

V. EFFETS DES REGIMES DE REPRODUCTION

La moyenne et la variance des caractères quantitatifs peuvent dépendre de la manière dont les géniteurs sont utilisés, au sein d'une population donnée ou entre populations. Avant de décrire les phénomènes observables, il est nécessaire de préciser certaines définitions. L'usage a d'ailleurs entraîné des différences de vocabulaire entre les secteurs de l'amélioration des plantes et de l'amélioration des animaux, différences qu'il est utile d'expliciter.

A. Définitions

1. Populations et autres divisions au sein de l'espèce

a. La population

En génétique, la notion de population a une définition qui se rapporte à la possibilité de reproduction, non pas au sens biologique, mais au sens de la possibilité de rencontre entre des individus ou des gamètes des deux sexes (voir GP) :



Une population est un ensemble d'individus de la même espèce se reproduisant effectivement entre eux.



La notion de population peut recouvrir des ensembles plus ou moins flous, des courants de migration pouvant exister entre populations (voir GP).

b. Variétés et races

En agriculture, les termes de « variété » et de « race » ont été définis de façon empirique, avant même l'apparition de la génétique. Leur définition actuelle découle essentiellement de l'usage commercial : « variété » est plus volontiers employé pour les plantes, alors que « race » est généralement employé pour les animaux.



Une variété, ou une race, est un ensemble d'individus de la même espèce présentant entre eux plusieurs caractères héréditaires communs

Les variétés de plantes cultivées peuvent être de différents types selon leur mode d'obtention et leur uniformité génétique (voir amélioration des plantes). En général, les variétés sont à base génétique étroite ; elles sont parfois réduites à un seul génotype. Ainsi, elles présentent une grande homogénéité et ont des caractéristiques agronomiques bien définies. Dans les pays industrialisés, les variétés doivent être inscrites (procédure de droit publique obligatoire), la plupart du temps elles sont protégées, leur commerce est contrôlé et des normes de qualité sont imposées aux semences proposées. Sous un nom de variété, un agriculteur trouvera un produit constant au cours des années. Toute amélioration génétique nécessitera le dépôt et l'inscription d'une nouvelle variété avec un nouveau nom. Chaque année, plusieurs dizaines de nouvelles variétés de plantes (toutes espèces confondues) sont inscrites et les meilleures d'entre elles viennent remplacer de plus anciennes devenues obsolètes.

Les caractères qui ont servi à définir et à décrire les races animales domestiques, à partir des XVIII^{ème}-XIX^{ème} siècles, sont essentiellement des caractères facilement observables et/ou qui ont un déterminisme génétique simple (voir amélioration des animaux). Généralement, et en tout cas dans tous les pays industrialisés, la notion de race recouvre également une réalité sociologique dans la mesure où les éleveurs d'animaux d'une même race se rassemblent pour coordonner leurs efforts de sélection. Les races d'animaux domestiques ne présentent pas l'homogénéité des variétés de plantes. La sélection modifie de façon progressive les caractéristiques de ces races, sans qu'il soit nécessaire d'en changer le nom. Toutefois, à l'initiative des éleveurs responsables d'une race donnée, une nouvelle dénomination peut être adoptée pour marquer l'accumulation dans le temps de modifications génétiques, traduisant un changement radical des objectifs de sélection par rapport à une situation antérieure. De nouvelles races peuvent également être créées par croisement de races existantes (voir plus loin), nécessitant alors le choix d'un nom pour désigner cette nouveauté.



Ne pas confondre les notions d'espèce, d'une part, et de variété ou de race, d'autre part : races et variétés sont des divisions de l'espèce et non l'inverse.

c. Notions de souche pure, lignée pure et race pure

En génétique, la notion de « pureté » est largement employée, non en tant qu'échelle de valeur, mais pour désigner la plus ou moins grande homogénéité génétique. ***En génétique formelle***, on appelle ***souche pure*** un ensemble d'individus ayant une origine commune et ayant le même génotype (nécessairement homozygote) pour des locus bien spécifiés.

En génétique végétale, la lignée pure représente une population homozygote à tous ou quasiment tous les locus. Une lignée pure peut être obtenue après plusieurs générations d'autofécondation, ce qui est facilement réalisable avec des plantes autogames, comme le blé ou l'orge. Les techniques d'haplo-diploïdisation, qui consistent à former des individus diploïdes en « doublant » le stock chromosomique haploïde des gamètes d'un seul sexe, permet d'obtenir des lignées pures en une seule génération.

En génétique animale, l'élevage en race pure consiste à faire se reproduire entre eux des individus de la même race. Le terme de « pureté » s'applique ici à un matériel beaucoup moins homogène que dans le cas des lignées pures végétales.

2. Consanguinité, hybridation et croisement

a. Régimes de reproduction en consanguinité

Nous avons vu qu'un individu est consanguin si ses parents sont apparentés entre eux. Certains régimes de reproduction induisent l'apparition systématique de consanguinité. Certaines plantes, dites autogames, se reproduisent naturellement par autofécondation, ce qui conduit rapidement à une consanguinité proche de 100% (voir GP). Plus généralement, la structuration d'une grande population en petites sous-populations qui se reproduisent sur elles-mêmes induit une élévation régulière de la consanguinité au sein de l'ensemble de la population et une différenciation des sous-populations les unes par rapport aux autres due à la dérive génétique. Ce phénomène s'accompagne d'un déficit en hétérozygotes par rapport à ce qui serait attendu, sous l'hypothèse d'un équilibre de Hardy-Weinberg, au vu des fréquences alléliques moyennes dans la grande population (voir GP).

b. Hybridation et croisement

Les notions d'hybridation et de croisement désignent l'union d'individus provenant de groupes génétiquement différents. A l'usage, cependant, ces deux termes ont acquis des sens différents selon que l'on s'intéresse aux plantes ou aux animaux. La situation est résumée au tableau 13.

Au sens de la systématique, l'hybridation s'applique à l'union d'individus provenant de deux espèces différentes, le produit de cette union étant appelé un hybride. Le mulet, issu de l'union d'un baudet et d'une jument, est un exemple classique d'hybride.

En génétique végétale, le terme "hybride" désigne toujours le résultat du croisement entre deux populations parentales différentes appartenant à la même espèce. Par exemple, dans les pays industrialisés, les variétés commerciales de maïs sont des variétés hybrides. Lorsque l'union entre géniteurs appartenant à deux espèces différentes est pratiquée, on le précise en employant le terme d'hybridation inter-spécifique.

En génétique animale, historiquement, "hybride" était utilisé au sens de la systématique (union entre espèces). L'union de deux individus de races différentes était désignée par le terme de ***croisement***, le produit résultant étant un produit croisé. Avec le développement des lignées commerciales et des programmes de croisement en aviculture, à partir des années 1950, le vocabulaire a évolué. Ainsi, chez les herbivores, la nomenclature traditionnelle a été conservée alors qu'en production avicole, le terme « hybride »" a la même signification qu'en production végétale. En production porcine, les deux vocabulaires cohabitent actuellement.

Tableau 13. Termes employés pour désigner certains régimes de reproduction.

Union d'individus appartenant à	Désignation du régime de reproduction		
	Production végétale, volailles	Production animale, sauf volailles	Présent document
des espèces différentes	Hybridation inter-spécifique	Hybridation	Hybridation inter-spécifique
des populations différentes (même espèce)	Hybridation	Croisement	Hybridation intra-spécifique

B. Effets de la consanguinité

Au travers de la modification de la structure génétique des populations, les régimes induisant de la consanguinité ont des répercussions sur les caractères quantitatifs. Nous allons mettre en évidence, à partir d'observations expérimentales, l'effet de la consanguinité sur la moyenne d'un caractère quantitatif, effet désigné sous le terme de dépression de consanguinité. Ensuite, nous verrons comment le modèle développé au chapitre III permet d'en rendre compte. Nous évoquerons enfin l'effet de la consanguinité sur la variabilité génétique d'un caractère.

1. La dépression de consanguinité : approche expérimentale

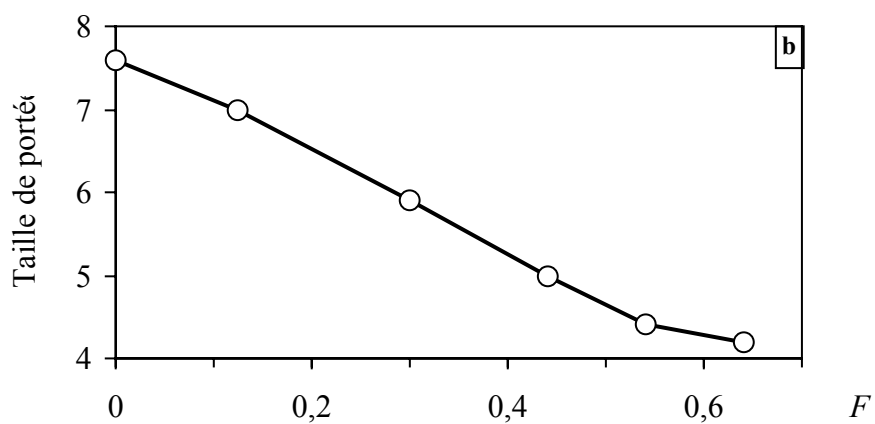
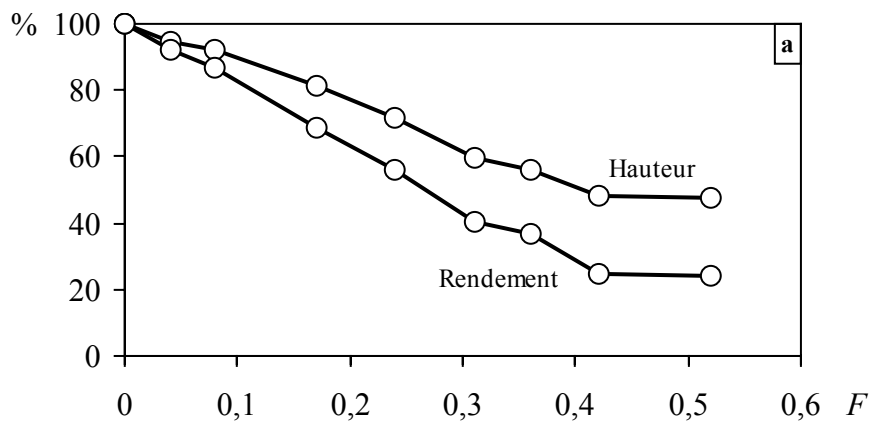
La figure 20 présente le résultat de deux expériences, l'une conduite sur une espèce de plante allogame, la luzerne, l'autre sur une espèce animale, la souris. Dans chaque cas, on calcule dans des conditions de milieu comparables la moyenne de sous-populations issues de la même population d'origine et différant par leur coefficient de consanguinité moyen (F). Le résultat le plus frappant est la baisse de la moyenne du caractère mesuré lorsque le coefficient de consanguinité moyen augmente. Cette évolution de la moyenne est presque rigoureusement linéaire en fonction de F , au moins sur l'essentiel de la gamme de variation (F compris entre 0 et 0,4 ou 0,5). De nombreuses autres expérimentations ont permis de mettre en évidence l'effet de l'élévation de la consanguinité sur la moyenne de différents caractères quantitatifs. En général, l'évolution de la moyenne est défavorable pour les caractéristiques agronomiques ou zootechniques, d'où l'expression de « dépression » de consanguinité. L'évolution est parfois moins linéaire que dans les deux exemples de la figure 20, mais la linéarité est souvent rencontrée, au moins sur certaines plages de variation du coefficient de consanguinité moyen.

Chez les plantes, du fait des régimes de reproduction rencontrés et de la possibilité de pratiquer des auto-fécondations forcées, on est souvent amené à comparer des situations très contrastées : $F = 0$, d'une part, $F = 1/2$ ou 1, d'autre part. Les effets de la consanguinité sont moindres chez les espèces se reproduisant naturellement par autofécondation. A l'opposé, la dépression de consanguinité est très forte chez les plantes allogames car l'augmentation brutale de la consanguinité entraîne une forte incidence des gènes délétères récessifs (voir GP). Pour une espèce donnée, les caractères les plus sensibles à la consanguinité sont des caractères complexes et/ou liés à la valeur sélective (au sens de la sélection naturelle).

Figure 20. Exemples d'évolution de la moyenne d'un caractère quantitatif en fonction du coefficient de consanguinité moyen (F).

a : Hauteur et rendement chez la luzerne, en pourcentage de la moyenne observée en absence de consanguinité. Source : Gallais, 1984.

b : Taille de portée chez la souris. F désigne le coefficient de consanguinité de la portée. Source : Bowman et Falconer, 1960.



Chez les animaux domestiques, l'évolution de la consanguinité est généralement progressive et le niveau moyen atteint est plus faible que chez les plantes. Parmi les caractères présentant une forte dépression de consanguinité, on trouve principalement des aptitudes de reproduction et de viabilité : fertilité, taille de portée, taux de survie. A l'opposé, il existe des caractères très peu affectés par la consanguinité, voire pas du tout : c'est le cas, notamment, de caractères très héritable comme les caractéristiques de composition d'un produit. Par ailleurs, les caractères soumis à des effets maternels, comme le poids à la naissance ou au sevrage chez les mammifères, sont affectés à la fois par la consanguinité des jeunes sur lesquels s'effectue la mesure et par la consanguinité de leur mère (voir exercice n° 1).

2. La dépression de consanguinité : prédiction du modèle

Considérons, pour raison de simplicité, un locus à 2 allèles, \mathcal{A}_1 et \mathcal{A}_2 , de fréquences p et q dans une grande population. Soit μ_{11} , μ_{12} et μ_{22} les moyennes phénotypiques correspondant aux trois génotypes possibles. Sous un régime de reproduction induisant de la consanguinité, les fréquences alléliques dans l'ensemble de la population ne sont pas modifiées mais les fréquences des génotypes le sont (tableau 14 ; voir GP). Pour prédire, sur ce modèle, l'effet de l'élévation de la consanguinité, on va comparer la valeur moyenne d'une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg ($F = 0$) avec celle d'une population consanguine ($F \neq 0$) de mêmes fréquences alléliques.

Tableau 14. Description d'une population en régime de consanguinité en comparaison à la situation caractéristique de l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Génotype	Moyenne phénotypique	Fréquence des génotypes	
		Sous équilibre de Hardy-Weinberg	Avec un coefficient de consanguinité moyen (F)
$\mathcal{A}_1 \mathcal{A}_1$	μ_{11}	p^2	$p^2 + Fpq$
$\mathcal{A}_1 \mathcal{A}_2$	μ_{12}	$2pq$	$2pq(1 - F)$
$\mathcal{A}_2 \mathcal{A}_2$	μ_{22}	q^2	$p^2 + Fpq$

Soit μ la moyenne de la population en équilibre et μ_F celle de la population dont le coefficient de consanguinité moyen est égal à F , nous avons :

$$\mu = p^2\mu_{11} + 2pq\mu_{12} + q^2\mu_{22}$$

$$\mu_F = (p^2 + 2pq)\mu_{11} + 2pq(1-F)\mu_{12} + (q^2 + 2pq)\mu_{22}$$

Soit d l'écart entre la moyenne des hétérozygotes, au locus considéré, et la moyennes des deux homozygotes correspondants (cf. Ch.III) :

$$d = \mu_{12} - \frac{\mu_{11} + \mu_{22}}{2}$$

Après quelques réarrangements, la moyenne de la population consanguine s'exprime comme :

$$\mu_F = \mu - 2Fpqd$$

Sous réserve que l'on puisse négliger les effets d'épistasie, cette expression se généralise au cas de plusieurs locus ; soit en donnant un indice (l) à chaque locus :

$$\mu_F = \mu - 2F \sum_l (pqd)_l$$

Ainsi, un locus contribue au changement de moyenne sous l'effet de la consanguinité seulement si le degré de dominance relatif à ce locus est non nul. Plus généralement, il n'y a dépression de consanguinité que si la dominance est orientée, c'est-à-dire si les degrés de dominance (d) relatifs aux différents locus sont majoritairement positifs. Toutes choses étant égales par ailleurs, les locus contribuant le plus à l'évolution de la moyenne sont ceux où les fréquences alléliques sont intermédiaires.



La dépression de consanguinité affecte les caractères qui présentent une dominance orientée.

Si les effets des gènes sont strictement additifs ($d = 0$ à tous les locus), la moyenne du caractère n'est pas affectée par la consanguinité. On voit que les prédictions de ce modèle simple sont en accord avec le fait que, chez les animaux, des caractères très hératables

présentent très peu de dépression de consanguinité (cf. § B.1). Les choses ne sont pas si simples chez les plantes, où l'augmentation de la consanguinité en une seule génération peut être très brutale, ce qui ne permet pas une élimination progressive des gènes délétères (voir GP). Par ailleurs, selon ce modèle, le changement de moyenne est proportionnel à F , ce qui est cohérent avec un certain nombre d'observations expérimentales (cf. figure 20).

3. Redistribution de la variance génétique additive sous l'effet de la consanguinité

Un régime de consanguinité appliqué dans une grande population revient à isoler plusieurs lignées d'effectif limité. Pour les plantes autogames, la lignée est représentée par un individu, plusieurs générations d'autofécondation conduisant à des lignées pures. Sous l'effet de la dérive génétique, le polymorphisme de chaque lignée tend à s'amenuiser du fait de la perte aléatoire d'allèles et donc la variabilité génétique interne à chaque lignée diminue au cours des générations (voir GP). La variabilité entre lignées, elle, s'accroît. Moyennant certaines hypothèses simplificatrices, *en supposant notamment que les effets des gènes sont strictement additifs*, on montre (Wright, 1931) que les variances génétiques additives s'expriment simplement en fonction du coefficient de consanguinité moyen (F) et de la variance génétique additive (V_{A_0}) qui existait au sein de la grande population initiale en équilibre de Hardy-Weinberg :

$$\text{Variance intra – lignée} : V_{A_{\text{intra}}} = V_{A_0} (1 - F)$$

$$\text{Variance entre lignées} : V_{A_{\text{inter}}} = 2FV_{A_0}$$

Au fur et à mesure que la consanguinité s'accroît, la variabilité génétique est redistribuée aux dépens de la variabilité interne et au profit de la variabilité entre les lignées. Si l'on peut atteindre un coefficient de consanguinité de 1 (lignées pures), chacune des lignées a perdu tout son polymorphisme (variance intra-lignée nulle), la variance génétique additive étant entièrement redistribuée entre les lignées et valant le double de la variance génétique additive initiale. Au premier abord, cette augmentation de la variance génétique totale peut surprendre. Elle traduit le fait que des individus hétérozygotes recèlent une variabilité génétique potentielle qui ne se dévoile que lorsque les lignées tendent vers l'homozygotie. En génétique mendélienne, le passage de la F1 à la F2 en est une remarquable illustration.


Sur le plan pratique, ce phénomène peut être favorable si l'on souhaite exploiter la variabilité entre lignées : c'est le cas chez les plantes. A l'opposé, si des aptitudes importantes de l'espèce sont fortement affectées par l'élévation de la consanguinité et que l'on souhaite maintenir des populations productives, on cherche à éviter les régimes de consanguinité : c'est le cas chez les animaux d'élevage. Cela ne signifie pas cependant que l'on puisse toujours éviter la consanguinité au sein des populations animales : par exemple, les souches entretenues par les sélectionneurs avicoles ont, du fait d'effectifs de reproducteurs limités et d'un fonctionnement en populations fermées, des niveaux moyens de consanguinité relativement élevés.


C. L'hétérosis


1. Définition et modes d'expression

L'hétérosis est un phénomène qui se manifeste en cas d'hybridations intra-spécifique ou inter-spécifique. Il s'observe en comparant la valeur phénotypique moyenne des descendants, issus de l'hybridation, aux valeurs des populations parentales. Historiquement, c'est le biologiste allemand Koelreuter (1733-1806) qui le premier mit expérimentalement en évidence le phénomène de « vigueur hybride » : avec différentes espèces du genre *Nicotiana* (tabac), Koelreuter a remarqué que pour certains caractères, la moyenne phénotypique des hybrides était supérieure à chacune des deux moyennes parentales. Le terme d'hétérosis a été introduit par les sélectionneurs de maïs (Shull, 1908) pour désigner la supériorité des hybrides par rapport à la meilleure des deux populations parentales. Ainsi, l'hétérosis est souvent mesuré comme la différence entre la moyenne des hybrides et la moyenne de la meilleure population parentale : on parle d'hétérosis « utile » ou d'hétérosis « du point de vue du sélectionneur ». Toutefois, l'hétérosis est également souvent mesuré comme la différence entre la valeur moyenne des hybrides et la moyenne des deux populations parentales : on parle alors d'hétérosis « du point de vue du généticien ». Les praticiens de l'amélioration des animaux emploient aujourd'hui le terme hétérosis pour désigner la supériorité, pour un caractère donné, de la moyenne des hybrides par rapport à la moyenne des deux populations parentales.

A toutes fins utiles, on retiendra les définitions suivantes :

-  *Au sens strict, l'hétérosis désigne la supériorité de la valeur moyenne des hybrides par rapport à celle de la meilleure population parentale.*

-  *La mesure de l'hétérosis peut s'exprimer (1) au sens strict, par rapport à la meilleure population parentale ou (2) dans un sens élargi, par rapport à la moyenne des deux populations parentales. Il est donc indispensable de préciser la référence par rapport à laquelle l'hétérosis est exprimé.*

-  *Quelle que soit la valeur de référence, l'hétérosis est calculé sur la base de résultats moyens : moyenne des hybrides, moyenne de la première population parentale, moyenne de la seconde population parentale.*

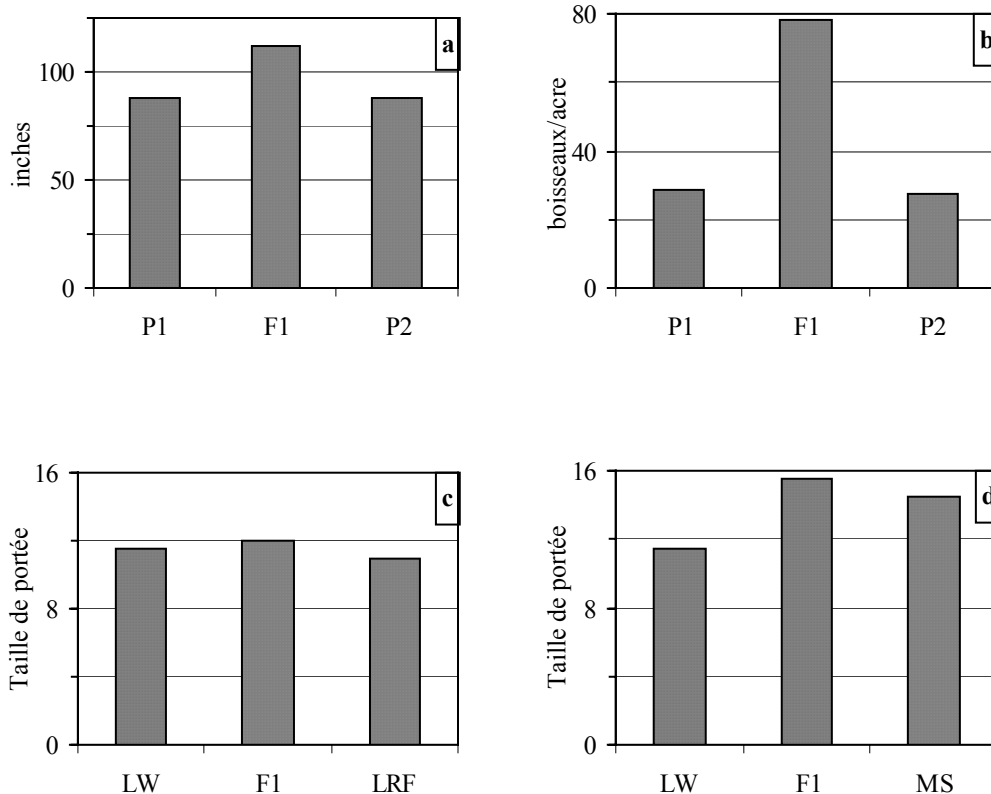
Sur le plan pratique, il est entendu que la production d'hybrides, intra-spécifiques ou inter-spécifiques, n'est justifiée que si les individus hybrides présentent, pour un caractère synthétique d'utilité économique, un avantage moyen par rapport aux individus de chacune des lignées parentales (d'où l'expression « hétérosis utile », signalée plus haut).

2. Mise en évidence expérimentale de l'hétérosis

La figure 21 présente des résultats où des hybrides intra-spécifiques F1 (hybrides simples) sont comparés aux deux populations parentales qui ont été utilisées pour les produire. Dans l'expérience sur le maïs (figure 21.a-b), les populations parentales sont des lignées pures (totalement consanguines). Pour les deux caractères mesurés, hauteur de plante et rendement en grain, il y a hétérosis au sens strict. On remarque cependant qu'en valeur relative, la supériorité moyenne des hybrides F1 varie selon le caractère auquel on s'intéresse : l'hétérosis au sens strict (exprimé en pourcentage du meilleur parent) est de + 27 % pour la hauteur et de + 179 % pour le rendement. Notons que des expériences similaires réalisées en croisant des populations différenciées mais conduites chacune en panmixie, aboutissent à un hétérosis nettement moins élevé.

Figure 21. Exemples d'effet d'hétérosis dans le cadre d'hybridations intra-spécifiques.


- a : Hauteur de la plante entière chez le maïs (inches). P1 et P2 = lignées parentales (lignées pures). F1 = P1 x P2. Source : Jones, 1918.
- b : Rendement en grain chez le maïs [nous sommes aux USA et le rendement est mesuré en boisseaux/acre ($\approx 0,7$ qtx / ha)]. Même légende qu'en a. Source : Jones, 1918.
- c : Taille de portée à la naissance chez le porc (nés totaux). Le type génétique indiqué est celui de la mère : LW = race Large-White, LRF = race Landrace-Français, F1 = LW x LRF (moyenne des croisements dans les deux sens). Source : INRA-ITP, 1988.
- d : Taille de portée à la naissance chez le porc (nés totaux). Le type génétique indiqué est celui de la mère : LW = race Large-White, MS = race Meishan, F1 = LW x MS (moyenne des croisements dans les deux sens). Source : Bidanel et al., 1989.



Les résultats relatifs au porc concernent tous deux la taille de portée. La figure 21.c correspond à des données collectées en ferme et ajustées pour les effets de milieu contrôlés. Les races parentales utilisées, Large-White et Landrace-Français, sont toutes deux d'origine européenne ; les truies de ces deux races ont en moyenne des tailles de portée du même ordre de grandeur. On observe un hétérosis d'ampleur modérée : + 4,5 % par rapport à la meilleure race parentale, + 6 % par rapport à la moyenne des deux races parentales. La figure 21.d représente des résultats expérimentaux. La première race parentale est toujours la Large-White mais la seconde est une race d'origine chinoise, la Meishan, caractérisée par un haut niveau de prolificité. Là, on constate un hétérosis dont l'ampleur est plus grande que dans le cas précédent : + 8 % par rapport à la meilleure race parentale, + 20 % par rapport à la moyenne des deux races parentales.

Ces deux séries de résultats, confirmés par de très nombreux résultats expérimentaux obtenus sur d'autres espèces, permettent de dégager deux conclusions essentielles quant à l'importance de l'hétérosis :

 ***L'hétérosis dépend du caractère observé.***

 ***L'hétérosis dépend des populations parentales utilisées : en général, il est d'autant plus fort que ces dernières sont distantes sur le plan génétique et particulièrement élevé si elles sont consanguines.***

D'autres résultats expérimentaux montrent que l'hétérosis peut également dépendre du milieu dans lequel on se trouve. En effet, l'hétérosis est assez généralement plus fort lorsque les conditions de milieu deviennent plus rigoureuses. Il s'agit d'une interaction génotype x milieu (cf. Ch.II), que l'on interprète comme résultant d'une meilleure stabilité (homéostasie) des hybrides vis-à-vis des aléas du milieu. Cette meilleure stabilité constitue l'un des avantages des variétés hybrides par rapport aux lignées pures chez certaines espèces de plantes cultivées naturellement autogames, comme la tomate. C'est parfois le cas également des hybrides interspécifiques chez les animaux d'élevage.

Tableau 15. Ordre de grandeur de l'hétérosis pour certains caractères mesurés chez le blé et le maïs. L'hétérosis est calculé (a) par rapport à la meilleure population parentale et (b) par rapport à la moyenne des populations parentales ; dans chaque cas, il est exprimé en pourcentage de la valeur de référence.

Sources : blé : Oury et al., 1993 ; maïs : INRA-Station de génétique végétale du Moulon

Espèce et caractère		Hétérosis	
		a	b
Blé	Hauteur de la plante	+ 0 %	+ 6 %
	Rendement en grain	+ 4 %	+ 9 %
	Nombre de grains par épi	- 6 %	+ 4 %
	Poids de 1000 grains	0 %	+ 6 %
	Durée de remplissage du grain	- 2 %	+ 1 %
	Vitesse de remplissage du grain	0 %	+ 7 %
Maïs	Rendement en grain	+ 250 à + 350 %	
	Rendement en biomasse (maïs fourrage)	+ 250 à + 400 %	

Tableau 16. Ordre de grandeur de l'hétérosis pour certains caractères mesurés chez des animaux domestiques (hybridations intra-spécifiques impliquant des races européennes). L'hétérosis est calculé par rapport à la moyenne des races parentales et exprimé en pourcentage de cette moyenne.

Sources : Pirchner, 1985 ; Sellier, 1988

Espèce et caractère		Hétérosis	
		quand l'animal est hybride	quand sa mère est hybride
Bovins	Fertilité 90 jours après mise-bas	+ 12 %	
	Production laitière (traite)	+ 4 %	
	Teneur en matière grasse du lait	+ 0 %	
Ovins	Taille de la portée à la naissance	+ 3 %	+ 3 %
	Poids à la naissance	+ 3 %	+ 5 %
	Vitesse de croissance après sevrage	+ 7 %	+ 0 %
Porc	Taille de portée à la naissance	+ 2 %	+ 6 %
	Taille de portée au sevrage	+ 6 %	+ 9 %
	Taux de survie naissance-sevrage	+ 4 %	+ 2 %
	Vitesse de croissance après sevrage	+ 6 %	0 %
	Taux de muscle dans la carcasse	0 %	0 %
Poule	Production d'œufs	+ 15 %	
	Poids corporel	+ 12 %	

Le tableau 15 donne des ordres de grandeur de l'effet d'hétérosis chez le blé et le maïs. On constate que l'hétérosis est beaucoup plus marqué chez une plante allogame, le maïs, que chez une plante autogame, le blé. On observe en effet des effets d'hétérosis supérieurs à + 100 % par rapport à la moyenne des populations parentales chez le maïs, alors que chez le blé les valeurs d'hétérosis ne dépassent pas + 10% et peuvent même être négatives quand la référence choisie est la meilleure population parentale.

Le tableau 16 donne des ordres de grandeur de l'effet d'hétérosis chez diverses espèces d'animaux domestiques. Pour des caractères sujets à des effets maternels, on peut observer un hétérosis, d'une part, quand les animaux faisant l'objet de la mesure sont eux-mêmes hybrides intra-spécifiques et, d'autre part, quand leur mère est elle-même hybride (voir encadré 7) ; ces deux possibilités sont distinguées dans le tableau. Par ailleurs, on constate que, pour des caractères similaires, il y a peu de différence entre les valeurs d'hétérosis observées d'une espèce animale à l'autre.

Au sein d'une espèce donnée, qu'il s'agisse de plantes ou d'animaux, on constate que les caractères manifestent d'autant plus d'hétérosis qu'ils sont sensibles à la dépression de consanguinité. Par exemple, chez les animaux domestiques, les aptitudes de reproduction et de viabilité, qui sont très sensibles à la consanguinité (cf. § B.1), sont les caractères qui manifestent aussi le plus d'hétérosis. Hétérosis et dépression de consanguinité peuvent ainsi apparaître comme avoir des causes génétiques communes. Nous allons voir que les prédictions du modèle étayent cette conclusion.

3. L'hétérosis : prédiction du modèle

a. Hétérosis en F1

Pour simplifier les écritures, ***dans cette partie, nous appellerons F1 la population hybride de première génération issue de populations parentales quelconques***⁹. La population issue de l'union panmictique entre des individus de la F1 est désignée par F2.

⁹ En génétique végétale, le terme F1 est habituellement réservé à l'hybride de première génération issu de deux lignées pures.

Encadré 7

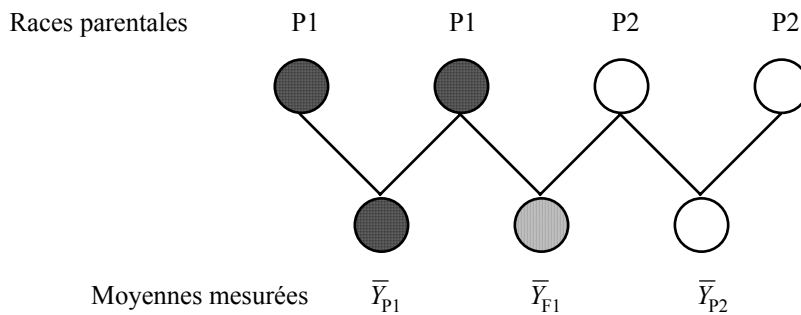
Hétérosis direct et hétérosis maternel chez les animaux

Chez les mammifères, des caractères comme la taille de portée, le poids à la naissance, le taux de survie, la vitesse de croissance avant sevrage, sont influencés à la fois par le génotype des jeunes et par le génotype de leur mère.

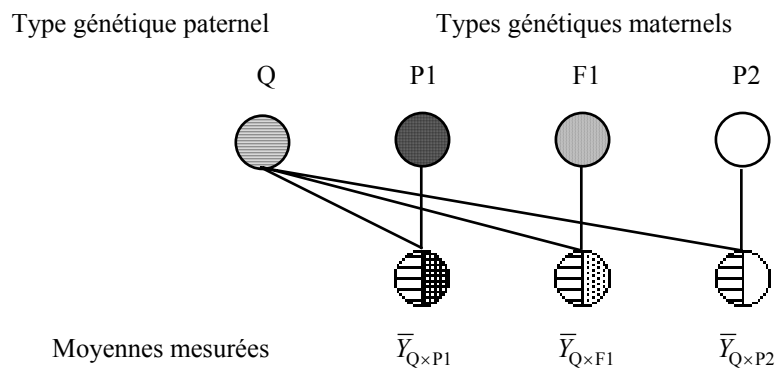
Considérons, par convention, que les caractères de ce type représentent les performances des jeunes ; ceci est assez naturel pour le taux de survie, ça l'est moins pour la taille de portée. On désigne alors par *effet direct* et par *effet maternel* les effets sur le caractère étudié du génotype du jeune et du génotype de sa mère respectivement. Dans ce cas, l'hétérosis peut avoir deux origines. Premièrement, les jeunes sont issus d'une hybridation intra-spécifique : on parle alors d'*hétérosis direct*. Deuxièmement, les mères sont elles-mêmes issues d'une hybridation intra-spécifique : on parle alors d'*hétérosis maternel*.

Le calcul de l'hétérosis direct et de l'hétérosis maternel s'effectue à partir de protocoles d'hybridation intra-spécifiques du type de ceux schématisés ci-dessous.

Hétérosis direct :
$$H_{\text{dir}} = \bar{Y}_{F1} - \frac{\bar{Y}_{P1} + \bar{Y}_{P2}}{2}$$



Hétérosis maternel :
$$H_{\text{mat}} = \bar{Y}_{Q \times F1} - \frac{\bar{Y}_{Q \times P1} + \bar{Y}_{Q \times P2}}{2}$$



Soit un locus avec deux allèles, \mathcal{A}_1 et \mathcal{A}_2 , dont les fréquences peuvent différer d'une population parentale à l'autre : soit les fréquences respectives p et q dans P1, $p+y$ et $q-y$ dans P2 [avec $p+q = (p+y) + (q-y) = 1$]. Appelons μ_{11} , μ_{12} et μ_{22} les moyennes phénotypiques correspondant aux trois génotypes possibles. Le tableau 17 présente la structure génétique à l'intérieur de chacune des deux populations parentales, supposées panmictiques, et dans une population (F1) issue du croisement entre des mâles d'une des deux populations parentales et des femelles de l'autre.

Les moyennes des deux populations parentales (μ_{P1} et μ_{P2}) et de la F1 (μ_{F1}) s'écrivent :

$$\mu_{P1} = p^2 \mu_{11} + 2pq \mu_{12} + q^2 \mu_{22}$$

$$\mu_{P2} = (p+y)^2 \mu_{11} + 2(p+y)(q-y) \mu_{12} + (q-y)^2 \mu_{22}$$

$$\mu_{F1} = p(p+y) \mu_{11} + [p(q-y) + q(p+y)] \mu_{12} + q(q-y) \mu_{22}$$

Nous pouvons comparer la moyenne de la F1, soit à la meilleure des deux populations parentales, soit à la moyenne des deux populations parentales. Dans le premier cas, le résultat dépend des valeurs de p et q , alors que dans le second il en est indépendant. Il est ainsi plus facile de tirer des conclusions de portée générale en se ramenant à la moyenne des deux populations parentales.

Tableau 17. Structure génétique de deux populations parentales panmictiques (P1 et P2) et de la F1 qui en est issue.

Génotype	Moyenne	Fréquence des génotypes		
		P1	P2	F1
$\mathcal{A}_1 \mathcal{A}_1$	μ_{11}	p^2	$(p+y)^2$	$p(p+y)$
$\mathcal{A}_1 \mathcal{A}_2$	μ_{12}	$2pq$	$2(p+y)(q-y)$	$p(q-y) + q(p+y)$
$\mathcal{A}_2 \mathcal{A}_2$	μ_{22}	q^2	$(q-y)^2$	$q(q-y)$

Soit $\mu_{\bar{P}}$ la moyenne des deux populations parentales :

$$\mu_{\bar{P}} = \frac{\mu_{P1} + \mu_{P2}}{2}$$

On montre que l'hétérosis en F1 (H_{F1}), défini par rapport à cette moyenne parentale, s'écrit :

$$H_{F1} = \mu_{F1} - \mu_{\bar{P}} = \left[\mu_{12} - \frac{\mu_{11} + \mu_{22}}{2} \right] y^2$$

Rappelons le terme entre crochets est désigné par d (cf. section précédente), nous avons :

$$H_{F1} = dy^2$$

Si l'on admet que les effets d'épistasie sont négligeables, cette expression se généralise très simplement au cas de plusieurs locus ; soit, en employant l'indice l pour désigner les locus :

$$H_{F1} = \sum_l (dy^2)_l$$

On remarque que l'hétérosis en F1 dépend de l'existence d'une dominance orientée. On comprend alors que l'importance de l'hétérosis dépende du caractère mesuré et que les caractères les plus sensibles à la dépression de consanguinité soient ceux qui présentent le plus d'hétérosis : ces deux effets sont manifestement les deux facettes du même phénomène.



L'hétérosis se manifeste pour les caractères qui présentent une dominance orientée.

L'expression ci-dessus indique par ailleurs que l'hétérosis en F1 est d'autant plus important que les différences de fréquences alléliques (y) entre les deux populations parentales sont élevées. Cette prédiction du modèle est en bon accord avec les faits observés (voir § C.2) révélant, pour un même caractère, un hétérosis d'autant plus fort que les populations sont génétiquement éloignées. Lorsque les populations parentales sont totalement consanguines (lignées pures), y vaut 1 pour les locus sur lesquels les deux lignées diffèrent : l'hétérosis est alors maximal.

Nous avons noté que la dépression de consanguinité est en liaison avec l'augmentation de la fréquence des homozygotes (cf. § B.2). De façon comparable, on peut montrer que la fréquence des hétérozygotes en F1 (π_{F1}) est supérieure à la moyenne des fréquences des hétérozygotes dans les deux populations parentales (π_{P1} et π_{P2} ; cf. tableau 17) :

$$\pi_{F1} - \frac{\pi_{P1} + \pi_{P2}}{2} = y^2$$



L'hétérosis est lié au fait que les hétérozygotes sont en plus grande proportion en F1 qu'ils ne le sont en moyenne dans les deux lignées parentales.



Les choses ne sont en fait pas si simples que ça. D'autres sources que la dominance orientée peuvent engendrer de l'hétérosis en F1. C'est le cas des effets d'interaction entre gènes à différents locus (effets d'épistasie) qui ont été négligés ici.

b. Hétérosis en F2

Le modèle que nous venons de développer, ***en faisant l'hypothèse d'absence d'épistasie***, permet de prédire l'hétérosis qui peut se manifester au sein d'une F2 obtenue par union panmictique d'individus de la F1. Toujours en se référant à la moyenne des populations parentales, on montre que l'hétérosis en F2 s'écrit :


$$H_{F2} = \mu_{F2} - \mu_{\bar{P}} = \frac{1}{2} \sum_l (dy^2)_l = \frac{1}{2} H_{F1}$$

Ainsi, l'hétérosis en F2, exprimé en écart à la moyenne des populations parentales, est diminué de moitié par rapport à l'hétérosis en F1. Ce phénomène de "perte de vigueur" entre la F1 et la F2 est assez fréquemment observé ; c'est la principale raison qui explique qu'un producteur de maïs qui utilise des variétés hybrides F1 n'a pas intérêt à utiliser les graines récoltées une année donnée comme semence pour l'année suivante.

De la même manière que pour l'analyse en F1, on peut faire un parallèle entre l'effet d'hétérosis et l'écart de fréquence des hétérozygotes entre populations. Soit, pour un locus donné, π_{F2} cette fréquence en F2 :

$$\pi_{F2} - \frac{\pi_{P1} + \pi_{P2}}{2} = \frac{1}{2}y^2$$

Alors que les fréquences alléliques n'ont pas évolué entre la F1 et la F2, le surcroît d'hétérozygotes par rapport à la moyenne des deux parentales a été divisé par deux, exactement comme pour l'hétérosis. Ceci est dû à la panmixie qui a ramené les fréquences des génotypes à une situation d'équilibre à chaque locus.

 *Selon le caractère étudié, le passage de la F1 à la F2 se traduit par des évolutions diverses de la moyenne. La perte de la moitié de l'effet d'hétérosis est assez fréquemment observée, mais ce n'est pas la règle absolue : on observe également assez fréquemment que l'écart entre la F2 et la moyenne des populations parentales est supérieur à la moitié de l'écart constaté en F1. Là encore, inclure des effets d'épistasie dans le modèle permet de rendre compte de ce meilleur maintien de l'hétérosis par rapport à ce que prévoit le modèle où l'on considère que les effets des différents locus s'ajoutent strictement.*

c. Réflexion sur la notion de dominance orientée

Tant en ce qui concerne la dépression de consanguinité que l'hétérosis, une condition suffisante à l'apparition de ces phénomènes est l'existence d'une dominance orientée. Les résultats observés sur des caractères d'intérêt agronomique ou zootechnique montrent que, sauf quand l'un et l'autre sont nuls, l'effet de la consanguinité est négatif alors que celui de l'hétérosis est positif. Ceci tendrait à montrer que la dominance serait orientée toujours dans le même sens : les hétérozygotes seraient de façon majoritaire plus proches des homozygotes « favorables » que des homozygotes « défavorables ».

Afin d'éclairer ce phénomène, il convient de constater que les caractères qui nous intéressent sont souvent des caractères complexes, qui mettent en jeu de nombreux mécanismes physiologiques. Dans tous les cas, l'obtention de valeurs phénotypiques élevées suppose un

bon fonctionnement de l'organisme entier. On sait que la sélection naturelle élimine très rapidement les allèles dominants défavorables à l'adaptation au milieu extérieur et à la fécondité (voir GP) ; le cas des gènes létaux est particulièrement illustratif à cet égard. Ainsi, la sélection naturelle, en éliminant les allèles dominants ou subdominants défavorables au bon fonctionnement de l'organisme, a contribué à ce que les allèles qui manifestent de la dominance soient majoritairement favorables aux caractères qui nous intéressent aujourd'hui. Dans des populations panmictiques, l'élimination des allèles défavorables récessifs est cependant très lente (voir GP). Ainsi, dans les populations d'animaux et de plantes allogames, des allèles récessifs défavorables, notamment des allèles létaux ou sublétaux, sont maintenus à l'état hétérozygote : ce « fardeau génétique » peut expliquer une partie de la sensibilité des populations à la consanguinité.

Deux hypothèses, dont les implications pratiques sont nettement différentes, sont généralement avancées pour rendre compte de la dominance orientée, et donc de l'hétérosis : la dominance et la surdominance (ou superdominance).

Dans l'hypothèse de la dominance, l'avantage lié à l'hybridation est dû au regroupement dans un même génotype de gènes dominants favorables. Considérons par exemple deux locus à deux allèles, A et a, d'une part, B et b, d'autre part, la lettre majuscule désignant l'allèle dominant favorable. Soit des populations parentales doublement homozygotes :

$$P1 : AA \quad bb \qquad P2 : aa \quad BB$$

La F1 issue du croisement entre des individus de P1 et de P2 est composée d'individus tous doublement hétérozygotes, réunissant les deux allèles dominants favorables :

$$F1 : Aa \quad Bb$$

Il est théoriquement possible d'obtenir par sélection un génotype aussi bon que l'hybride et stable au cours des générations : $AA \quad BB$; **sous l'hypothèse de la dominance, l'hétérosis est dit fixable**. Si le nombre de locus impliqués est élevé, la fixation peut toutefois se révéler ardue. Avec 20 locus indépendants, la probabilité de trouver dans une F2 un individu homozygote pour les allèles favorables aux 20 locus est $(\frac{1}{4})^{20} = 10^{-13}$. L'hybride F1 est donc un moyen rapide d'exploiter la complémentarité de deux lignées.

Dans l'hypothèse de la surdominance, la supériorité de l'hybride est liée à la supériorité de l'état hétérozygote en lui-même à un certain nombre de locus : $Aa > AA > aa$. Pour un locus donné, dans un milieu donné, des exemples d'une telle situation sont rares. Toutefois, il n'est pas nécessaire que l'hétérozygote présente à un moment donné une supériorité par rapport à l'état homozygote : il suffit qu'il soit plus stable en milieu variable. L'équipement enzymatique plus riche des hétérozygotes peut les rendre plus aptes à exploiter un milieu variable dans le temps et/ou l'espace. L'hétérozygote peut être avantageux sur l'ensemble des milieux sans l'avoir jamais été dans des conditions précises (tableau 18) : c'est la **surdominance marginale**, due à l'**homéostasie**. D'autres modèles plus complexes de surdominance peuvent également être conçus avec des locus à effets pléiotropiques ou à effets multiplicatifs. La différence avec l'hypothèse de la dominance est qu'**en cas de surdominance, l'hétérosis n'est pas fixable** : les hybrides seront toujours supérieurs aux populations parentales¹⁰.

Tableau 18. Schématisation de la surdominance marginale. Les deux milieux sont les milieux successifs que connaît l'organisme au cours de son développement. L'allèle A n'est efficace que dans le premier milieu, l'allèle a n'est efficace que dans le second. Des valeurs arbitraires sont données aux trois génotypes dans les deux milieux, la valeur phénotypique finale étant représentée par la somme des deux valeurs partielles.

Génotype	Milieu 1	Milieu 2	Bilan
AA	4	0	4
Aa	4	4	8
aa	0	4	4

¹⁰ D'un point de vue évolutif, quand il y a un avantage sélectif à posséder l'information apportée par deux allèles différents, cela signifie *a contrario* que posséder un seul allèle (être homozygote) présente des désavantages. Pour un locus biallélique, il est impossible que la fréquence des hétérozygotes dans une population panmictique soit supérieure à 0,5 : à chaque génération, il y a une majorité d'homozygotes qui ne sont pas au mieux du point de leur valeur sélective. Ceci laisse penser qu'il est difficile de maintenir dans les populations naturelles un grand nombre de locus polymorphes manifestant de la surdominance et que la duplication de gènes (phénomène courant à l'échelle de l'évolution) a pu représenter un moyen de fixer deux formes différentes du même gène.

EXERCICES

Exercice n°1

Le tableau ci-dessous, établi pour des lignées expérimentales de souris, donne les moyennes observées de taille de portée selon le coefficient de consanguinité moyen (F) des mères d'une part et des jeunes d'autre part.

F		Taille de portée
Mères	Jeunes	
0	0	8,3
0,375	0,5	5,7
0,5	0	6,2

- 1) Sur le plan biologique, comment expliquez-vous que l'on puisse distinguer pour le caractère "taille de portée" une composante maternelle et une composante liée aux jeunes eux-mêmes ?
- 2) En supposant que la moyenne phénotypique pour ce caractère évolue de façon linéaire en fonction des coefficients de consanguinité moyens, calculer à partir de ces données l'effet dépressif lié à la consanguinité des mères ainsi que celui lié à la consanguinité des jeunes.
- 3) Quelle valeur moyenne de la taille de portée peut on prédire pour une lignée de souris totalement consanguine ($F = 1$ pour tout individu) ?

D'après Roberts, 1960.

Exercice n°2

Des hybridations intra-spécifiques ont été effectuées entre deux lignées consanguines de maïs. Le tableau ci-dessous donne les moyennes de rendement en grain (qx/ha) pour les deux lignées parentales, P1 et P2, et pour la F1. Calculez l'hétérosis en F1 par rapport à la moyenne des valeurs parentales. Donnez, en spécifiant vos hypothèses, une prédiction de la valeur moyenne de la F2 obtenue par union panmictique d'individus de la F1.

P1	P2	F1
40	48	84

