

HETEROGENEITE SPATIALE ET ADAPTATION

OPPOSITION DES CONCEPTS DE

“ SOFT SELECTION ” ET “ HARD SELECTION ”

Par Thierry de Meeûs, Septembre 1997

Laboratoire de Parasitologie Comparée
UMR 5555 CNRS, Université Montpellier II (Sciences et Techniques du Languedoc)
CC 105, place E. Bataillon, 34095 Montpellier CEDEX 05 France

 04.67.14.47.24
04.67.14.37.52 (Secrétariat)
  04.67.14.46.46 (Fax)
  demeeus@univ-montp2.fr

La genèse, le maintien et l'évolution de la diversité biologique représentent des thèmes clés au sein de l'écologie évolutive actuelle. Cette diversité peut être étudiée à des niveaux très différents. Si le terme biodiversité est le plus souvent employé pour désigner la variété des espèces présentes dans la biosphère, il n'en reste pas moins qu'il existe d'autres niveaux tout aussi fondamentaux où la diversité biologique s'exprime. Les communautés, les populations, les individus et les gènes présentent au biologiste un large éventail de variabilités. Comme nous le verrons, ces variabilités présentent des propriétés qui ne sont pas nécessairement propres au niveau que l'on a choisi d'étudier. On devine aisément ce dernier point puisque les communautés sont composées d'espèces, elles mêmes correspondent à des assemblages de populations qui comprennent différents individus où différents gènes plus ou moins liés (liaison physique, épistasie) s'expriment. Les limites séparant ces différentes entités sont plus souvent définies par l'observateur que par les organismes concernés.

Dans ce qui suit nous ne nous intéresserons qu'au niveau du polymorphisme adaptatif " monocus ". La question posée est alors la suivante: Quelles sont les conditions requises pour maintenir différents allèles à un locus codant pour l'exploitation plus ou moins efficace d'une ressource de qualité variable? Nous supposerons l'existence d'une grande population (pas de dérive), exploitant une ressource plus ou moins hétérogène comme différents types de substrats pour une plante, un cirripède ou une huître, différents hôtes (espèces, génotypes...) pour un parasite (ou même différents organes dans ce cas), etc...

La population sera analysée au niveau de l'expression d'un gène. Plusieurs allèles sont présents. Ces allèles déterminent une survie plus ou moins bonne en fonction du type de ressource, ou habitat, dans lequel l'organisme est retrouvé.

Dans un souci de simplicité nous ne parlerons que du cas de deux allèles *A* et *a*. Dans un premier temps nous allons analyser la situation la plus simple où un seul type de ressource (ou habitat) est disponible (environnement homogène). Puis le cas de deux habitats sera envisagé. Nous pourrions alors définir les termes de " hard selection " et de " soft selection ". Nous analyserons ensuite la robustesse des modèles. Nous discuterons des extensions de ces concepts à plus de deux habitats et pour d'autres configurations environnementales. En guise

de conclusion, nous comparerons ces concepts à ceux dérivant des approches écologiques du problème à l'aide du modèle de Lotka-Volterra de coexistence d'espèces.

I. Un seul habitat disponible: l'habitat 1.

Soit p_t la fréquence de A à une génération quelconque t . Celle de a est donc $q_t=1-p_t$. La taille initiale de la population est N . Nous considérerons dans un premier temps le cas de la diploïdie. Les propagules ne peuvent atteindre que l'habitat 1. Les différents génotypes au locus considéré ont des taux de survie différents dans cet habitat: soit w_{1AA} , w_{1Aa} et w_{1aa} tous inférieurs ou égal à 1 (taux de survie). Donc, au moment de la reproduction, si les gamètes se rencontrent au hasard (panmixie), au sein des zygotes formés nous aurons $F.N.p_t^2 AA$, $F.N.2.p_t.q_t Aa$ et $F.N.q_t^2 aa$, où F correspond au nombre moyen de descendants produits par individu (fécondité). Les propagules issues de ces zygotes subissent alors une survie différentielle conditionnée par leur génotype. On obtient donc $F.N.p_t^2.w_{1AA} AA$, $F.N.2.p_t.q_t.w_{1Aa} Aa$ et $F.N.q_t^2.w_{1aa} aa$.

Pour poursuivre nous sommes obligés de faire une autre hypothèse. En effet, il serait extrêmement improbable que, par le jeu des w_1 et de F , on puisse conserver une taille constante N pour la population. Donc, si on ne suppose rien de plus, cette population va avoir tendance soit à diminuer soit à augmenter au fil des générations. Comme une population qui s'éteint a peu de chance de maintenir longtemps un polymorphisme nous allons nous montrer optimistes et analyser l'autre alternative. Cependant, il n'est pas raisonnable de considérer une population en croissance permanente. C'est ici que nous introduisons la notion de régulation. La solution la plus simple est que la taille de la population garde une taille constante N . On cherche à affecter l'effectif obtenu d'un facteur qui nous ramène à N . Ce qui revient à rechercher R_t (régulation au temps t) tel que:

$$[F.N.p_t^2.w_{1AA} + F.N.2.p_t.q_t.w_{1Aa} + F.N.q_t^2.w_{1aa}].R_t = N$$

ce qui donne:

$$R_t = \frac{1}{F.(p_t^2.w_{1AA} + 2.p_t.q_t.w_{1Aa} + q_t^2.w_{1aa})}$$

Le terme $p_t^2.w_{1AA} + 2.p_t.q_t.w_{1Aa} + q_t^2.w_{1aa}$ correspond en fait à la survie moyenne d'un individu quelconque dans l'habitat 1, à la génération t . On l'appelle en général la valeur sélective moyenne de la population et on le note $\overline{W1}_t$. Il est important de noter que $\overline{W1}_t$ dépend des fréquences alléliques et n'est donc pas constante. Autrement dit $\overline{W1}_t$ est fréquence dépendante. Par conséquent le facteur de régulation R_t est inversement proportionnel à $\Delta D_t = F.\overline{W1}_t$. ΔD_t correspond à l'augmentation de la densité totale de la population au temps t dans l'habitat 1 et dépend de la fécondité, de la survie et des fréquences des différents génotypes. R_t peut donc être considéré comme à la fois **fréquence et densité dépendant**.

On veut maintenant obtenir les conditions du maintien stable de A et a . Nous avons donc besoin de décrire l'évolution entre t et $t+1$ de la fréquence de A afin d'y rechercher une ou des fréquences d'équilibre stables pour les allèles A et a autres que $p_e=(0$ ou $1)$, ou que $q_e=(1,0)$.

En $t+1$ la fréquence de A est:

$$p_{t+1} = \frac{(2.F.N.p_t^2.w1_{AA} + F.N.2.p_t.q_t.w1_{Aa}).R_t}{2.N}$$

Remarque: il est normal d'avoir deux fois plus d'allèles que d'individus diploïdes!

Ce qui donne:

$$p_{t+1} = \frac{2.F.N.p_t.(p_t.w1_{AA} + q_t.w1_{Aa}).\frac{1}{F.W1_t}}{2.N}$$

d'où

$$p_{t+1} = p_t \cdot \frac{p_t.w1_{AA} + q_t.w1_{Aa}}{W1_t}$$

Note: $w1_A = p_t.w1_{AA} + q_t.w1_{Aa}$ est appelée la valeur sélective marginale de l'allèle A dans l'habitat 1 à la génération t .

On cherche un équilibre donc une situation qui vérifie:

$$p_{t+1} = p_t, \text{ ou telle que } \Delta p_t = p_{t+1} - p_t = 0.$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot \frac{p_t.w1_{AA} + q_t.w1_{Aa}}{W1_t} - p_t$$

d'où

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[\frac{p_t.w1_{AA} + (1-p_t).w1_{Aa} - W1_t}{W1_t} \right]$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[\frac{p_t.w1_{AA} + (1-p_t).w1_{Aa} - p_t^2.w1_{AA} - 2.p_t.(1-p_t).w1_{Aa} - (1-p_t)^2.w_{aa}}{W1_t} \right]$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[\frac{p_t.w1_{AA} \cdot (1-p_t) + (1-p_t).w1_{Aa} - 2.p_t.(1-p_t).w1_{Aa} - (1-p_t)^2.w_{aa}}{W1_t} \right]$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1-p_t) \cdot \left[\frac{p_t.w1_{AA} + w1_{Aa} - 2.p_t.w1_{Aa} - (1-p_t).w_{aa}}{W1_t} \right]$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1-p_t) \cdot \left[\frac{p_t.(w1_{AA} - w1_{Aa}) + (1-p_t).(w1_{Aa} - w_{aa})}{W1_t} \right]$$

On veut $\Delta p_t = 0$ pour $p_e \neq (0,1)$.

On doit donc avoir:

$$p_e \cdot (w1_{AA} - w1_{Aa}) + (1-p_e) \cdot (w1_{Aa} - w_{aa}) = 0$$

soit

$$p_e = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} + w_{aa} - 2 \cdot w_{Aa}}$$

On obtient ici la valeur d'équilibre, mais nous recherchons en plus les conditions qui font que cette valeur est comprise dans l'intervalle]0..1[. On cherche également les conditions qui font que cet équilibre est stable.

Il est facile de démontrer que pour cela il est nécessaire et suffisant de trouver les conditions qui font que p_t et q_t augmentent en fréquence quand ils sont chacun proches de 0. On appelle cette technique la recherche de **polymorphisme protégé**, puisque l'on recherche les conditions qui sauvent les allèles en péril. Ceci revient à poser:

$$\Delta p_t > 0 \text{ si } p_t \approx 0 \text{ et}$$

$$\Delta p_t < 0 \text{ si } p_t \approx 1.$$

$$\text{Si } p_t \approx 0 \text{ alors } \Delta p_t > 0 \Leftrightarrow w_{Aa} - w_{aa} > 0$$

$$\text{Si } p_t \approx 1 \text{ alors } \Delta p_t < 0 \Leftrightarrow w_{AA} - w_{Aa} < 0$$

Ceci est logiquement équivalent à:

$$w_{AA} < w_{Aa} > w_{aa}$$

Donc quand un seul habitat est disponible la seule condition pour avoir un polymorphisme sélectionné est que les hétérozygotes aient une survie supérieure à celle des homozygotes, il faut qu'il y ait superdominance. Comme il y a panmixie on fabrique à chaque génération p_e^2 et q_e^2 individus qui survivent par définition moins bien que les génotypes optimaux (hétérozygotes). Il y a donc un **fardeau génétique (genetic load)**. On définit ce fardeau comme la perte relative d'individus par rapport à une population exclusivement composée du génotype optimal (ici les hétérozygotes). A l'équilibre, ce fardeau est égal à:

$$L = \frac{\overline{W}_{\max} - \overline{W}_e}{\overline{W}_{\max}} = \frac{w_{Aa} - p_e^2 \cdot w_{AA} - 2 \cdot p_e \cdot q_e \cdot w_{Aa} - q_e^2 \cdot w_{aa}}{w_{Aa}}$$

Cette valeur correspond à la proportion relative de descendants perdus par individu reproducteur. Dans le meilleur des cas la survie des hétérozygotes est totale ($w_{Aa} = 1$). Dans une population à l'équilibre un individu produira donc en moyenne $F \cdot (1-L)$ descendants. Si on cherche à expliquer le polymorphisme maintenu sur n loci par ce biais (superdominance multi-locus) on aura $F \cdot (1-L)^n$ descendants produits. On comprend bien que si n est grand il faudra aussi un F grand pour compenser. Cette difficulté peut être mise en relation avec le peu d'exemples où une superdominance peut être rendue responsable du polymorphisme observé (résistance au paludisme par anémie falciforme chez l'homme, résistance à la warfarine chez le rat).

En est-il de même en environnement hétérogène (plus d'un habitat)?

II. Deux habitats disponibles: l'habitat 1 et l'habitat 2.

A la génération t les N propagules tombent au hasard dans deux habitats possibles. Il est logique que la quantité de propagules qui tombent dans un habitat soit proportionnelle à la taille de cet habitat ou plus généralement à la fréquence à laquelle cet habitat se trouve dans l'environnement. Soient donc c et $(1-c)$ les fréquences respectives des habitats 1 et 2. Il y a ensuite sélection différentielle génotype et habitat dépendante, puis dispersion et reproduction. Nous verrons que la localisation de la reproduction n'a que peu d'importance. Cependant, nous admettons que celle-ci intervient en panmixie en dehors des habitats. Nous avons donc:

	Habitat 1	Habitat 2	Génotype
Entrants	$c.N.p_t^2$	$(1-c).N.p_t^2$	AA
	$c.N.2.p_t.q_t$	$(1-c).N.2.p_t.q_t$	Aa
	$c.N.q_t^2$	$(1-c).N.q_t^2$	aa
Survivants	$c.N.p_t^2.w1_{AA}$	$(1-c).N.p_t^2.w2_{AA}$	AA
	$c.N.2.p_t.q_t.w1_{Aa}$	$(1-c).N.2.p_t.q_t.w2_{Aa}$	Aa
	$c.N.q_t^2.w1_{aa}$	$(1-c).N.q_t^2.w2_{aa}$	aa

On peut calculer les fréquences alléliques obtenues dans chaque habitat:

$$p1_t = \frac{2.c.N.p_t^2.w1_{AA} + c.N.2.p_t.q_t.w1_{Aa}}{2.N.c.[p_t^2.w1_{AA} + 2.p_t.q_t.w1_{Aa} + q_t^2.w1_{aa}]} \text{ dans l'habitat 1 et}$$

$$p2_t = \frac{2.(1-c).N.p_t^2.w2_{AA} + (1-c).N.2.p_t.q_t.w2_{Aa}}{2.N.(1-c).[p_t^2.w2_{AA} + 2.p_t.q_t.w2_{Aa} + q_t^2.w2_{aa}]} \text{ dans l'habitat 2.}$$

Ce qui donne:

$$p1_t = p_t \cdot \frac{p_t.w1_{AA} + q_t.w1_{Aa}}{W1_t}$$

$$p2_t = p_t \cdot \frac{p_t.w2_{AA} + q_t.w2_{Aa}}{W2_t}$$

$$\text{où } \overline{W1_t} = p_t^2.w1_{AA} + 2.p_t.q_t.w1_{Aa} + q_t^2.w1_{aa}$$

$$\text{et } \overline{W2_t} = p_t^2.w2_{AA} + 2.p_t.q_t.w2_{Aa} + q_t^2.w2_{aa}$$

représentent les survies moyennes dans les habitats 1 et 2 respectivement.

Ces individus se dispersent et se reproduisent en panmixie. Cette reproduction ne peut pas changer les fréquences alléliques mais voit le nombre d'individus augmenter d'un facteur de F . Le nombre d'individus total obtenu (individus sortants) sera donc égal à:

$$N' = F.N. \left\{ \begin{array}{l} p_t^2.[c.w1_{AA} + (1-c).w2_{AA}] + 2.p_t.q_t.[c.w1_{Aa} + (1-c).w2_{Aa}] \\ + q_t^2.[c.w1_{aa} + (1-c).w2_{aa}] \end{array} \right\}$$

Posons:

$$\overline{w_{AA}} = c.w1_{AA} + (1-c).w2_{AA}$$

$$\overline{w_{Aa}} = c.w1_{Aa} + (1-c).w2_{Aa}$$

$$\overline{w_{aa}} = c.w1_{aa} + (1-c).w2_{aa}$$

correspondant aux survies moyennes de chaque génotype sur l'ensemble de l'environnement.

On a donc:

$$N' = F \cdot N \cdot \{p_t^2 \cdot \overline{w_{AA}} + 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot \overline{w_{Aa}} + q_t^2 \cdot \overline{w_{aa}}\}$$

Pour les mêmes raisons que précédemment $N' > N$. On doit donc appliquer un facteur de régulation qui par analogie sera:

$$R_t = \frac{1}{F \cdot \{p_t^2 \cdot \overline{w_{AA}} + 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot \overline{w_{Aa}} + q_t^2 \cdot \overline{w_{aa}}\}}$$

$\overline{WT}_t = p_t^2 \cdot \overline{w_{AA}} + 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot \overline{w_{Aa}} + q_t^2 \cdot \overline{w_{aa}}$ représente la survie moyenne de la population à la génération t sur l'ensemble de l'environnement. Nous pouvons remarquer ici que $\overline{WT}_t = c \cdot \overline{W1}_t + (1-c) \cdot \overline{W2}_t$.

En ce qui concerne les fréquences alléliques nous aurons:

$$p_{t+1} = \frac{\left(\begin{array}{l} 2 \cdot F \cdot c \cdot N \cdot p_t^2 \cdot w1_{AA} + F \cdot c \cdot N \cdot 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot w1_{Aa} \\ + 2 \cdot F \cdot (1-c) \cdot N \cdot p_t^2 \cdot w2_{AA} + F \cdot (1-c) \cdot N \cdot 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot w2_{Aa} \end{array} \right) \cdot R_t}{2 \cdot N}$$

que l'on peut réécrire, en remplaçant R_t par sa valeur et en simplifiant par 2, N et F :

$$p_{t+1} = \frac{c \cdot p_t^2 \cdot w1_{AA} + c \cdot p_t \cdot q_t \cdot w1_{Aa} + (1-c) \cdot p_t^2 \cdot w2_{AA} + (1-c) \cdot p_t \cdot q_t \cdot w2_{Aa}}{\overline{WT}_t}$$

ou encore

$$p_{t+1} = \frac{c \cdot \overline{W1}_t \cdot p1_t + (1-c) \cdot \overline{W2}_t \cdot p2_t}{\overline{WT}_t}$$

ce que l'on aurait pu deviner depuis longtemps.

On peut réarranger les termes de cette expression pour obtenir:

$$p_{t+1} = \frac{[c \cdot w1_{AA} + (1-c) \cdot w2_{AA}] \cdot p_t^2 + [c \cdot w1_{Aa} + (1-c) \cdot w2_{Aa}] \cdot p_t \cdot q_t}{\overline{WT}_t}$$

$$p_{t+1} = p_t \cdot \frac{\overline{w_{AA}} \cdot p_t + \overline{w_{Aa}} \cdot q_t}{\overline{WT}_t}$$

A partir d'ici il est évident, par analogie avec le **I**, que le polymorphisme sera maintenu si et seulement si $\overline{w_{AA}} < \overline{w_{Aa}} > \overline{w_{aa}}$ donc s'il y a superdominance sur les moyennes arithmétiques des survies dans les différents habitats, avec un fardeau génétique

équivalent à celui obtenu précédemment. Ceci revient à dire que la disponibilité de plusieurs ressources n'a rien changé.

Sans en avoir fait mention nous avons fait une hypothèse supplémentaire au moment de procéder à la régulation de notre population, après la reproduction. Nous avons fait agir cette régulation entièrement à l'extérieur des habitats. Ceci correspond au modèle de Dempster (1955). Or il se pourrait très bien que cette régulation ait lieu entièrement ou partiellement dans les habitats. Supposons que cette régulation intervienne entièrement dans les habitats.

Nous appellerons le modèle analysé précédemment **modèle à régulation extra-habitat** et celui qui suit **modèle à régulation intra-habitat**.

Nous allons traiter le problème en considérant qu'il y a une reproduction panmictique à l'extérieur des habitats. Ceci fera qu'après colonisation et sélection intra-habitat nous aurons sur l'ensemble un effectif supérieur à N . La population retrouvera un effectif de N parce que chaque habitat est supposé avoir une capacité limite qui sera de $c.N$ pour l'habitat 1 et $(1-c).N$ pour l'habitat 2. Ceci correspond au modèle de Levene (1953). Cependant, à titre d'exercice, vous pourrez montrer facilement que quelle que soit l'option choisie (reproduction locale, clonale etc...) le même résultat sera obtenu. Reprenons donc le tableau des effectifs intra-habitat:

	Habitat 1	Habitat 2	Génotype
Entrants	$c.F.N.p_t^2$	$(1-c).F.N.p_t^2$	AA
	$c.F.N.2.p_t.q_t$	$(1-c).F.N.2.p_t.q_t$	Aa
	$c.F.N.q_t^2$	$(1-c).F.N.q_t^2$	aa
Total	$c.F.N$	$(1-c).F.N$	
Survivants	$c.F.N.p_t^2 w_{1AA}$	$(1-c).F.N.p_t^2 w_{2AA}$	AA
	$c.F.N.2.p_t.q_t w_{1Aa}$	$(1-c).F.N.2.p_t.q_t w_{2Aa}$	Aa
	$c.F.N.q_t^2 w_{1aa}$	$(1-c).F.N.q_t^2 w_{2aa}$	aa
Total	$c.F.N.\overline{W1}_t$	$(1-c).F.N.\overline{W2}_t$	

On veut que la régulation ait lieu dans chaque habitat indépendamment, et de telle sorte que l'on rétablisse un effectif de N . Il faut donc appliquer aux résidents des différents habitats les facteurs de régulation suivants:

$$R1_t = \frac{1}{F.W1_t} \text{ dans l'habitat 1 pour que } F.c.N.\overline{W1}_t.R_t = c.N$$

$$R2_t = \frac{1}{F.W2_t} \text{ dans l'habitat 2 pour que } F.(1-c).N.\overline{W2}_t.R_t = (1-c).N$$

La régulation locale a affecté tous les individus sans discrimination mais indépendamment dans chaque habitat. Les fréquences alléliques locales restent donc:

$$p1_t = p_t \cdot \frac{p_t \cdot w1_{AA} + q_t \cdot w1_{Aa}}{\overline{W1}_t}$$

$$p2_t = p_t \cdot \frac{p_t \cdot w2_{AA} + q_t \cdot w2_{Aa}}{\overline{W2}_t}$$

Ces fréquences alléliques sont donc nécessairement celles que l'on va trouver dans les $c.N$ individus provenant de l'habitat 1 et les $(1-c).N$ provenant de l'habitat 2 respectivement. Ces individus se rassemblent donc pour la reproduction sexuée. Il est donc clair qu'au sein de ces reproducteurs la nouvelle fréquence de A est égale à:

$$p_{t+1} = \frac{c.N.p1_t + (1-c).N.p2_t}{c.N + (1-c).N} = c.p1_t + (1-c).p2_t$$

Nous constatons que l'on retrouve un effectif de N . Nous pouvons donc maintenant calculer le Δp_t .

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[c \cdot \frac{p_t \cdot w1_{AA} + q_t \cdot w1_{Aa}}{\overline{W1}_t} + (1-c) \cdot \frac{p_t \cdot w2_{AA} + q_t \cdot w2_{Aa}}{\overline{W2}_t} - 1 \right]$$

De la même manière on montre que:

$$\Delta q_t = q_t \cdot \left[c \cdot \frac{q_t \cdot w1_{aa} + p_t \cdot w1_{Aa}}{\overline{W1}_t} + (1-c) \cdot \frac{q_t \cdot w2_{aa} + p_t \cdot w2_{Aa}}{\overline{W2}_t} - 1 \right]$$

Nous constatons que les calculs sont plus compliqués aussi, puisque nous devenons paresseux, nous allons tout de suite pratiquer ce que nous avons appelé la protection du polymorphisme.

Pour maintenir du polymorphisme il est donc nécessaire et suffisant que $\Delta p_t > 0$ si $p_t \approx 0$ et $\Delta q_t > 0$ si $q_t \approx 0$. Quand p_t proche de 0 nous avons:

$$\overline{W1}_t = p_t^2 \cdot w1_{AA} + 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot w1_{Aa} + q_t^2 \cdot w1_{aa} \approx w1_{aa}$$

et $\overline{W2}_t = p_t^2 \cdot w2_{AA} + 2 \cdot p_t \cdot q_t \cdot w2_{Aa} + q_t^2 \cdot w2_{aa} \approx w2_{aa}$

puisque q_t proche de 0 et p_t proche de 1, d'où

$$\Delta p_t \approx p_t \cdot \left[c \cdot \frac{w1_{Aa}}{w1_{aa}} + (1-c) \cdot \frac{w2_{Aa}}{w2_{aa}} - 1 \right]$$

$$\Delta p_t > 0 \Leftrightarrow c \cdot \frac{w1_{Aa}}{w1_{aa}} + (1-c) \cdot \frac{w2_{Aa}}{w2_{aa}} > 1 \text{ (condition 1)}$$

et d'une façon similaire, pour a rare:

$$\Delta q_t > 0 \Leftrightarrow c \cdot \frac{w1_{Aa}}{w1_{AA}} + (1-c) \cdot \frac{w2_{Aa}}{w2_{AA}} > 1 \text{ (condition 2)}$$

Nous nous retrouvons donc avec une expression contenant des rapports de survie. Ceci fait penser à des survies relatives (relative fitness). Le plus judicieux est d'utiliser les hétérozygotes comme référence puisque l'on retrouve leur survie dans les deux expressions.

Appelons donc

$$w_{i_{aa}|Aa} = \frac{w_{i_{aa}}}{w_{i_{Aa}}} \text{ et } w_{i_{AA}|Aa} = \frac{w_{i_{AA}}}{w_{i_{Aa}}}$$

les survies relatives des homozygotes par rapport aux hétérozygotes dans l'habitat i . Notons alors que $w_{i_{AA}|Aa} = 1$.

On obtient donc pour la condition 1:

$$c \cdot \frac{1}{w1_{aa|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{aa|Aa}} > c \cdot \frac{1}{w1_{AA|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{AA|Aa}}$$

Ce qui a priori ne vous inspire peut être pas grand chose. Cependant, sachant que la moyenne harmonique se calcule en faisant l'inverse de la moyenne des inverses, on peut donc inverser les termes de cette inégalité (en prenant soin de changer le sens de cette inégalité). On trouve alors:

$$\frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{aa|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{aa|Aa}}} < \frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{AA|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{AA|Aa}}}$$

Par symétrie on obtient pour protéger a :

$$\frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{AA|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{AA|Aa}}} < \frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{Aa|Aa}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{Aa|Aa}}}$$

Pour maintenir un polymorphisme adaptatif il est donc nécessaire et suffisant d'avoir une superdominance sur les moyennes harmoniques, sur l'ensemble des habitats, des survies relatives. On peut montrer que la moyenne harmonique est toujours inférieure à la moyenne arithmétique. Par conséquent, les conditions obtenues ici sont plus larges que précédemment (superdominance sur la moyenne arithmétique). Une façon facile de le visualiser est de considérer le cas de la dominance totale de A sur a . Dans ce cas $w_{i_{Aa}} = w_{i_{AA}}$. On comprend immédiatement que dans le modèle à régulation extra-habitat on ne puisse plus maintenir de polymorphisme adaptatif puisque les trois seules possibilités d'évolution sont A se fixe ($\overline{W_{AA}} > \overline{W_{aa}}$), soit a se fixe ($\overline{W_{AA}} < \overline{W_{aa}}$) soit tout est neutre ($\overline{W_{AA}} = \overline{W_{aa}}$). Qu'en est-il pour le modèle à régulation intra-habitat? Dans ce cas:

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[c \cdot \frac{w1_{AA}}{W1_t} + (1-c) \cdot \frac{w2_{AA}}{W2_t} - 1 \right]$$

$$\text{où } \overline{W1_t} = p_t \cdot w1_{AA} \cdot (p_t + 2 \cdot q_t) + q_t^2 \cdot w1_{aa} = p_t \cdot w1_{AA} \cdot (2 - p_t) + (1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa}$$

$$\text{et } \overline{W2_t} = p_t \cdot w2_{AA} \cdot (2 - p_t) + (1 - p_t)^2 \cdot w2_{aa}$$

Donc:

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left[\frac{c \cdot w1_{AA}}{p_t \cdot w1_{AA} \cdot (2 - p_t) + (1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa}} + \frac{(1-c) \cdot w2_{AA}}{p_t \cdot w2_{AA} \cdot (2 - p_t) + (1 - p_t)^2 \cdot w2_{aa}} - 1 \right]$$

Si on réduit au même dénominateur:

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left\{ \frac{\begin{aligned} & p_t \cdot w1_{AA} \cdot w2_{AA} \cdot \left[c \cdot (2 - p_t) + (1-c) \cdot (2 - p_t) - p_t \cdot (2 - p_t)^2 \right] \\ & + (1 - p_t)^2 \cdot \left[\begin{aligned} & c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1-c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} \\ & -(1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa} \cdot w2_{aa} \\ & - p_t \cdot (2 - p_t) \cdot (w1_{aa} \cdot w2_{AA} + w1_{AA} \cdot w2_{aa}) \end{aligned} \right] \end{aligned}}{\overline{W1_t} \cdot \overline{W2_t}} \right\}$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot \left\{ \frac{\begin{aligned} & p_t \cdot (2 - p_t) \cdot w1_{AA} \cdot w2_{AA} \cdot \left[1 - p_t \cdot (1 + 1 - p_t) \right] \\ & + (1 - p_t)^2 \cdot \left[\begin{aligned} & c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1-c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} \\ & -(1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa} \cdot w2_{aa} \\ & - p_t \cdot (2 - p_t) \cdot (w1_{aa} \cdot w2_{AA} + w1_{AA} \cdot w2_{aa}) \end{aligned} \right] \end{aligned}}{\overline{W1_t} \cdot \overline{W2_t}} \right\}$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1 - p_t) \left\{ \frac{p_t \cdot (2 - p_t) \cdot w1_{AA} \cdot w2_{AA} \cdot (1 - p_t) + (1 - p_t) \cdot \left[\begin{array}{l} c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1 - c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} \\ -(1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa} \cdot w2_{aa} \\ -p_t \cdot (2 - p_t) \cdot (w1_{aa} \cdot w2_{AA} + w1_{AA} \cdot w2_{aa}) \end{array} \right]}{W1_t \cdot W2_t} \right\}$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1 - p_t)^2 \cdot \left\{ \frac{p_t \cdot (2 - p_t) \cdot [w1_{AA} \cdot w2_{AA} - w1_{aa} \cdot w2_{AA} - w1_{AA} \cdot w2_{aa}] + c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1 - c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} - (1 - p_t)^2 \cdot w1_{aa} \cdot w2_{aa}}{W1_t \cdot W2_t} \right\}$$

Pour p_t proche de 0 on a:

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1 - p_t)^2 \cdot \left\{ \frac{c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1 - c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} - w1_{aa} \cdot w2_{aa}}{W1_t \cdot W2_t} \right\}$$

Donc A est protégé si et seulement si:

$$c \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} + (1 - c) \cdot w2_{AA} \cdot w1_{aa} > w1_{aa} \cdot w2_{aa} \text{ (condition 1}_{bis}\text{)}$$

Quand p_t proche de 1 (a rare):

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1 - p_t)^2 \cdot \left\{ \frac{w1_{AA} \cdot w2_{AA} - w1_{aa} \cdot w2_{AA} \cdot (1 - 1 + c) - w1_{AA} \cdot w2_{aa} \cdot (1 - c)}{W1_t \cdot W2_t} \right\}$$

$$\Delta p_t = p_t \cdot (1 - p_t)^2 \cdot \left\{ \frac{w1_{AA} \cdot w2_{AA} - c \cdot w1_{aa} \cdot w2_{AA} - (1 - c) \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa}}{W1_t \cdot W2_t} \right\}$$

Donc a est protégé si et seulement si:

$$c \cdot w1_{aa} \cdot w2_{AA} + (1 - c) \cdot w1_{AA} \cdot w2_{aa} > w1_{AA} \cdot w2_{AA} \text{ (condition 2}_{bis}\text{)}$$

On peut réarranger les termes de ces deux conditions en divisant chaque terme de chaque inégalité par ce qui se trouve à leur droite. Ce qui donne pour 1_{bis} et 2_{bis}:

$$c \cdot \frac{w1_{AA}}{w1_{aa}} + (1-c) \cdot \frac{w2_{AA}}{w2_{aa}} > 1$$

et

$$c \cdot \frac{w1_{aa}}{w1_{AA}} + (1-c) \cdot \frac{w2_{aa}}{w2_{AA}} > 1$$

Nous nous retrouvons avec des expressions du type survies relatives. Si on choisit arbitrairement que ces survies relatives le soient en fonction de AA on obtient:

$$c \cdot \frac{1}{w1_{aa|AA}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{aa|AA}} > c \cdot \frac{1}{w1_{AA|AA}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{AA|AA}}$$

et

$$c \cdot w1_{aa|AA} + (1-c) \cdot w2_{aa|AA} > c \cdot w1_{AA|AA} + (1-c) \cdot w2_{AA|AA}$$

ou encore:

$$\frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{aa|AA}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{aa|AA}}} < \frac{1}{c \cdot \frac{1}{w1_{AA|AA}} + (1-c) \cdot \frac{1}{w2_{AA|AA}}}$$

et

$$c \cdot w1_{aa|AA} + (1-c) \cdot w2_{aa|AA} > c \cdot w1_{AA|AA} + (1-c) \cdot w2_{AA|AA}$$

Donc pour maintenir du polymorphisme adaptatif en modèle à régulation intra-habitat avec dominance de A sur a, il est nécessaire et suffisant que les moyennes arithmétiques et harmoniques des survies relatives des deux phénotypes soient classées de façon inverse.

On peut facilement vérifier que 1_{bis} et 2_{bis} ne sont pas nécessairement incompatibles en prenant l'exemple où $c=1/2$, $w1_{AA} = w2_{aa} = 1$ et $w2_{AA} = w1_{aa} = 1-s$. Dans ce cas les deux conditions sont réalisées pour tout $s > 0$.

Maintenir du polymorphisme dans le cas de la dominance totale est donc parfaitement possible dans le modèle à régulation intra-habitat. Dans le modèle à régulation extra habitat la superdominance requise n'est pas réalisable (par définition).

Une autre façon de voir les choses est de considérer une population de bactéries (haploïdes et asexuées) se reproduisant dans les habitats. Nous aboutirons au même résultat que pour la dominance et montrerons ainsi le peu d'influence qu'a ici le régime de reproduction. Par ailleurs la simplification des calculs va nous permettre de tout détailler, ce qui nous sera utile pour le §III.

Soient donc deux souches bactériennes A et a (ou deux espèces quelconques en compétition) de fréquence p_t et q_t , se multipliant avec un facteur M et dont les survies dans les deux habitats sont respectivement $w1_A$, $w1_a$, $w2_A$ et $w2_a$. Par analogie avec ce qui précède il est clair que l'on va avoir:

$$p1_t = \frac{N \cdot c \cdot p_t \cdot w1_A \cdot M}{c \cdot N \cdot M \cdot (p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a)} = \frac{p_t \cdot w1_A}{p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a}$$

$$p2_t = \frac{N \cdot (1-c) \cdot p_t \cdot w2_A \cdot M}{(1-c) \cdot N \cdot M \cdot (p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a)} = \frac{p_t \cdot w2_A}{p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a}$$

dans le modèle à régulation extra-habitat et:

$$p1_t = \frac{N \cdot c \cdot p_t \cdot w1_A \cdot M \cdot \frac{1}{M \cdot (p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a)}}{c \cdot N} = \frac{p_t \cdot w1_A}{p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a}$$

$$p2_t = \frac{N \cdot (1-c) \cdot p_t \cdot w2_A \cdot M \cdot \frac{1}{M \cdot (p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a)}}{(1-c) \cdot N} = \frac{p_t \cdot w2_A}{p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a}$$

dans le modèle à régulation intra-habitat.

A la génération $t+1$:

$$p_{t+1} = \frac{(M \cdot c \cdot N \cdot p_t \cdot w1_A + M \cdot (1-c) \cdot N \cdot p_t \cdot w2_A) \cdot \frac{1}{M \cdot [c \cdot \overline{W1_t} + (1-c) \cdot \overline{W2_t}]}}{N}$$

avec $\overline{W1_t} = p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a$ et $\overline{W2_t} = p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a$ dans le modèle à régulation extra-habitat et

$$p_{t+1} = \frac{\left[\begin{array}{l} N \cdot c \cdot p_t \cdot w1_A \cdot M \cdot \frac{1}{M \cdot (p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a)} \\ + N \cdot (1-c) \cdot p_t \cdot w2_A \cdot M \cdot \frac{1}{M \cdot (p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a)} \end{array} \right]}{c \cdot N + (1-c) \cdot N}$$

dans le modèle à régulation intra-habitat. D'où:

$$p_{t+1} = p_t \cdot \frac{c \cdot w1_A + (1-c) \cdot w2_A}{c \cdot \overline{W1_t} + (1-c) \cdot \overline{W2_t}} \text{ (régulation extra-habitat)}$$

$$p_{t+1} = p_t \cdot \left[\frac{c \cdot w1_A}{p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a} + \frac{(1-c) \cdot w2_A}{p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a} \right] \text{ (régulation intra-habitat)}$$

A partir d'ici le plus dur est fait et les sceptiques (ou ceux qui veulent s'entraîner) peuvent facilement finir et constater qu'on ne peut maintenir qu'un seul allèle dans le modèle à régulation extra-habitat (celui qui possède la survie moyenne la meilleure) alors que l'on peut en maintenir deux dans le modèle à régulation intra-habitat si les moyennes arithmétiques et harmoniques des survies relatives sont classées de façon inverse. Nous retrouvons donc une conclusion identique au cas de la dominance. La seule différence réside dans l'intensité de protection de l'allèle récessif puisqu'il se rencontre le plus souvent chez des hétérozygotes quand il est rare (non exprimé). Cela n'a aucune conséquence puisqu'il n'y a **pas de dérive** et que l'environnement est **stable dans le temps**.

III. Concepts de “ hard selection ” et de “ soft selection ”.

Dans la plupart des travaux se référant au type de modèles dont nous venons de parler, les auteurs parlent volontiers de hard selection pour le modèle à régulation extra-habitat et de soft selection pour le modèle à régulation intra-habitat. Que ce cache-t-il derrière cette terminologie?

Les termes de hard selection et de soft selection ont été introduits par Wallace en 1968, et suite à une utilisation tous azimuts de cette terminologie le même auteur s’est vu obligé de refaire le point en 1975. Dans ce dernier article l’auteur nous précise ce qu’il entend lui même par hard et soft selection et leur origine. Notons par ailleurs que Wallace voulait utiliser ces concepts pour discuter des problèmes de fardeaux génétiques.

1. Origines

Ces termes viennent du langage économique, comme cela arrive souvent en biologie (cf. la théorie des jeux), plus exactement des échanges monétaires internationaux.

En anglais les monnaies fortes et faibles s’appellent hard et soft currencies. En Europe le Deutsche Mark est donc une hard currency et la Lire italienne une soft currency. Il y a bien longtemps le Dollar était la plus hard des hard et les américains avaient tellement confiance dans leur monnaie qu’ils lui avaient donné un prix fixe par rapport à l’or. On pouvait donc officiellement échanger ses Dollars en or puisqu’ils étaient considérés comme “ as good as gold ”. Par conséquent, en achetant des dollars, on était sûr (comme pour l’or) de ne jamais perdre d’argent à court, moyen ou long terme. On était sûr également de ne pas en gagner beaucoup, il n’y avait jamais de surprises. Les autres monnaies elles procuraient ce genre de surprises: on pouvait soit perdre soit gagner beaucoup ou rien du tout à cause de la complexité des processus d’échanges, de l’évolution psychologique des nombreux acteurs de ces échanges, des révolutions, des élections, des guerres et toutes ces sortes de choses qui constituent ce que l’on appelle le chaos déterministe pour montrer que l’on comprend fort bien ce qui se passe.

Vous commencez peut être à saisir le rapport avec notre problème. Quand on reprend les conditions de maintien du polymorphisme en hard (régulation extra-habitat) et en soft (intra-habitat) selection on voit bien qu’il est beaucoup plus aisé de prévoir ce qui va se passer en hard sans avoir à faire de savants calculs alors que la chose s’avère plus délicate en soft.

Pour conclure avec l’aspect financier, il est amusant de noter qu’à un moment donné les américains se sont aperçus que les Européens en étaient arrivés à posséder plus de Dollars (eurodollars) que le trésor américain en équivalent or. Pour éviter qu’à l’occasion de soucis économiques quelconques le trésor américain se retrouve sur la paille, Richard Nixon décida que tout cela c’était pour rire et que Dollar \neq or, ce qui n’a pas plu à tout le monde.

2. Définitions de Wallace

Dans son article de 1975, Wallace définit de façon très précise les deux formes de sélection. Pour ce faire nous avons besoin de définir les grands types de sélection que l’on peut envisager dans la nature.

a. La sélection simple (fréquence et densité indépendante)

La fécondité et/ou la survie d'un phénotype (sa valeur sélective = fitness) est constante dans l'espace et le temps. L'espérance du nombre de descendant viable d'un individu ne dépend donc que de son phénotype.

Exemple: Considérons deux souches de bactéries *B1* et *B2* dans un milieu où les ressources sont illimitées et où il n'existe pas de prédateurs, parasites ni toute autre forme de ces perturbations qui rendent la vie en général et le travail du biologiste en particulier (et par voie de conséquence) si compliquées. Dans de telles conditions, que n'aurait pas dédaignées Huxley, si *B1* se multiplie au départ deux fois plus vite que *B2*, ceci restera vrai pour n'importe quelle génération.

b. La sélection fréquence dépendante

Il s'agit de toute forme de sélection où la fécondité et/ou la survie d'un individu dépend de sa fréquence dans la population.

Exemple: Soient deux phénotypes parasitaires *P1* et *P2* et deux phénotypes hôtes *H1* et *H2* de telle sorte que *P1* ne peut exploiter correctement que *H2* car *H1* ne résiste correctement qu'à *P1* et *H2* ne résiste correctement qu'à *P2*. Dans ce cas plus un phénotype est fréquent, plus il favorise un antagoniste nuisible à sa valeur sélective, et donc plus il favorise l'augmentation en fréquence du phénotype concurrent. Dans ce cas la valeur sélective d'un phénotype donné n'est pas constante dans le temps, elle est fonction de la fréquence que ce phénotype a dans le système. Ceci peut être plus facilement visualisé en se référant au tableau suivant:

	<i>P1</i>	<i>P2</i>
<i>H1</i>	<i>H1</i> gagne (bon pour <i>P2</i>)	<i>P2</i> gagne (bon pour <i>H2</i>)
<i>H2</i>	<i>P1</i> gagne (bon pour <i>H1</i>)	<i>H2</i> gagne (bon pour <i>P1</i>)

c. La sélection densité dépendante

Ici la valeur sélective d'un phénotype doit dépendre de la densité de la population ou à la densité à laquelle se retrouvent les individus présentant ce phénotype.

Exemple: Un prédateur s'attaquera plus volontiers à des proies peu nutritives en cas de densités très faibles de proies. Il se permettra de rechercher des proies d'une meilleure qualité si celles-ci montrent des densités plus fortes.

Je dois avouer que l'existence de cette forme de sélection à l'exclusion de la fréquence dépendance (sélection densité dépendante seule) me pose des problèmes.

d. La sélection fréquence et densité dépendante

Les deux précédentes agissent.

Exemple: Reprenons le cas des deux bactéries du a. dans un milieu à flux de ressources limité et avec des bactériophages, des champignons, des variations de température etc... alors la bactérie *B1* devient adepte d'un philosophe existentialiste¹ et tout se complique.

¹ Jean-Paul Sartres: " L'enfer c'est les autres "

e. Selon Wallace (1975)

Une sélection est dite hard (hard selection) quand elle est à la fois fréquence et densité **indépendante**.

Une sélection est dite soft (soft selection) quand elle est à la fois densité et fréquence **dépendante**.

3. Application de cette terminologie aux modèles de maintien du polymorphisme

Afin de comprendre pourquoi le modèle à régulation extra-habitat s'est vu attribué le terme de hard selection, alors que celui à régulation intra-habitat a été gratifié du sobriquet de soft selection, jetons un coup d'oeil sur l'espérance en nombre de descendants viables dans l'un et l'autre modèle. Nous prendrons l'exemple des bactéries de type *A* de la fin du §II. Cependant, et afin de bien saisir les ambiguïtés qui ne manqueront pas de voir le jour, on commencera avec le modèle à un seul habitat. Nous poursuivrons ensuite avec le modèle à régulation intra-habitat (soft-selection) pour finir avec celui à régulation extra-habitat (hard-selection). Nous verrons que ce dernier pose un problème conceptuel.

a. Un seul habitat, l'habitat 1

L'espérance du nombre de descendants d'une bactérie *A* est ici:

$$wR_{A_t} = M \cdot w1_A \cdot \frac{1}{M \cdot (p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a)}$$

$$wR_{A_t} = \frac{w1_A}{p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a}$$

On constate que ce coefficient sélectif n'est pas constant car il dépend des fréquences de *A* et *a*. Il est aussi densité dépendant si on considère que la population a atteint la capacité biotique du milieu (ce que nous avons implicitement supposé en la maintenant à une taille *N*). Nous sommes donc clairement dans un contexte de soft-selection.

b. Deux habitats et régulation intra-habitat

L'espérance du nombre de descendants d'une bactérie *A* est ici (après simplification):

$$wR_{A_t} = \frac{c \cdot w1_A}{p_t \cdot w1_A + q_t \cdot w1_a} + \frac{(1-c) \cdot w2_A}{p_t \cdot w2_A + q_t \cdot w2_a}$$

La fréquence dépendance est toujours là. La densité dépendance aussi puisque l'on a implicitement supposé que chaque habitat a atteint sa capacité biotique ($c.N$ et $(1-c).N$). Donc nous sommes toujours en soft-selection.

c. Régulation extra-habitat

L'espérance du nombre de descendants d'une bactérie A est ici:

$$wR_A = [M.c.w1_A + M.(1-c).w2_A] \cdot \frac{1}{M.[c.\overline{W1}_t + (1-c).\overline{W2}_t]}$$

Donc la valeur sélective globale d'une bactérie A est:

$$wR_A = \frac{c.w1_A + (1-c).w2_A}{c.\overline{W1}_t + (1-c).\overline{W2}_t}$$

avec $\overline{W1}_t = p_t.w1_A + q_t.w1_a$ et $\overline{W2}_t = p_t.w2_A + q_t.w2_a$

Le dénominateur de cette expression dépend des fréquences alléliques. Il y a aussi densité dépendance pour les mêmes raisons que précédemment et nous sommes encore en soft-selection!

Ceci n'arrange guère nos affaires.

d. Pour s'en sortir

Ce que nous avons analysé ici ce sont les paramètres de la population à l'échelle hiérarchique la plus élevée (l'échelle globale de l'environnement). Nous pouvons tenter maintenant l'examen des trois modèles à un niveau hiérarchique inférieur, c'est à dire à l'intérieur d'un habitat (par exemple l'habitat 1).

Pour le modèle à un habitat on ne peut rien changer puisque l'on est déjà dans l'habitat 1. Nous restons soft.

Pour le modèle à régulation extra-habitat, l'espérance du nombre de descendants d'un individu A dans l'habitat 1 devient:

$$wR1_{A_t} = M.w1_A$$

Ce coefficient est clairement densité et fréquence indépendant, nous sommes alors bien en hard-selection.

Pour le modèle à régulation intra-habitat, l'espérance du nombre de descendants d'un individu A dans l'habitat 1 devient:

$$wR1_{A_t} = w1_A \cdot M \cdot \frac{1}{M.(p_t.w1_A + q_t.w1_a)} = \frac{w1_A}{p_t.w1_A + q_t.w1_a}$$

Ce coefficient dépend des fréquences et aussi de la densité locales puisque nous avons régulé la sous-population de l'habitat 1 de manière à la maintenir à sa capacité biotique $c.N$. Nous restons soft.

Par cette “ pirouette ” nous sommes parvenus à retomber sur nos pieds. Il n’en reste pas moins qu’une des hypothèses de base des modèles est qu’à chaque génération l’ensemble des propagules provenant des deux habitats se distribue au hasard dans ces deux habitats (100% de migration). C’est donc à l’échelle globale qu’il convient d’analyser l’évolution de ces populations. Comme nous l’avons vu, les terminologies hard et soft selection ne permettent pas de discrimination entre les trois situations envisagées.

Par ailleurs, au cours de notre “ pirouette ”, nous avons dû prendre la sous-population 1 du modèle à régulation extra-habitat avant qu’elle soit régulée (puisqu’encore dans l’habitat 1). Si par soucis de cohérence nous avons repris le modèle à régulation intra-habitat, dans l’habitat 1 mais avant la régulation, nous nous serions retrouvés dans un contexte de hard selection.

Il apparaît donc que les ambiguïtés persistent. En toute rigueur on ne devrait pas employer les termes de hard et de soft selection dans des modèles en populations de taille constante, correspondant donc tous à une soft-selection. Pour obtenir un modèle en hard selection il faudrait que les populations n’aient pas atteint, pour une raison ou une autre, la capacité biotique de leur milieu. Ceci implique des modèles démographiques et donc plus complexes. Malheureusement cette terminologie est devenue la règle pour décrire les modèles que nous avons utilisés, ce qui contribue à bien des malentendus notamment entre écologistes évolutifs et généticiens des populations. Cela est fâcheux car, hormis le fait qu’être pris pour un farceur n’est pas forcément agréable, la publication d’articles peut s’en retrouver considérablement retardée (histoire vécue). Ce fait est réellement symptomatique des évolutions cloisonnées des écologistes et des généticiens des populations. Beaucoup aujourd’hui font un effort de recombinaison qui, n’en doutons pas, apportera une vigueur hybride à la biologie des populations.

IV. Robustesse des modèles

Par robustesse des modèles on entend la largeur de la gamme de paramètres qui permettent effectivement d’atteindre le but recherché (polymorphisme adaptatif stable). Nous avons vu que la superdominance n’est pas satisfaisante. Par conséquent le seul modèle à envisager ici est celui à régulation intra-habitat (soft selection). Dans un souci de simplicité nous conserverons le cas des deux bactéries exploitant deux habitats. Nous avons vu qu’ici le polymorphisme est maintenu si et seulement si:

$$c \cdot \frac{w1_A}{w1_a} + (1-c) \cdot \frac{w2_A}{w2_a} > 1$$

et

$$c \cdot \frac{w1_a}{w1_A} + (1-c) \cdot \frac{w2_a}{w2_A} > 1$$

Nous devons gérer cinq paramètres différents. Pour limiter le nombre de paramètres nous pouvons réduire le champ d’investigations en posant:

$$w1_A = 1$$

$$w2_A = 1 - s$$

$$w1_a = 1 - (1-x) \cdot s$$

$$w2_a = 1 - x \cdot s$$

avec x et $s \in [0..1]$, ce qui permet tout de même de rester relativement général. Le paramètre x traduit un degré plus ou moins prononcé d'efficacité de a dans l'habitat 2 comparé à A dans l'habitat 1, ce qui est compensé par une moindre contre performance équivalente de a en 1 que A en 2. Plus x est proche de 1 plus a ressemble à A . Cela donne:

$$\frac{c}{1-(1-x).s} + \frac{(1-c).(1-s)}{1-x.s} > 1$$

et

$$c.[1-(1-x).s] + \frac{(1-c).(1-x.s)}{1-s} > 1$$

ce que l'on peut réarranger pour obtenir:

$$c.[1-x.s] + (1-c).(1-s).[1-(1-x).s] > [1-(1-x).s].[1-x.s]$$

$$c.[1-(1-x).s].(1-s) + (1-c).(1-x.s) > 1-s$$

ou (en n'oubliant pas d'inverser l'inégalité quand on change le signe des deux côtés)

$$c > \frac{[1-(1-x).s].[1-x.s] - (1-s).[1-(1-x).s]}{1-x.s - (1-s).[1-(1-x).s]}$$

$$c < \frac{1-x.s - 1 + s}{1-x.s - [1-(1-x).s].(1-s)}$$

d'où

$$c > \frac{1-x.s - (1-x.s)(1-x).s - (1-s) + (1-s).(1-x).s}{1-x.s - (1-s) + (1-s)(1-x).s}$$

$$c < \frac{(1-x).s}{1-x.s - (1-s) + (1-x).s.(1-s)}$$

ou encore

$$c > \frac{1-x.s - s + x.s^2 + s.x - (s.x)^2 - 1 + s + s - s.x - s^2 + x.s^2}{1-x.s - 1 + s + s - s.x - s^2 + x.s^2}$$

$$c < \frac{(1-x).s}{1-x.s - 1 + s + s - s.x - s^2 + x.s^2}$$

ou encore

$$c > \frac{2.x.s - x - s.x^2 + 1 - s}{-2.x + 2 - s + x.s}$$

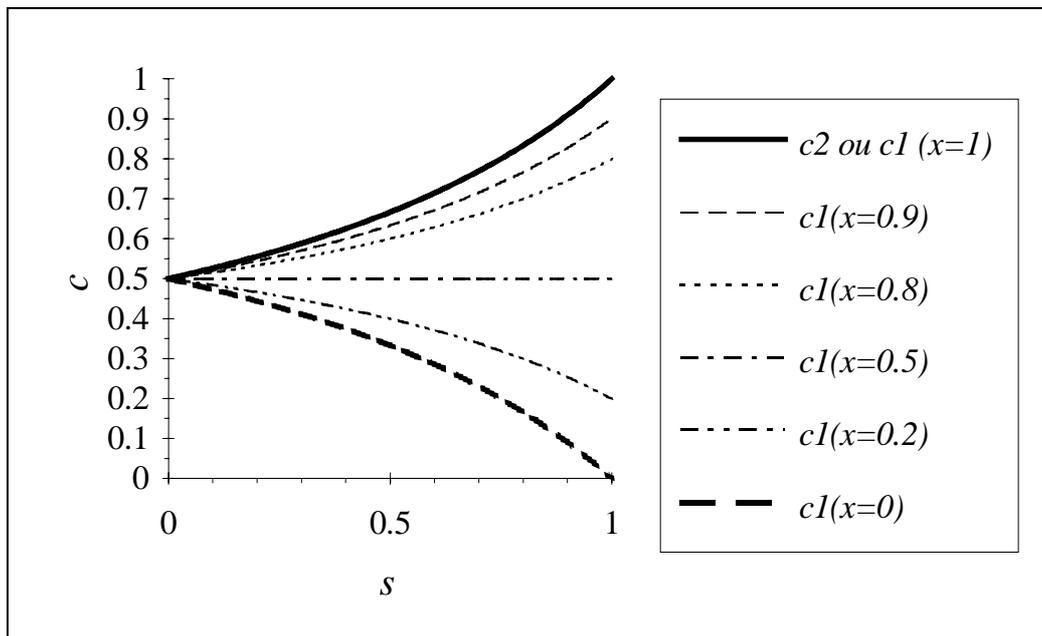
$$c < \frac{(1-x)}{-2.x + 2 - s + x.s}$$

enfin

$$c1 = \frac{1-x-s+sx(2-s)}{(2-s)(2-x)} = \frac{1-s(1-x)}{2-s} < c < \frac{1}{(2-s)} = c2 \quad (x \neq 1)$$

On remarque que la condition de protection de a ne dépend pas de x . Ceci découle du modèle qui stipule que ce que gagne a en diminuant sa contre performance dans l'habitat qui lui est le moins favorable est exactement compensé par ce qu'il perd en diminuant sa performance dans l'habitat qui lui est le plus favorable ($(1-x).s$ dans les deux cas). La protection de cet allèle ne dépend donc que de c et des performances de A (indépendantes de x). Au contraire la protection de A dépendra des performances de a qui dépendent de x .

La figure qui suit présente les courbes obtenues pour $c1$ (traits discontinus) et $c2$ (trait continu) en faisant varier s et pour différentes valeurs de x . Les conditions de protection simultanée de A et a se situent à l'intérieur de l'espace délimité par $c1$ et $c2$.



Dans ce graphique nous pouvons constater que l'espace délimité par $c1$ et $c2$ est relativement étroit sauf quand A et a sont différenciés à l'extrême ($x \rightarrow 0$ et $s \rightarrow 1$). Si on suppose que a provient de A par mutation (peu de différences) le maintien du mutant dans la population ne pourra se faire que pour une gamme extrêmement étroite de c (ce que Maynard-Smith, 1966, appelle un ajustement très étroit des valeurs sélectives à la productivité des habitats).

Il apparaît également que plus c tend vers $1/2$, plus la gamme de s autorisant le polymorphisme devient large. Ceci pourrait signifier qu'une productivité équilibrée des ressources favorise la diversité. En fait il n'en est rien puisque quand $c \rightarrow 1/2$ tout mutant doté d'un $x \rightarrow 1/2$ (plus généraliste) envahira la population. On montre facilement en effet que la souche de performances $1-1/2.s$ dans chaque habitat (généraliste parfait) ne peut être envahie alors qu'elle envahit toute autre population vérifiant $1-(1-x).s$ et $1-x.s$ ($x \neq 1/2$) dans l'un et l'autre habitat. En fait, et d'une façon beaucoup plus générale, on montre aisément que le phénotype optimal correspond à $w1 = c$ et $w2 = (1-c)$, dans le cas où l'adaptation à un habitat entraîne un compromis direct sur l'adaptation à l'autre habitat ($w2 = 1-w1$), ce qui pourrait être discuté mais nous entraînerait trop loin de nos préoccupations.

Il n'en reste pas moins que l'on est obligé de constater que ce type de modèles rend difficilement compte du maintien en sympatrie de variants adaptatifs peu différenciés.

Pour améliorer ces conditions, différents auteurs proposent d'autres alternatives que nous discuterons dans le paragraphe suivant. Cependant, une de ces alternatives ne considère pas d'autres hypothèses pour l'environnement mais une modification du comportement des individus de la population, il s'agit de la sélection (ou plutôt préférence) d'habitat. Cette préférence d'habitat peut être déterminée de deux façons: environnementalement et génétiquement.

Le déterminisme environnemental correspond à la philopatrie des individus vers leur habitat d'origine (voir par exemple Hoekstra *et al.* 1985). Les modèles faisant appel à cette forme de sélection d'habitat rejoignent en fait les modèles en habitats fragmentés dont nous parlerons dans le §V. Bien sûr le polymorphisme est plus facilement maintenu dans ce cas si la philopatrie est suffisamment prononcée (peu de migration entre les habitats 1 et 2).

Le déterminisme génétique peut être subdivisé en trois:

- Cas 1: La préférence d'habitat est déterminée par le même locus que celui d'adaptation (pléiotropie A choisit 1 et a choisit 2);
- Cas 2: La préférence d'habitat est déterminée par un locus indépendant du gène d'adaptation sans épistasie (pour les généticiens quantitatifs qui se seraient glissés parmi nous: épistasie du point de vue comportemental et non du point de vue de la sélection);
- Cas 3: La préférence d'habitat est déterminée par un locus indépendant du gène d'adaptation avec effet épistatique de l'adaptation sur le choix.

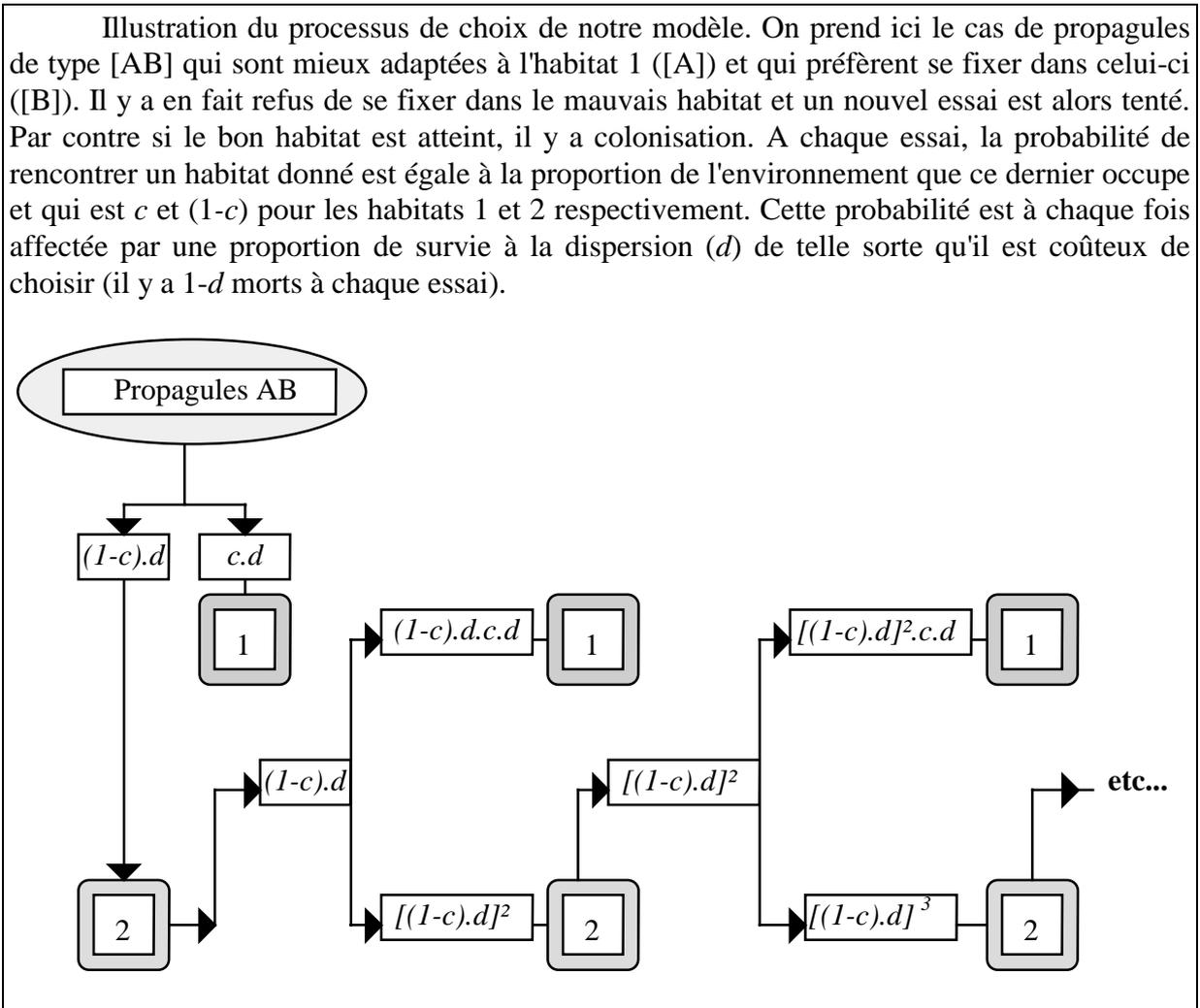
Dans le premier cas, que nous ne traiterons pas, les conditions du maintien du polymorphisme sont bien sûr élargies, et même considérablement, mais le problème est que l'on n'obtient aucune information sur les mécanismes qui permettent la mise en place d'un tel système.

Dans le second cas il faut envisager trois allèles au locus de choix: $B1$ (pour choisir l'habitat 1), $B2$ (pour choisir 2) et b pour l'indifférence (on ne choisit pas). S'il n'existe pas une liaison forte de A avec $B1$ et de a avec $B2$, il est possible de montrer que b (indifférence) l'emporte toujours en raison du coût apporté par la construction, à chaque génération, de combinaisons délétères $AB2$ et $aB1$. Ceci est d'autant plus vrai si choisir est coûteux, tout simplement parce que choisir contraint à rester plus longtemps dans l'environnement extérieur.

Dans le troisième cas nous pouvons envisager deux allèles pour le locus de choix. L'allèle b détermine l'indifférence et l'allèle B la préférence pour l'habitat où on peut espérer la meilleure survie. Par conséquent les individus AB préfèrent se fixer dans l'habitat 1, les aB dans l'habitat 2 et les b se fixent indifféremment dans l'un ou l'autre des deux habitats.

Nous devons maintenant envisager une description fonctionnelle pour ce choix. C'est Doyle (1975) qui nous la fournit. Les propagules B en se dispersant au hasard rencontrent soit l'un, soit l'autre des deux habitats. Si c'est l'habitat le plus favorable qui est rencontré les propagules s'y fixent. Si c'est le moins favorable, les propagules se dispersent une nouvelle

fois pour retenter leur chance. Ils agissent ainsi pour un nombre d'essais pouvant varier de 1 (ce qui revient à une absence de choix) à l'infini (choix absolu). Le processus de choix suit donc ce que l'on appelle une chaîne de Markov. On peut ici affecter aux propagules une probabilité d de survie à chaque dispersion ce qui apporte un coût au choix. Un autre avantage est que le nombre maximum de choix peut être différent selon le génotype au locus d'adaptation (intensité du choix plus ou moins grande en fonction du génotype). La figure suivante résume les explications qui précèdent en prenant l'exemple des propagules AB .



Nous n'entrerons pas dans le détail de l'analyse de ce modèle. Les résultats principaux de cette approche sont exposés ci-dessous.

- Dans le modèle à régulation intra-habitat (soft selection);

* Quand B est fixé (tout le monde choisit) le polymorphisme est toujours maintenu quelles que soient les survies, et tant que le nombre d'essais possibles dépasse 1;

* Quand un des allèles d'adaptation (A ou a) est fixé (pas de polymorphisme adaptatif) l'allèle de choix est toujours contre sélectionné, car refuser d'exploiter un habitat vide est délétère. Dans ce modèle, toute la densité dépendance intervient dans les habitats. Ceux qui ne choisissent pas peuvent tomber dans l'habitat ou leur survie sera certes moindre mais où ils

seront peu régulés par rapport à ceux qui choisissent l'autre habitat et s'y retrouvent en grand nombre (ils doivent partager).

Autrement dit, en régulation intra-habitat, la sélection d'habitat ne peut évoluer que s'il y a déjà un polymorphisme adaptatif stable dans la population. Dans ce cas elle protège parfaitement ce polymorphisme. On a donc un serpent qui se mord la queue:

Polymorphisme \Rightarrow Sélection d'habitat \Rightarrow Polymorphisme.

- Dans le modèle à régulation extra-habitat:

* La sélection peut évoluer en l'absence de polymorphisme adaptatif. B se fixe alors avec l'allèle le mieux adapté à la niche la plus accessible (la plus abondante). Il n'y a donc pas de polymorphisme maintenu et une seule des ressources (habitat) disponibles est exploitée. Il y a donc existence d'une niche vide. Cela n'est pas surprenant car dans ce modèle les habitats ne peuvent pas être saturés, on peut donc se permettre d'être difficile. Ce modèle est par conséquent plus propice à l'évolution de la spécialisation que le précédent.

Nous sommes confrontés à la contradiction suivante:

Le polymorphisme est difficilement maintenu en régulation intra-habitat sauf en présence d'une sélection d'habitat qui ne peut évoluer seule qu'en régulation extra-habitat, où le polymorphisme n'est jamais maintenu.

Nous esquisserons une échappée possible au cours du paragraphe suivant. Notons simplement que dès qu'il y a sélection d'habitat et polymorphisme on peut parler de spéciation puisque chaque type (A, a) exploite alors seul sa propre ressource (niche).

V. Plus de deux habitats et autres configurations environnementales.

1. Plus de deux habitats

Disposer de plus de deux habitats ne change guère les choses. En régulation intra-habitat la condition du maintien du polymorphisme pour deux allèles dans i habitats reste une supériorité sur la moyenne harmonique, soit:

$$\frac{1}{\sum_i c_i \cdot \frac{1}{w_{iAA}}} < 1 > \frac{1}{\sum_i c_i \cdot \frac{1}{w_{iAa}}}$$

Par ailleurs Strobeck (1979) montre que si on a n habitat on ne peut maintenir au plus que n allèles (ce qui est assez intuitif).

2. Autres configurations environnementales

a. Fragmentation

Ceci correspond au cas où seulement une partie des individus se dispersent alors que les autres restent sur place dans l'habitat où ils sont nés. Les différents dèmes se trouvent donc liés par un schéma de migration. En général les modèles sont construits de telle sorte qu'un

dème accepte une proportion m de propagules extérieures alors que les $1-m$ restantes sont autochtones. Ce type de modèle fait naître une ambiguïté supplémentaire à propos des notions de hard et soft-selection. La régulation extra-habitat n'est en effet réellement possible que quand $m = 1$ (cas précédents). Si $m < 1$ il n'est pas possible de réguler les $1-m$ autochtones ailleurs qu'à l'intérieur des dèmes et donc des habitats. Il y a donc une mixité de fait entre les deux modes de régulation. D'ailleurs quand $m = 0$, alors (soft-selection) = (hard-selection). Dans ce cas, en effet, la régulation intervient entièrement à l'intérieur des habitats. Dans ces modèles, les conditions du polymorphisme sont élargies, et même parfois considérablement, notamment en hard-selection (voir Walsh 1984). Quand un tel polymorphisme est établi, il est intéressant de constater qu'un mutant, à un autre locus, à migration diminuée ($m' < m$) sera sélectionné. Ceci doit mener à terme à une allopatrie complète des dèmes (Balkau & Feldman 1973).

Wade a minute: Il est intéressant de noter ici que ce type d'approche s'apparente à toute une série de travaux sur la sélection de groupe. Celle-ci n'est en effet possible que dans les cas où certains dèmes peuvent produire plus de propagules que d'autres c'est à dire en hard selection. C'est pour cette raison que sélection de groupe, hard selection et shifting balance se trouvent très souvent associés.

b. Fréquence dépendance directe

Ici, la productivité (c et $1-c$) des habitats est une fonction inverse du nombre d'individus qui les exploitent. Le maintien du polymorphisme ne pose plus aucun problème dans ce cas. On montre même qu'il est alors possible d'obtenir de la sous-dominance stable, une situation pourtant fort peu adéquate pour le maintien du polymorphisme (voir Wilson & Turelli 1986).

c. Situations intermédiaires entre soft et hard selection

Une façon simple d'envisager un modèle mixte entre régulation intra et extra-habitat est de considérer qu'une proportion x de l'environnement régule à l'intérieur et une proportion $1-x$ à l'extérieur des habitats.

Trois propriétés émergent de cette approche.

- Comme nous l'avons vu le modèle à régulation intra-habitat est moins favorable aux spécialistes que le modèle à régulation extra habitat. Nous avons en effet vu que la régulation soft aura plutôt tendance à favoriser les génotypes dont les survies sont les mieux ajustées à la productivité de tous les habitats disponibles. Au contraire, la régulation hard favorisera ceux qui maximisent leur survie dans l'habitat le plus productif. Cette différence est par ailleurs confirmée par les résultats obtenus sur l'évolution de la sélection d'habitat (cf plus haut). Ceci crée un conflit dans le modèle mixte entre les deux modes de régulation. Quand ce conflit s'équilibre il y a coexistence stable entre un spécialiste et un moins spécialiste. Les conditions de maintien du polymorphisme s'en trouvent élargies (parfois considérablement) par rapport au modèle à régulation purement intra- habitat (article soumis).

- La sélection d'habitat épistatique peut évoluer sans polymorphisme adaptatif initial. La population atteint alors une fréquence d'équilibre stable pour B qui correspond à l'équilibre entre saturation de la niche choisie et degrés de densité dépendance intra-habitat.

- Si la fréquence d'équilibre atteinte par B est suffisante il y aura protection de tout nouveau variant adaptatif peu différencié du type initial (mutant). Dans la plupart des cas cela s'accompagne de la fixation de B et donc d'une spéciation. Il existe cependant des cas où le polymorphisme est maintenu pour les deux loci (adaptation et choix/non choix) (en préparation).

VI. Conclusion

En guise de conclusion, et plutôt que de revenir sur ce qui a été dit, je préférerais tenter un parallèle avec l'approche "écologique" de ces problèmes. Vous avez en effet pu constater que tout a été traité de façon équivalente pour le maintien de plusieurs allèles chez des diploïdes ou des haploïdes ou mêmes pour plusieurs espèces. Nous l'avons fait à l'aide d'approches explicitement généticiennes. Peut on trouver un rapport avec l'approche écologique du maintien de plusieurs espèces? Nous allons donc tout d'abord re-décrire le modèle de Lotka-Volterra pour ensuite essayer de dégager les connexions possibles avec ce que nous avons développé plus haut.

1. Le modèle de Lotka-Volterra

Soit deux espèces A et a d'effectifs N_A et N_a dotées chacune d'un taux d'accroissement instantané de r_A et r_a , de capacités biotiques limites K_A et K_a . Les capacités biotiques correspondent aux effectifs maximums que l'environnement peut supporter. La densité de chacune de ces deux espèces exerce une influence négative sur l'autre de façon proportionnelle à son effectif, avec un facteur α .

Nous pouvons donc écrire le système d'équations différentielles suivant:

$$\begin{cases} \frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot N_{A_t} \cdot \left(1 - \frac{N_{A_t} + \alpha_{a/A} \cdot N_{a_t}}{K_A} \right) \\ \frac{dN_a}{dt} = r_a \cdot N_{a_t} \cdot \left(1 - \frac{N_{a_t} + \alpha_{A/a} \cdot N_{A_t}}{K_a} \right) \end{cases}$$

Nous recherchons un équilibre stable. Celui-ci doit donc vérifier:

$$\begin{cases} \frac{dN_A}{dt} = 0 \Leftrightarrow 1 - \frac{N_A + \alpha_{a/A} \cdot N_a}{K_A} = 0 \\ \frac{dN_a}{dt} = 0 \Leftrightarrow 1 - \frac{N_a + \alpha_{A/a} \cdot N_A}{K_a} = 0 \end{cases}$$

A ce stade on peut remarquer que le taux de reproduction n'intervient pas dans les conditions d'équilibre. En poursuivant nous obtenons:

$$\begin{cases} N_A + \alpha_{a/A} \cdot N_a = K_A \\ K_a - N_a - \alpha_{A/a} \cdot N_A = 0 \end{cases}$$

$$\begin{aligned}
&\Leftrightarrow \begin{cases} N_A = K_A - \alpha_{a/A} \cdot N_a \\ K_a - N_a - \alpha_{A/a} \cdot (K_A - \alpha_{a/A} \cdot N_a) = 0 \end{cases} \\
&\Leftrightarrow \begin{cases} N_A = K_A - \alpha_{a/A} \cdot N_a \\ N_a = \frac{K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \end{cases} \\
&\Leftrightarrow \begin{cases} N_A = K_A - \alpha_{a/A} \cdot \frac{K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \\ N_a = \frac{K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \end{cases} \\
&\Leftrightarrow \begin{cases} N_A = \frac{K_A \cdot (1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}) - \alpha_{a/A} \cdot (K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A)}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \\ N_a = \frac{K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \end{cases} \\
&\Leftrightarrow \begin{cases} N_A = \frac{K_A - \alpha_{a/A} \cdot K_a}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \\ N_a = \frac{K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A}{1 - \alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}} \end{cases}
\end{aligned}$$

Cet équilibre n'a de sens que pour des effectifs supérieurs à 0. Nous devons donc poser:

$$\begin{cases} K_A - \alpha_{a/A} \cdot K_a > 0 \\ K_a - \alpha_{A/a} \cdot K_A > 0 \end{cases}$$

d'où on tire que:

$$\begin{cases} K_A > \alpha_{a/A} \cdot K_a \\ K_a > \alpha_{A/a} \cdot K_A \end{cases}$$

Les termes de gauche (capacités biotiques) peuvent être interprétés comme la compétition intra-spécifique alors que ceux de droite concernent la compétition inter-spécifique. Ceci signifie que les deux espèces pourront coexister si et seulement si la compétition intra-spécifique est supérieure à la compétition inter-spécifique.

Cette conclusion rapproche et éloigne en même temps ce modèle de ceux analysés précédemment.

En effet, le fait de privilégier la régulation au niveau de la ressource (K_i) (donc de l'habitat) sur la régulation intervenant indépendamment de ces ressources ($\alpha \cdot K_j$) rappelle l'opposition entre soft et hard selection.

Cependant il subsiste des différences de taille car dans les modèles "génétiques" les populations sont en équilibre démographique d'emblée, seules les fréquences alléliques

bougent, alors que dans le modèle de Lotka-Volterra, l'équilibre démographique entraîne obligatoirement l'équilibre des fréquences. Pour illustrer ce propos il suffit de voir que quand une des deux espèces est absente la population s'équilibre à K_A ou K_a . Dans le cas d'un équilibre entre les deux nous obtenons:

$$N = \frac{K_A(1-\alpha_{A/a}) + K_a(1-\alpha_{a/A})}{1-\alpha_{A/a} \cdot \alpha_{a/A}}$$

donc trois effectifs différents possibles pour la population à l'équilibre. Dans les autres modèles on obtient N constamment, car les différentes entités en jeu sont supposées profiter du milieu de la même façon. Le modèle de Lotka-Volterra fait donc l'hypothèse explicite de deux entités déjà bien différenciées.

L'avantage de l'approche "généticienne" est de tenir compte de façon simple de la taille et de la productivité des ressources et de la survie des individus. Ceci permet d'avoir une vision précise de la compétition (fonction de c , p et des survies). Elle stipule que la taille des populations doit rester la même en toutes circonstances ce qui est fort discutable.

L'avantage de l'approche démographique est que justement les populations peuvent varier en taille. Cependant la paramétrisation de la compétition inter-spécifique est floue, on n'a aucune idée sur les mécanismes conduisant aux différents α .

Pour pouvoir faire correctement la relation il faudrait reprendre les modèles hard/soft selection en autorisant aux effectifs de varier en fonction du temps. Fabriquer alors des modèles à régulation purement intra ou extra habitat sera vraisemblablement impossible ce qui n'est pas le moins intéressant. Notons par ailleurs qu'aucune des deux approches ne tient compte des effets stochastiques qui, en effectifs limités, pourraient bien changer la façon de voir les choses.

BIBLIOGRAPHIE SUCCINTE

- BALKAU, B.J. and FELDMAN, M.W. 1973. Selection for migration modification. Genetics, 74, 171-174.
- BARTON, N. and CLARK, A. 1990. Population structure and processes in evolution. In Population Biology: Ecological and evolutionary viewpoints (eds K. Wöhrmann and S.K. Jain.), pp 115-73. Springer-Verlag.
- CHRISTIANSEN, F.B. 1975. Hard and soft selection in a subdivided population. American Naturalist, 109, 11-16.
- DE MEEÛS, T., MICHALAKIS, Y., RENAUD, F. & OLIVIERI, I. 1993. Polymorphism in heterogeneous environments, habitat selection and sympatric speciation: soft and hard selection models. Evolutionary Ecology, 7, 175-198.
- DE MEEÛS T. & RENAUD F. 1996. Evolution of adaptive polymorphism in spatially heterogeneous environments. In The Genesis and Maintenance of Biological Diversity (M.E. Hochberg, J. Clobert & Barbault eds.), pp 88-98, Oxford University Press.

- DE MEEUS T. & GOUDET J. (soumis) Adaptive diversity in heterogeneous environments for populations regulated by a mixture of soft and hard selection.
- DEMPSTER, E.R. 1955. Maintenance of genetic heterogeneity. Cold Spring harbour Symposia of Quantitative Biological Sciences, 20, 25-32.
- FELSENSTEIN, J. 1976. The theoretical population genetics of variable selection and migration. Annual Review of Genetics, 10, 253-280.
- FUTUYMA, D.J. and MORENO, G. 1988. The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecology and Systematics, 19, 207-233.
- GARCIA-DORADO, A. 1986. The effect of niche preference on polymorphism protection in a heterogeneous environment. Evolution, 40, 936-945.
- GARCIA-DORADO, A. 1987. Polymorphism from environmental heterogeneity: some features of genetically induced niche preference. Theoretical Population Biology, 32, 66-75.
- GLIDDON, C. and STROBECK, C. 1974. Necessary and sufficient conditions for multineche polymorphism in haploids. American Naturalist, 109, 233-235.
- HEDRICK, P.W. 1990a. Genotypic habitat selection: a new model and its application. Heredity, 65, 145-149.
- HEDRICK, P.W. 1990b. Theoretical analysis of habitat selection and the maintenance of genetic variation. In Ecological and Evolutionary Genetics of Drosophila (eds. J.S.F. Baeker, W.T. Starmer and R.J. McIntyre), pp 209-227. Plenum Press, New-York.
- HOEKSTRA, R.F., BIJLSMA, R. and DOLMAN, A.J. 1985. Polymorphism from environmental heterogeneity: models are only robust if the heterozygote is close in fitness to the favoured homozygote in each environment. Genetical Research Cambridge, 45, 299-314.
- LEVENE, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. American Naturalist, 87, 331-333.
- MAYNARD-SMITH, J. 1962. Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. Nature, 195, 60-62.
- MAYNARD-SMITH, J. 1966. Sympatric speciation. American Naturalist, 100, 637-649.
- MAYNARD-SMITH, J. 1970. Genetic polymorphism in a varied environment. American Naturalist, 104, 487-490.
- MAYNARD-SMITH, J. and HOEKSTRA, R.F. 1980. Polymorphism in a varied environment: how robust are the models? Genetical Research Cambridge, 35, 45-57.

- PROUT, T. 1968. Sufficient conditions for multiple niche polymorphism. American Naturalist, 102, 493-496.
- RAUSHER, M.D. 1984. The evolution of habitat preference in subdivided populations. Evolution, 38, 596-608.
- RAUSHER, M.D. 1993. The evolution of habitat preference: avoidance and adaptation. In Evolution of insect pests: patterns of variation (eds. K.C., Kim and B.A., McPherson), pp 259-283, John Wiley and Sons, Inc. New-York.
- STROBECK, C. 1974. Sufficient conditions for polymorphism with N niches and M mating groups. American Naturalist, 108, 152-156.
- STROBECK, C. 1979. Haploid selection with n alleles in m niches. American Naturalist, 113, 439-444.
- TEMPLETON, A.R. and ROTHMAN, E.D. 1981. Evolution in fine grained environments. II. Habitat selection as a homeostatic mechanism. Theoretical Population Biology, 19, 326-340.
- WALLACE, B. 1968. Polymorphism, population size, and genetic load. In Population Biology and evolution (ed. R.C. Lewontin), pp 87-108. Syracuse University Press, Syracuse, New-York.
- WALLACE, B. 1975. Hard and soft selection revisited. Evolution, 29, 465-73.
- WALSH, J.B. 1984. Hard lessons for soft selection. American Naturalist, 124, 518-526.
- WILSON, D.S. and TURELLI, M. 1986. Stable underdominance and the evolutionary invasion of empty niches. American Naturalist, 127, 835-850.