte comme précédemment de la valeur de son ornement T :

$$\ln(W_\sigma) = \alpha(T - \bar{T})\bar{P} - cT^2$$

Le premier terme de cette équation représente l'avantage reproducteur d'un mâle ornementé : il est fort lorsque le mâle est beaucoup plus ornementé que la moyenne de la population ($T - \bar{T}$ élevé), ou lorsque la moyenne de préférence des femelles est forte (\bar{P} élevé). Le deuxième représente le coût de l'ornement, qui augmente lorsqu'on s'écarte d'une valeur optimale (ici, arbitrairement choisie comme étant zéro). On suppose une matrice de variance-covariance \mathbf{G} des caractères T et P . La réponse à la sélection est alors donnée par le produit $\mathbf{G} \cdot \beta$ où le gradient de sélection β est donné par :

$$\beta = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \frac{\partial \ln(W_\sigma)}{\partial T} \\ \frac{1}{2} \frac{\partial \ln(W_\sigma)}{\partial P} \end{pmatrix} \Bigg|_{T=\bar{T}, P=\bar{P}} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} \alpha\bar{P} - 2c\bar{T} \\ 0 \end{pmatrix}$$

Le facteur $1/2$ a été ajouté pour représenter le fait que la sélection ne s'exerce que sur une moitié des individus (mâles ou femelles) pour chaque caractère. Le gradient de sélection s'annule quand $\bar{P} = (2c/\alpha)\bar{T}$ qui représente une ligne d'équilibres neutres passant par l'origine. Sur cette ligne, des valeurs arbitrairement grandes de trait et de préférence peuvent évoluer, résultat qui constitue une généralisation du modèle haploïde de Kirkpatrick (1982) pour des traits à distribution continue. Ainsi, si nous imaginions non pas un, mais un grand nombre de locus haploïdes indépendants ayant tous des effets similaires et dont les contributions s'ajoutent pour déterminer une préférence et un ornement global à l'échelle de l'individu, nous obtiendrions intuitivement le comportement du modèle quantitatif.

L'indétermination commune aux résultats des deux modèles rend leur interprétation délicate. Que se passe-t-il par exemple si l'on modifie les conditions du modèle en supposant (hypothèse assez réaliste) que le choix des femelles est une activité coûteuse (même très légèrement). Ce coût sera représenté dans le modèle quantitatif par une fonction analogue au coût de l'ornement chez les mâles :

$$\ln(W_\phi) = -bP^2$$

L'annulation du gradient de sélection aboutit alors immédiatement à un seul point d'équilibre caractérisé par $\bar{P} = \bar{T} = 0$: ni l'ornement ni la préférence ne peuvent persister dans la population. Le moindre coût du choix des femelles annule

donc toute possibilité d'évolution corrélée ornement-préférence dans ce système. Une autre force doit être présente pour entraîner une telle évolution. Pomiankowski *et al.* (1991) ont proposé que cette force pouvait être la mutation. Ils ont supposé que les ornements du mâle étaient des structures élaborées que les mutations tendent à détruire plutôt qu'à augmenter. À chaque génération, à la réponse à la sélection $G \cdot \beta$, on devait alors ajouter un effet de la mutation ($-u$), globalement négatif, sur l'ornement :

$$\begin{pmatrix} \Delta \bar{T} \\ \Delta \bar{P} \end{pmatrix} = G \cdot \beta + \begin{pmatrix} -u \\ 0 \end{pmatrix}$$

Dans un tel système, toute l'équation (et non seulement le gradient de sélection) doit être annulée pour trouver l'équilibre. On obtient alors un point d'équilibre non nul, situé sur une droite d'équilibre différente de celle du modèle initial. La mutation lève donc l'indétermination et, en détruisant les ornements, elle restaure la possibilité d'évolution de couples

ornement-préférence. On peut interpréter ce résultat paradoxal de la façon suivante : partons d'une situation où les femelles ont une préférence nulle et les mâles un trait nul en moyenne. Une femelle caractérisée par $P = 0$ obtient des mâles dont la moyenne phénotypique est 0 et des descendants mâles dont la moyenne est, à cause de la mutation, $-u$. Ces descendants sont donc suboptimaux, puisque $T = 0$ est défini comme l'optimum du trait pour les mâles. Si une femelle choisit un mâle possédant une valeur de trait au-dessus de l'optimum, la valeur de ses descendants mâles se rapprochera de l'optimum. Le choix peut ainsi évoluer chez les femelles comme une sorte d'anticipation des dégâts causés par la mutation. À partir de là, les moyennes de T et P deviennent positives, ce qui augmente la pression de sélection sur le choix et sur l'ornement. La sélection s'arrêtera lorsque les coûts du choix et de l'ornementation deviendront trop forts. Un usage similaire de cette méthode a été utilisé pour modéliser des problèmes très différents, comme l'évolution de la virulence chez un parasite (Day et Gandon 2006).

pour chaque locus, la distribution des effets des différents allèles est normale (modèle Gaussien). Ce type de modèle permet de prédire l'effet de la sélection et de la mutation sur les fréquences alléliques et les déséquilibres de liaison. Mais la supposition sur la distribution gaussienne des effets alléliques reste une idéalisation. Enfin, notons qu'il serait possible en théorie de s'affranchir complètement des macrovariables de la génétique quantitative (ou de n'y faire appel que pour les tests expérimentaux) si l'on était capable de modéliser directement l'évolution à de multiples loci. Mais pour être calculables, de tels modèles nécessitent toujours des hypothèses simplificatrices : la distribution gaussienne du modèle de Lande (1977) en est une, mais d'autres sont possibles. Ainsi un modèle classique d'évolution du fardeau de mutations délétères récessives (Kondrashov 1985) repose sur l'hypothèse que des allèles délétères peuvent apparaître dans un très grand nombre de loci, mais ont toujours le même effet et le même coefficient de dominance.

4 LES RAISONNEMENTS À L'ÉCHELLE DU GÈNE

4.1 Unité des approches précédentes

Dans le Paragraphe 2, nous avons vu comment on pouvait décrire les changements de fréquence allélique dans les différents cas en termes de valeur sélective **marginale** des allèles, où cette valeur sélective est fonction du type allélique de la copie du gène i , mais aussi fonction du type allélique de l'autre copie du gène chez un individu diploïde, ou par les voisins dans une population spatialement structurée, ou aux autres loci. Ceci illustre une approche « centrée sur les gènes » (ou plus précisément sur les allèles), plutôt que sur les génotypes, puisque l'on n'utilise plus explicitement les valeurs sélectives marginales des génotypes diploïdes et/ou multilocus.

On peut plus généralement formuler une approche complètement centrée sur les gènes, où l'on considère chaque copie de gène (et non plus chaque allèle). En effet, on

peut écrire la fréquence p de l'allèle dans la population parentale comme :

$$p = \frac{\sum_i p_i}{\sum_i 1} \quad (36)$$

où

- la somme sur i est sur tous les gènes au locus considéré dans la population totale (dans le sens où il y a deux gènes à un locus diploïde dans un individu donné, et où la population totale peut être structurée en sous-populations connectées par la migration). Le dénominateur $\sum_i 1$ est donc simplement le nombre d'individus, ou deux fois le nombre d'individus, selon que les individus soient haploïdes ou diploïdes :
- p_i est 1 ou 0 selon que le gène soit de type allélique A ou non. On décrit souvent une variable qui ne prend que les valeurs 0 ou 1 comme une « variable indicatrice », mais il est tout aussi correct de dire que c'est la fréquence de l'allèle A dans l'ensemble constitué par la copie de gène i .

De même, on peut écrire la fréquence parmi les descendants sous la forme :

$$p' = \frac{\sum_i W_i p_i}{\sum_i W_i} \quad (37)$$

où W_i est la valeur sélective réalisée du gène i , ici définie comme le nombre de copies du gène i à la génération suivante (après une itération complète du cycle de vie).

On peut noter que la valeur sélective réalisée est de façon générale une variable aléatoire. En termes d'attendus statistiques, on peut écrire :

$$E[p'] = \sum_i w_i p_i \quad (38)$$

où $w_i \equiv E[W_i / \bar{W}]$, \bar{W} est la moyenne des valeurs sélectives réalisées dans la population. Pour chaque allèle, w_i est alors équivalent à la valeur sélective marginale que nous avons précédemment considérée. Dans une population de taille constante au cours du temps, chaque parent est en moyenne

remplacé par un descendant à la génération suivante : \bar{W} est donc exactement 1 et w_i est simplement l'espérance de W_i . La notion de valeur sélective décrite par w n'a de signification directe en termes d'adaptation à l'environnement que par comparaison à d'autres individus (en particulier, le w moyen n'augmente pas au cours du temps). Néanmoins, w est particulièrement utile pour décrire l'évolution de la population, comme l'exemple suivant va le confirmer.

4.2 Apport de cette approche à l'analyse de la sélection de groupe

Aider ses voisins est-il un comportement favorisé par la sélection naturelle ? Un raisonnement intuitif concernant l'évolution des comportements sociaux est le suivant : les groupes où il y a plus de coopération entre individus vont produire plus de descendants. Donc, même si les individus qui aident ont une valeur sélective plus faible que les autres au sein des groupes, la coopération peut être favorisée par la sélection naturelle. Cette situation est souvent décrite sous le nom de « sélection de groupe ». Voyons ici comment analyser les effets de la sélection naturelle dans ce type de scénarios, d'abord simplement en appliquant assez directement les méthodes précédentes, ensuite en décomposant la sélection en différents termes : effet de l'individu sur sa propre valeur sélective *versus* effet des voisins sur la valeur sélective d'un individu, ou effet sur la valeur sélective relative d'un individu dans son groupe *versus* effet sur la valeur sélective du groupe.

Soient N adultes haploïdes établis par dème. Supposons que les porteurs d'un allèle A expriment un comportement qui diminue leur fécondité de C mais augmente la fécondité totale des $N - 1$ voisins de B (donc un bénéfice de $B/(N - 1)$ par voisin). On suppose que les adultes ont une fécondité $\gg 1$, que chaque jeune disperse ou non indépendamment des autres, et que ceux qui dispersent se répartissent de façon équiprobable dans les autres dèmes (on reviendra par la suite sur certaines de ces hypothèses). La taille de population après régulation est constante.

4.2.1 Le calcul de la valeur sélective de l'allèle A

L'effet de la sélection sur l'allèle A est donné par l'Équation 38, que l'on peut ici écrire :

$$E[p'] = E[w_{ij} p_{ij}] \tag{39}$$

où ij représente maintenant l'individu j dans le dème i (on va considérer le comportement des individus, mais parler d'individus ou de copies de gènes est identique pour un locus haploïde). La valeur sélective de tout individu « focal » j dans un dème i peut alors s'écrire (avec p_{ij} la fréquence de l'allèle A dans cet individu, p_{i+} la fréquence parmi les autres individus dans son dème, p_i la fréquence dans son dème, p_+ la fréquence moyenne dans la population, le dème i étant exclus) :

$$w_{ij} = (1 - m) \frac{1 - Cp_{ij} + Bp_{i+}}{(1 - m)(1 - Cp_i + Bp_i) + m(1 - Cp_+ + Bp_+)} + m \sum_{k \neq i} \frac{(1 - Cp_{ij} + Bp_{i+}) / (n_d - 1)}{(1 - m)(1 - Cp_k + Bp_k) + m(1 - Cp_+ + Bp_+)} \tag{40}$$

où m est la probabilité qu'un juvénile soit immigrant, et n_d est le nombre de dèmes. La digestion de cette équation peut prendre un peu de temps, mais chaque terme est élémentaire : on a simplement compté les nombres relatifs de jeunes en compétition (dénominateurs) avec les jeunes de l'individu focal (numérateurs), selon que ces derniers ont émigré dans l'un des dèmes $k \neq i$ (deuxième fraction) ou non (première fraction).

Si C et B sont petits, on peut approximer la valeur sélective par un développement limité :

$$w_{ij} \approx 1 + B \frac{dw_{ij}}{dB} + C \frac{dw_{ij}}{dC} \tag{41}$$

et le changement de fréquence peut alors s'écrire :

$$\Delta p = E[p'] - p \approx BE \left[\frac{dw_{ij}}{dB} p_{ij} \right] + CE \left[\frac{dw_{ij}}{dC} p_{ij} \right] + \underbrace{E[p_{ij}] - p}_{=0} \tag{42}$$

Le calcul des dérivées apparaissant dans cette équation est détaillé dans l'Encadré 6.

Encadré 6.

Calcul des termes intervenant dans les changements de fréquence

Pour évaluer le changement de fréquence, on calcule d'abord, d'après 42 :

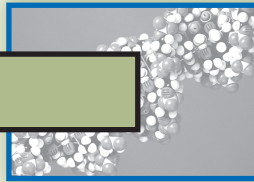
$$\frac{dw_{ij}}{dB} = p_{i+} - (1 - m)^2 p_i - m(1 - m)p_+ - m \sum_{k \neq j} \frac{(1 - m)p_k + mp_k}{n_d - 1} \tag{43}$$

Ici, pour simplifier le calcul, on suppose généralement que l'on a un grand nombre de dèmes, si bien que la fréquence de l'allèle parmi tous les dèmes sauf 1 (telle que p_*) est pratiquement identique à celle dans la population totale, p :

$$E \left[\frac{dw_{ij}}{dB} p_{ij} \right] \approx [1 - (1 - m)^2] \left(E[(p_{i+} - p)p_{ij}] - \frac{(1 - m)^2}{N} E[(p_{ij} - p_{i+})p_{ij}] \right) \tag{44}$$

Par un raisonnement semblable on obtient :

$$E \left[\frac{dw_{ij}}{dC} p_{ij} \right] \approx -E[(p_{ij} - p)p_{ij}] + (1 - m)^2 E[(p_i - p)p_{ij}] \tag{45}$$



Dans ce calcul on voit apparaître la quantité $E[p_{i+} p_{ij}]$ qui est la fréquence de paires de gènes qui sont tous deux de type allélique A parmi toutes les paires tirées sans remise dans un même dème. Autrement dit, la sélection sur un gène d'aide dépend de la probabilité que deux gènes identiques se trouvent dans un même dème. Pour évaluer cette probabilité, on considère les relations généalogiques entre ces gènes. Quand on remonte dans le passé, on voit que tout gène échantillonné dans un dème est issu d'un immigrant (Figure 13), sauf si le taux de migration est nul, cas sans intérêt ici. Deux gènes descendent de deux immigrants distincts, ou sinon descendent d'un seul immigrant et ont un ancêtre commun dans le dème (soit l'immigrant, soit un de ses descendants). Dans le premier cas, les deux immigrants étaient tous les deux A avec une probabilité $\approx p^2$; dans le deuxième cas, l'ancêtre commun était A avec une probabilité $\approx p$ (ces approximations supposent que l'allèle est en grand nombre de copies dans la population totale). Donc on peut écrire :

$$E[p_{ij} p_{i+}] \approx rp + (1-r)p^2 \quad (46)$$

où r est la probabilité que les deux gènes descendent d'un seul immigrant. Le paramètre r peut lui-même être déterminé à partir de la taille de la population (N) et du taux de migration (m). Deux gènes ne sont pas issus de deux immigrants distincts s'ils sont eux-mêmes non-immigrants (probabilité $(1-m)^2$) et si leurs parents ne sont alors pas issus de deux immigrants distincts (soit ils ont le même parent, avec

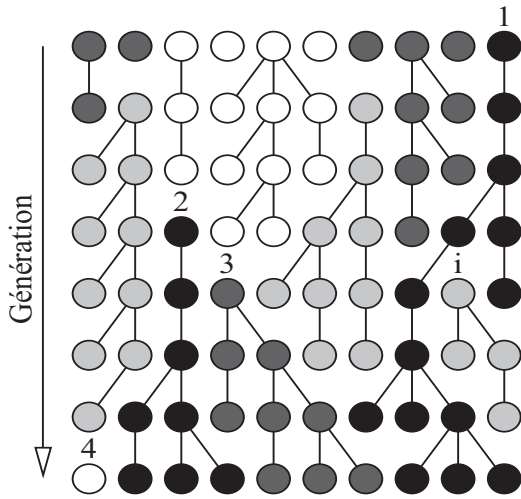


Figure 13 La généalogie d'un dème de 10 individus. Dans un dème, chaque immigrant (ici marqué par un « i » ou par un nombre) fonde une famille définie par l'ensemble de ses descendants sur plusieurs générations dans le dème. Soit m la probabilité qu'un individu soit immigrant, chaque individu a alors en moyenne m descendants émigrés, et $1 - m$ descendants dans le dème, à la génération suivante. Si $m > 0$, toute famille finit par s'éteindre localement. On peut estimer la probabilité que deux individus appartiennent à la même famille (i.e. la variable r de l'Équation 46) par la fréquence de paires d'individus appartenant à la même famille à un moment donné (par exemple, cette fréquence est $3(3 \times 2)/(10 \times 9) = 1/5$ à la dernière génération, issue de 4 immigrants numérotés).

probabilité $1/N$, soit ils ont différents parents eux-mêmes descendants d'un même immigrant). En d'autres termes :

$$r = (1-m)^2 \left(\frac{1}{N} + \frac{N-1}{N} r \right) \quad (47)$$

Finalement, en utilisant les résultats de l'encadré et les calculs précédents et en notant $E[p_{ij}^2] = p$, on obtient :

$$E\left[\frac{dw_{ij}}{dB} p_{ij}\right] \approx \left([1-(1-m)^2] r - \frac{(1-m)^2}{N} (1-r) \right) p(1-p) \quad (48)$$

et

$$E\left[\frac{dw_{ij}}{dC} p_{ij}\right] \approx -p(1-p)(1-r) \quad (49)$$

À partir de ces résultats, on peut facilement obtenir une expression de Δp et donc savoir si l'allèle d'aide augmente en fréquence. Nous n'allons pour l'instant pas répondre à cette question. Nous allons plutôt éclaircir le problème de deux façons différentes en décomposant le gradient de sélection. Ceci va nous permettre de faire apparaître les notions de sélection de parentèle et de sélection de groupe, couramment rencontrées dans la littérature.

4.2.2 La sélection de parentèle

Intuitivement, on comprend qu'un allèle A puisse être favorisé quand un individu focal porteur de A tend à recevoir une aide des voisins porteurs de A. Une façon de comprendre les résultats précédents est donc d'analyser la valeur sélective d'un individu en termes des effets de l'individu focal sur sa propre valeur sélective, et des effets des voisins sur la valeur sélective du focal. De telles expressions sont souvent assez simples (l'exemple du sex-ratio en donnera une illustration) et permettent l'utilisation de résultats généraux.

Dans l'exemple présent, il nous faut traduire la valeur sélective préalablement écrite en fonction des fréquences alléliques (Équation 40) en valeur sélective exprimée en fonction des comportements (ou plus généralement, des phénotypes) de différents individus. Une façon d'exprimer ceci mathématiquement est d'introduire une nouvelle variable, le « phénotype » $z_{ij} = \delta p_{ij}$ pour une certaine valeur δ identique pour tous les individus. Le coût pour l'individu ij est $Cp_{ij} = z_{ij}C/\delta$ et le don à ses voisins est $Bp_{ij} = z_{ij}B/\delta$, en fonction des phénotypes z_{ij} . En introduisant ces expressions dans l'Équation 40, on obtient une expression de w en fonction des phénotypes z .

Pour décrire spécifiquement la sélection quand les effets phénotypiques B et C sont faibles, on considère un développement limité quand ceux-ci tendent tous deux vers zéro mais que leur rapport reste constant. Une façon équivalente d'exprimer ceci est de faire tendre δ , C et B vers zéro en fixant les rapports C/δ et B/δ . L'intérêt de cette formulation est que l'on peut établir un lien direct entre les comportements individuels et le gradient de sélection, sous la forme d'une approximation de la valeur sélective en fonction des dérivées de la fonction w par rapport aux phénotypes z , dont la dérivation est détaillée dans l'Encadré 7 :

$$\Delta p \approx p(1-p)\delta \left(\frac{dw_{ij}}{dz_{ij}} + \frac{dw_{ij}}{dz_{i+}} r \right) \quad (50)$$

Encadré 7.

Le calcul de la valeur sélective inclusive

Lorsque l'on fait tendre δ , C et B vers zéro en fixant les rapports C/δ et B/δ , on peut écrire :

$$w_{ij} \approx 1 + \delta \sum_{x=ij, i \neq k, *} \frac{dw_{ij}}{dz_x} p_x \quad (51)$$

d'où :

$$\Delta p = E[w_{ij} p_{ij}] - p \approx \delta \sum_{x=ij, i \neq k, *} \frac{dw_{ij}}{dz_x} E[p_x p_{ij}] \quad (52)$$

On peut simplifier cette expression en remarquant que les termes $E[p_x p_{ij}]$ sont identiques pour tout $k \neq i$ (tous les dèmes sont équivalents). De plus, on suppose généralement, comme dans l'Encadré 6, que le nombre de dèmes est large, si bien que $E[p_x p_{ij}] \approx E[p p_{ij}]$ et on peut ainsi regrouper tous les termes $dw_{ij}/dz_x E[p_x p_{ij}]$ en un seul terme. L'expression que l'on obtient est alors équivalente à celle que l'on aurait directement obtenue si on avait écrit la deuxième ligne de l'Équation 40 sous la forme $m(1 - Cp_{ij} + Bp_{i \neq j}) / (1 - Cp + Bp)$. Ce genre d'écriture approximative est usuel dans la littérature

mais généralement incorrect en dehors du présent calcul. Il permet d'écrire :

$$\Delta p = E[w_{ij} p_{ij}] - p \approx \delta \left(\frac{dw_{ij}}{dz_{ij}} E[p_{ij}^2] + \frac{dw_{ij}}{dz_{i \neq j}} E[p_{ij} p_{i \neq j}] + \frac{dw_{ij}}{dz} E[p_{ij} p] \right) \quad (53)$$

On note que $dw_{ij}/dz = -dw_{ij}/dz_{ij} - dw_{ij}/dz_{i \neq j}$. En effet, la somme des dérivées de w est nulle, sinon on ne vérifierait pas que la valeur sélective moyenne est 1, quelle que soit la composition génétique de la population. En raisonnant comme dans les Équations 46 et 48 on obtient :

$$\Delta p \approx \delta E \left[p_{ij} \left((p_{ij} - p) \frac{dw_{ij}}{dz_{ij}} + (p_i - p) \frac{dw_{ij}}{dz_i} \right) \right] \quad (54)$$

$$= \delta \frac{dw_{ij}}{dz_{ij}} E[p_{ij}^2 - p_{ij} p] + \delta \frac{dw_{ij}}{dz_{i \neq j}} E[p_{ij} p_{i \neq j} - p_{ij} p] \quad (55)$$

$$= p(1-p) \delta \left(\frac{dw_{ij}}{dz_{ij}} + \frac{dw_{ij}}{dz_{i \neq j}} r \right) \quad (56)$$

car $E[p_{ij} p_{i \neq j}] / p(1-p) = r$ d'après l'Équation 46.

Ce résultat montre que le changement de fréquence est fonction de l'effet du gène focal sur sa propre fitness (dw_{ij}/dz_{ij}) et de l'effet des voisins sur la fitness de l'individu focal si ces voisins étaient tous porteurs de l'allèle A $dw_{ij}/dz_{i \neq j}$, pondéré par r . On a ainsi décomposé l'effet de la sélection en termes d'effets du comportement sur la valeur sélective des individus (les dérivées) et d'une mesure de corrélation génétique r , qui mesure la plus grande probabilité que les voisins possèdent l'allèle A quand l'individu focal possède l'allèle A plutôt que l'allèle a .

Le terme entre parenthèses est l'effet sur la valeur sélective inclusive (au sens de Hamilton 1964, 1970). Il est classiquement écrit sous la forme $-c + rb$, où r est l'apparentement, et donc $-c = dw_{ij}/dz_{ij}$ et $b = dw_{ij}/dz_{i \neq j}$ (il faut ici se garder d'un grand nombre d'erreurs colportées dans la littérature concernant les définitions de c et b). Dans la formulation originelle d'Hamilton, les interactions sociales sont entre membres d'une même famille. L'apparentement r entre membres d'une même famille (par exemple, descendants d'une même grand-mère) peut alors se comprendre comme la probabilité que deux gènes pris chez ses descendants soient des copies d'un gène chez la grand-mère (il existe de nombreuses variantes par rapport à une telle définition, mais celle-ci apparaît logiquement si on calcule des changements de fréquence allélique comme on l'a fait ci-dessus).

4.2.3 La sélection de groupe et l'altruisme

Peut-on comprendre les résultats précédents en terme de sélection de groupe ? Soit g le nombre total de descendants

produit par le groupe auquel appartient l'individu focal, et soit f la fraction de ces descendants qui a été produite par l'individu focal lui-même. La valeur sélective individuelle w s'écrit alors $w = fg$ et donc l'Équation 56 devient :

$$\Delta p \approx p(1-p) \left[f^0 \left(\frac{dg_{ij}}{dz_{ij}} + \frac{dg_{ij}}{dz_{i \neq j}} - r \right) + g^0 \left(\frac{df_{ij}}{dz_{ij}} + \frac{df_{ij}}{dz_{i \neq j}} - r \right) \right] \quad (57)$$

où f^0 et g^0 sont les valeurs de ces fonctions prises en l'absence de sélection (ainsi, pour des groupes de N adultes, $g^0 = N$ et $f^0 = 1/N$). Les dérivées de g quantifient alors les effets de sélection intergroupe (production différentielle des groupes) et les dérivées de f quantifient les effets de sélection intragroupe (les contributions différentes des individus au sein des groupes). Ainsi, on voit que la « sélection de groupe » (les effets sur la composante intergroupe g) n'est qu'une composante de la sélection individuelle et est incluse dans la valeur sélective inclusive. On notera que les effets sur f et sur g incluent chacun des termes de sélection de parentèle, analogues à ceux de l'Équation 50. Finalement, il faut se garder d'une erreur fréquente qui consiste à confondre sélection intragroupe et sélection individuelle : la sélection individuelle est quantifiée par les effets sur w , et non sur f .

On trouvera de nombreuses discussions de l'évolution de l'altruisme, où un comportement altruiste est défini soit par des effets positifs sur g et négatifs sur f , soit par des effets négatifs $-c$ et positifs b sur la valeur sélective de l'acteur et de ses voisins. La première définition est un peu absurde car elle permet de qualifier d'altruisme un comportement qui a un effet positif sur la valeur sélective w de l'individu qui

l'exprime. Selon la seconde définition, l'altruisme n'est sélectionné que s'il est dirigé vers des individus apparentés : il s'agit donc d'une manifestation très étroite d'« altruisme ».

4.2.4 Au fait, est-il utile d'aider ses voisins ?

Intuitivement, la réponse pourrait être oui : on comprend qu'un allèle A puisse être favorisé quand un individu focal porteur de A tend à recevoir une aide des voisins porteurs de A .

Pourtant, ce n'est pas toujours le cas. En utilisant la récurrence sur r (Équation 47) pour simplifier l'Équation 48, on trouve que cette dernière prend la forme $E[p_{ij}dw_{ij}/dB] = 0$. Donc B n'a pas d'effet sur les changements de fréquence (qui sont simplement $\Delta p \approx -Cp(1-p)(1-r)$ d'après l'Équation 49) et, du point de vue du gène, ça ne sert à rien d'aider ses voisins.

Cela tient au fait que l'effet des voisins, s'ils portent A , sur la valeur sélective d'un individu n'est pas l'effet B de ces voisins sur la fécondité. L'effet sur la valeur sélective dépend non seulement de l'augmentation de fécondité de l'individu focal, mais également des effets de compétition entre ces jeunes, accentués par la dispersion limitée de ceux-ci, et entre les jeunes de cet individu et ceux produits par les voisins. Ces deux effets de compétition, quantifiés par le terme $(1-m)^2p$, de l'Équation 43, annulent ici exactement le bénéfice de l'aide entre voisins.

Quand on calcule la valeur sélective inclusive, on doit forcément retrouver le même résultat, car ce calcul n'est rien d'autre qu'une façon particulière de regrouper les termes du calcul du changement de fréquence. De même que dw_{ij}/dB et dw_{ij}/dC , c et b sont les effets sur la valeur sélective individuelle et non des effets sur la fécondité. Ils sont tous deux fonctions de B et C , les termes en B disparaissant dans la résultante $-c + rb$ (vous pouvez vous en convaincre en faisant ce calcul ; il faut là aussi utiliser la récurrence (47) pour simplifier l'expression).

Si l'on supposait que les jeunes s'entraidaient avant de se disperser, ou si on supposait que les adultes ont une probabilité de survie non nulle entre deux événements de reproduction (générations chevauchantes), on trouverait qu'il peut être utile d'aider ses voisins. Dans le second cas, les effets exacts de la sélection diffèrent selon que les interactions sociales affectent la survie ou la fécondité des adultes. Le résultat frappant selon lequel B n'a pas d'effet permet donc de souligner l'importance des effets de compétition sur la valeur sélective, mais il est loin d'être général.

4.2.5 Examen de quelques hypothèses des calculs précédents

Dans les premières sections du chapitre, nous avons insisté sur les hypothèses simplificatrices qui permettent d'avoir des résultats simples dans les approches classiques. Bien sûr, nous sommes aussi obligés de faire des hypothèses dans l'approche plus générale présentée ci-dessus. Nous détaillons maintenant certaines de ces hypothèses et montrons en quoi elles déterminent les résultats obtenus.

Modèle en île – Le modèle en île est un modèle selon lequel un émigrant a la même chance d'émigrer dans n'importe quel dème (« île ») autre que celui d'où il vient. Ce n'est

évidemment pas très réaliste : en général la dispersion se produit majoritairement entre populations voisines. Mais cette hypothèse a remarquablement peu d'impact sur un résultat du modèle précédent, dans le sens où la direction de la sélection est encore donnée par $-C$ [cependant, Δp n'est plus nécessairement proportionnel à $p(1-p)$].

Grand nombre de dèmes – Cette hypothèse et la précédente sont souvent données sous la forme du « modèle en îles infini ». En population finie, il s'ajoute un terme d'ordre $B/($ taille de la population totale) aux calculs de changement de fréquence. Ce terme sera donc généralement négligeable.

Fécondité élevée, taille de dème fixée – Si la fécondité est suffisamment faible, il se peut très bien que le nombre de jeunes qui viennent en compétition pour les N niches d'un dème soit inférieur à N . Ce dème ne pourra donc pas être saturé à la génération suivante, et l'on sera forcé de considérer un modèle démographique stochastique. L'hypothèse de fécondité élevée est importante car les conclusions des modèles peuvent être fortement affectées par des fluctuations démographiques. Dans le cas où la taille de dème peut fluctuer, on peut prendre en compte des effets sélectifs d'un comportement qui modifie la taille des groupes reproducteurs.

Sélection faible – Cette hypothèse n'est pas cruciale pour l'analyse du modèle que nous avons présenté, mais est plus importante dans d'autres cas. Ici elle joue entre autres dans le calcul de la probabilité que deux gènes pris dans un dème soient tous les deux A : en effet, on a négligé l'effet du comportement d'aide sur la probabilité d'immigration dans un dème, et sur la probabilité que deux gènes soient issus du même parent. Ces effets peuvent être négligés tant que le taux de migration est plus large que les effets sélectifs. On obtient alors une approximation linéaire de la valeur sélective suffisante pour calculer la stabilité par convergence. Pour obtenir des approximations plus précises (tenant compte d'effets d'ordre B^2 , C^2 et BC par exemple), il faut tenir compte de dérivées d'ordre supérieur de w , des effets de la sélection sur la probabilité que deux gènes soient A , et d'associations statistiques entre plus de deux copies de gènes.

Fréquence intermédiaire de l'allèle – S'il n'y a qu'une seule copie de l'allèle dans la population, les effets de la sélection sont uniquement ceux de cet individu sur lui-même (le terme $-c$ de la valeur sélective inclusive). En sélection faible, cette situation n'est pas déterminante : l'allèle a une forte probabilité de survie, même s'il est légèrement défavorisé, et ce sont les effets cumulatifs de la sélection quand l'allèle n'est pas en copie unique qui seront déterminants.

5

LE RÔLE DES APPROCHES THÉORIQUES EN ÉVOLUTION

Les biologistes abordant l'étude de l'évolution sont souvent gênés par l'utilisation de formalismes mathématiques. L'utilisation des modèles mathématiques ne fait pas partie de leur culture commune. Il n'est donc pas surprenant que cette pratique rencontre de fortes résistances. La physique est passée par un stade semblable au XVIII^e siècle. Une fois

qu'un langage mathématique commun existe, des modèles simples sont une façon extrêmement efficace de communiquer des idées, bien que les résultats de ces modèles soient dépendants de leurs hypothèses. Ainsi la loi de chute des corps dans le vide ne s'applique pas dans un espace non vide, mais on aurait du mal à concevoir un développement de la physique et de ses applications sans passer par les modèles simples de ce type. De même, les résultats concernant la coopération entre voisins décrits dans ce chapitre ne sont pas généraux, mais on a peu de chances de comprendre d'autres résultats si on ne comprend pas ceux-ci, et les méthodes de raisonnement que l'on a illustrées à travers ces résultats sont plus générales. On ne peut donc qu'encourager les étudiants à acquérir les bases mathématiques des modèles en biologie des populations.

Le blocage essentiel tient au formalisme et à l'abstraction de l'approche mathématique. Devant la complexité apparente des outils employés, une réaction courante, est : « Mais enfin, pour arriver à une conclusion aussi simple, avait-on besoin de méthodes aussi compliquées ? Un simple raisonnement verbal aurait largement suffi ». Et, de fait, il faut bien reconnaître qu'il n'y a pas de différence logique entre un modèle verbal et un modèle mathématique. Cependant, l'expérience montre que des raisonnements purement verbaux sont peu efficaces (il sortirait sans doute du cadre de ce chapitre d'essayer d'expliquer complètement ce fait) et que les meilleurs raisonnements verbaux sont souvent ceux directement inspirés d'équations. Par exemple, tant que l'on raisonne dans le vague on peut rester sur l'impression que la notion de valeur sélective est floue et difficile à définir. Au contraire, dans les différents modèles présentés dans ce chapitre, il y a une définition précise et générale de la valeur sélective d'un allèle, qui a de plus l'avantage d'être concrète et facilement mesurable : pour estimer la valeur sélective d'un allèle, il suffit de compter le nombre de descendants, après une génération, des porteurs d'un allèle donné. De même, l'expérience montre que les débats sur la sélection de parentèle ou la sélection de groupe ne persistent dans la littérature que par l'abus de définitions floues de ces concepts.

Les modèles mathématiques les plus utiles sont donc probablement ceux qui sont construits sur des hypothèses biologiques de bon sens et qui, malgré cela, contredisent la prédiction intuitive, verbale, que tout le monde aurait faite. Une bonne illustration de ce point peut être apportée à partir de la notion d'optimisation en évolution.

5.1 Adaptation, sélection et optimisation

On formule souvent le principe de la sélection naturelle comme celui de la survie du plus apte. L'évolution est donc une course constante à l'adaptation. Partant de là, il semble logique de conclure que, chacun de ses membres s'adaptant constamment, la sélection devrait rendre chaque espèce de plus en plus adaptée, de plus en plus efficace, de plus en plus performante. La sélection pourrait alors être envisagée comme un processus d'optimisation de chaque espèce.

Sous une forme moins structurée, le même raisonnement se retrouve dans une formule qui reste malheureusement couramment employée : celle de l'évolution allant dans le sens du « bien de l'espèce ». Ce raisonnement a pour lui toutes les apparences de la logique ; il a de plus le grand avantage d'aller dans le sens d'une idée fortement implantée

dans les mentalités : celle du progrès. En fait, malgré ses attraits, la démonstration précédente comporte une faille logique : la sélection naturelle ne peut pas se résumer à un processus d'optimisation ; elle ne va pas nécessairement dans le sens d'un progrès, quelle que soit la façon dont on le définit.

Le problème peut, une fois de plus, se ramener à celui de la définition de la valeur sélective. Comme nous l'avons vu, la valeur sélective ne se déduit pas immédiatement d'une performance démographique (fécondité, taux de croissance, capacité biotique, etc.). Il est donc clair que la sélection n'optimise pas nécessairement ces quantités. On pourrait malgré tout se dire que la valeur sélective est une quantité qui est fonction de ces paramètres démographiques, et que la sélection l'optimise. Si la valeur sélective d'un individu dépend exclusivement de ses caractéristiques propres, cette prédiction verbale est exacte. La sélection, en effet, en retenant les individus dont la valeur sélective est la plus élevée, accroît nécessairement la valeur sélective moyenne de la population. Elle se traduit par une « maximisation », au fur et à mesure du processus d'évolution, de la valeur sélective moyenne. Mais souvent la valeur sélective d'un individu dépend aussi des caractéristiques de ses compétiteurs. On peut donc gagner le jeu de la sélection naturelle en abaissant la valeur sélective de ses compétiteurs. Il est alors clair que la valeur sélective moyenne de la population ne saurait augmenter.

En fait, nous avons déjà rencontré, au fil des exemples développés dans ce chapitre, de telles situations. Dans le cas de l'avantage des hétérozygotes, on a vu que des homozygotes sont recréés à chaque génération. Il y a encore une maximisation relative, dans le sens où la valeur sélective augmente d'une génération à la suivante, même si elle n'atteint jamais la valeur maximale (réalisée s'il n'y avait que des hétérozygotes). Inversement, si les hétérozygotes ont une plus faible survie que les homozygotes, la population va évoluer vers la fixation d'un des deux allèles, mais lequel sera fixé dépendra des fréquences initiales. Par exemple, si les survies sont dans les proportions $f_{aa} : f_{Aa} : f_{AA} = 3/4 : 1/2 : 1$, la survie moyenne de l'allèle A est supérieure à celle de l'allèle a dès que $p_A > 1/3$, et la population va alors évoluer vers la fixation de l'allèle A ; inversement, si $p_A < 1/3$, la population évolue vers la fixation de l'allèle a. Dans les deux cas, la survie augmente au cours des générations, mais dans le deuxième cas l'évolution n'aboutit pas à la survie maximale possible des individus. Dans les modèles multilocus, il n'y a même pas de maximisation relative de la survie moyenne. Celle-ci peut en effet diminuer d'une génération à la suivante, même s'il est difficile d'évaluer l'importance pratique de ce résultat.

Au-delà de ces exemples, un cas emblématique illustrant bien la différence entre évolution et optimisation est celui de l'évolution des effectifs relatifs de mâles et de femelles (le sex-ratio). Du point de vue de la croissance démographique de la population, il pourrait être plus efficace de ne produire quasiment que des femelles et seulement le nombre de mâles suffisant pour les féconder. C'est d'ailleurs ce que font tous les éleveurs pour augmenter la productivité de leurs troupeaux. Mais dans une telle population, sans agriculteur pour réguler les effectifs, un gène mutant dont l'effet serait de masculiniser tous les individus qui le portent serait rapidement présent dans tous les mâles de la population.

Et comme les mâles contribuent pour moitié aux gènes présents à la génération suivante, un tel mutant serait

fortement favorisé par la sélection (voir Encadré 8, où l'on voit aussi comment analyser la sélection quand il y a plusieurs types d'individus ; voir aussi le Chapitre 10). La seule stratégie qui n'est pas envahie de façon évidente est celle qui consiste à produire 50 % de chaque sexe. Cette conclusion

repose sur l'hypothèse que tout mâle peut féconder toute femelle. Quand la population est structurée spatialement et que seules les femelles fécondées dispersent, on observe des biais de sex-ratio vers les femelles, qui peuvent aussi être prédits par les arguments présentés dans l'Encadré 8.

Encadré 8.

Évolution du sex-ratio

On suppose ici que le sex-ratio dans une descendance est sous le contrôle exclusif du génotype de la mère. On considère un allèle tendant à féminiser la descendance des femelles qui le portent. Comme les pères n'ont pas de contrôle sur le sex-ratio de leur descendance, la fréquence de l'allèle parmi les gamètes reçus de leur père aussi bien par les filles que par les fils sera la fréquence de l'allèle parmi l'ensemble des pères. Par contre, sur l'ensemble de la population, la fréquence de l'allèle sera plus élevée parmi les filles que parmi les fils (même si elle sera identique parmi les filles et fils d'une femelle hétérozygote). Dans le cas extrême où les mères portant l'allèle ne produiraient que des filles, la fréquence de cet allèle parmi les allèles maternels transmis aux fils serait ainsi nulle. En supposant la semidominance des effets alléliques chez la mère, on peut alors écrire les fréquences alléliques chez les descendants (filles ou fils) sous la forme :

$$p'_{A\varphi} = \frac{1}{2} \left(\frac{1-s_A}{1-s} p_{A\varphi} + p_{A\sigma} \right) \quad (58)$$

$$p'_{A\sigma} = \frac{1}{2} \left(\frac{s_A}{s} p_{A\varphi} + p_{A\sigma} \right) \quad (59)$$

où s_A est le sex-ratio (fréquence de fils) parmi les descendants des porteuses de l'allèle A, et s le sex-ratio moyen dans la population.

$p_{A\varphi}$ peut augmenter en même temps que $p_{A\sigma}$ diminue, ou réciproquement. On rencontre ici un nouveau problème : comment mesurer l'effet global de la sélection sur le sex-ratio ? Il peut sembler « évident » de prendre la moyenne des deux fréquences, $p_A = (p'_{A\varphi} + p'_{A\sigma})/2$. Mais ce n'est pas si évident. Ainsi, chez divers insectes tels que les abeilles, les fourmis et d'autres hyménoptères, les œufs fécondés produisent des filles, et les œufs non fécondés produisent des fils (cette situation est d'ailleurs particulièrement intéressante car les femelles stockent souvent le sperme dans des organes spécialisés, les spermathèques, et il leur est facile de contrôler la fécondation des œufs et donc le sex-ratio de leur descendance). Les fréquences chez les filles et fils sont alors :

$$p'_{A\varphi} = \frac{1}{2} \left(\frac{1-s_A}{1-s} p_{A\varphi} + p_{A\sigma} \right) \quad (60)$$

$$p'_{A\sigma} = \frac{s_A}{s} p_{A\varphi} \quad (61)$$

Finalement, la situation peut-être la plus contre-intuitive est celle où la sélection peut amener une espèce à sa disparition. Cette possibilité est relativement simple à démontrer. Ainsi, supposons que dans une population chaque individu puisse adopter un comportement plus ou moins « égoïste ».

et on vérifie aisément que si l'on définit la fréquence d'un allèle comme $p_A = (p'_{A\varphi} + p'_{A\sigma})/2$, cette fréquence peut changer d'une génération à la suivante même si l'allèle n'a pas d'effet phénotypique. Les changements de cette fréquence ne sont donc pas nécessairement dus à la sélection.

Au contraire, pour mesurer plus directement la sélection, il faut définir une moyenne pondérée des fréquences telle que cette moyenne ne change d'une génération à l'autre que si les allèles ont un effet phénotypique, quelles que soient les fréquences parmi les différents types parentaux. Cette conclusion s'applique de façon générale, quand il y a plusieurs types de descendants. Diverses autres méthodes ont été considérées pour quantifier la sélection, certaines également générales et valides mais plus techniques, d'autres (comme le fait de compter le nombre de petits-descendants dans les modèles d'évolution du sex-ratio) beaucoup moins généralement valides. Dans le premier cas, la fréquence pondérée est $(p'_{A\varphi} + p'_{A\sigma})/2$. Dans le deuxième cas, elle est $(2p'_{A\varphi} + p'_{A\sigma})/3$. Dans les deux cas, on peut approximer le changement de fréquence de l'allèle A par l'application de l'Équation 50 en l'absence d'interactions locales (c'est-à-dire quand $r = 0$) :

$$\Delta p = p(1-p) \frac{dw}{ds_{ij}} \quad (62)$$

où la fonction w se déduit directement des calculs précédents :

$$w(s_{ij}, s) = \frac{1}{4} \frac{1-s_{ij}}{1-s} + \frac{1}{4} \frac{s_{ij}}{s} \quad (63)$$

dans le premier cas, et :

$$w(s_{ij}, s) = \frac{1}{3} \frac{1-s_{ij}}{1-s} + \frac{1}{3} \frac{s_{ij}}{s} \quad (64)$$

dans le deuxième cas (ici le premier facteur 1/3 est le produit de la pondération 2/3 de la fréquence chez les femelles par le facteur 1/2 dans l'Équation 60, alors que le deuxième facteur 1/3 est simplement la pondération 1/3 de la fréquence chez les mâles). Dans les deux cas, on vérifie que le gradient de sélection dw/ds_{ij} s'annule pour $s = 1/2$.

Supposons en outre que la croissance de la population soit une fonction décroissante du niveau moyen z d'« égoïsme » individuel. On peut alors écrire la fécondité moyenne comme $C - z$ pour une constante C indépendante du comportement individuel. Supposons maintenant que chaque individu ait un

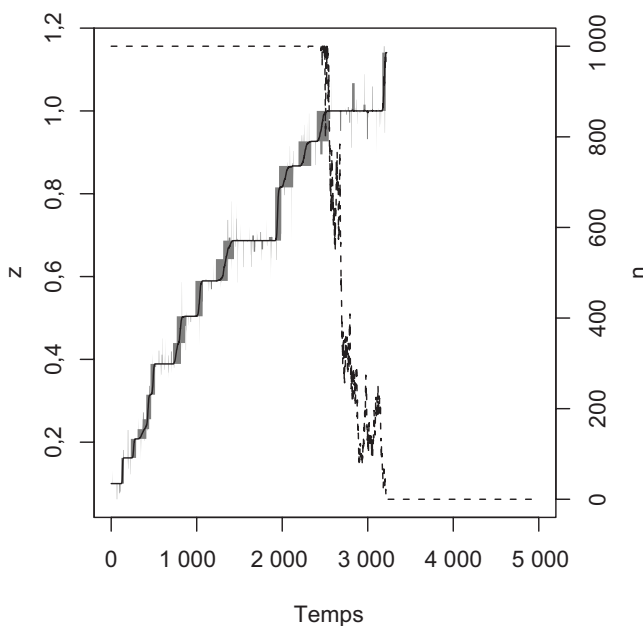


Figure 14 Une simulation de suicide évolutif. Dans cette simulation, comme détaillé dans le texte, la fécondité individuelle augmente avec la valeur d'un trait z , alors que le taux de croissance de la population décroît avec la valeur moyenne de ce trait. La taille de la population est régulée de sorte qu'elle ne puisse dépasser 1000. La courbe en trait plein indique la valeur moyenne de z , alors que les zones grisées indiquent les valeurs minimales et maximales de z . La courbe en pointillé indique la taille n de la population. Les individus possédant les valeurs les plus élevées de z sont favorisées par la sélection naturelle, ce qui amène à une augmentation graduelle de z et donc, en conséquence, à une diminution du taux de croissance de la population. Lorsque z est proche de 1, le taux de croissance de la population est proche de zéro : la sélection naturelle conduit à l'extinction de la population.

intérêt direct à être égoïste. Par exemple, un individu ayant un niveau d'égoïsme z_i , aura une fécondité $(C - z)z_i/z$. Si la compétition est globale (pas d'interactions entre apparentés),

les allèles exprimant le comportement le plus égoïste envahissent la population (z augmente), mais la fécondité de tous approchera 0 quand z s'approchera de C . La sélection naturelle conduit donc à l'extinction de la population (voir Figure 14). Autrement dit, chaque individu, en poursuivant son intérêt propre, joue contre l'intérêt commun. De nombreux exemples tirés du comportement humain souvent observés pourraient ici venir en appui de la démonstration (voir la « tragédie des communs », Chapitre 17).

RÉFÉRENCES

Nous listons ici quelques références plus ou moins synthétiques qui permettront aux lecteurs d'aller plus loin.

Les méthodes fondées sur l'analyse des points d'équilibre et l'invasion de mutants rares (Paragraphe 1) sont revues par Waxman et Gavrillets (2005). Connues sous le nom de dynamique adaptative (par exemple, Geritz *et al.* (1998)) elles s'inspirent largement des développements de la théorie des jeux (Maynard Smith 1982, Christiansen 1991, Eshel 1996) dont l'application à divers problèmes biologiques est aussi illustrée par le livre de Bulmer (1994).

Les formalismes traditionnels des modèles déterministes de la génétique des populations (Paragraphe 2) sont présentés par Hartl et Clark (1997). Les lecteurs plus aventureux pourront aussi consulter Ewens (2004) et Bürger (2000).

La génétique quantitative (Paragraphe 3) a été l'objet de plusieurs synthèses, les plus récentes étant Falconer et Mackay (1996) et Lynch et Walsh (1998). Le livre moins accessible de Bulmer (1980) est parfois plus précis concernant les conditions d'application des approximations de la génétique quantitative. Le lecteur aventureux trouvera dans Bürger (2000) une exposition de diverses méthodes complémentaires d'analyse des modèles multilocus.

Les raisonnements à l'échelle du gène (Paragraphe 4) et leur application à l'étude des comportements sociaux doivent énormément aux travaux d'Hamilton (Hamilton 1996). L'application de tels raisonnements dans les modèles à un locus et leur relation avec d'autres approches de la dynamique adaptative et de la génétique des populations sont revus dans Rousset (2004). Ces méthodes peuvent aussi être appliquées aux modèles multilocus en généralisant des méthodes préalablement définies (par exemple Kirkpatrick *et al.* 2002) pour l'analyse des déséquilibres de liaison.

- BELDADE, P., KOOPS, K. et BRAKEFIELD, P.M. 2002. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. *Nature* **416**:844-847.
- BULMER, M.G. 1971. The effects of selection on genetic variability. *Am. Nat.* **105**:201-211.
- BULMER, M.G. 1980. *The mathematical theory of quantitative genetics*. Clarendon Press, Oxford.
- BULMER, M.G. 1994. *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- BUNGER, L., RENNE, U., DIETL, G. et KUHLA, S. 1998. Long-term selection for protein amount over 70 generations in mice. *Genet. Res.* **72**:93-109.
- BÜRGER, R. 2000. *The mathematical theory of selection, recombination, and mutation*. Wiley, Chichester, U.K.
- CHRISTIANSEN, F.B. 1991. On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character. *Am. Nat.* **138**:37-50.
- DAY, T. et GANDON, S. 2006. Insights from Price's equation into evolutionary epidemiology. In : *Disease evolution : models, concepts, and data analysis* (Z. Feng, U. Dieckmann & S. A. Levin, eds.), pp. 23-44. Providence, RI.
- ESHEL, I. 1996. On the changing concept of evolutionary population stability as a reflection of a changing point of view in the quantitative theory of evolution. *J. math. Biol.* **34**:485-510.
- EWENS, W.J. 2004. *Mathematical population genetics I. Theoretical introduction*. Springer Verlag, New York, 2nd edn.
- FALCONER, D.S. et MACKAY, T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, Harlow, UK, 4th edn.
- GERITZ, S.A.H., KISDI, É., MESZÉNA, G. et METZ, J.A.J. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evol. Ecol.* **12**:35-57.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. I. *J. Theor. Biol.* **7**:1-16.
- HAMILTON, W.D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* **228**:1218-1220.

- HAMILTON, W.D. 1996. *Narrow roads to gene land*, vol. 1. Freeman, Oxford.
- HARTL, D.L. et CLARK, A.G. 1997. *Principles of population genetics*. Sinauer, Sunderland, Mass., 3rd edn.
- KIRKPATRICK, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* **36**:1-12.
- KIRKPATRICK, M., JOHNSON, T. et BARTON, N. 2002. General models of multilocus evolution. *Genetics* **161**:1727-1750.
- KONDRASHOV, A.S. 1985. Deleterious mutations as an evolutionary factor. II. Facultative apomixis and selfing. *Genetics* **111**: 635-653.
- LANDE, R. 1977. The influence of mating system on the maintenance of genetic variability in polygenic characters. *Genetics* **86**:485-498.
- LANDE, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **78**:3721-3725.
- LYNCH, M. et WALSH, B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- MAYNARD SMITH, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MOOSE, S.P., DUDLEY, J.W. et ROCHEFORD, T.R. 2004. Maize selection passes the century mark : a unique resource for 21st century genomics. *Trends Plant Sci.* **9**:358-364.
- POMIANKOWSKI, A., IWASA, Y. et NEE, S. 1991. The evolution of costly mate preferences I. Fisher and biased mutation. *Evolution* **45**:1422-1430.
- ROUSSET, F. 2004. *Genetic structure and selection in subdivided populations*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- WAXMAN, D. et GAVRILETS, S. 2005. 20 questions on adaptive dynamics (with discussion). *J. Evol. Biol.* **18**:1139-1219.