

# L'évolution du sexe et de la recombinaison

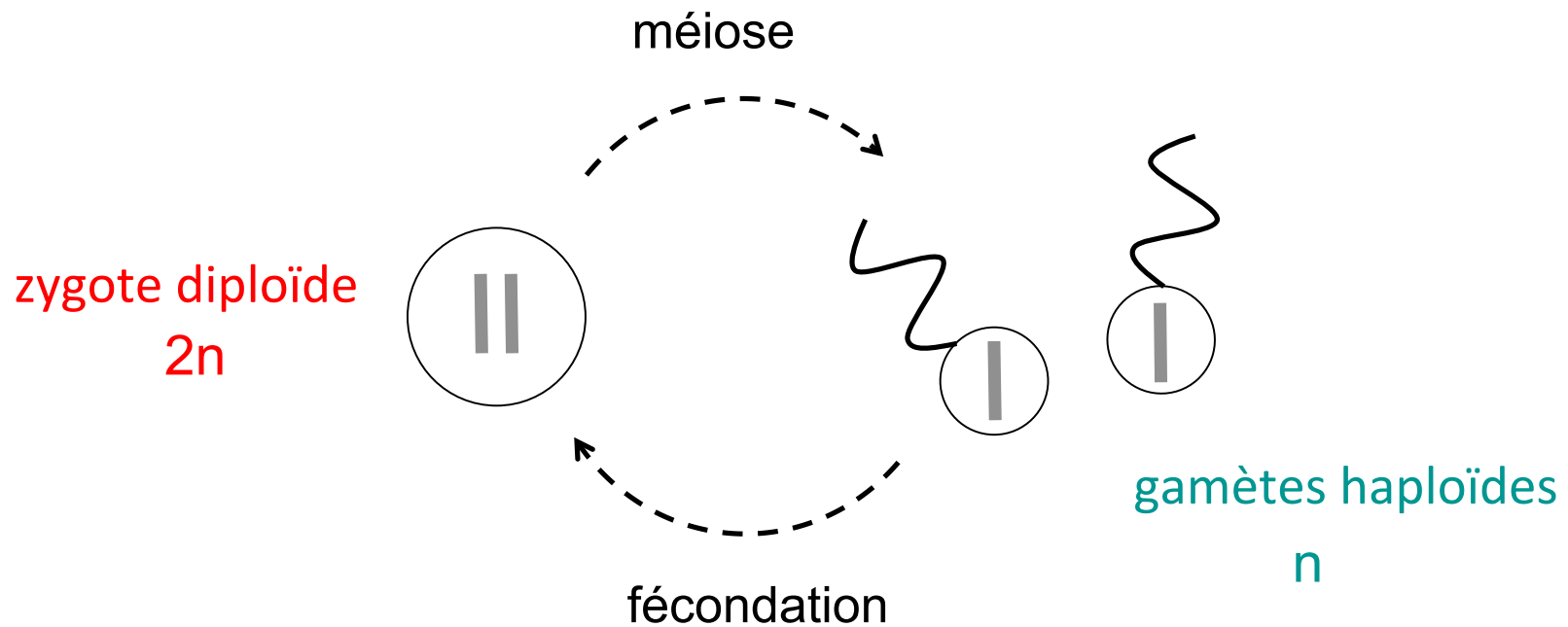
Denis Roze  
Station Biologique de Roscoff  
CNRS

# Plan du cours

1. Recombinaison et diversité des modes de reproduction
2. Modèles stochastiques sur l'évolution de la recombinaison  
(l'effet Hill-Robertson)
3. Modèles déterministes sur l'évolution de la recombinaison  
(l'épistasie)

# Le cycle sexué des eucaryotes

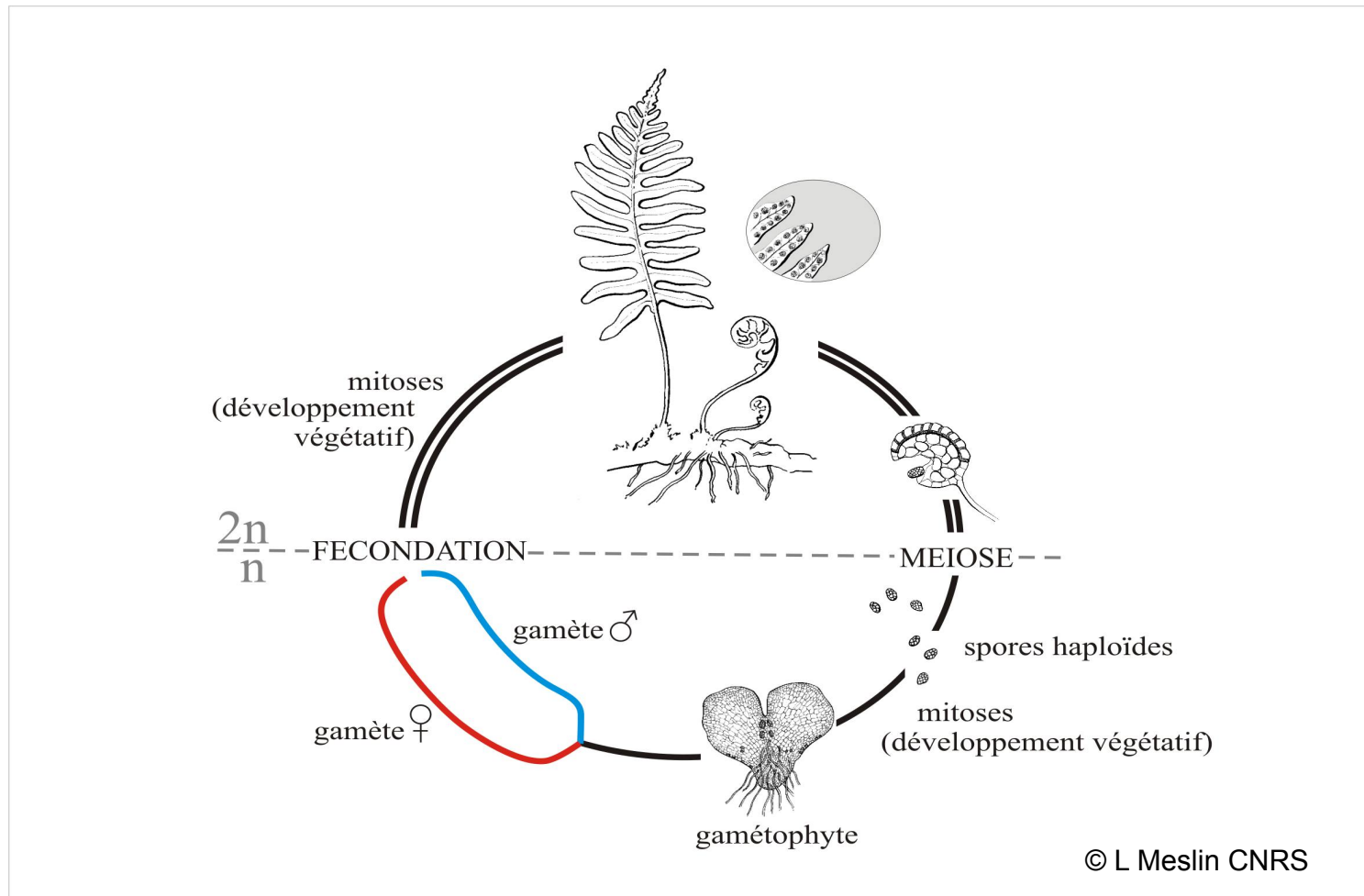
Alternance entre événements de méiose et de fécondation (syngamie)



**Grande diversité de cycles**

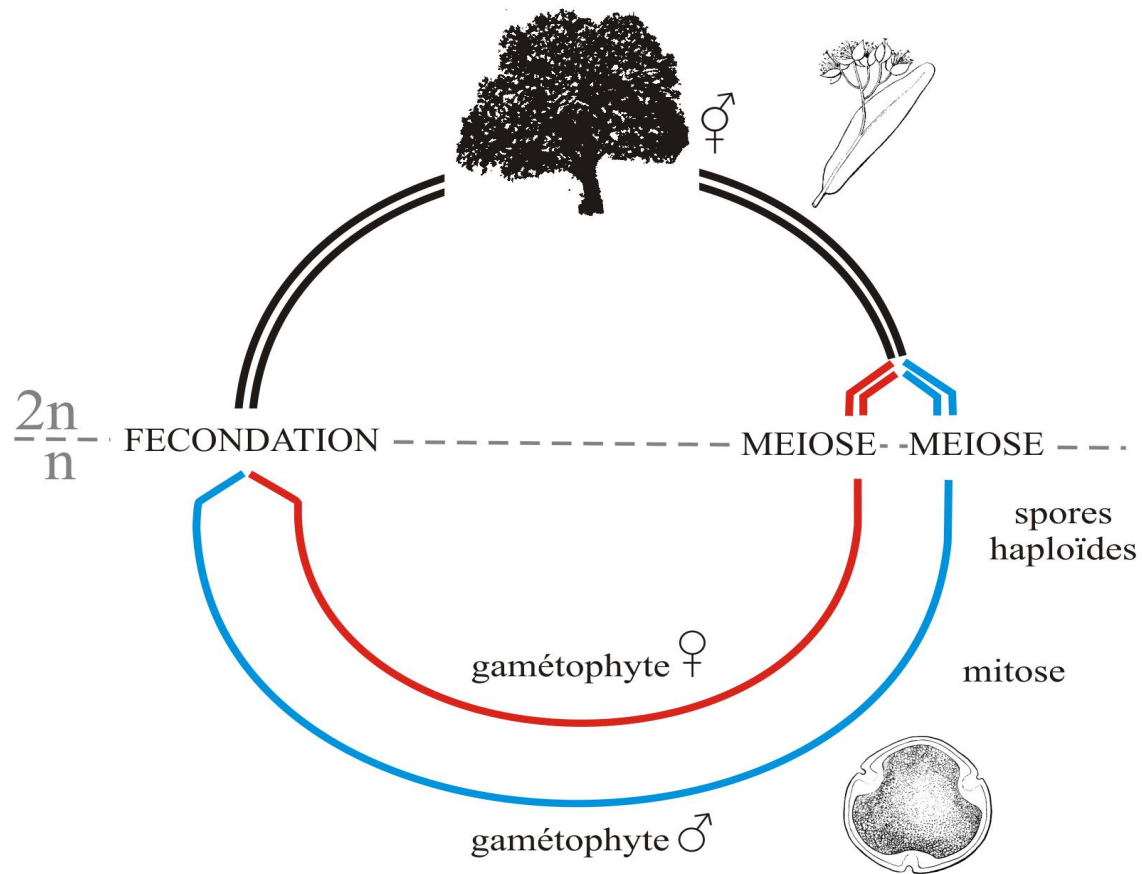
# Le cycle sexué des eucaryotes

Ex: Ptéridophytes



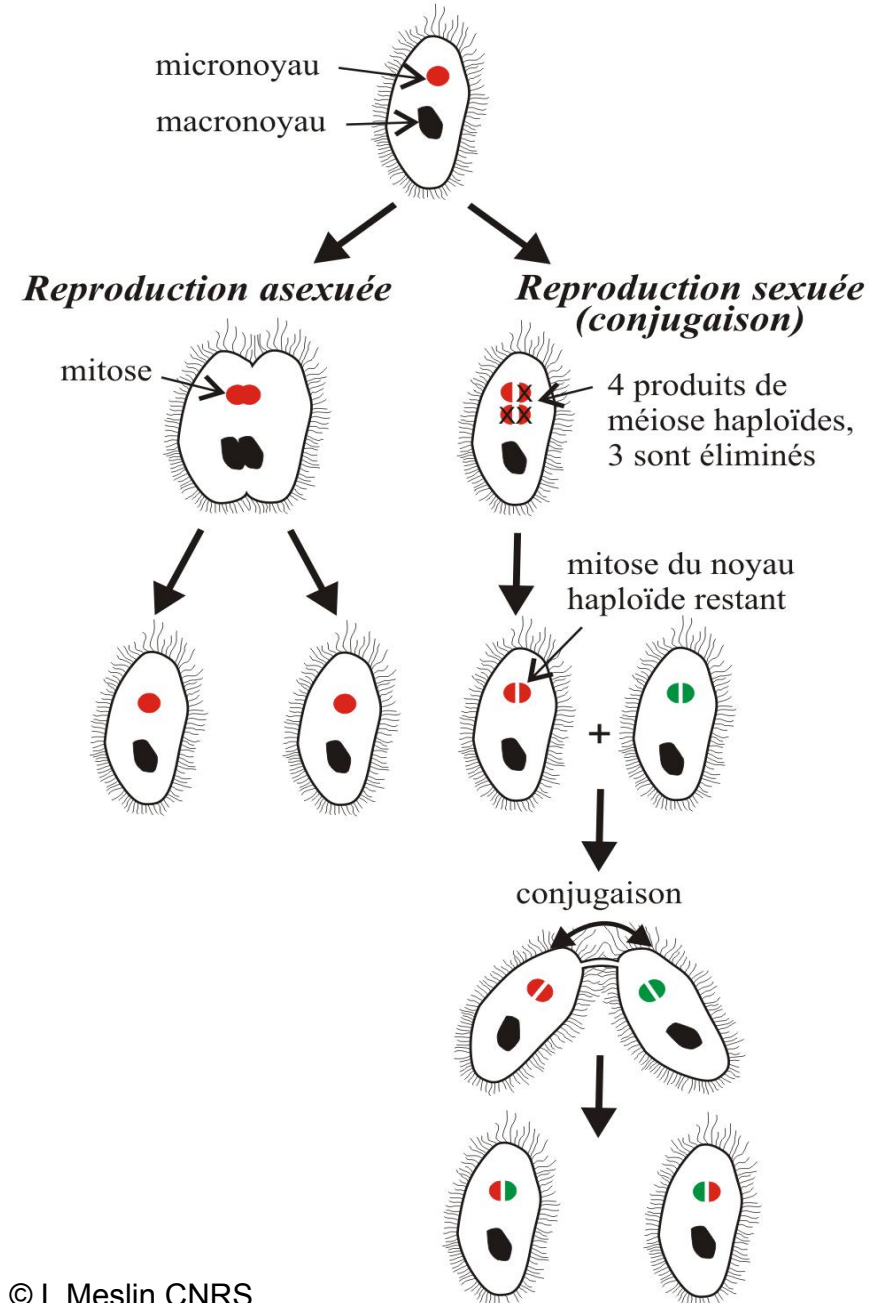
# Le cycle sexué des eucaryotes

Ex: Angiospermes

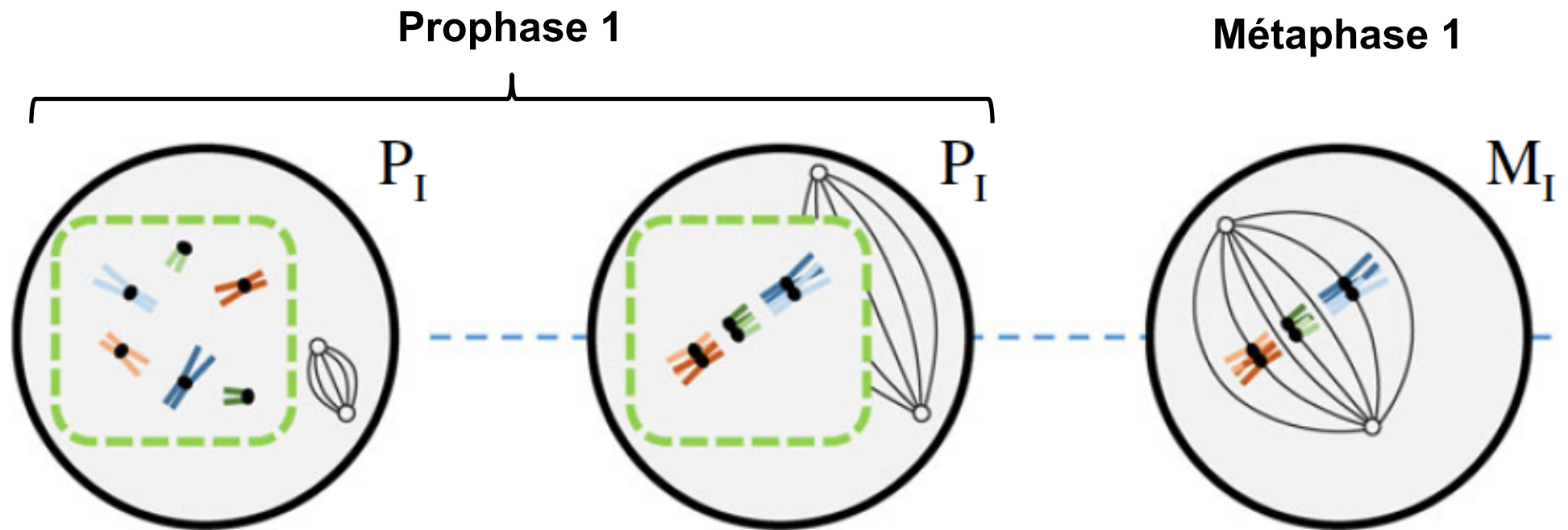


**Ex: unicellulaires**  
(Paramécie)

sexe  $\neq$  reproduction



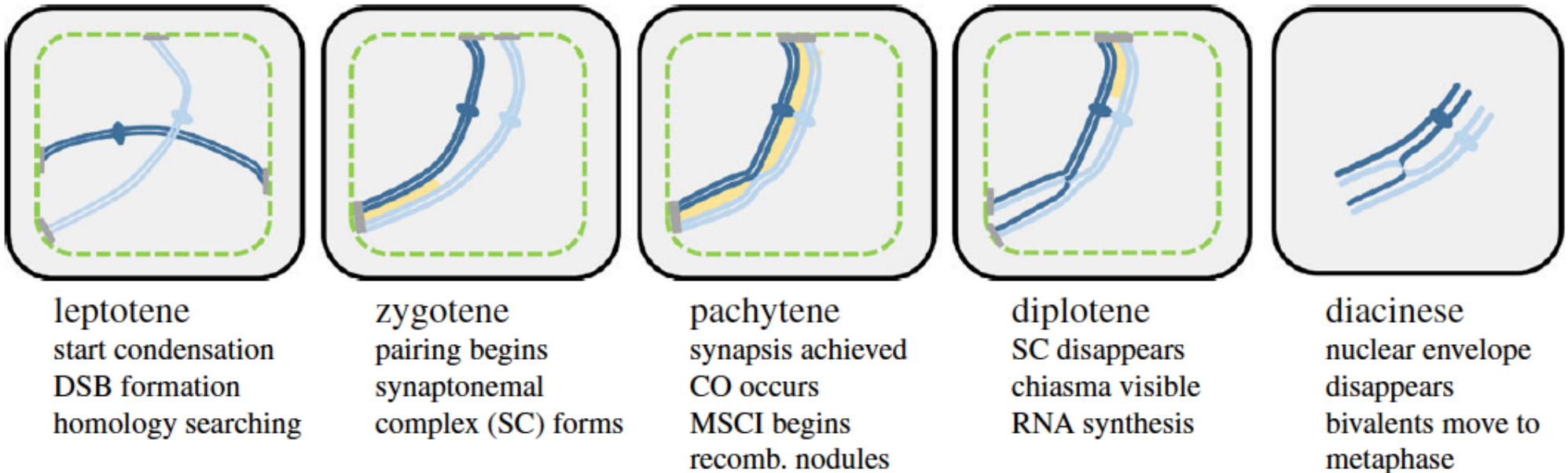
# La méiose



**Figures:** Lenormand et al 2016. Evolutionary mysteries in meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 371:20160001

# La méiose

## Prophase 1:



**Figures:** Lenormand et al 2016. Evolutionary mysteries in meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 371:20160001



# La méiose

Recombinaison:

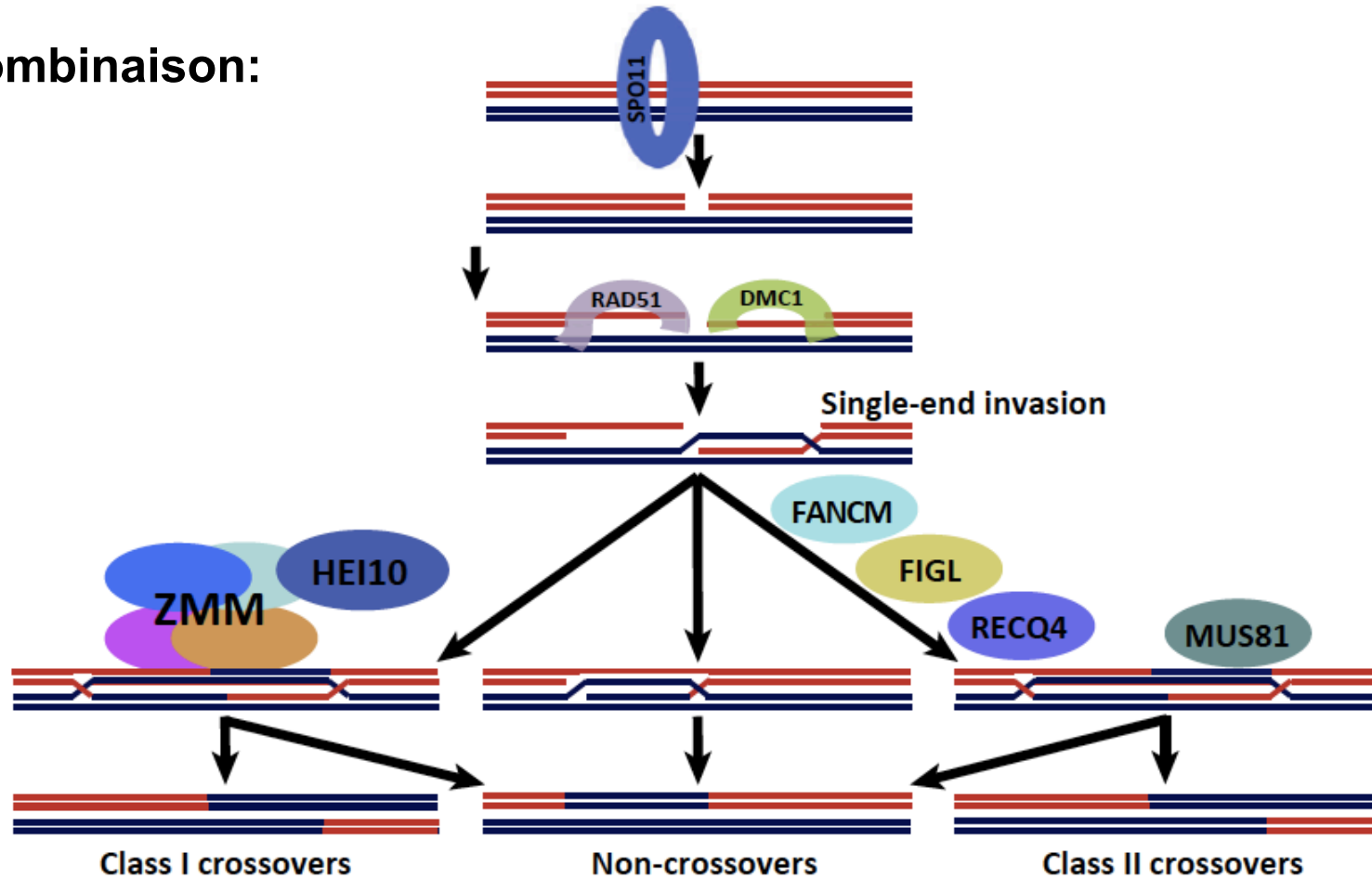
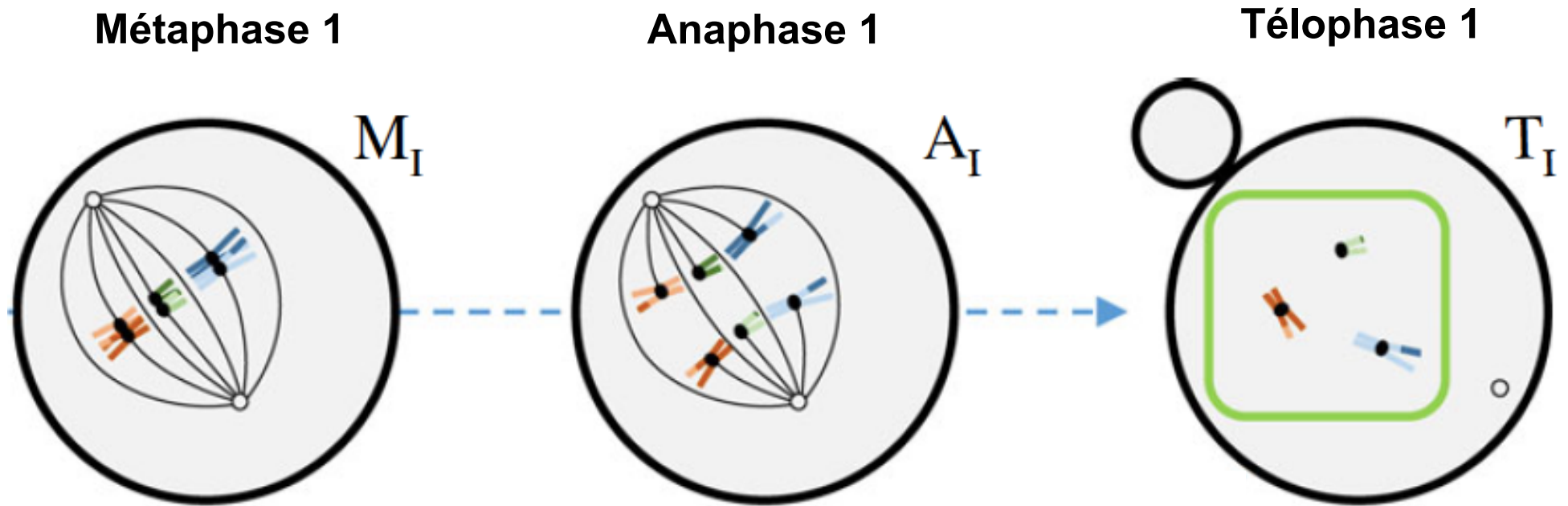


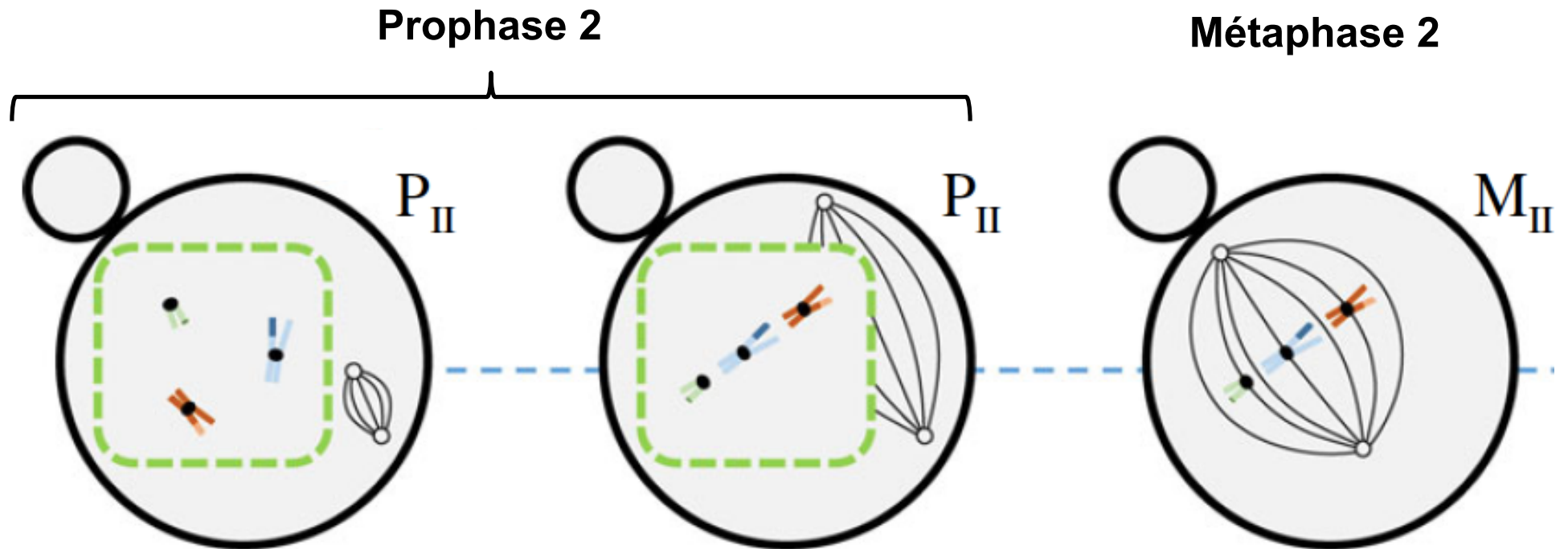
Figure: Zelkowski et al. 2019 *Trends Genet*

# La méiose



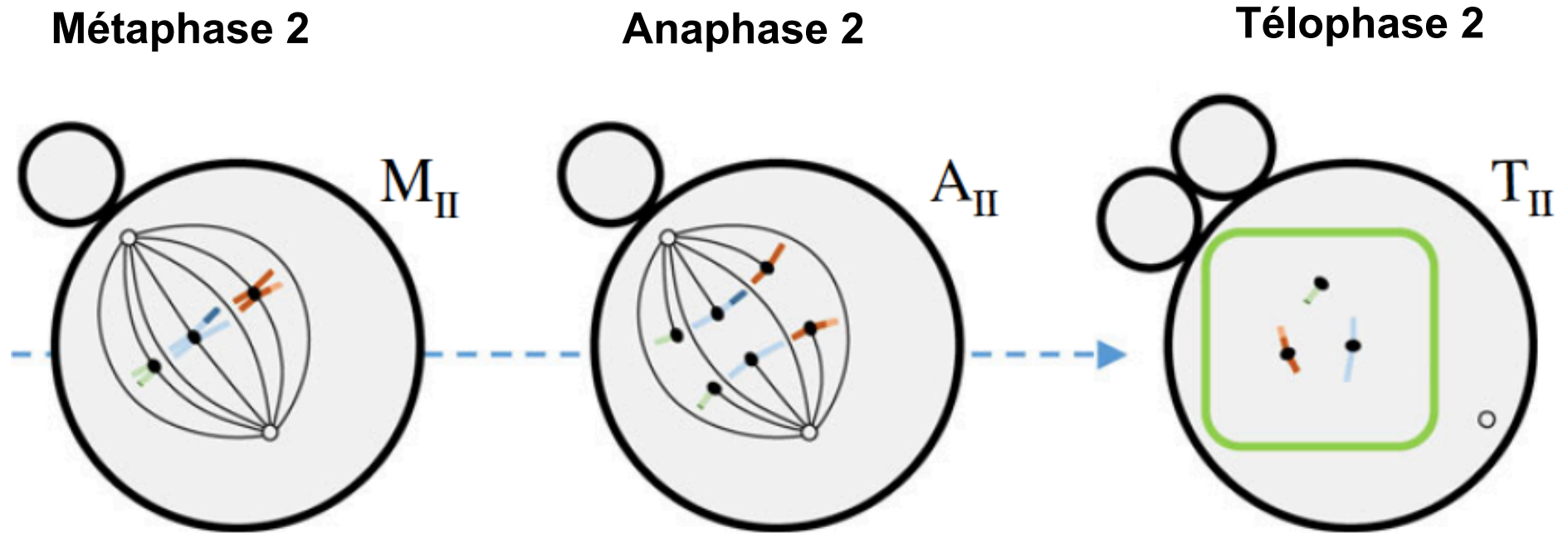
**Figures:** Lenormand et al 2016. Evolutionary mysteries in meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 371:20160001

# La méiose



**Figures:** Lenormand et al 2016. Evolutionary mysteries in meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 371:20160001

# La méiose



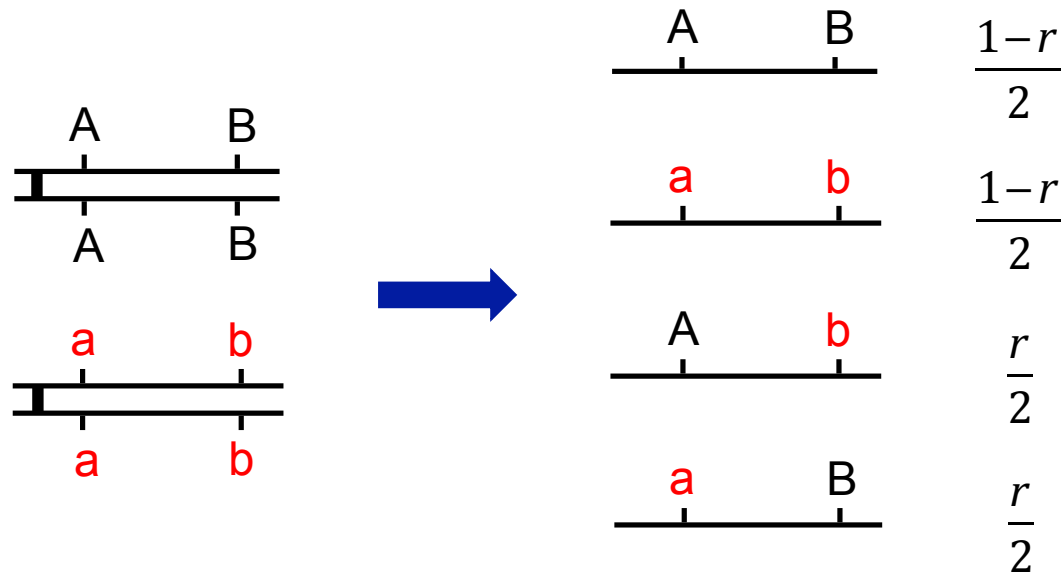
**Figures:** Lenormand et al 2016. Evolutionary mysteries in meiosis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 371:20160001

# Crossing-over et recombinaison

**Distance génétique  $d$**  : 1 Morgan (M) = 1 Co en moyenne entre deux locus

1 cM = 0.01 Co en moyenne

**Taux de recombinaison  $r$**  :



$r \approx d$  quand  $d$  est petit;  $r = \frac{1}{2}$  entre locus présents sur différents chromosomes

# Crossing-over et recombinaison

**Distance génétique  $d$**  : 1 Morgan (M) = 1 Co en moyenne entre deux locus

1 cM = 0.01 Co en moyenne

**Taux de recombinaison  $r$**  :

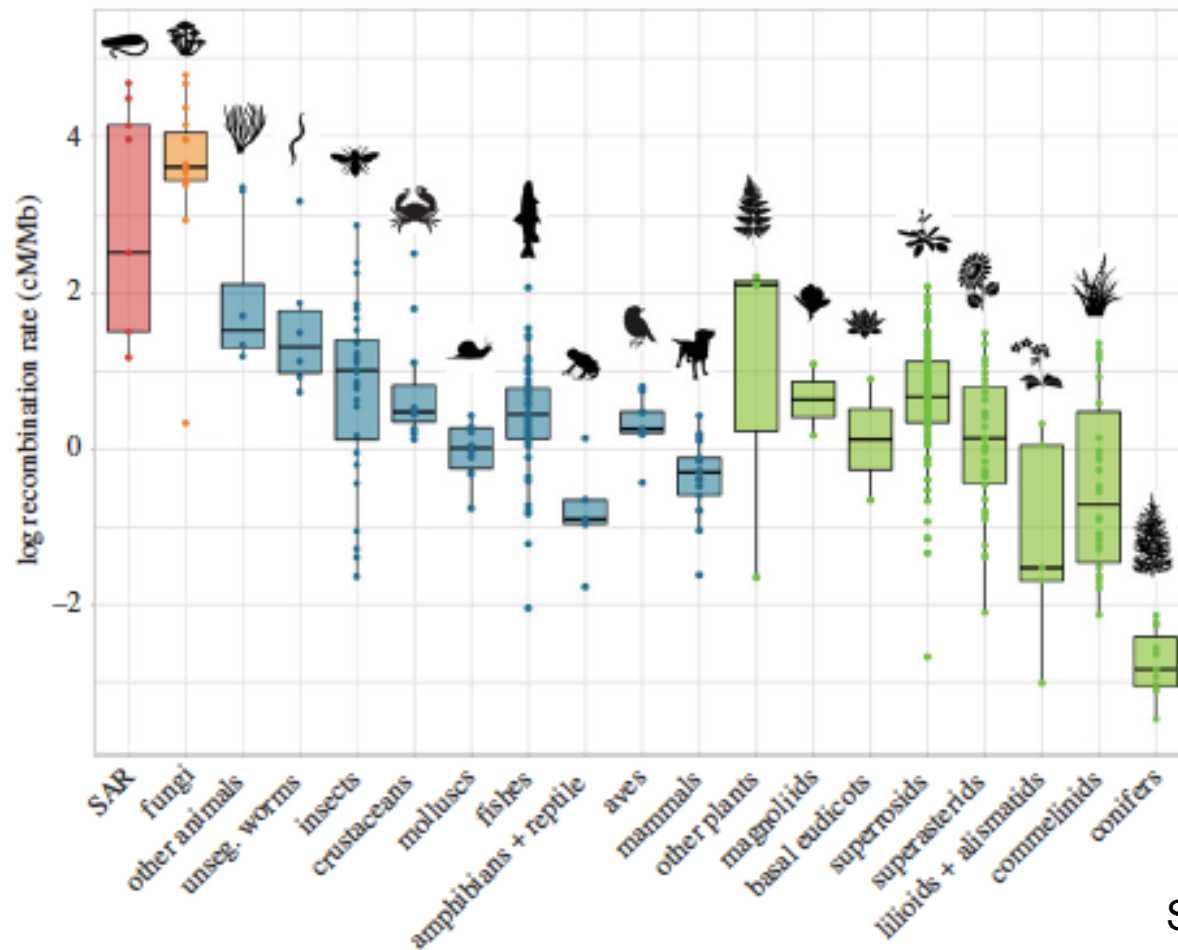
$r \approx d$  quand  $d$  est petit

$r = \frac{1}{2}$  entre locus présents sur différents chromosomes

**Interférence entre crossing-over** : assure un certain espacement entre les  
crossing-over

# Evolution de la recombinaison

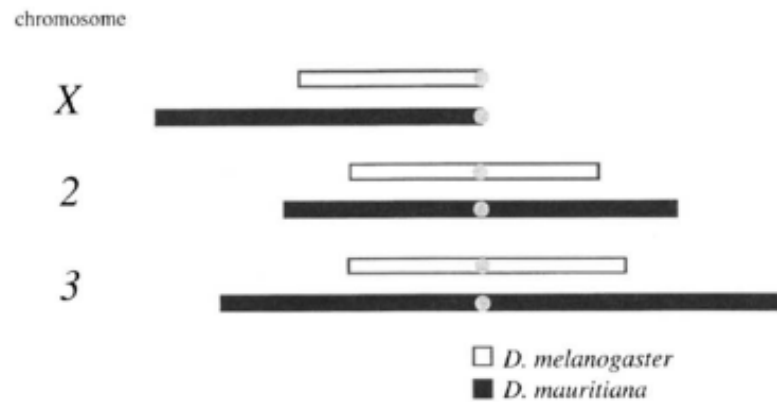
Variation des taux de recombinaison chez les eucaryotes:



Stapley et al 2017

# Evolution de la recombinaison

Variation entre espèces proches:

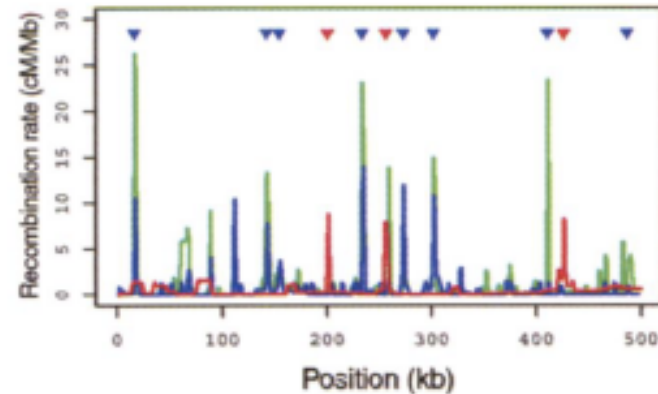


homme - chimpanzé:

Winckler et al 2005

Drosophile:

True et al 1996, Brand et al 2018



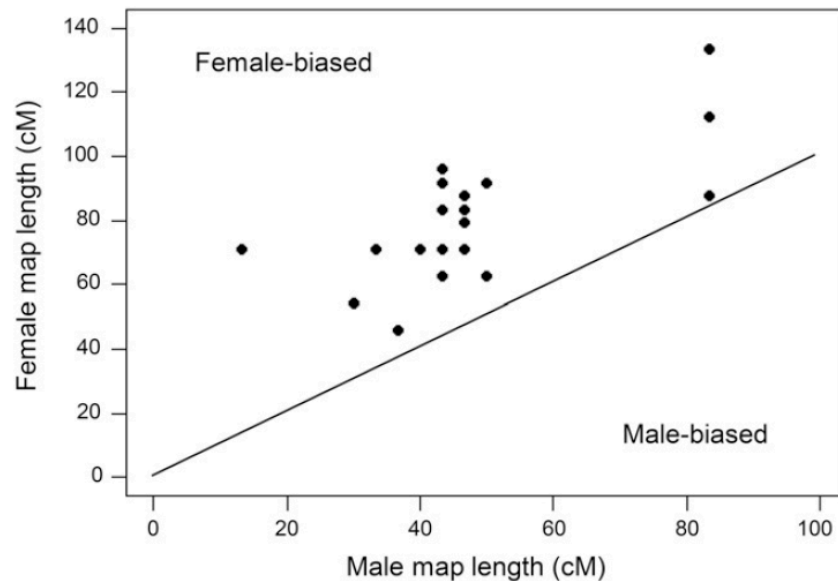


# Evolution de la recombinaison

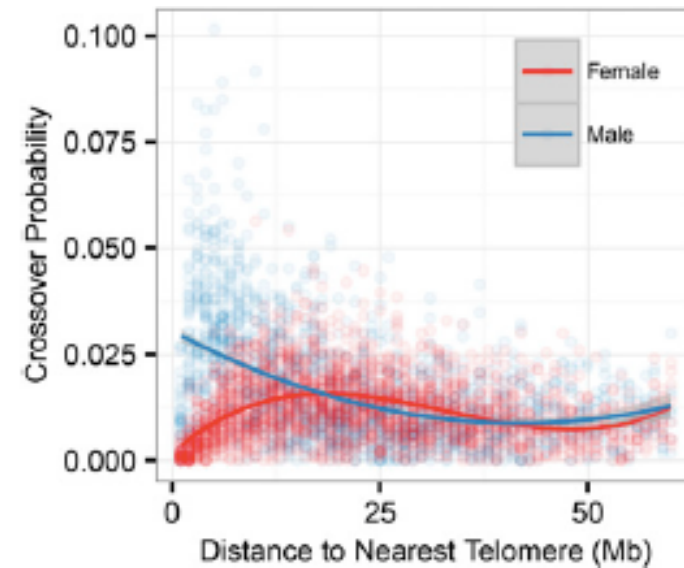
## Variations au sein d'une même espèce:

Différences de taux de recombinaison entre individus chez l'homme, le mouton... (Kong et al 2014, Johnston et al 2016)

## Différences entre sexes:



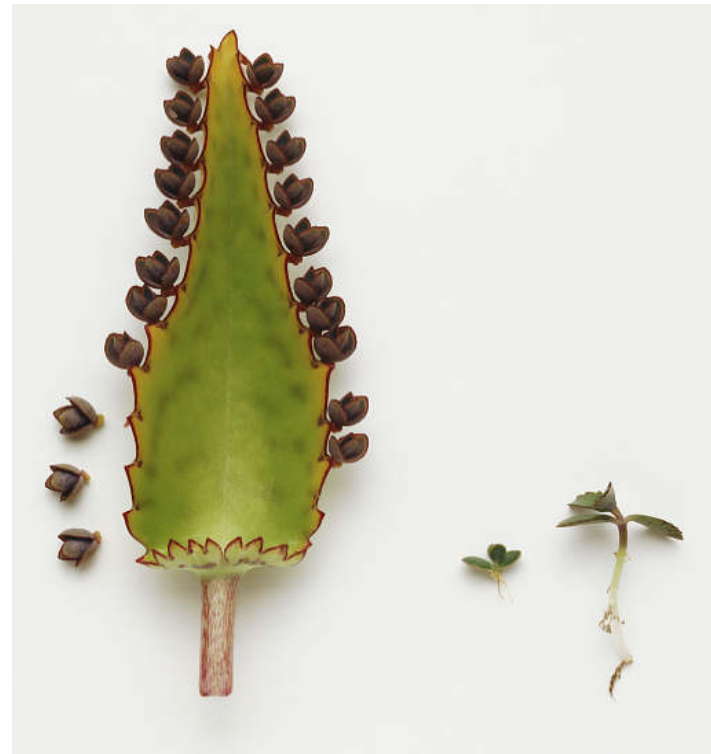
Epinoches,  
Sardell et al 2018



Moutons de Soay,  
Johnston et al 2016

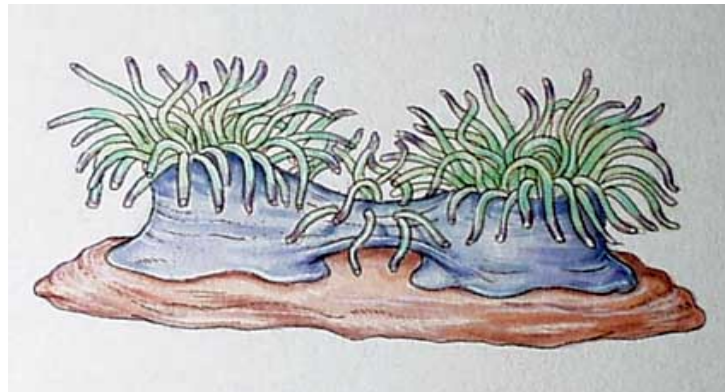
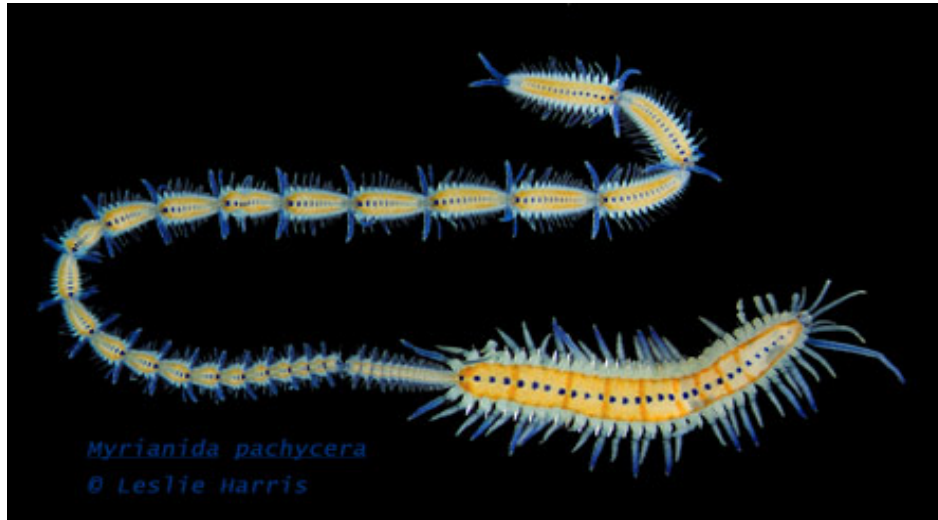
# La reproduction asexuée

Reproduction végétative:



# La reproduction asexuée

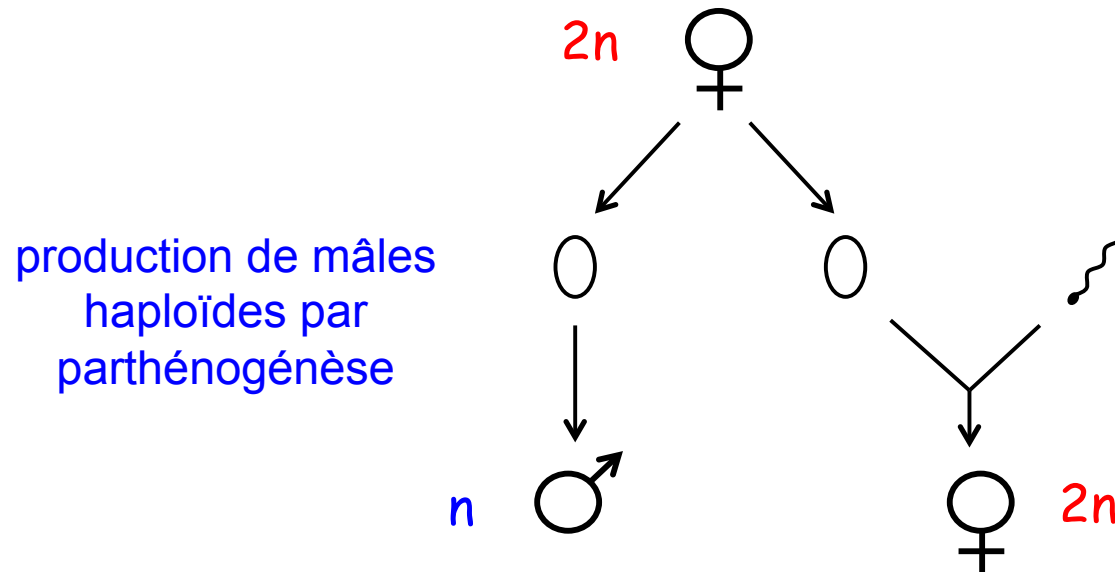
## Animaux:



# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

Ex: hyménoptères (fourmis, abeilles, guêpes...)



# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

En général, des mécanismes permettent de restaurer la diploïdie

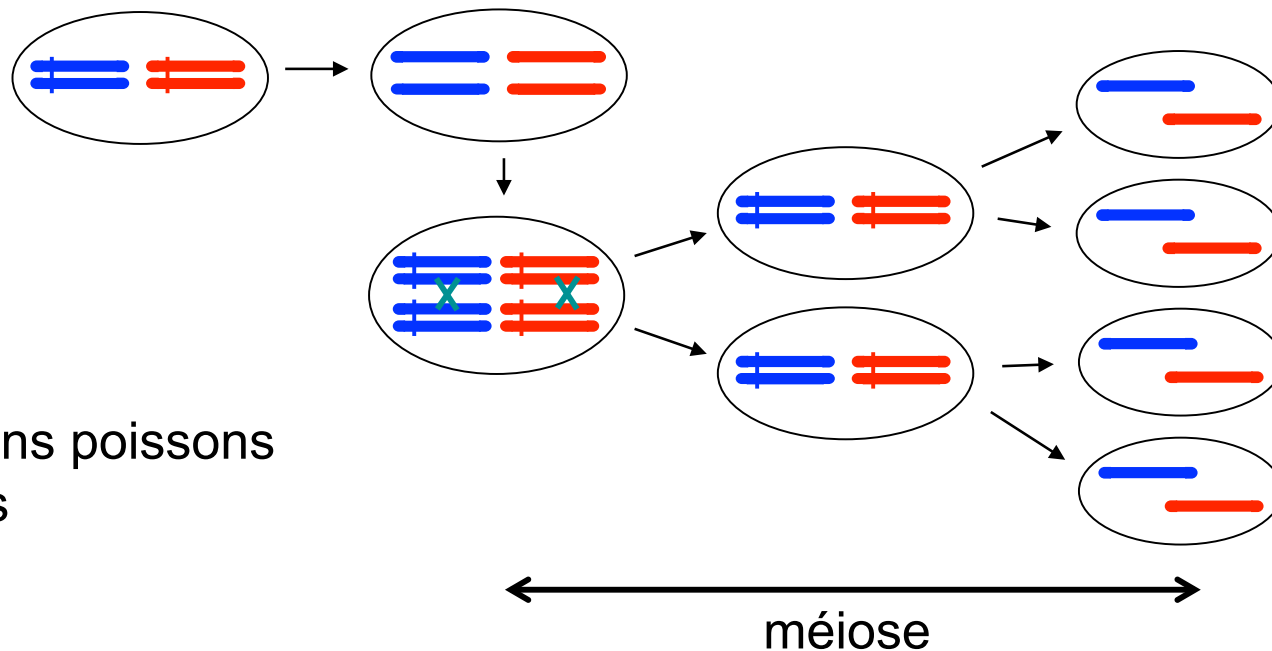
- remplacement méiose par mitose

# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

En général, des mécanismes permettent de restaurer la diploïdie

- remplacement méiose par mitose
- **endomitose**



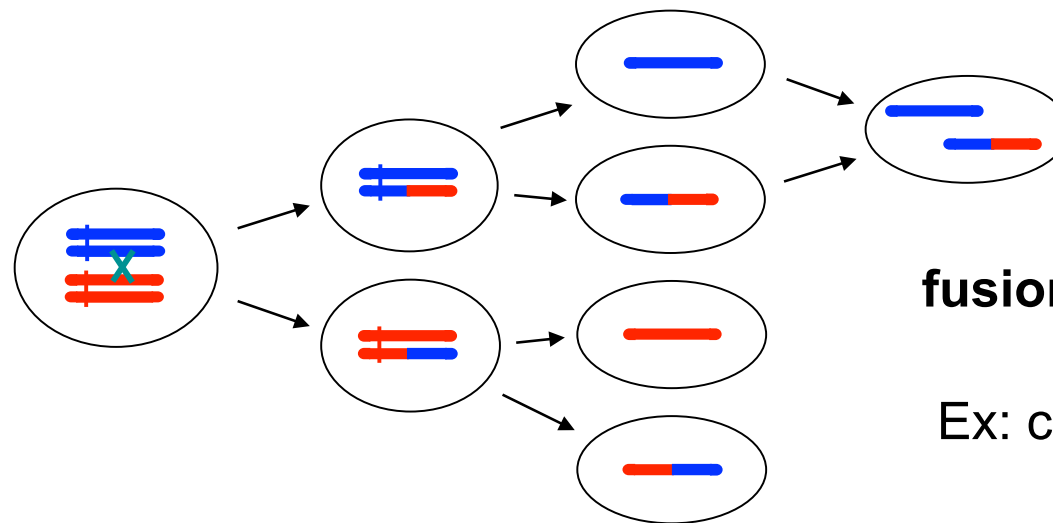
Ex: certains poissons  
et lézards

# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

En général, des mécanismes permettent de restaurer la diploïdie

- remplacement méiose par mitose
- **endomitose**
- **automixie** : fusion des produits de méiose



**fusion terminale**

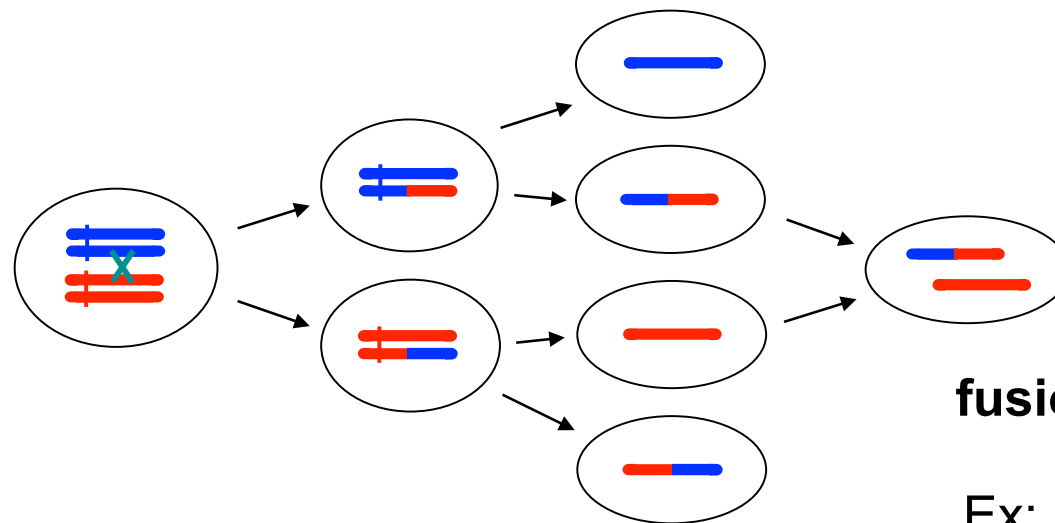
Ex: certaines mites

# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

En général, des mécanismes permettent de restaurer la diploïdie

- remplacement méiose par mitose
- **endomitose**
- **automixie** : fusion des produits de méiose



**fusion centrale**

Ex: lépidoptères,  
artémies



# La reproduction asexuée

**Parthénogénèse:** développement d'un gamète femelle sans fécondation

En général, des mécanismes permettent de restaurer la diploïdie

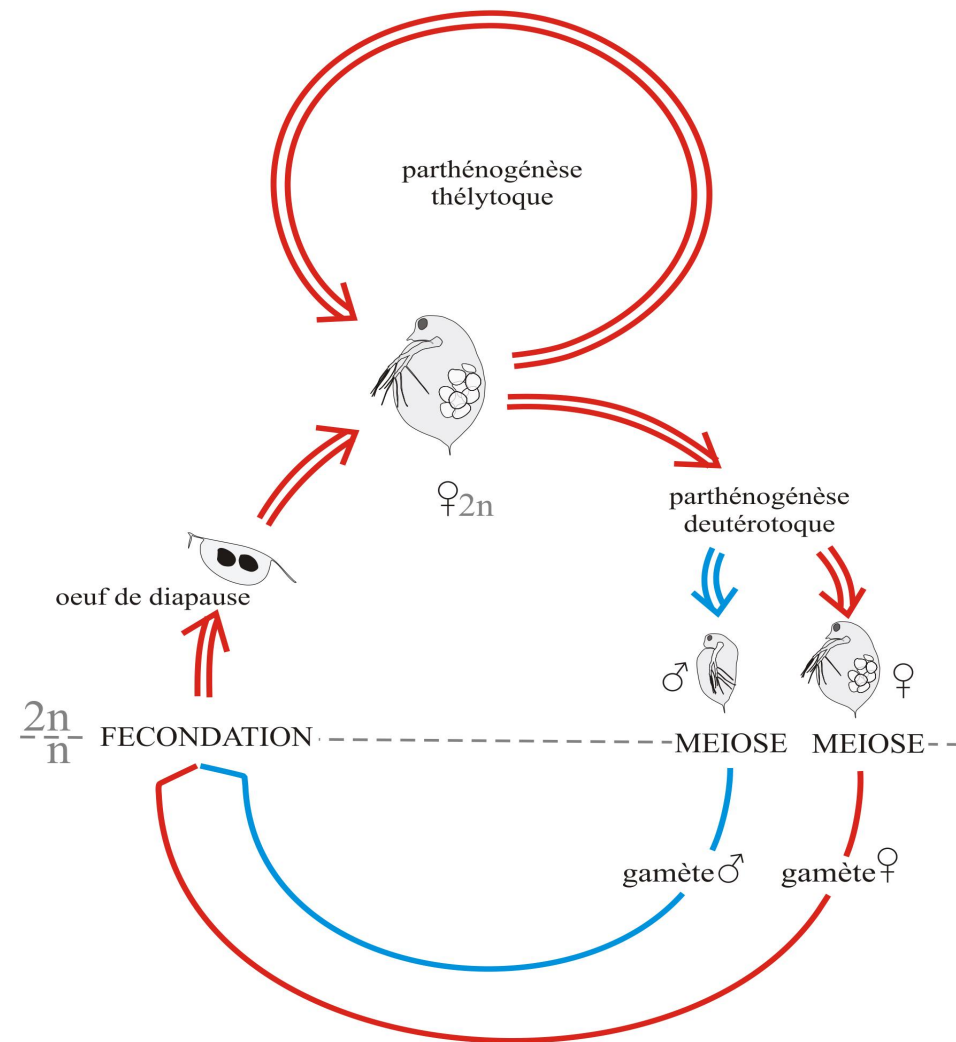
- remplacement méiose par mitose
- **endomitose**
- **automixie** : fusion des produits de méiose
- diploïdisation après méiose

Ex: certaines algues

# La reproduction asexuée

## Parthénogénèse cyclique:

ex: daphnies, pucerons, rotifères...



# La reproduction asexuée

Dans certaines espèces, le sexe semble avoir disparu

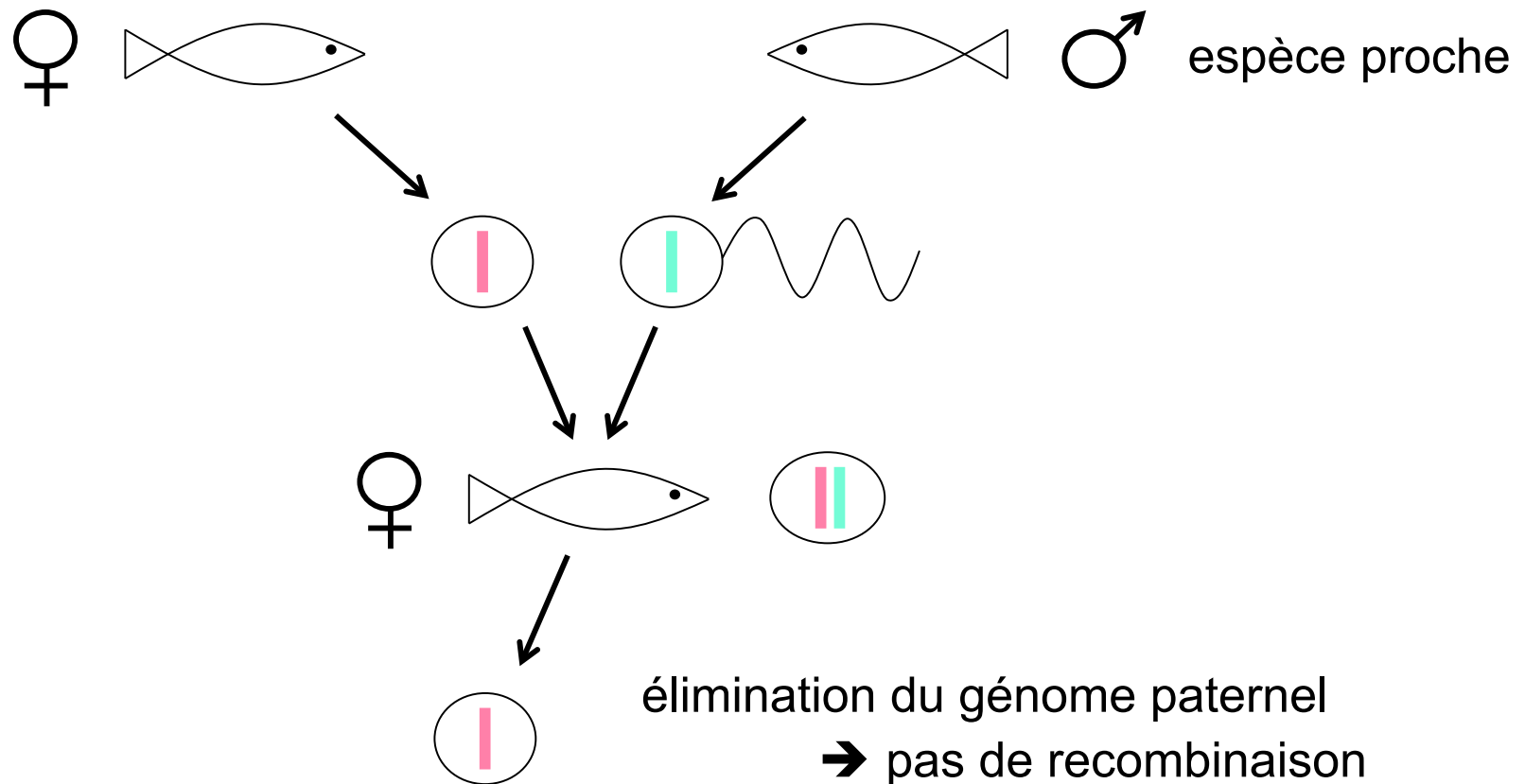
**Ex:** *Cnemidophorus* (lézards à queue en fouet) : femelles parthénogénétiques



# La reproduction asexuée

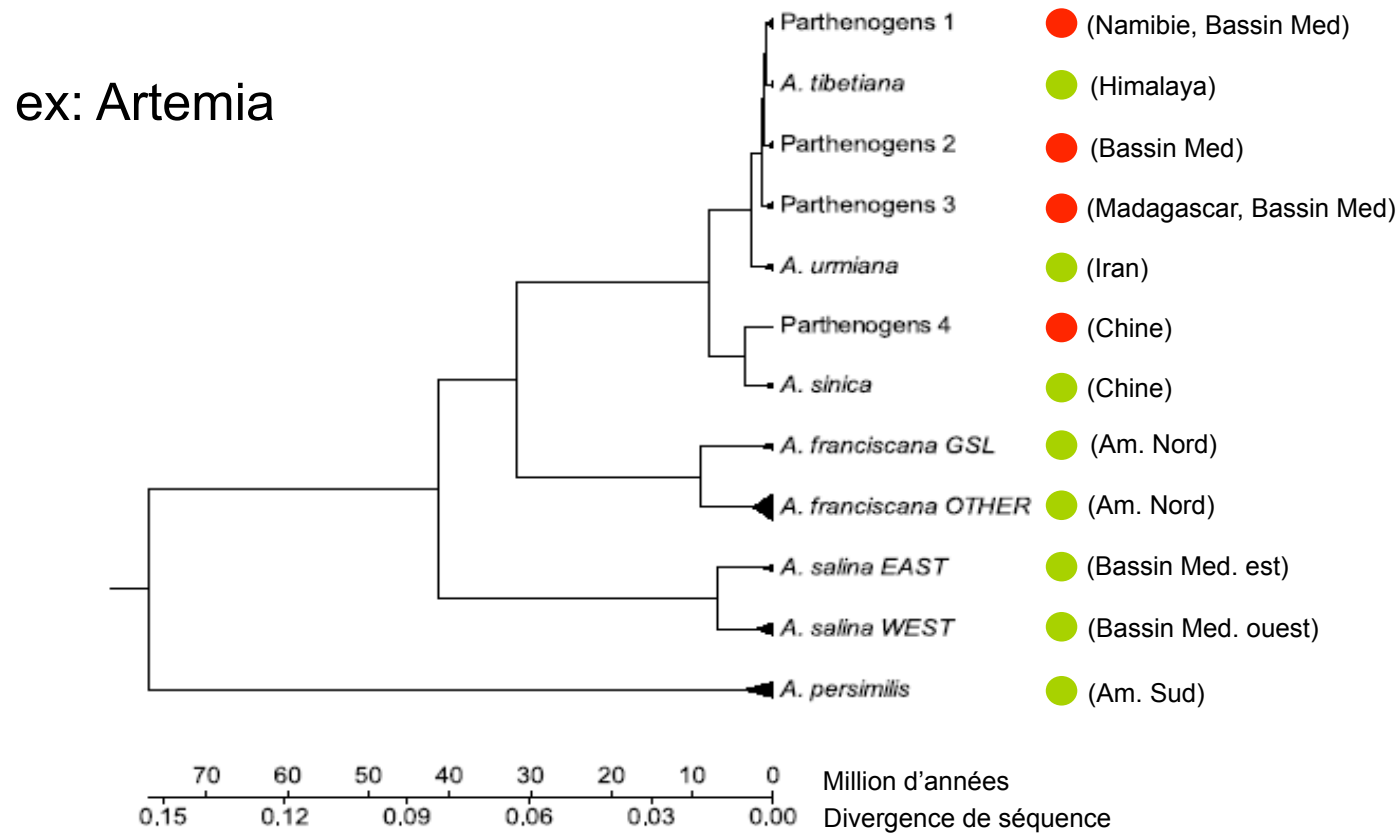
Dans certaines espèces, le sexe semble avoir disparu

**Ex: Poeciliopsis : hybridogénèse**



# La reproduction asexuée

Les espèces asexuées sont rares, et généralement récentes :



Baxevanis et al 2006

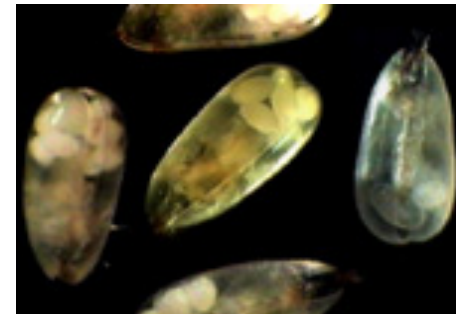
# La reproduction asexuée

**Exceptions** : asexués anciens



Rotifères bdelloïdes: 35-40 My

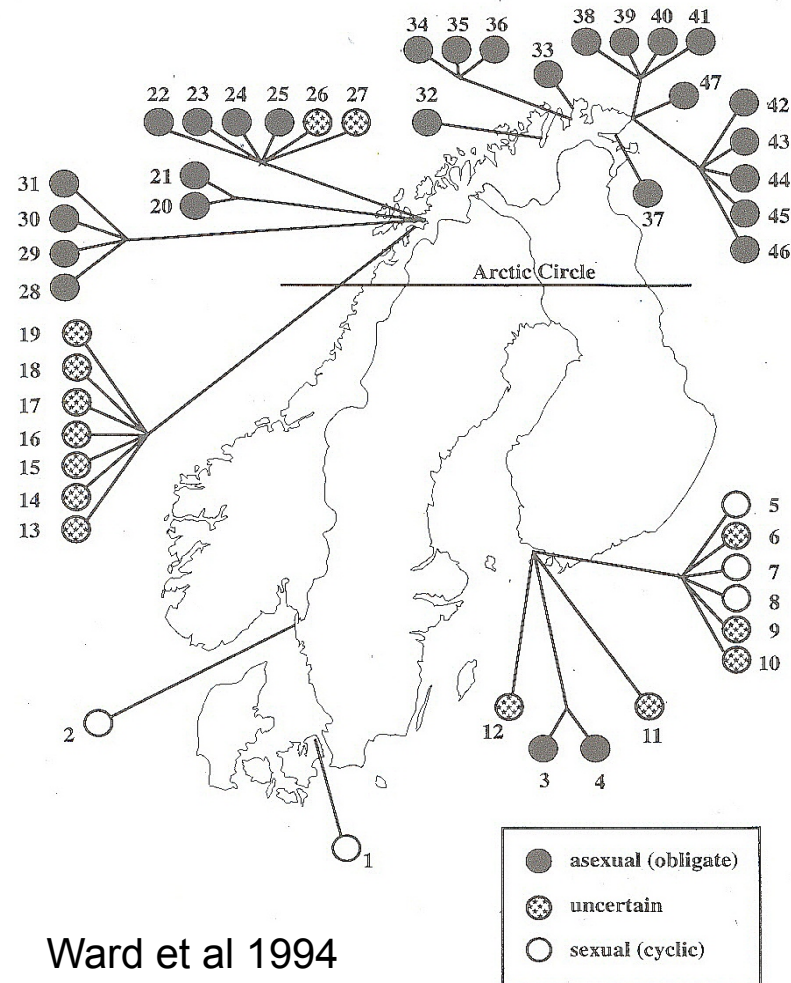
Ostracodes darwinulidés: 80-100 My



# La reproduction asexuée

## La parthénogénèse géographique

ex: *Daphnia pulex*

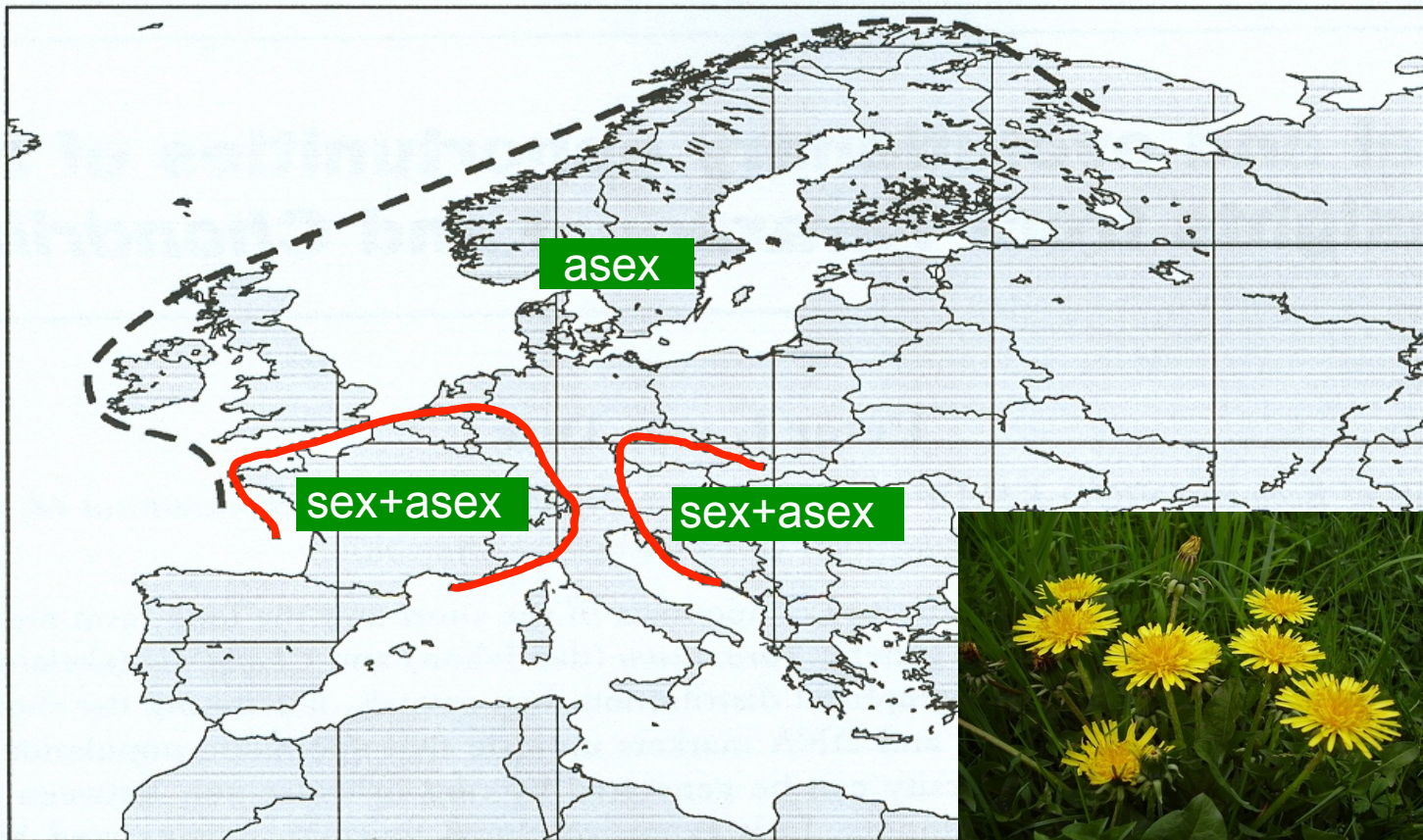


Ward et al 1994

# La reproduction asexuée

## La parthénogénèse géographique

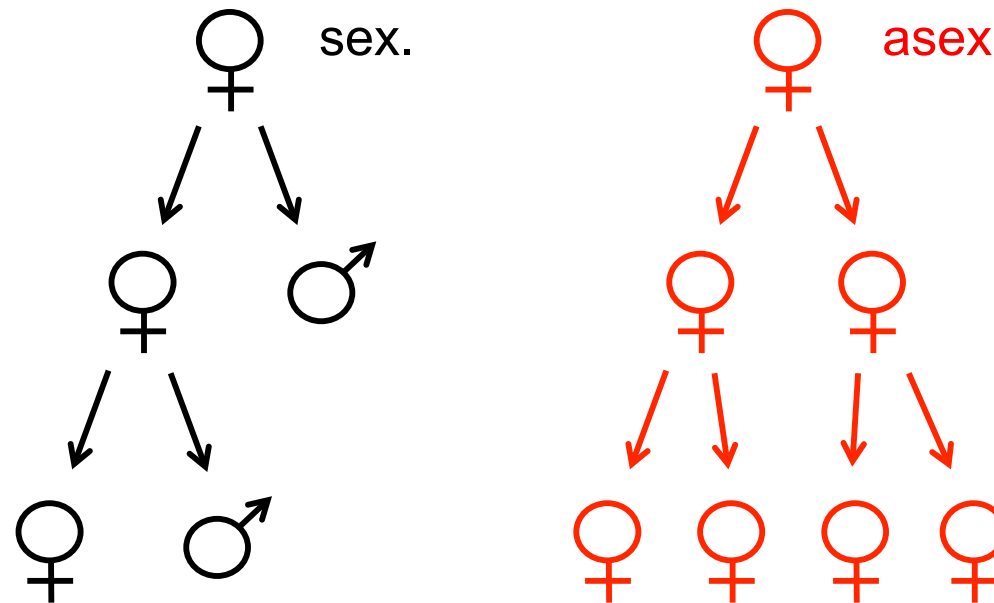
Van Dijk 2003





# Les coûts du sexe

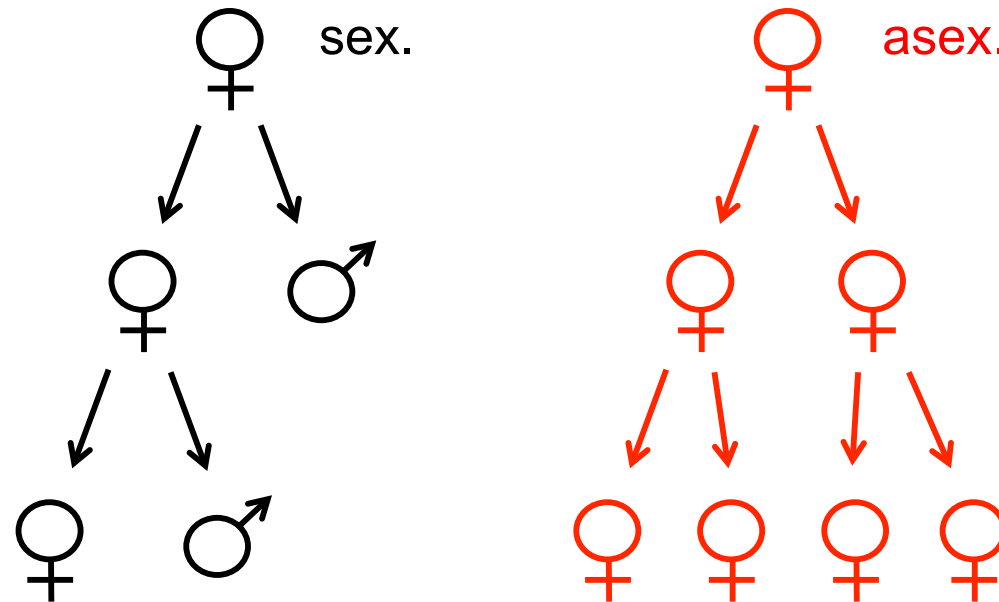
- Coût des mâles / double coût du sexe (Maynard Smith 1971)



→ coût de deux

# Les coûts du sexe

- Coût des mâles / double coût du sexe (Maynard Smith 1971)



**Existe aussi chez les hermaphrodites** (coût de deux quand la moitié des ressources sont utilisées pour produire des gamètes mâles)

# Les coûts du sexe

- Coût des mâles / double coût du sexe
- Coûts associés à la recherche d'un partenaire
- Destruction de combinaisons génétiques avantageuses
- Transmission de pathogènes + éléments génétiques égoïstes
- Conflits mâle - femelle
- ...

**Avantage du sexe ?**

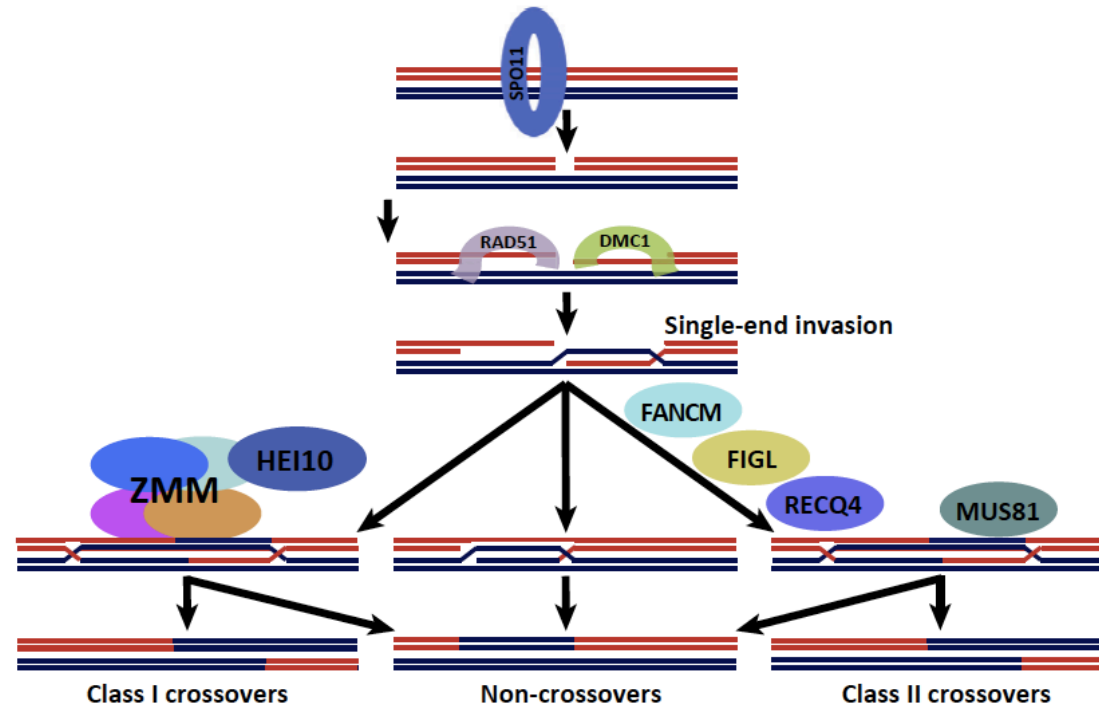
# Pourquoi le sexe ?

## Différents types d'hypothèses:

- en termes d'avantages directs associés à la recombinaison
  - le sexe pour réparer l'ADN
- en termes d'avantages indirects
  - le sexe pour produire de la diversité génétique
  - échelle de temps ?

# Le sexe pour réparer l'ADN ?

Recombinaison et réparation des cassures double-brin:



**Bernstein et al 1985:** le sexe est bénéfique car il permet de réparer l'ADN pendant la méiose

# Le sexe pour réparer l'ADN ?

Recombinaison et réparation des cassures double-brin:

**Bernstein et al 1985:** le sexe est bénéfique car il permet de réparer l'ADN pendant la méiose

**Pb:** la diploïdie suffit

génération active de cassures double-brin pendant la méiose

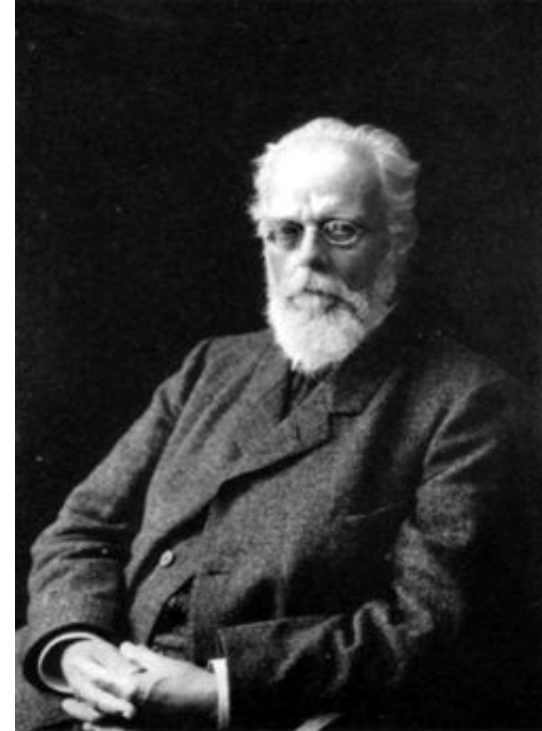
Rôle dans l'évolution initiale de la recombinaison ?

# Sexe et diversité génétique

**August Weismann (1889):**

"Sexual reproduction can also increase the differences between individuals... Such differences afford the material by means of which natural selection is able to increase or weaken each character according to the needs of the species."

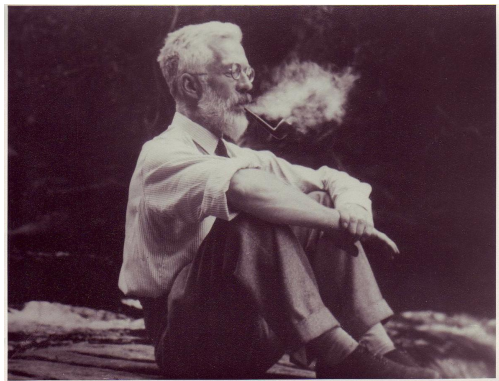
Argument de sélection de groupe (sélection au niveau de l'espèce)



# Sexe et diversité génétique

**Fisher (1930), Muller (1932):**

le sexe permet de combiner les mutations avantageuses



EVOLUTIONARY SPREAD OF  
ADVANTAGEOUS MUTATIONS  
IN ASEQUAL REPRODUCTION; IN SEXUAL REPRODUCTION

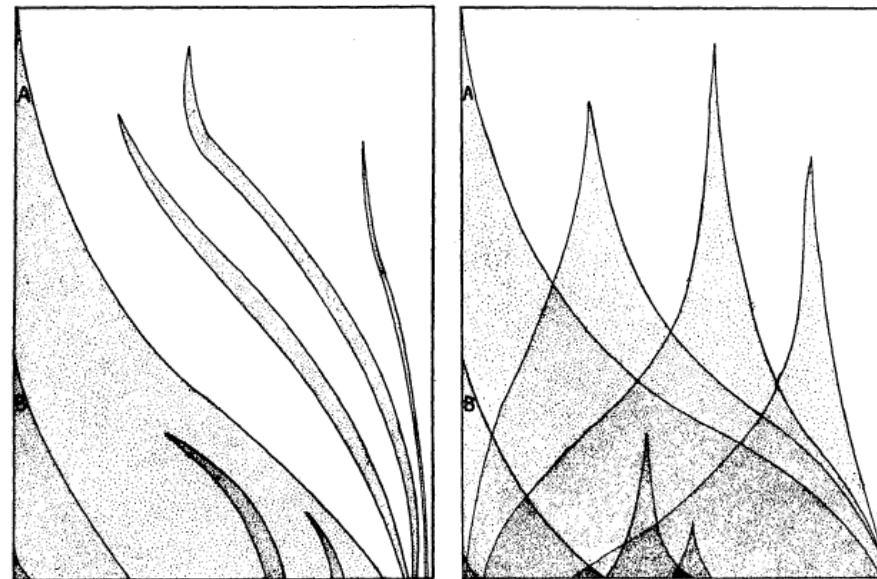


DIAGRAM 1. Showing the method of spreading of advantageous mutations in asexual and sexual organisms, respectively. Time is here the ver-

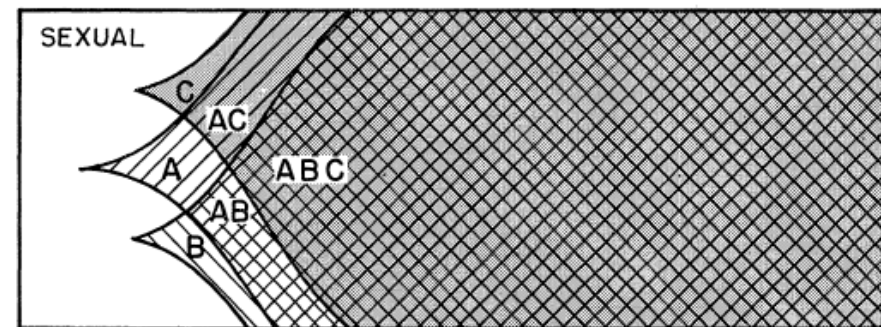
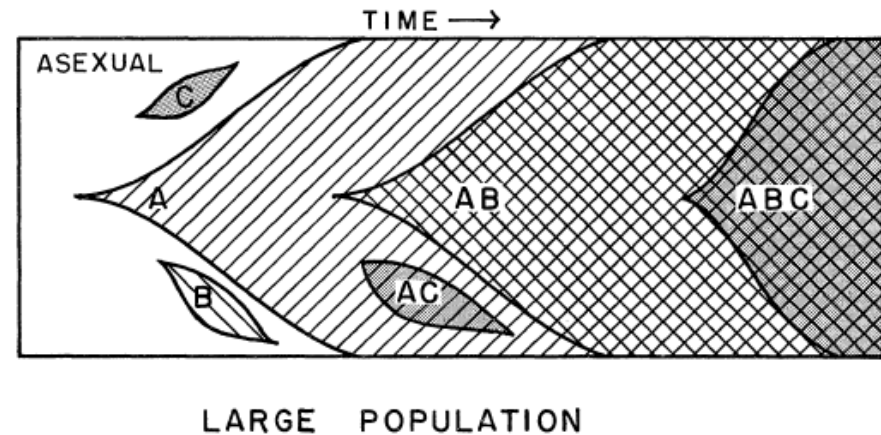
(Muller 1932)



# Sexe et diversité génétique

**Crow & Kimura (1965):**

le sexe augmente le taux d'incorporation des mutations avantageuses  
(modèle stochastique)



# Sexe et diversité génétique

**Maynard Smith (1968):**

allèles délétères devenant avantageux après un changement d'environnement:

→ le sexe n'a pas d'effet sur la vitesse d'adaptation



Genotype	$ab$	$Ab$	$aB$	$AB$
Fitness	1	$1 - H$	$1 - h$	$(1 - H)(1 - h)$
Equilibrium frequency	$P_{ab}$	$P_{Ab}$	$P_{aB}$	$P_{AB}$

Genotype	$ab$	$Ab$	$aB$	$AB$
Fitness	1	$(1 + K)$	$(1 + k)$	$(1 + K)(1 + k)$

# Sexe et diversité génétique

**Maynard Smith (1968):**

allèles délétères devenant avantageux après un changement d'environnement:

→ le sexe n'a pas d'effet sur la vitesse d'adaptation

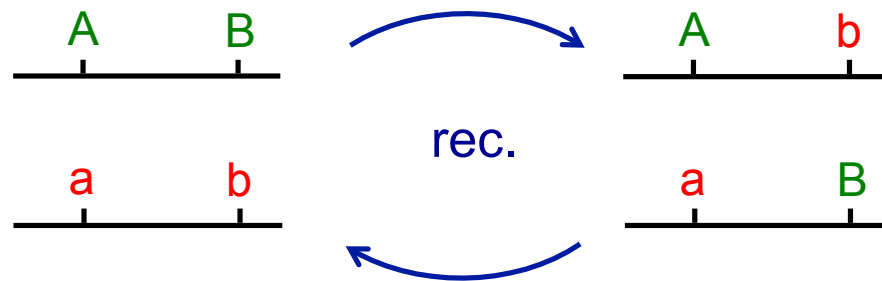


**Felsenstein (1974):**

Maynard Smith: modèle déterministe (population infinie).  
En population finie, la stochasticité génère des associations entre locus (déséquilibres de liaison): c'est l'effet Hill-Robertson.

# Déséquilibre de liaison

La recombinaison n'a d'effet que chez les doubles hétérozygotes:



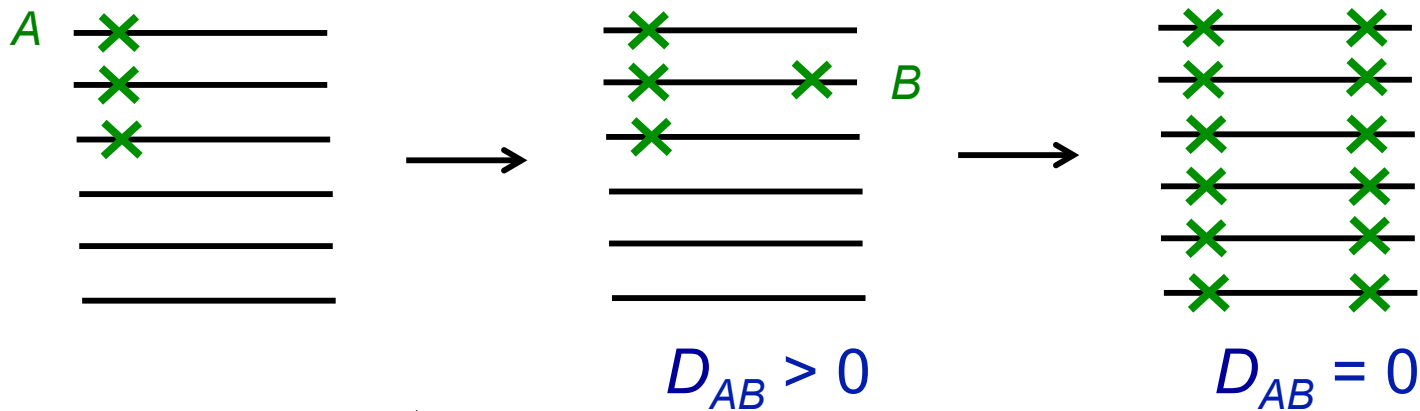
La recombinaison érode le déséquilibre de liaison  $D_{AB}$ :

$$D_{AB} = \text{freq}(AB)\text{freq}(ab) - \text{freq}(Ab)\text{freq}(aB)$$

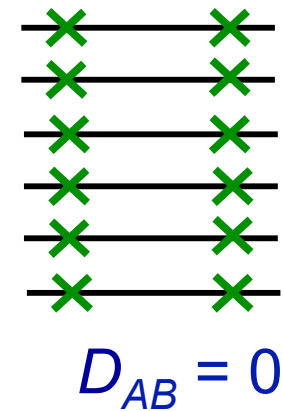
$$D_{AB}' = (1 - r_{AB})D_{AB}$$

# L'effet Hill-Robertson

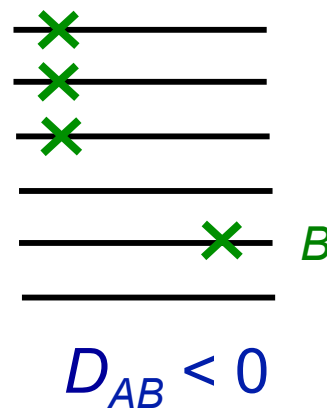
A, B allèles avantageux



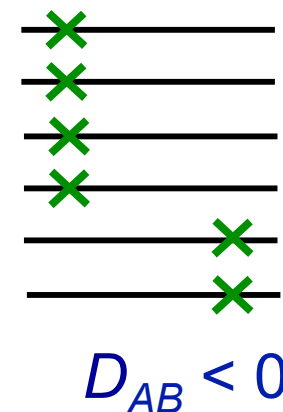
$$D_{AB} > 0$$



$$D_{AB} = 0$$



$$D_{AB} < 0$$



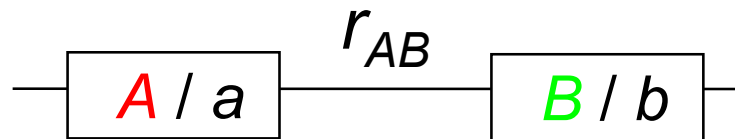
$$D_{AB} < 0$$



en moyenne,  $D_{AB} < 0$  (Hill & Robertson 1966)

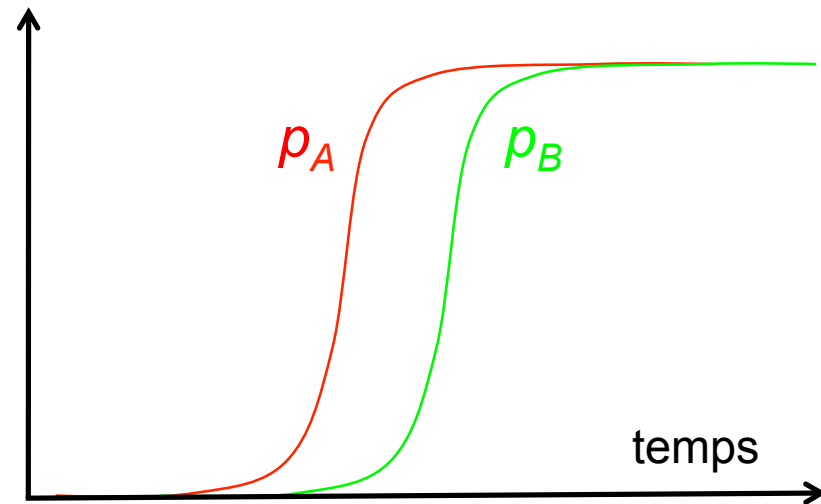
# L'effet Hill-Robertson

**Barton (1995):** interférence entre mutations avantageuses:



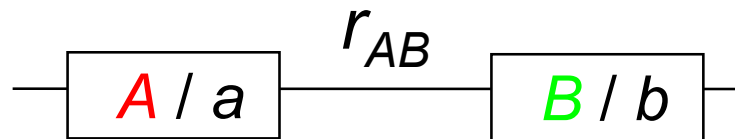
**Fitness:**

$a b$	1
$A b$	$1 + s_A$
$a B$	$1 + s_B$
$A B$	$(1 + s_A)(1 + s_B)$



# L'effet Hill-Robertson

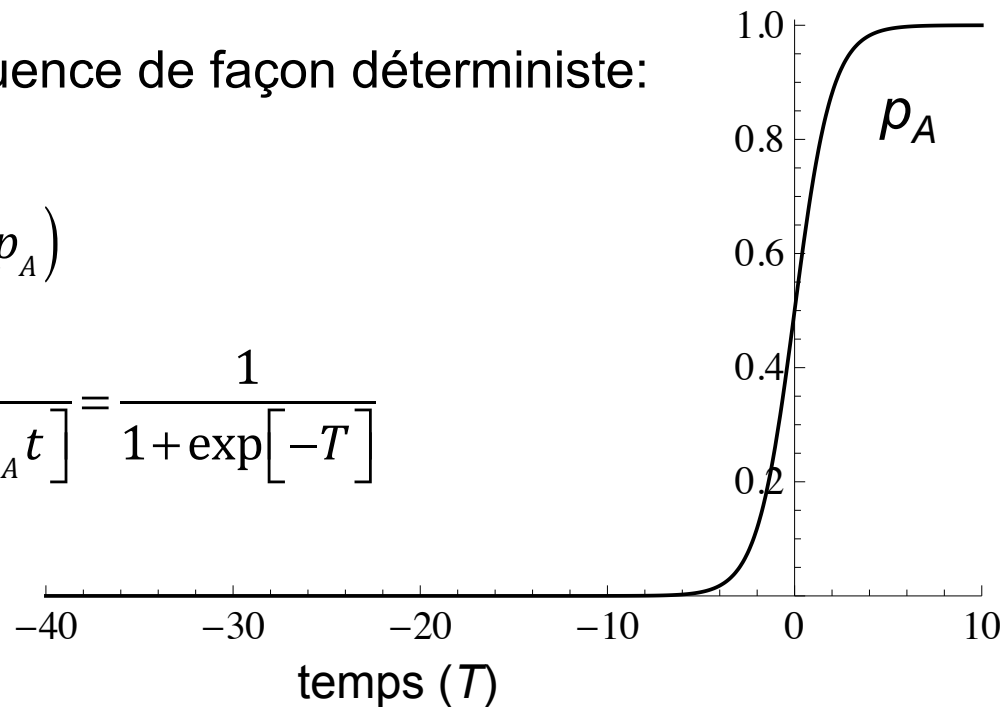
**Barton** (1995): interférence entre mutations avantageuses:



A augmente en fréquence de façon déterministe:

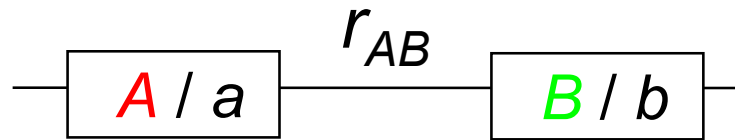
$$\frac{dp_A}{dt} \approx s_A p_A (1 - p_A)$$

$$p_A \approx \frac{1}{1 + \exp[-s_A t]} = \frac{1}{1 + \exp[-T]}$$



# L'effet Hill-Robertson

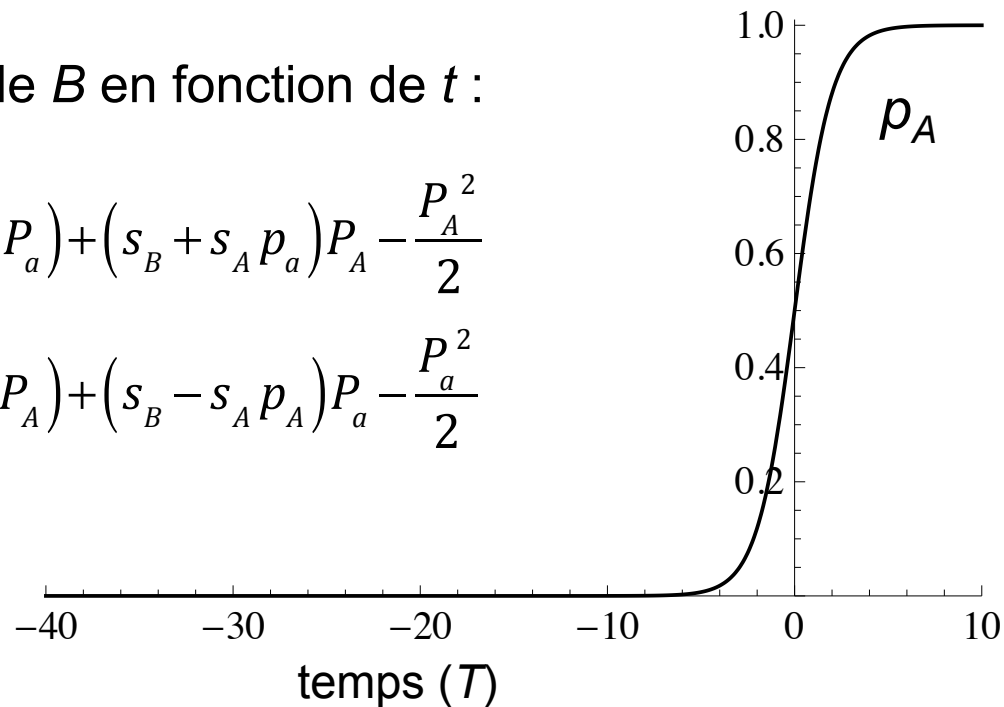
**Barton (1995):** interférence entre mutations avantageuses:



Prob. de fixation de  $B$  en fonction de  $t$  :

$$-\frac{\partial P_A}{\partial t} = -r_{AB} p_a (P_A - P_a) + (s_B + s_A p_a) P_A - \frac{P_A^2}{2}$$

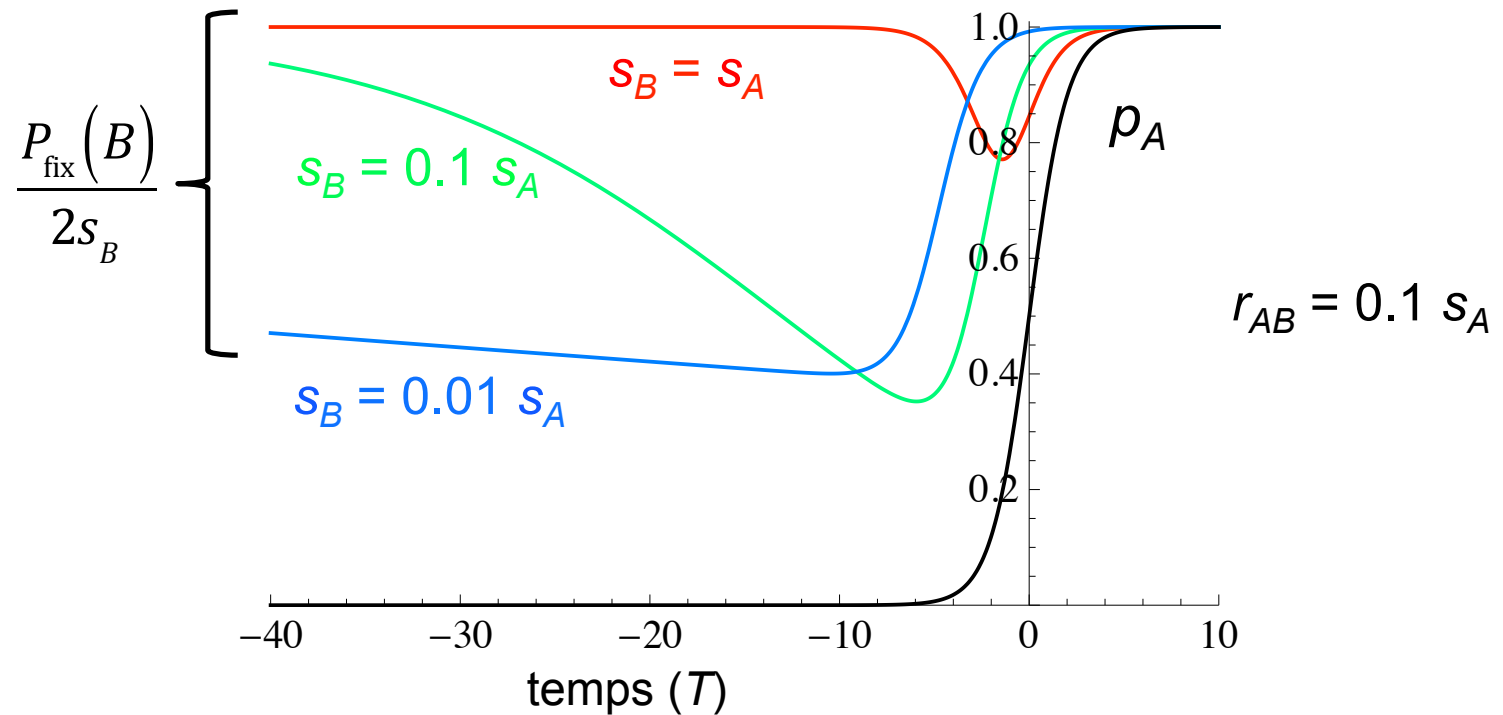
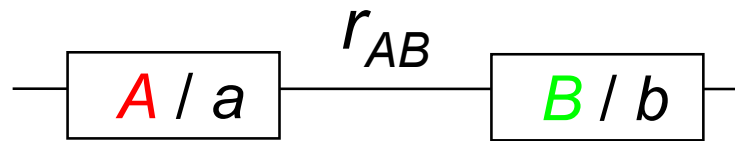
$$-\frac{\partial P_a}{\partial t} = -r_{AB} P_A (P_a - P_A) + (s_B - s_A p_A) P_a - \frac{P_a^2}{2}$$





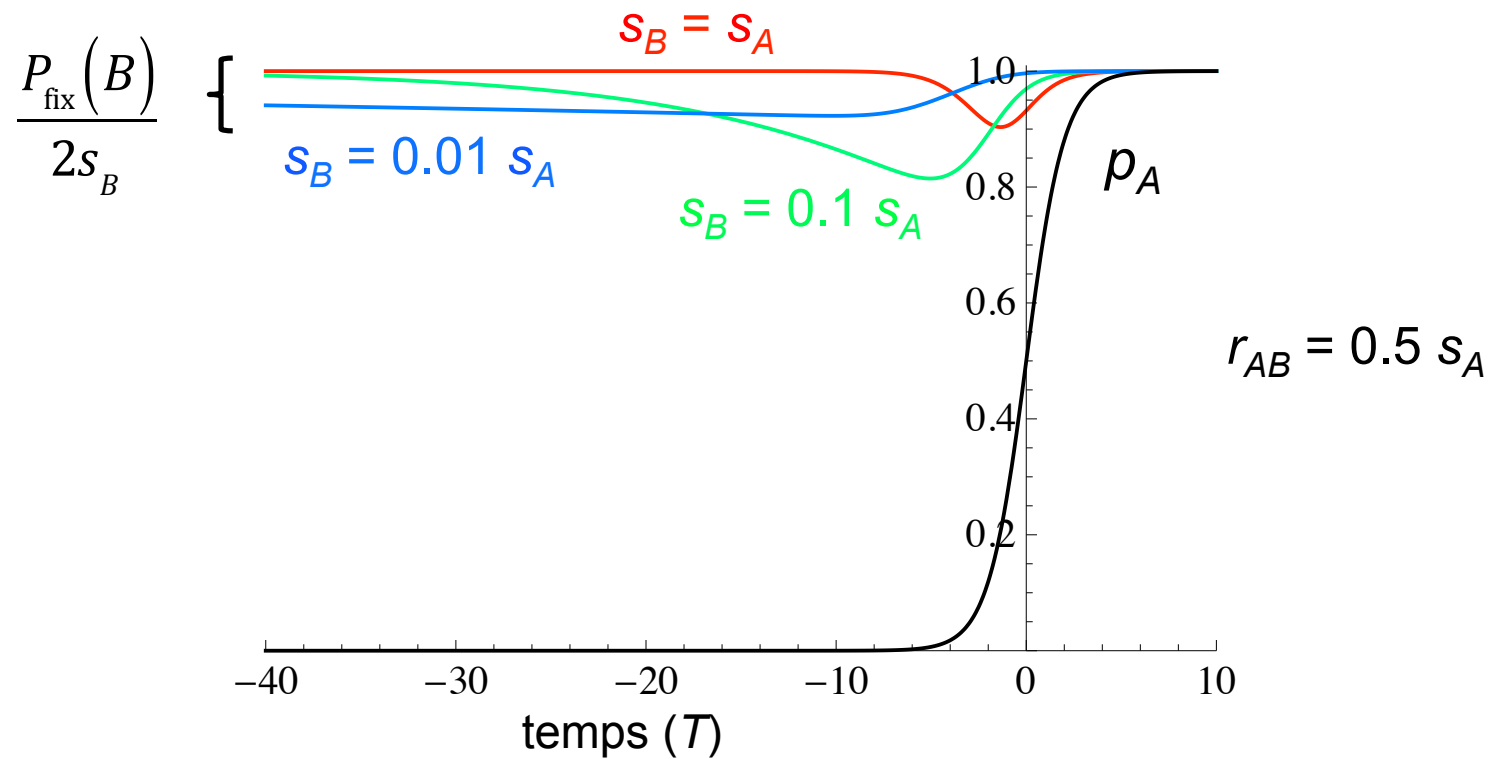
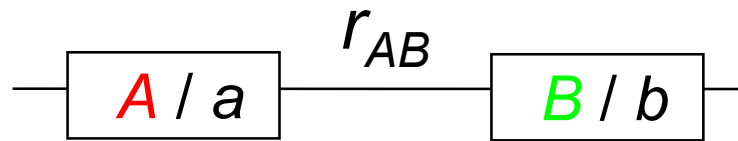
# L'effet Hill-Robertson

Barton (1995): interférence entre mutations avantageuses:



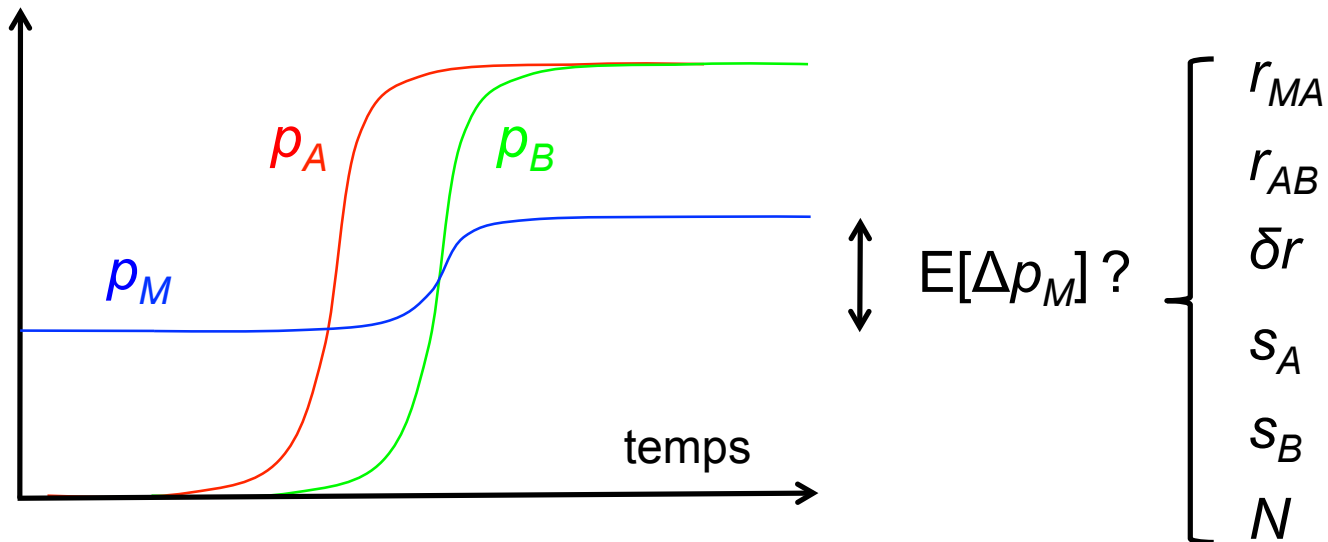
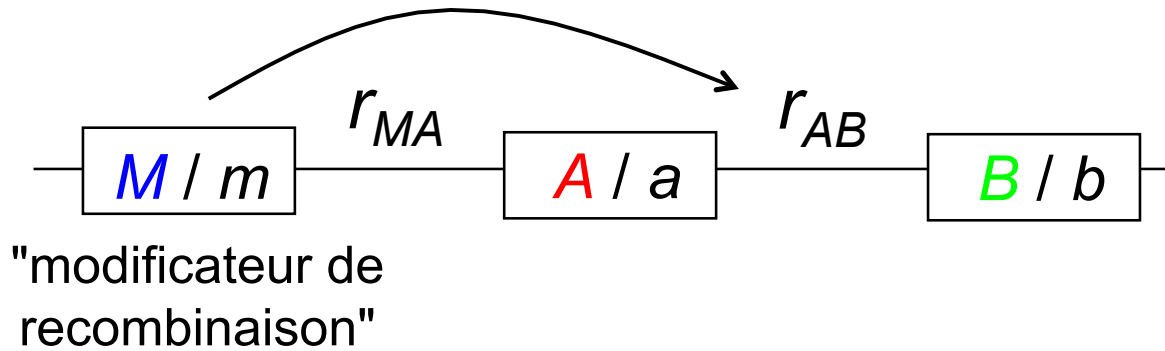
# L'effet Hill-Robertson

Barton (1995): interférence entre mutations avantageuses:



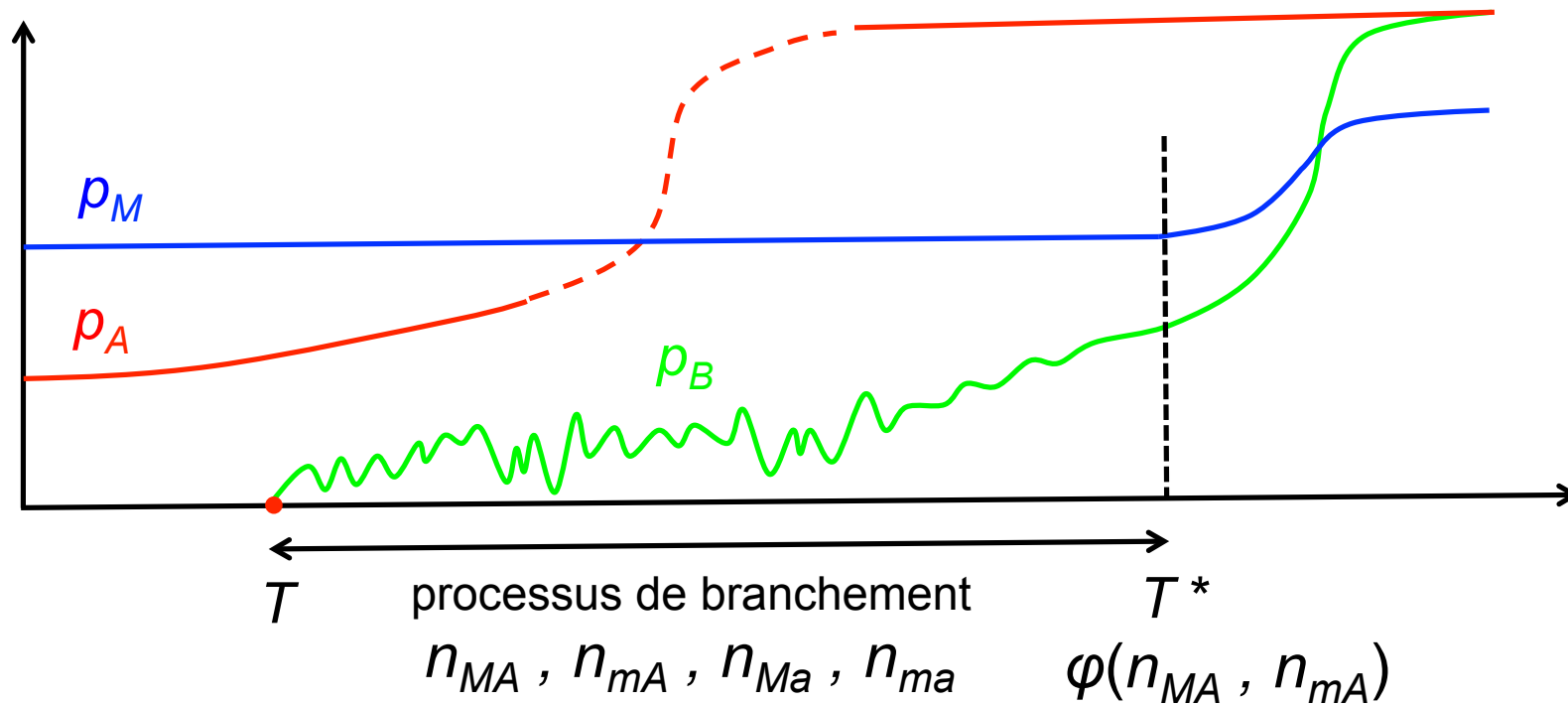
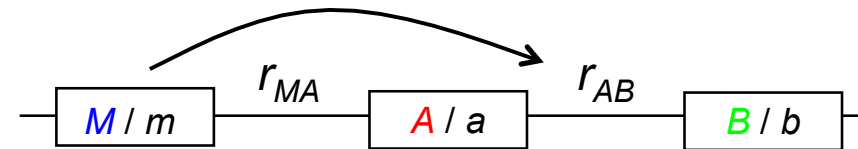
# L'effet Hill-Robertson

Sélection pour la recombinaison:



# L'effet Hill-Robertson

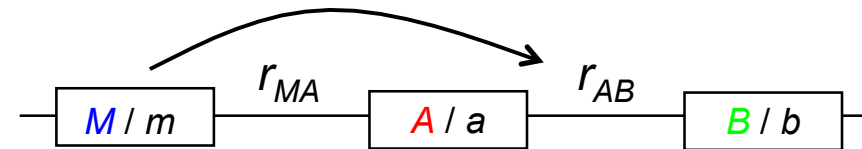
Sélection pour la recombinaison:



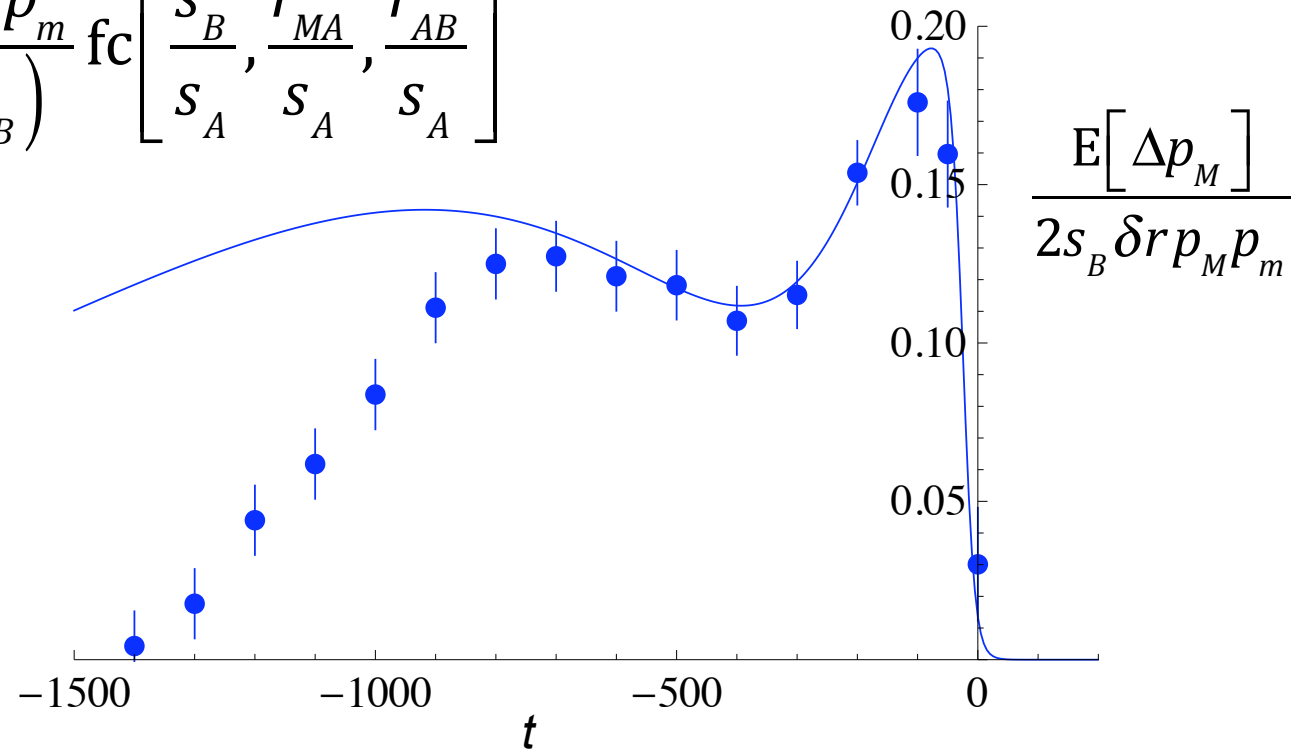
(R & Barton 2006)

# L'effet Hill-Robertson

Sélection pour la recombinaison:



$$E[\Delta p_M] \approx \frac{s_B \delta r p_M p_m}{\ln(N s_B)} \text{fc} \left[ \frac{s_B}{s_A}, \frac{r_{MA}}{s_A}, \frac{r_{AB}}{s_A} \right]$$



(R & Barton 2006)

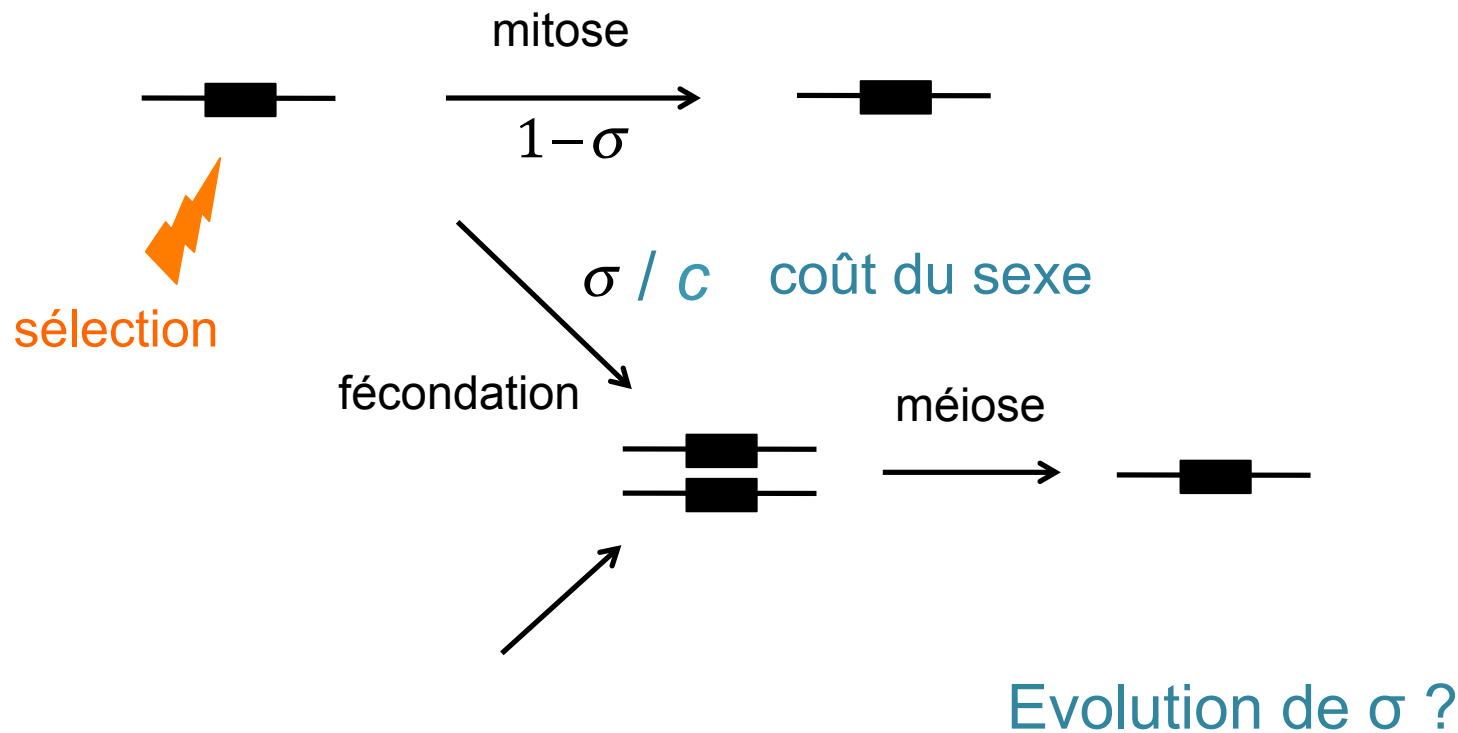
# L'effet Hill-Robertson

L'effet Hill-Robertson génère également des déséquilibres de liaison négatifs entre **mutations délétères**, réduisant l'efficacité de la sélection et favorisant la recombinaison.

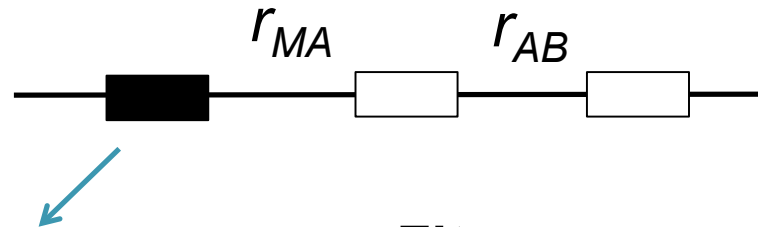
(e.g., Barton & Otto 2005, Keightley & Otto 2006)

# L'effet Hill-Robertson

Evolution de l'investissement dans la reproduction sexuée :



# L'effet Hill-Robertson



locus modificateur

$$m : \sigma$$

$$M : \sigma + \delta\sigma$$

$N$  : taille de population

**Fitness:**

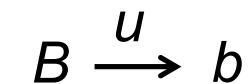
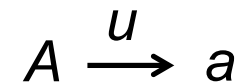
$$A B \quad 1$$

$$a B \quad 1 - s$$

$$A b \quad 1 - s$$

$$a b \quad (1 - s)^2$$

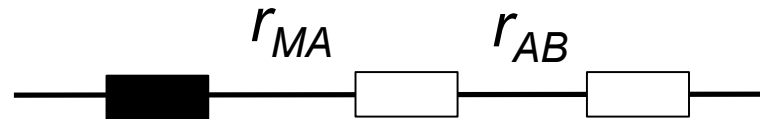
mutation:



"taux de recombinaison effectif" :  $\rho_{MA} = \sigma r_{MA}$ ,  $\rho_{AB} = \sigma r_{AB}$



# L'effet Hill-Robertson



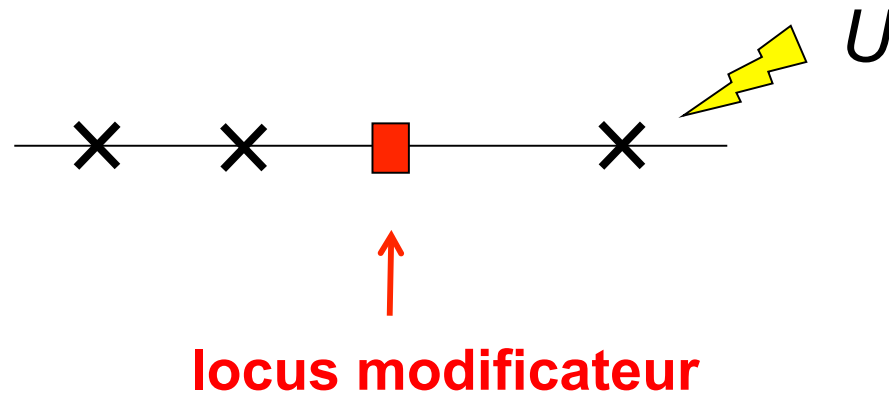
Déséquilibre de liaison moyen entre allèles délétères :

$$\langle D_{AB} \rangle \approx - \frac{2u^2}{N(\rho_{AB} + 2s)^2(\rho_{AB} + 3s)}$$

→ calcul de  $\langle \Delta p_M \rangle$  (espérance du changement de fréquence de  $M$ )

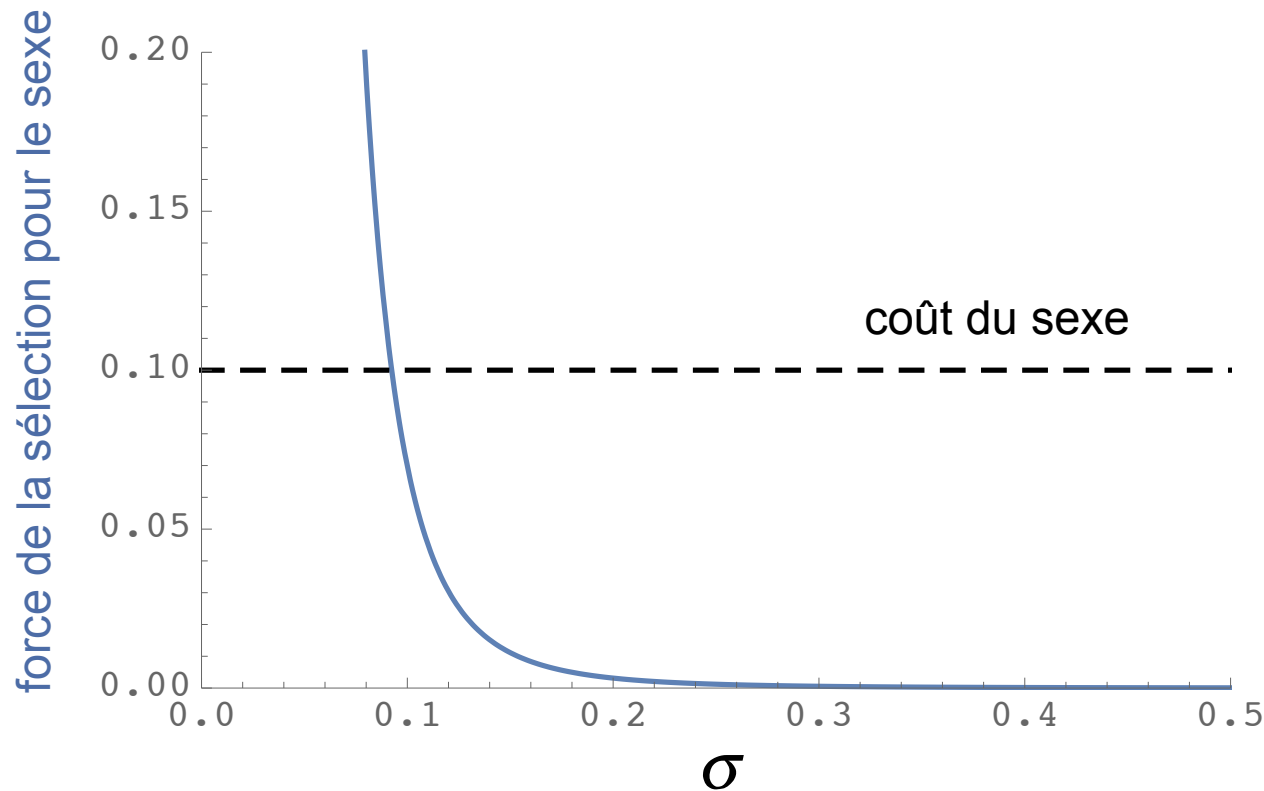
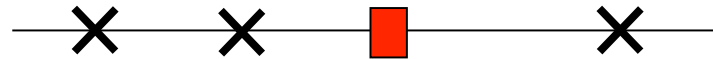
# L'effet Hill-Robertson

Extrapolation au cas d'un génome linéaire de longueur de carte  $R$  :



# L'effet Hill-Robertson

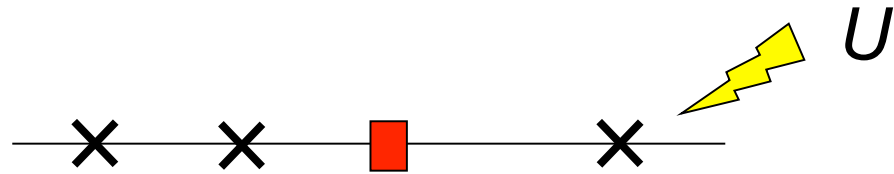
Extrapolation au cas d'un génome linéaire de longueur de carte  $R$  :



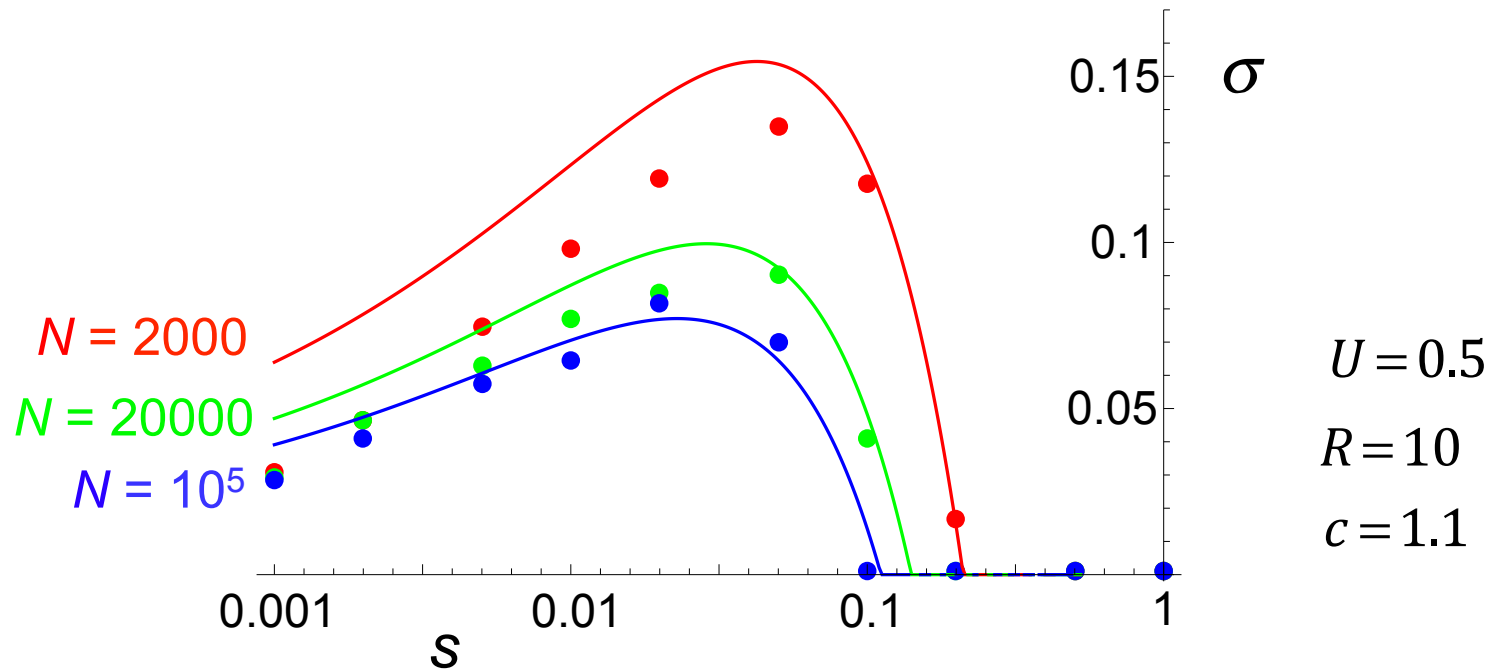
$U = 0.5$   
 $s = 0.05$   
 $N = 20,000$   
 $c = 1.1$

(R 2014)

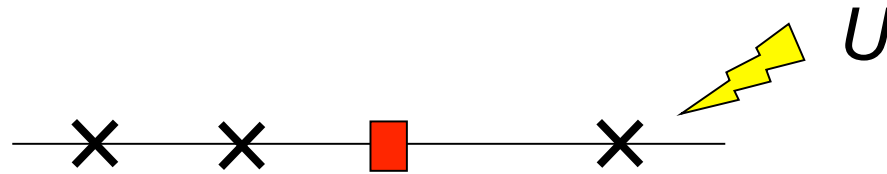
# L'effet Hill-Robertson



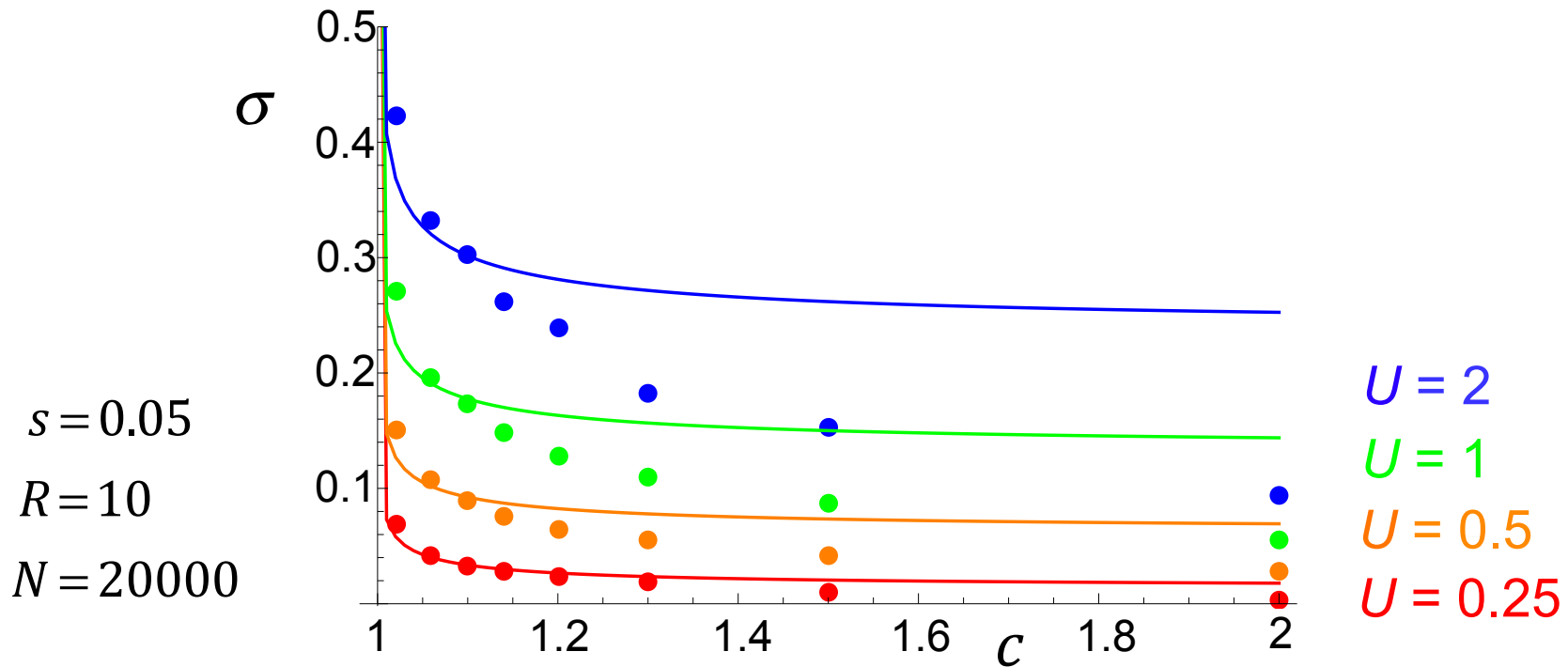
Taux de sexe à l'équilibre :



# L'effet Hill-Robertson



Taux de sexe à l'équilibre :



# L'effet Hill-Robertson

**Effet Hill-Robertson:** mécanisme simple et général (sélection + stochasticité) favorisant la recombinaison.

Suffisant pour expliquer l'évolution vers des taux de sexe élevés, étant donné les coûts importants associés au sexe?

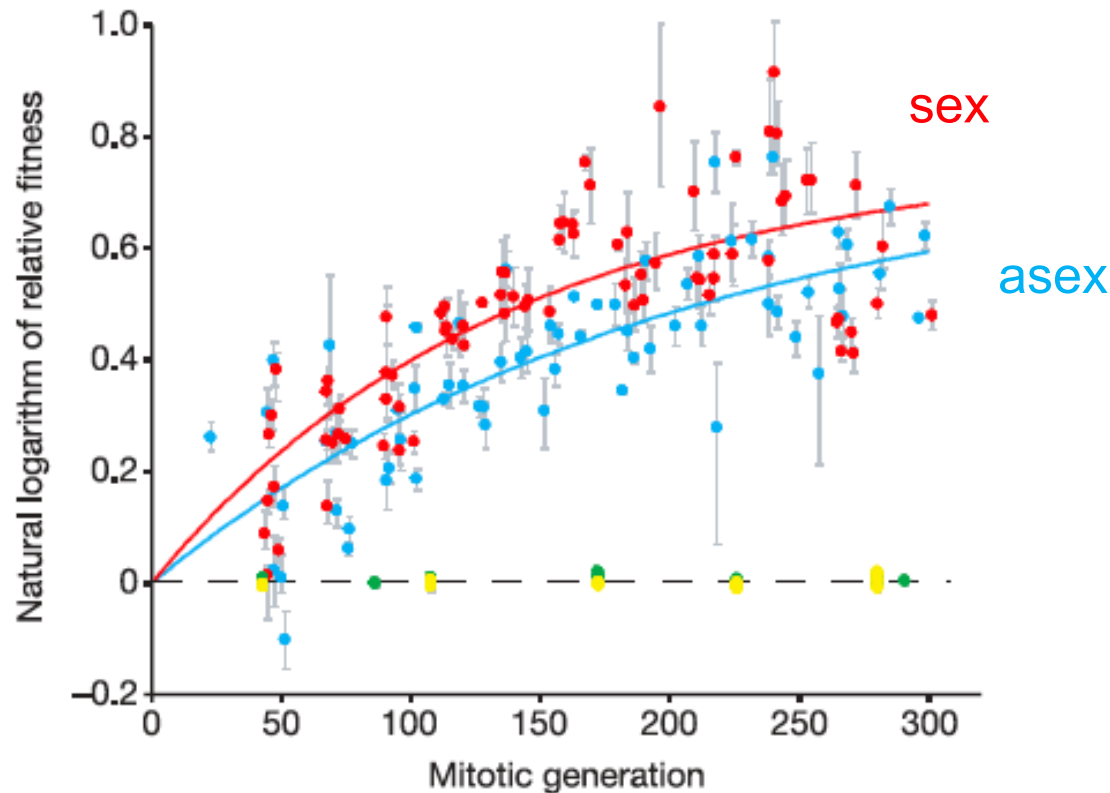
→ sélection fluctuante ?

→ structure spatiale des populations ?

(Martin et al 2006, Hartfield et al 2012)

# Recombinaison et adaptation

**Evolution expérimentale:** comparaison de trajectoires adaptatives de populations sexuées et asexuées

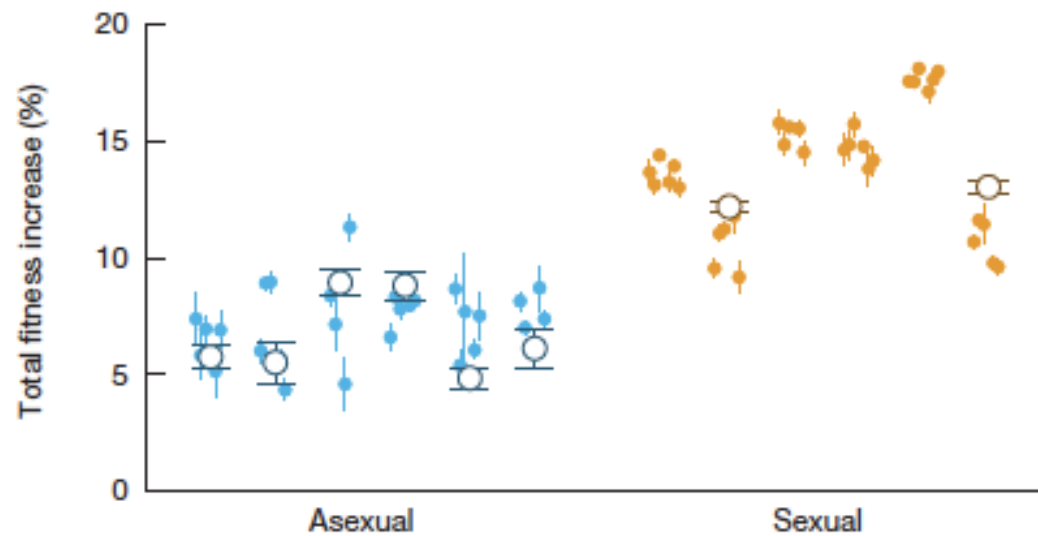


**Goddard et al 2005:**  
*S. cerevisiae*

Le sexe augmente la  
vitesse d'adaptation

# Recombinaison et adaptation

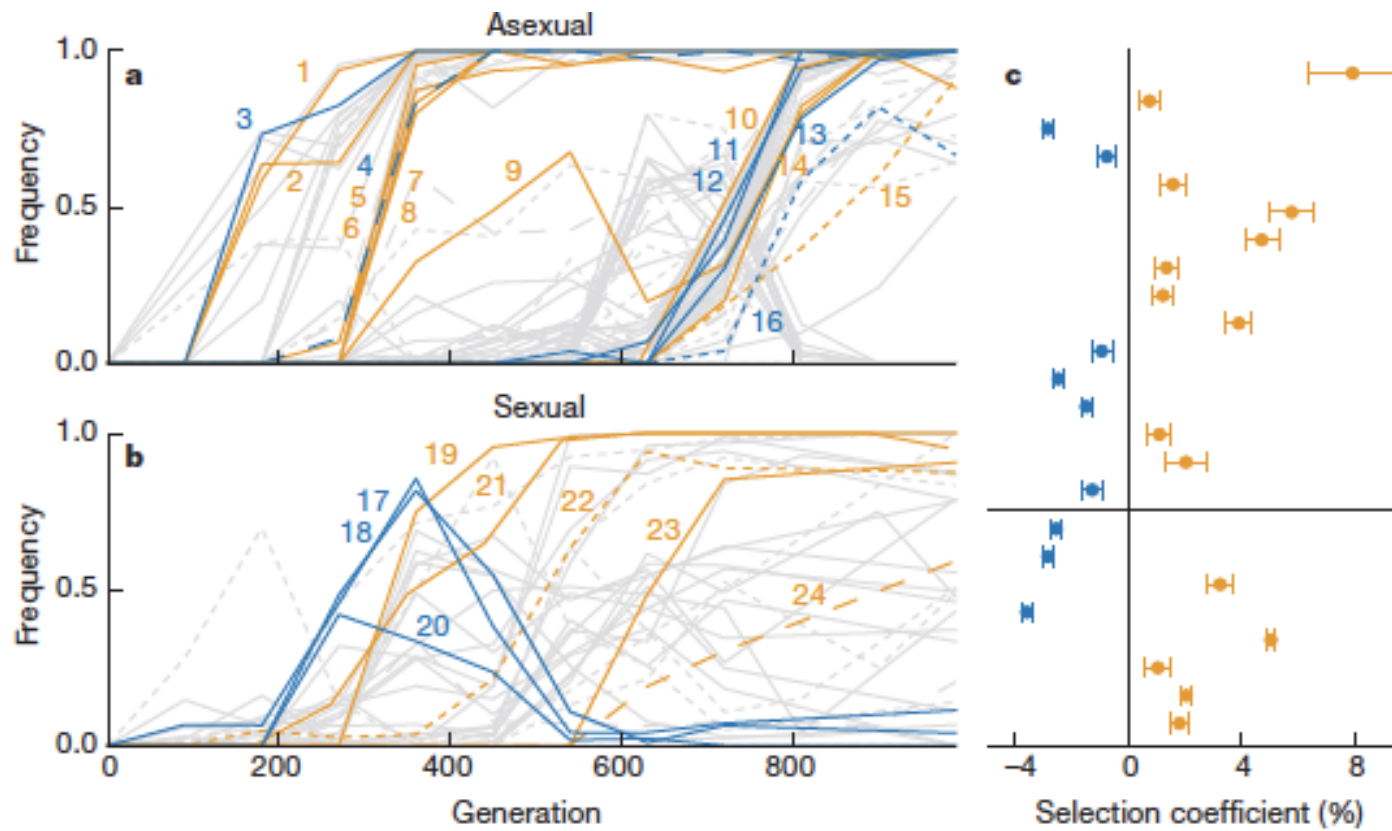
**Evolution expérimentale:** Mc Donald et al 2016, *S. cerevisiae*





# Recombinaison et adaptation

Evolution expérimentale: Mc Donald et al 2016, *S. cerevisiae*



# Recombinaison et adaptation

Evolution de la recombinaison consécutive à la sélection artificielle pour un autre trait: ex: Korol & Iliadi (1994), sélection pour la géotaxie chez la drosophile:

**Table 2** Effect of two-way selection for geotaxis on recombination frequencies (%) in *D. melanogaster*

Line	Segment				
	Chromosome X				
	<i>y-cv</i>	<i>cv-ct</i>	<i>ct-v</i>	<i>v-car</i>	$\Sigma$ ( <i>y-car</i> )
<i>geo</i> <sup>+</sup>	37.95 ± 1.12§	22.31 ± 0.99§	19.98 ± 0.85§	30.07 ± 0.72‡	110.30 ± 1.43§
<i>geo</i> <sup>-</sup>	40.36 ± 1.41§	31.11 ± 0.97§	25.49 ± 0.94§	27.75 ± 1.41†	124.70 ± 1.74§
Control	25.96 ± 1.26	13.16 ± 0.70	11.16 ± 0.61	22.36 ± 1.65	72.64 ± 2.61
	Chromosome 2				
	<i>al-b</i>	<i>b-cn</i>	<i>cn-vg</i>	<i>vg-bw</i>	$\Sigma$ ( <i>al-bw</i> )
<i>geo</i> <sup>+</sup>	44.45 ± 1.89‡	23.66 ± 1.42§	14.95 ± 1.12§	28.76 ± 1.06	111.82 ± 2.62§
<i>geo</i> <sup>-</sup>	33.32 ± 1.83	6.01 ± 1.04	9.68 ± 0.96	33.26 ± 1.59	82.28 ± 2.62
Control	37.18 ± 1.54	6.27 ± 0.94	8.58 ± 0.45	31.50 ± 0.58	83.54 ± 2.09
	Chromosome 3				
	<i>ru-h</i>	<i>h-cu</i>	<i>cu-sr</i>	<i>sr-e</i>	$\Sigma$ ( <i>ru-e</i> )
<i>geo</i> <sup>+</sup>	14.44 ± 0.36	27.05 ± 0.87§	18.67 ± 0.62§	13.60 ± 1.10	73.76 ± 1.41§
<i>geo</i> <sup>-</sup>	13.73 ± 0.64	26.28 ± 0.65§	19.50 ± 0.45§	16.91 ± 0.53§	76.42 ± 1.52§
Control	13.36 ± 0.40	18.85 ± 0.41	14.56 ± 0.60	14.02 ± 0.28	60.79 ± 1.07

# L'épistasie

**Kondrashov (1982):** la reproduction sexuée augmente la fitness moyenne des populations en présence d'effets synergiques entre mutations délétères (voir aussi Kimura & Maruyama 1966)

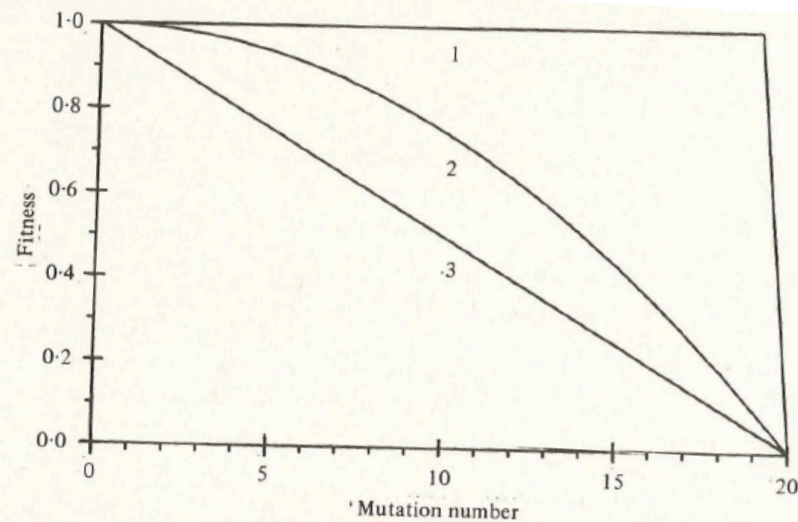


Fig. 1. Fitness of phenotypes with different mutation numbers under threshold (1), intermediate (2) and linear (3) selection with  $k = 20$ .

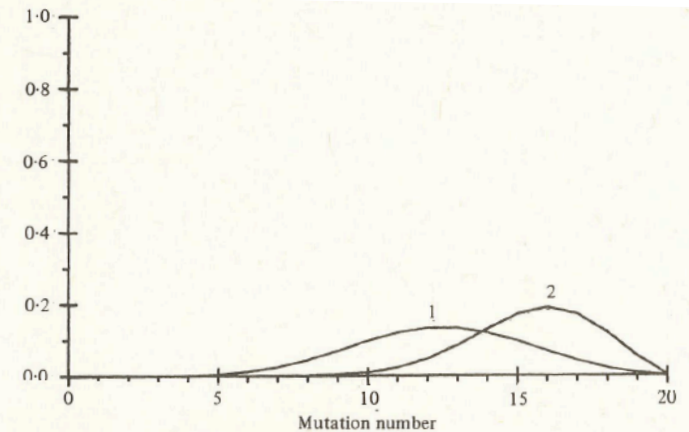


Fig. 2. Distributions of mutation numbers in genome in equilibrium sexual (1) and asexual (2) populations under Fig. 1 linear selection,  $u = 2$ .

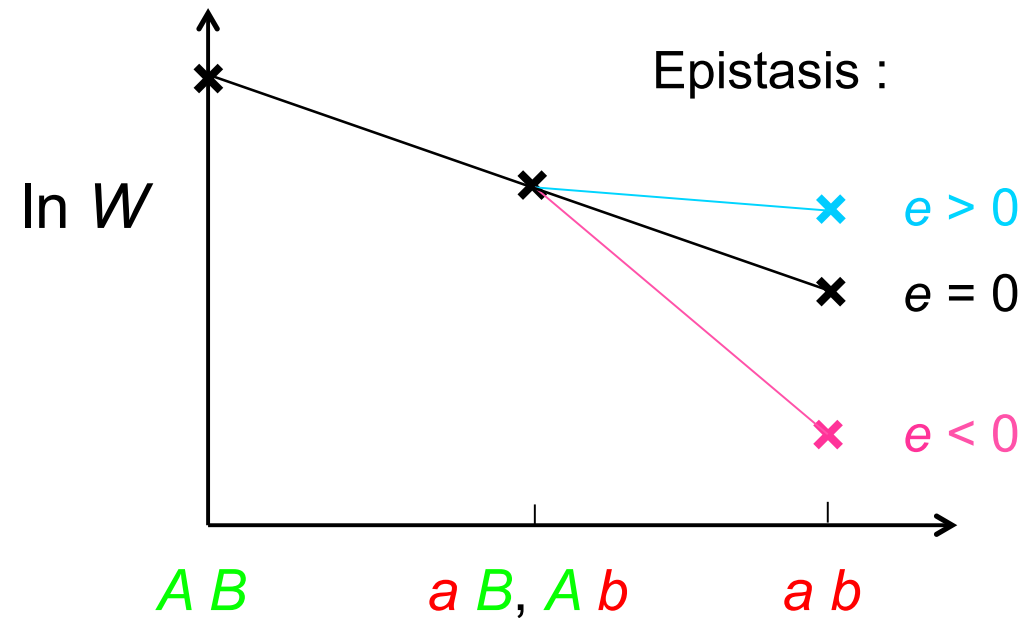
→ "deterministic mutation hypothesis" (Kondrashov 1988)

# L'épistasie

Modèle à deux locus, haploïde :

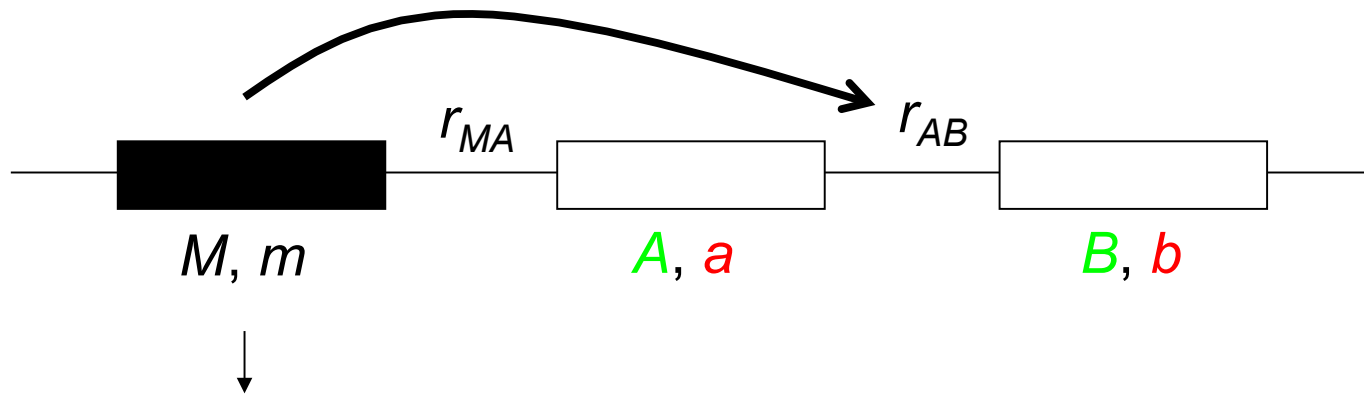
Fitness:

$AB$	1
$aB$	$1 - s$
$Ab$	$1 - s$
$ab$	$(1 - s)^2 + e$



# L'épistasie

Modèle modificateur : Barton 1995



locus modificateur :

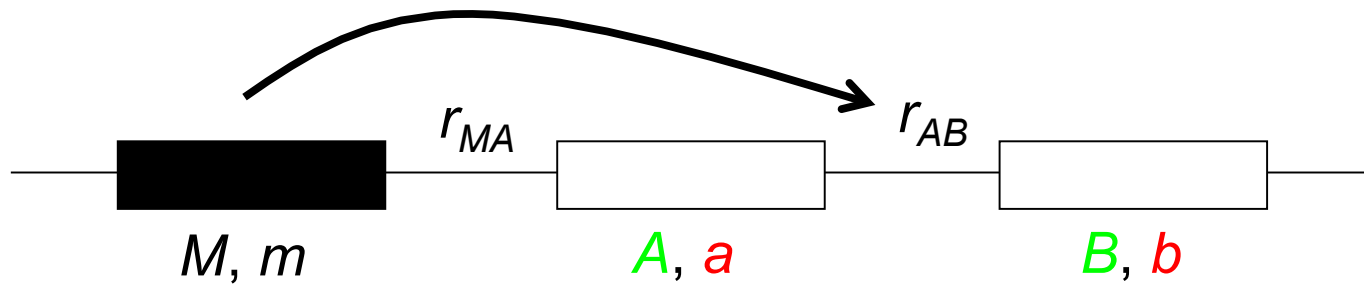
$$mm \quad r_{AB}$$

$$Mm \quad r_{AB} + h_M \delta r$$

$$MM \quad r_{AB} + \delta r$$

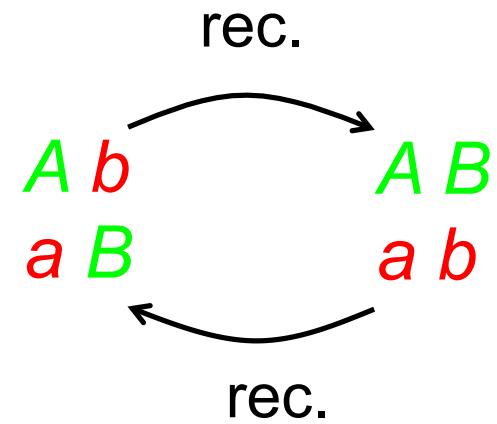
# L'épistasie

Modèle modificateur : Barton 1995

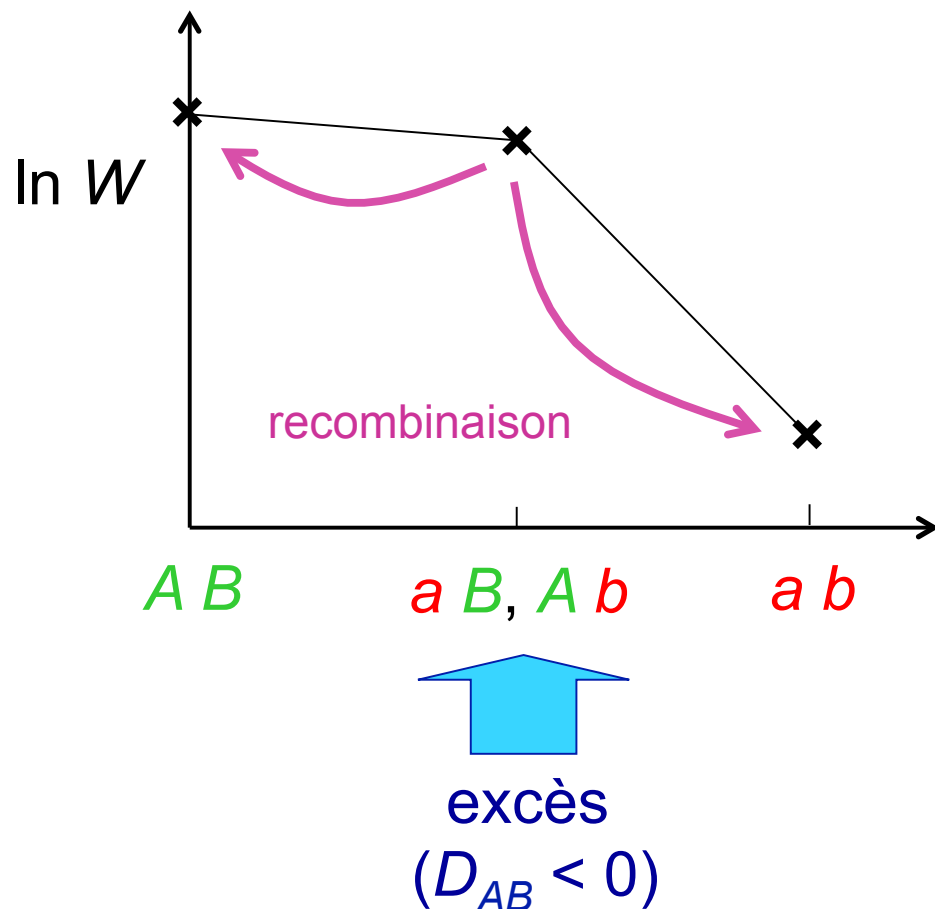


**Fitness:**

$AB$	1
$aB$	$1 - s$
$Ab$	$1 - s$
$ab$	$(1 - s)^2 + e$



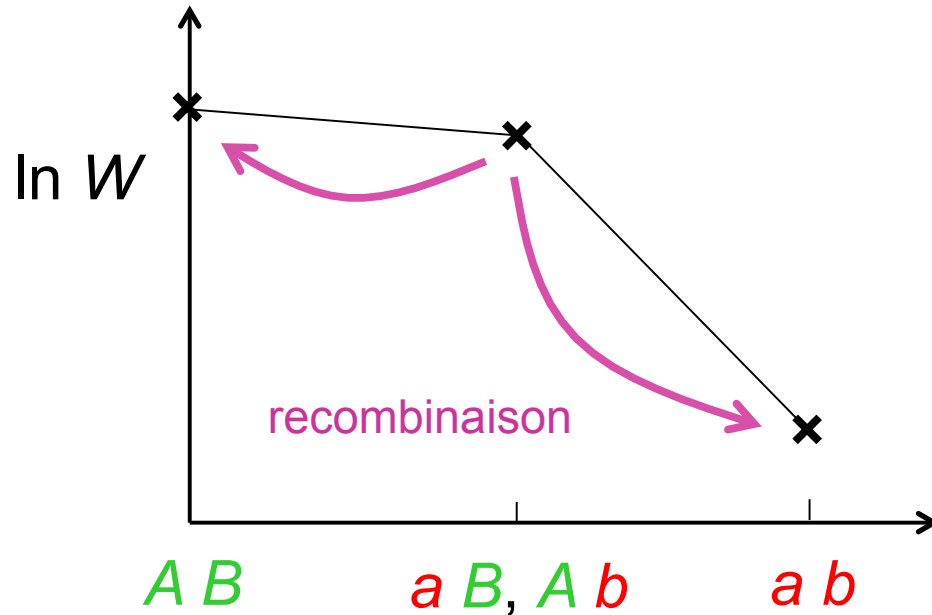
# L'épistasie



- La recombinaison diminue la fitness moyenne des descendants
- La recombinaison augmente la variance de fitness entre descendants

$$D_{AB} = \text{fr}(AB) \text{fr}(ab) - \text{fr}(Ab) \text{fr}(aB)$$

# L'épistasie



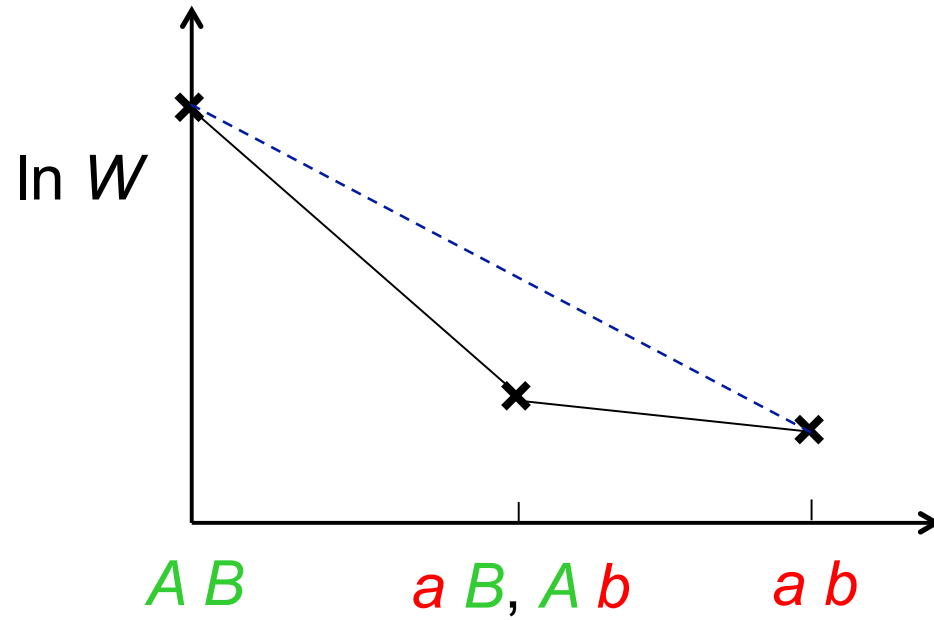
- La recombinaison diminue la fitness moyenne des descendants

- La recombinaison augmente la variance de fitness entre descendants

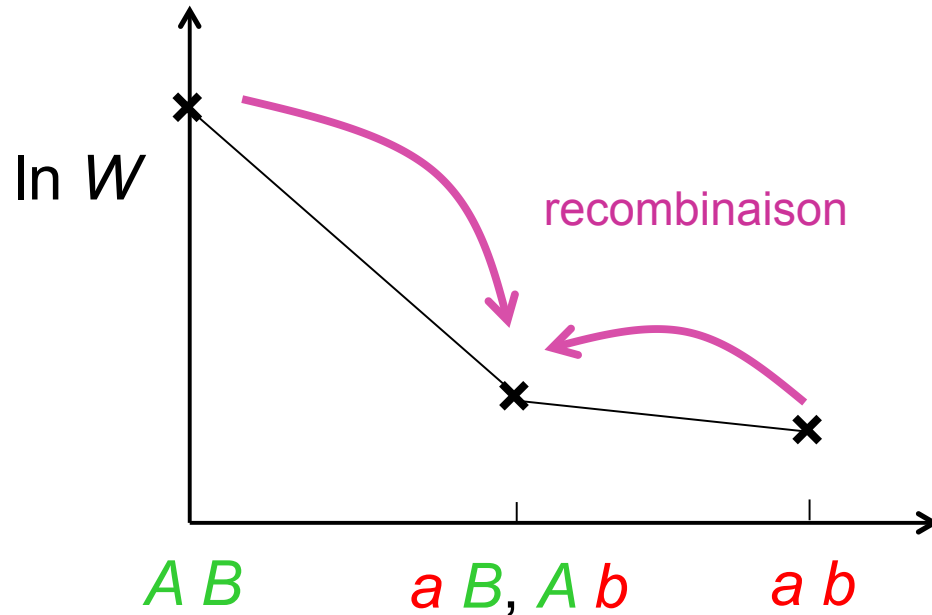
→ une augmentation de la recombinaison peut être favorisée lorsque l'épistasie est faiblement négative



# L'épistasie



# L'épistasie



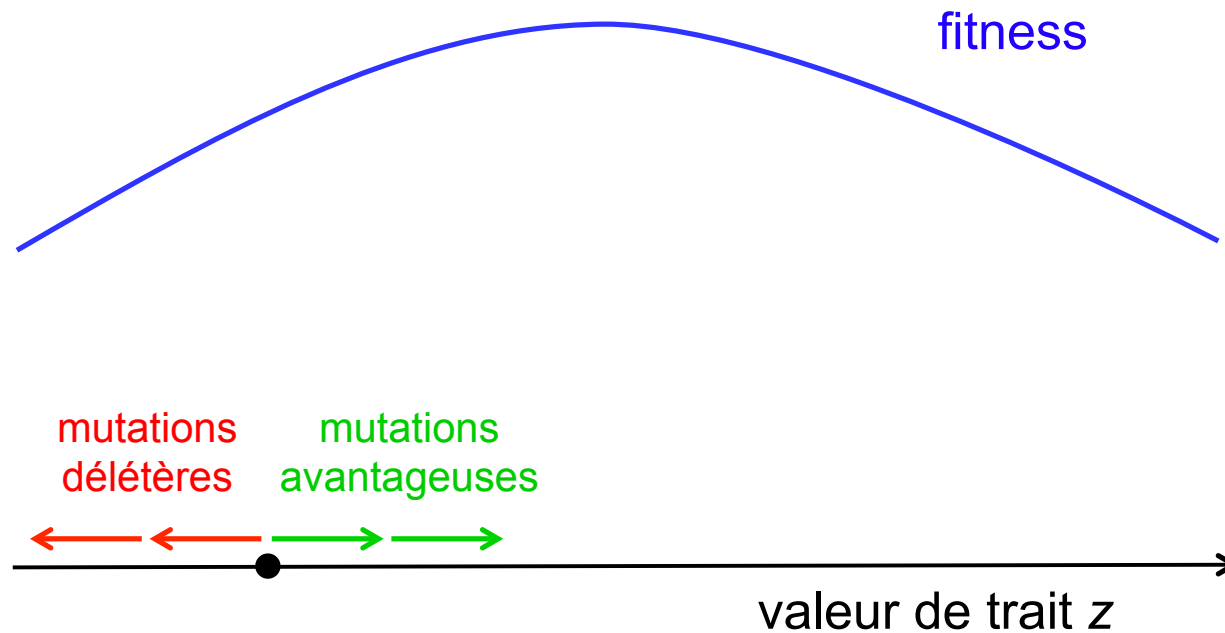
- La recombinaison diminue la fitness moyenne des descendants

- La recombinaison diminue la variance de fitness entre descendants

→ la recombinaison est toujours défavorisée lorsque l'épistasie est positive

# L'épistasie

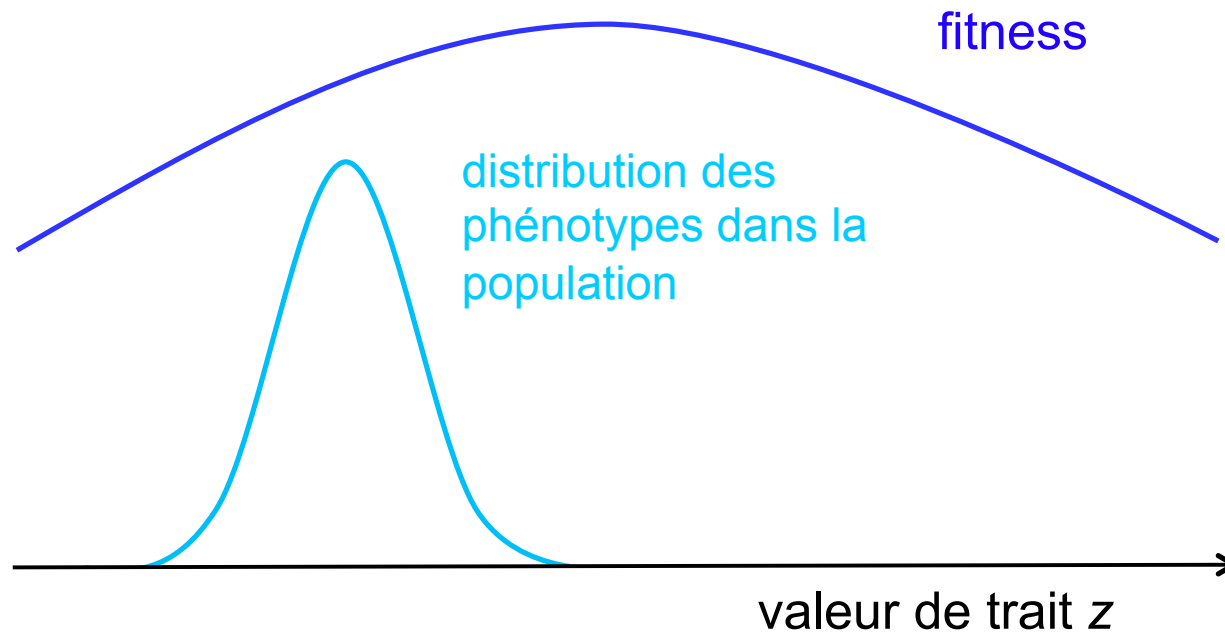
**Modèles de traits quantitatifs: Charlesworth 1993**



La courbure de la fonction fitness génère de l'épistasie négative entre allèles délétères, et entre allèles avantageux

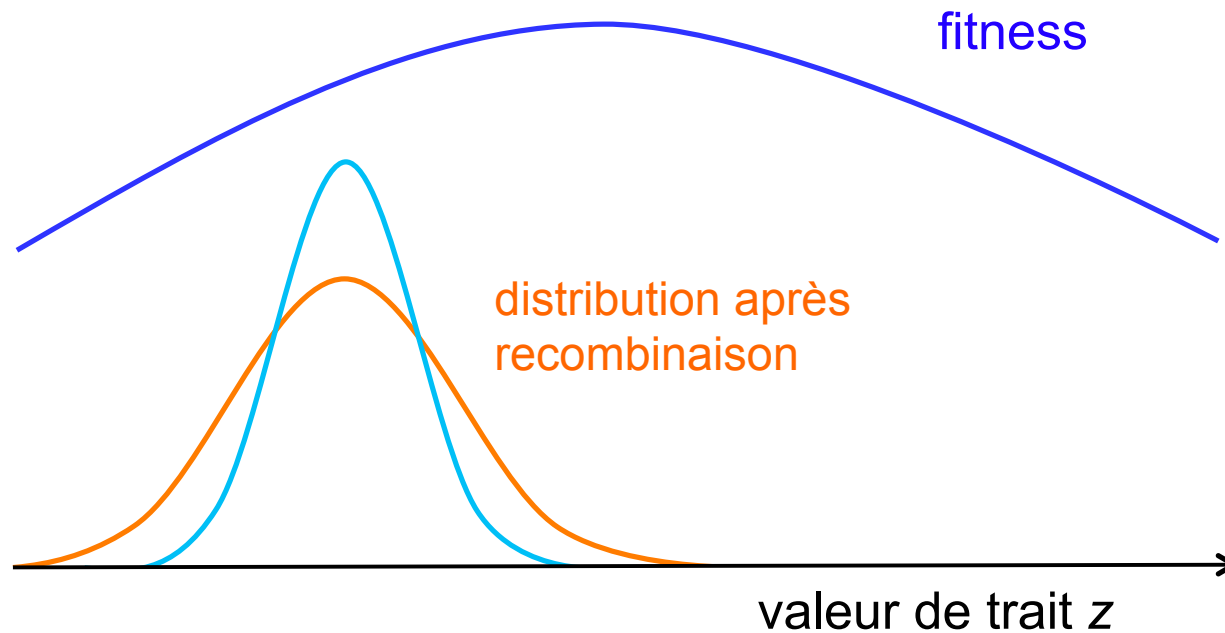
# L'épistasie

**Modèles de traits quantitatifs: Charlesworth 1993**



# L'épistasie

**Modèles de traits quantitatifs: Charlesworth 1993**



La recombinaison diminue la fitness moyenne des descendants, mais augmente leur variance de fitness

# L'épistasie

Des taux de recombinaison élevés en peuvent être favorisés que lorsque l'épistasie est faiblement négative, et peu variable entre locus (Otto & Feldman 1997) → conditions restrictives

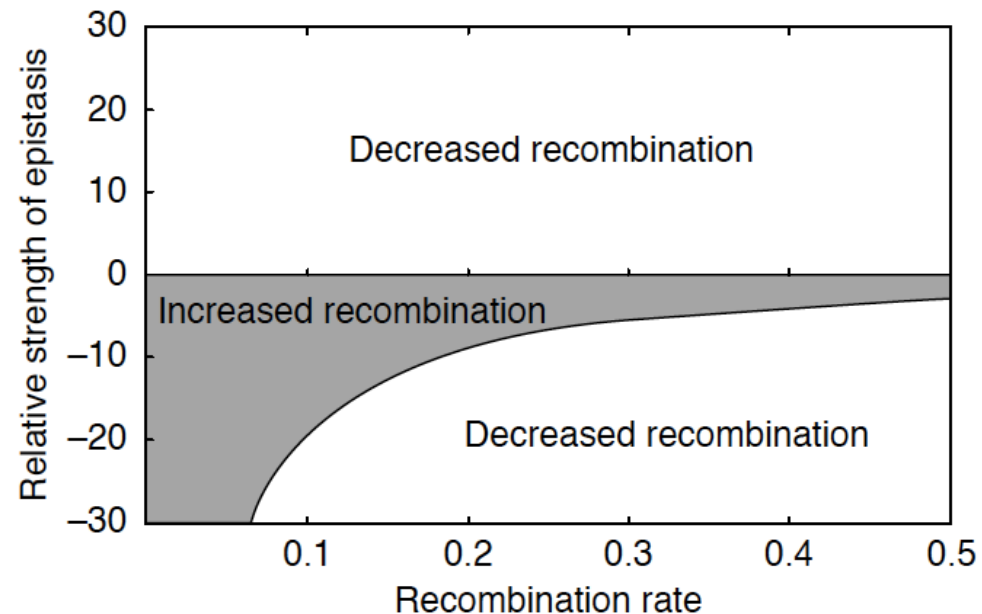
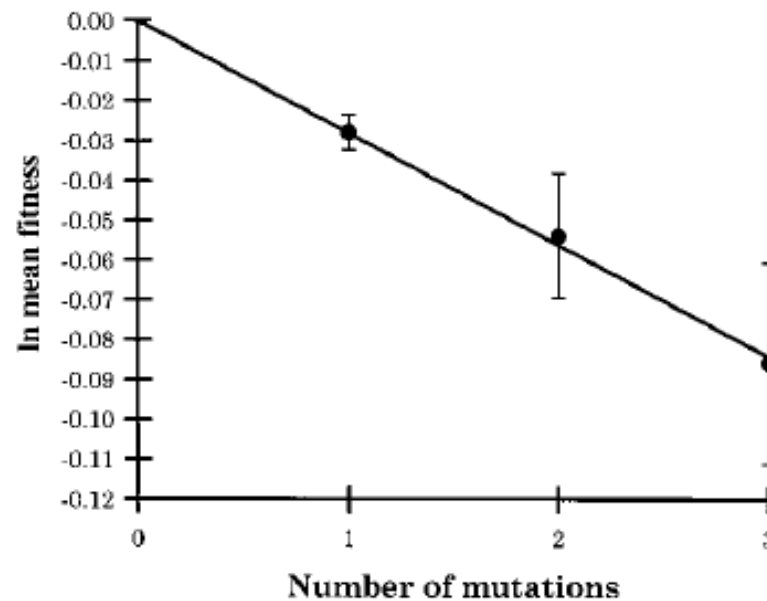
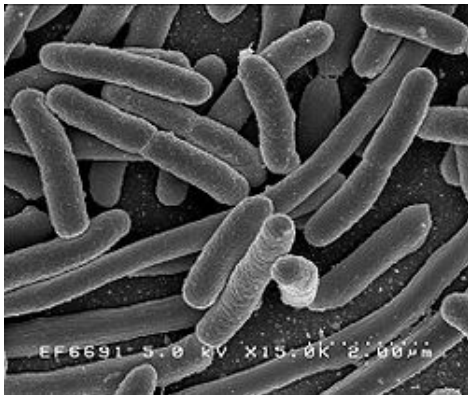


Fig: Otto & Michalakis 1998

# Mesures d'épistasie

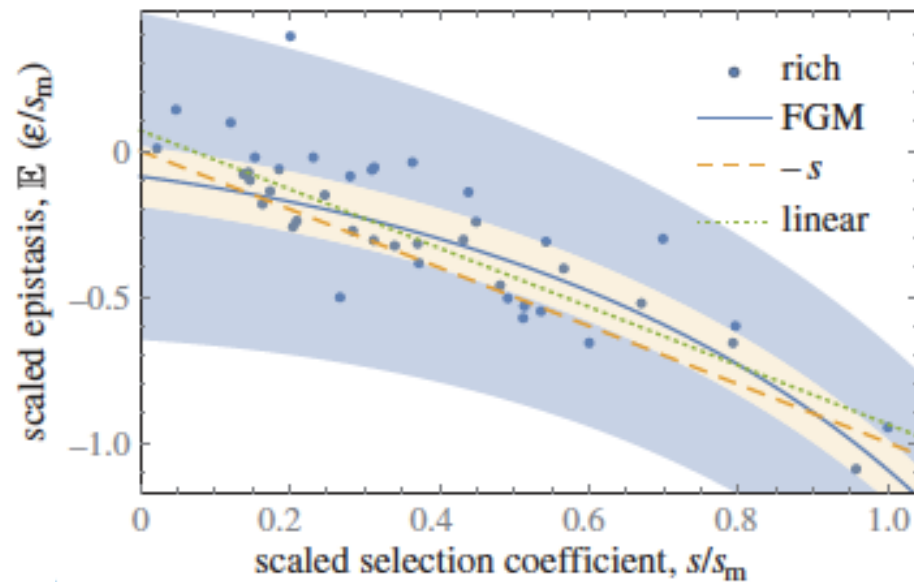
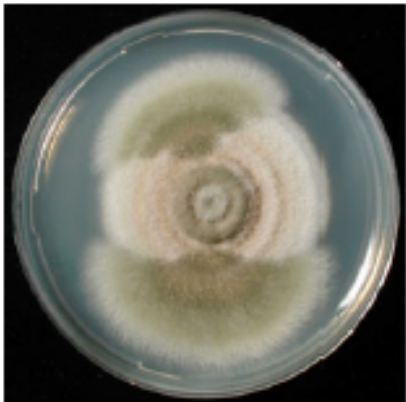
Ex: Elena & Lenski 1997 (*E. coli*, mutations par insertion)



Szafranec et al 2003 (levure, mutations par EMS): résultats similaires

# Mesures d'épistasie

Ex: Schoustra et al 2016 (*A. nidulans*, évolution expérimentale)



→ épistasie négative entre mutations avantageuses



# Le théorie de la Reine rouge

**Hamilton** (1980): "sex versus non-sex versus parasite"

**Peters & Lively** (1999): "the Red Queen and fluctuating epistasis: a population genetic analysis of fluctuating coevolution"

→ la coévolution entre hôtes et parasites peut générer des fluctuations de déséquilibre de liaison, pouvant favoriser la recombinaison

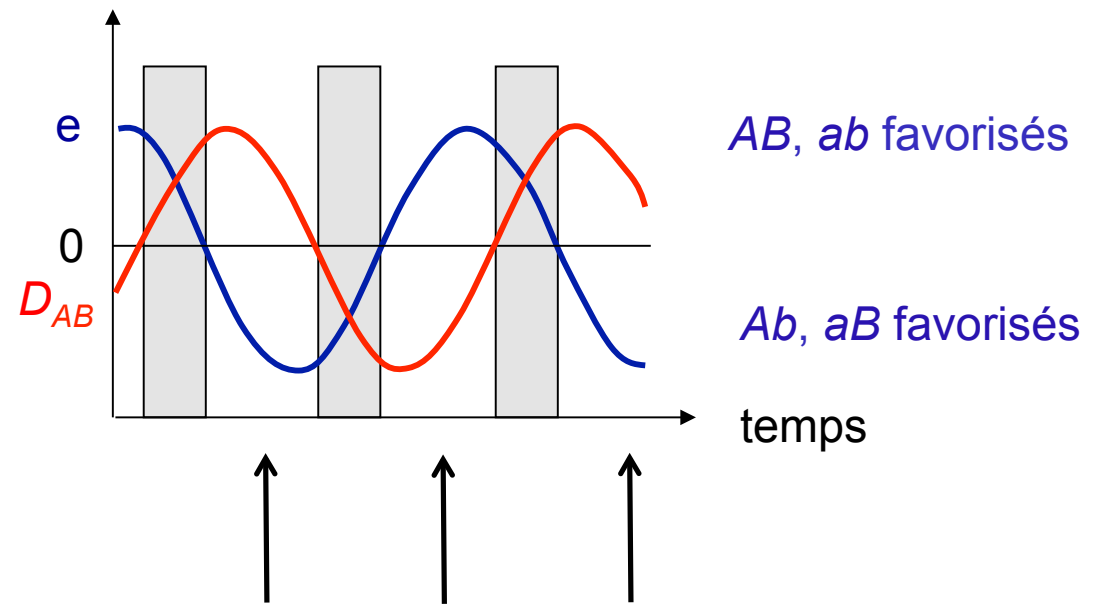
# Le théorie de la Reine rouge

Ex: Gandon & Otto 2007

modèle de Nee (1989):

		Parasite genotype			
		ab	aB	Ab	AB
Host genotype	ab	-	+	+	-
	aB	+	-	-	+
	Ab	+	-	-	+
	AB	-	+	+	-

(2 loci, 2 alleles)

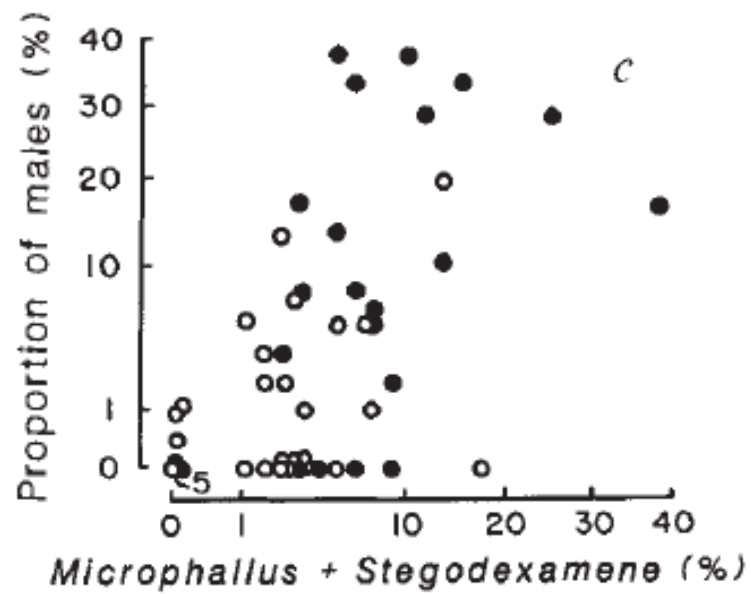


épistasie et déséquilibre de liaison  
de signes opposés

→ favorise la recombinaison

# Le théorie de la Reine rouge

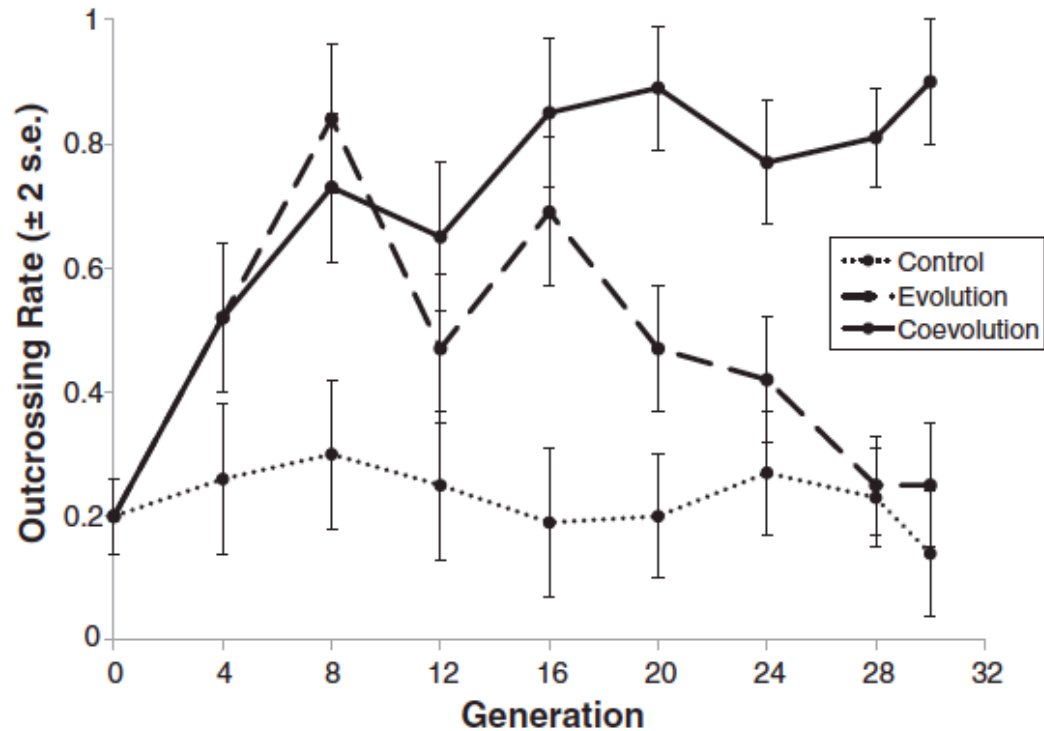
**Données empiriques:** Potamopyrgus (Lively 1987)



Corrélation entre fréquence d'individus sexués et prévalence des parasites

# Le théorie de la Reine rouge

Evolution expérimentale: *C. elegans* (Morran et al 2011)

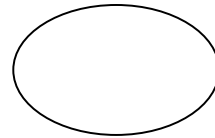


sélection pour  
l'allofécondation chez les  
hôtes lorsqu'ils coévoilent  
avec les parasites

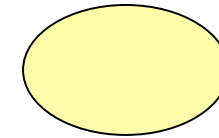
# Sélection variable dans l'espace

Deux habitats:

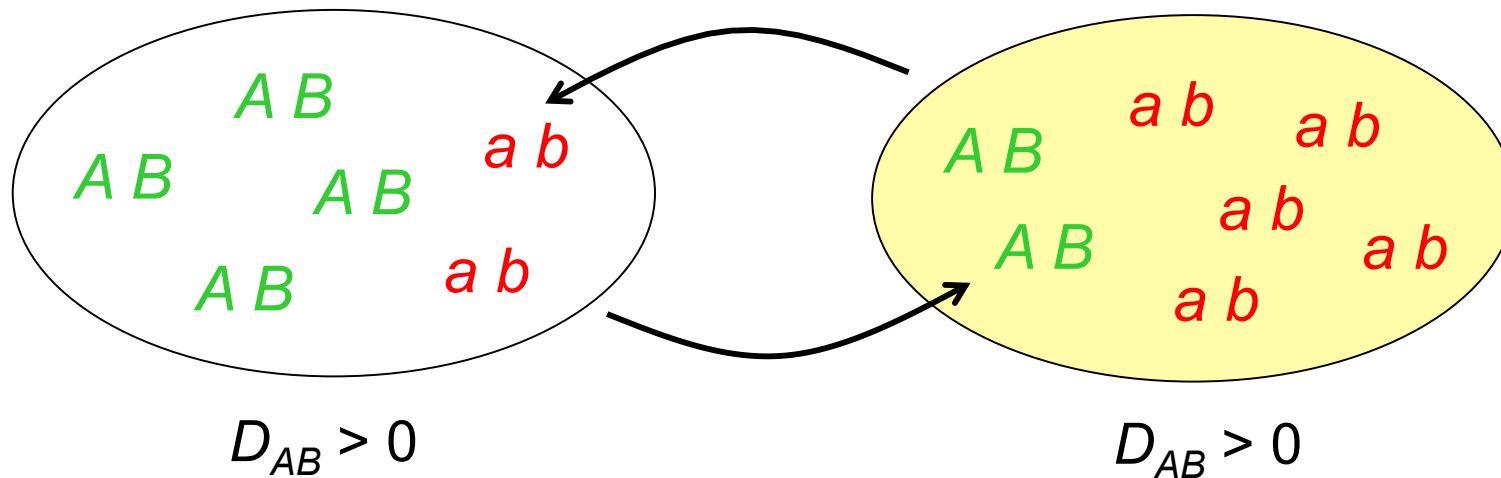
(Lenormand & Otto 2000)



*AB* favorisé

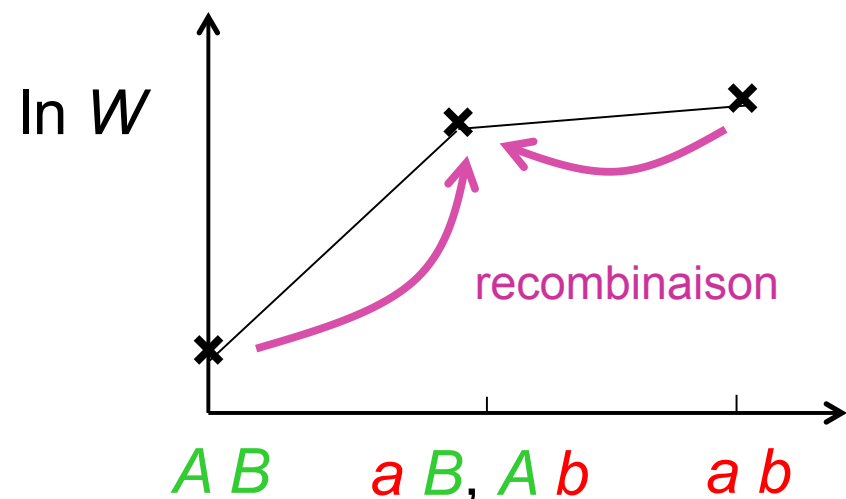
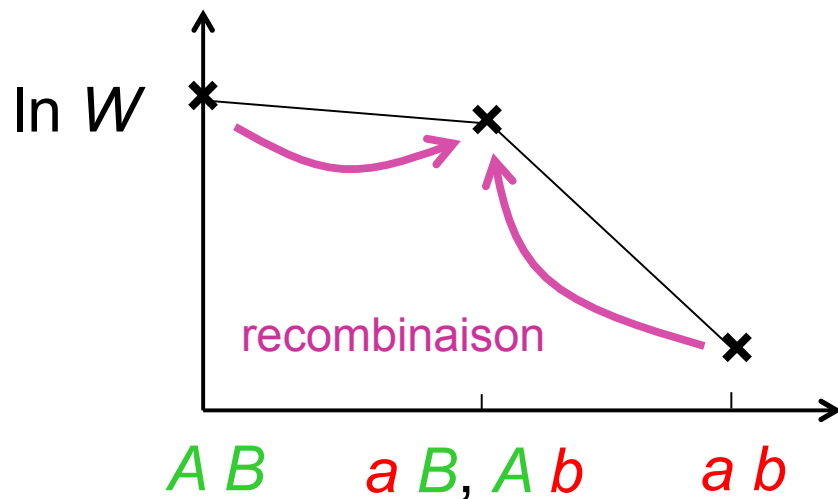
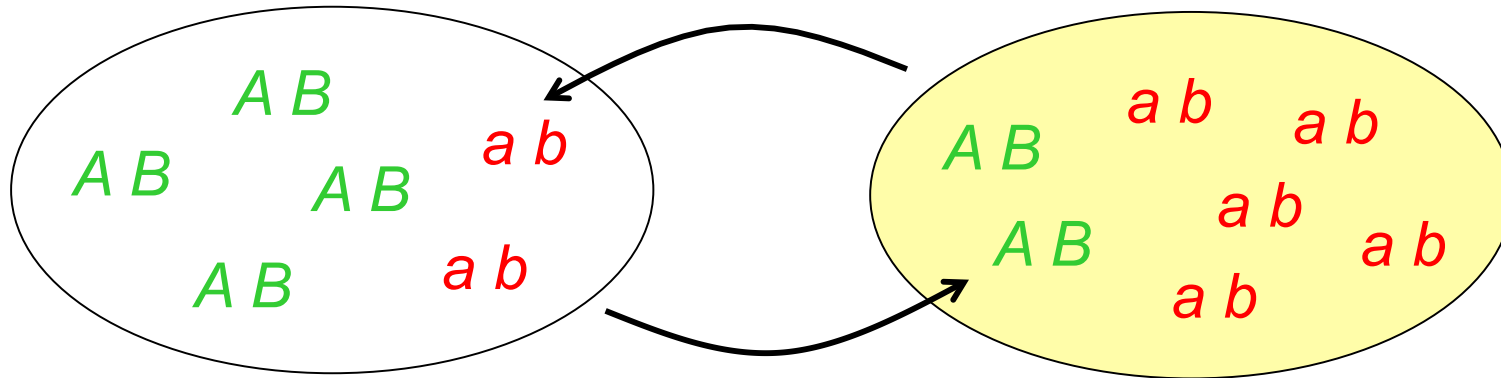


*ab* favorisé



→ Déséquilibre de liaison, généré par différences de fréquences alléliques et dispersion

# Sélection variable dans l'espace



La recombinaison peut augmenter la fitness moyenne des descendants

# Sélection variable dans l'espace

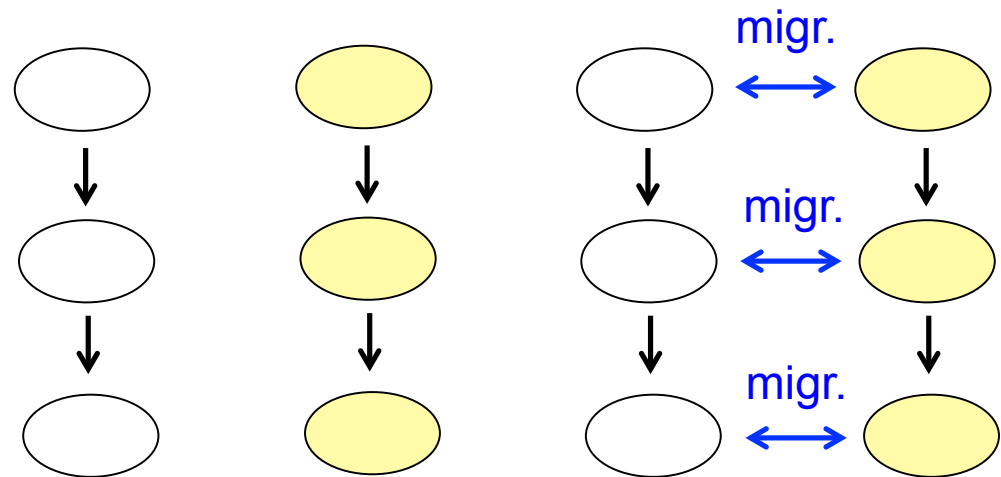
Test expérimental: Becks & Agrawal 2010



Rotifères monogonontes: espèces planctoniques à reproduction sexuée facultative

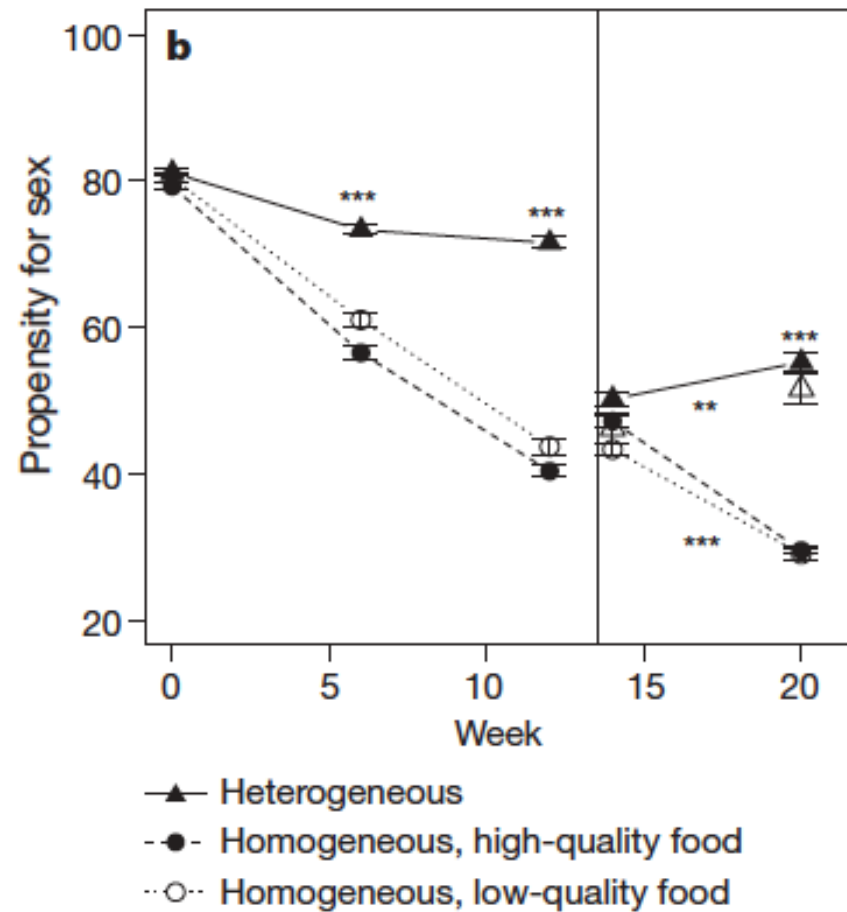
Variabilité génétique dans l'investissement dans la reproduction sexuée

Evolution en environnement homogène / hétérogène:



# Sélection variable dans l'espace

Test expérimental: Becks & Agrawal 2010



Maintien de taux de sexe plus élevés en environnement hétérogène



# Conclusion sur les modèles déterministes

Le sexe et la recombinaison ne sont favorisés que dans des conditions restreintes en environnement constant (épistasie faiblement négative), mais plus facilement dans des modèles d'environnement variable dans le temps ou dans l'espace.

**Autres modèles:** diploïdie et sélection pour la ségrégation

(Otto 2003, Agrawal 2009, R & Michod 2010)

effet de la sélection sexuelle

(Agrawal 2001, Siller 2001, Hadany & Beker 2007,

R & Otto 2012)

"abandon-ship mechanism"

(Hadany & Otto 2007, 2009)

# Conclusion sur les modèles déterministes

Le sexe et la recombinaison ne sont favorisés que dans des conditions restreintes en environnement constant (épistasie faiblement négative), mais plus facilement dans des modèles d'environnement variable dans le temps ou dans l'espace.

Autres modèles

→ sélection suffisamment forte pour contre-balancer les coûts importants associés au sexe ?

**Kondrashov** (1993): "... the current state of "the paradox of sex" issue does not represent an isolated crisis in evolutionary biology. Instead, it reflects the chronic lack of knowledge about natural populations"

# Sélection entre espèces et maintien du sexe

*Evolution*, 43(2), 1989, pp. 245–257

## THE MAINTENANCE OF SEX BY GROUP SELECTION

LEONARD NUNNEY

*Department of Biology, University of California, Riverside, CA 92521*

→ idée que les espèces ayant un taux de transition plus faible vers la reproduction asexuée ont plus de succès à long terme

En effet, distribution non uniforme des lignées asexuées entre grands groupes phylogénétiques → suggère l'existence de contraintes

Voir aussi: Gouyon et al 1988, de Vienne et al 2013

# Conclusions

Différents mécanismes jouant à différentes échelles peuvent favoriser le maintien de la reproduction sexuée

Les hypothèses théoriques restent difficiles à tester (peu de systèmes expérimentaux adéquats, difficulté d'explorer les processus adaptatifs en population naturelle)

L'évolution de la recombinaison paraît beaucoup moins contrainte que l'évolution du sexe, prédictions des modèles plus facilement testables