

Dépression de consanguinité et vigueur hybride en amélioration des plantes

Fiche **QUESTIONS SUR...** n° 01.04.Q24

novembre 2022

Mots clés : consanguinité - hybridation - dépression de consanguinité - vigueur hybride - hétérosis - dominance favorable - superdominance - fardeau génétique - variété lignée - variété hybride

Chez les êtres vivants, à fécondation croisée, la consanguinité désigne à la fois la reproduction entre individus apparentés et l'état génétique¹ résultant de cette reproduction². Son effet négatif – associé à l'apparition de tares – est bien connu chez les plantes, les animaux et l'Homme. Notamment, chez l'Homme, la consanguinité a été à l'origine de maladies ou d'accidents chez les pharaons d'Égypte qui se mariaient entre demi-frère et demi-sœur, voire entre frère et sœur. Ces maladies ou accidents sont à l'origine de l'interdiction du mariage entre proches apparentés par l'Église et dans de nombreuses sociétés. La réciproque, la vigueur hybride, est le gain de vigueur associé à une reproduction entre individus non apparentés, par rapport à la reproduction entre apparentés.

Les bases génétiques de la dépression de consanguinité

Chez les plantes et les animaux, on parle de dépression de consanguinité pour qualifier la perte de vigueur qui apparaît chez les individus issus de la reproduction entre apparentés. La principale cause de ce phénomène est le développement de l'homozygotie dans le génome. Ainsi, chez les plantes, la reproduction d'un individu avec lui-même, c'est-à-dire par autofécondation, conduit à la destruction progressive de l'hétérozygotie : à chaque génération la fréquence des hétérozygotes est divisée par deux (à un locus, avec deux allèles A et a , une plante hétérozygote Aa donne par autofécondation $\frac{1}{4}$ de AA , $\frac{1}{2}$ de Aa et $\frac{1}{4}$ de aa). Il y a alors deux explications de la dépression de consanguinité.

La première explication est l'apparition à l'état homozygote d'allèles récessifs ayant des effets très défavorables ; on parle de tares. Ainsi, dans une population à fécondation croisée, sans reproduction entre apparentés, la fréquence de l'allèle récessif défavorable a est faible, car les génotypes homozygotes aa très défavorisés tendront à être éliminés par la sélection naturelle, de sorte que le gène a se maintient essentiellement à l'état hétérozygote à faible fréquence. Imaginons une fréquence de 0,005 d'individus Aa ; par autofécondation, on obtiendra au niveau de la population une fréquence de 0,0025 d'individus aa , ce qui est faible, mais multiplié par un nombre élevé de locus, par exemple 100, on passe alors à 25 % des individus qui seront porteurs d'au moins un gène défavorable à l'état homozygote et avec un nombre plus élevé de locus on aura la quasi-certitude d'avoir chez chaque individu au moins un gène très défavorable à l'état homozygote... d'où l'effet général observé de la dépression de consanguinité.

L'autre explication de la dépression de consanguinité est la destruction, à certains locus, de l'état hétérozygote qui peut présenter un avantage. Cet avantage peut être dû à un dosage optimal de l'effet des allèles à des locus particuliers. Ainsi pour une enzyme bien connue chez la levure, l'alcool déshydrogénase, avec deux allèles A et a , l'hétérozygote Aa fonctionne mieux que le génotype aa qui ne produit pas assez d'enzyme et que le génotype AA qui en produit trop. Un autre exemple, chez l'Homme, est celui de la tolérance à l'anémie falciforme en zones impaludées. Cette tolérance s'explique par l'existence de deux allèles HbS et HbA codant pour deux types d'hémoglobine, tels que l'homozygote HbS/HbS entraîne une anémie souvent létale mais est résistant à la malaria, tandis que l'homozygote HbA/HbA n'est pas anémié

¹ C'est-à-dire la présence à un locus de deux gènes dérivant d'un même gène ancêtre.

² Ainsi on parle de mariages consanguins et d'individus consanguins.

mais est sensible à la malaria, et donc avantaagé. Dans ces deux exemples, on parle de superdominance pour qualifier l'avantage de l'état hétérozygote à un locus particulier. La disparition de l'état hétérozygote à ce locus a donc comme conséquence une diminution de l'adaptation des génotypes au milieu, et ce d'autant plus que ces mécanismes peuvent être présents à plusieurs locus. Les études génétiques montrent toutefois que ce mécanisme est moins général que le premier³. La conséquence de ces deux mécanismes est une perte de vigueur liée assez directement au niveau d'homozygotie... ce qui est bien vérifié expérimentalement (*Figure 1*).

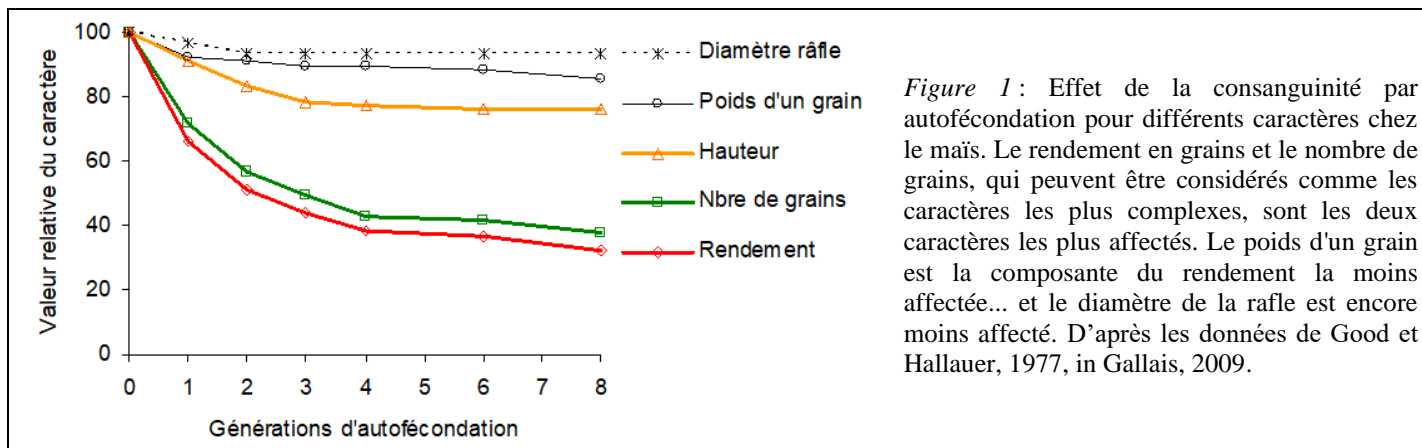
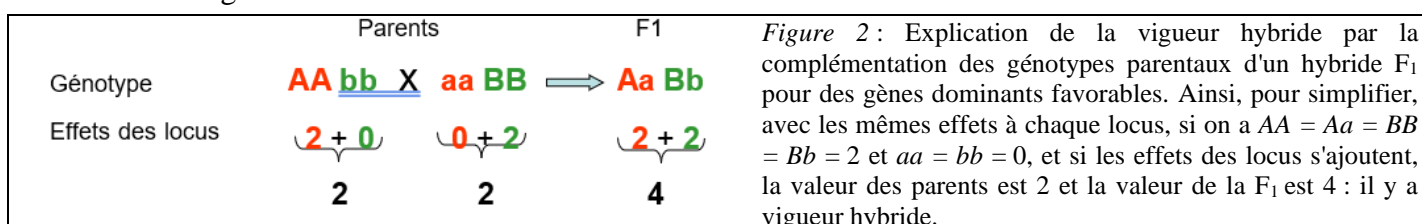


Figure 1 : Effet de la consanguinité par autofécondation pour différents caractères chez le maïs. Le rendement en grains et le nombre de grains, qui peuvent être considérés comme les caractères les plus complexes, sont les deux caractères les plus affectés. Le poids d'un grain est la composante du rendement la moins affectée... et le diamètre de la râfle est encore moins affecté. D'après les données de Good et Hallauer, 1977, in Gallais, 2009.

Les bases génétiques de la vigueur hybride

En 1908, le généticien américain Shull, dans ses travaux chez le maïs, constate une restauration de la vigueur dans les descendants du croisement de lignées homozygotes, très déprimées, non apparentées. Il introduit alors le terme *heterosis* pour qualifier ce gain de vigueur, terme qui vient de la contraction de *heterozygosis* qui signifiait "stimulation due à l'état hétérozygote". On parle aussi de vigueur hybride. Ce phénomène est très général dans le monde vivant avec des organismes à reproduction sexuée. Il est la réciproque de la dépression de consanguinité et ses explications sont évidemment celles, inversées, de la dépression de consanguinité.

Ainsi, le premier mécanisme est le masquage à l'état hétérozygote des allèles récessifs défavorables, par le croisement de lignées non apparentées. Elles ont en effet une forte probabilité d'être homozygotes pour des tares différentes. Ainsi à deux locus, avec les allèles *A* et *a* à un locus et *B* et *b* à un autre locus, le croisement d'une lignée *AAbb* par une lignée complémentaire *aaBB* donne un descendant hybride *AaBb*, qui avec la dominance de *A* sur *a* et de *B* sur *b* sera supérieur à ses deux parents puisque les gènes récessifs défavorables seront masqués (voir *Figure 2*). Ce mécanisme est appelé le mécanisme de la dominance favorable. À noter que la sélection naturelle dans les populations a favorisé ce type de dominance : la dominance des gènes défavorables à la survie est rare.



Le deuxième mécanisme est celui de la restauration de l'état hétérozygote à certains locus. Pour illustrer l'avantage de l'état hétérozygote à un locus, ou superdominance, nous avons déjà cité précédemment les exemples de l'alcool déshydrogénase chez la levure et celui de l'anémie falciforme chez l'Homme. Un autre exemple plus concret pour l'agronome est celui de la résistance à certaines races de rouilles chez le blé. Si l'allèle *A1* entraîne la résistance à la race R1 et l'allèle *A2* la résistance à la race R2, et si les deux races sont présentes dans le champ de l'agriculteur, l'hybride sera résistant aux deux races, alors que ses deux parents seront sensibles... Et si cela existe à plusieurs locus pour différentes maladies pour lesquelles il existe différentes races (différentes rouilles, mildiou, oïdium...), l'hybride sera plus résistant à ces maladies, ce qui

³ A. Gallais, 2009.

est bien observé. Chez la pomme de terre, plante autotétraploïde⁴, pour la résistance au mildiou, il est même possible d'avoir quatre allèles de résistance à différentes races à un même locus, d'où une résistance ou une stabilité des résistances liée au nombre d'allèles de résistance présents à un locus. Les deux mécanismes coexistent ; les travaux de génétique montrent toutefois que le mécanisme de la dominance favorable est beaucoup plus général que le mécanisme de la superdominance.

Conséquences pour le sélectionneur

Possibilités de fixation de l'hétérosis et justification des variétés hybrides

Avec le mécanisme de la dominance favorable, l'hétérosis est dite fixable, car il est théoriquement possible d'obtenir des génotypes homozygotes d'aussi bonne vigueur que l'hybride hétérozygote. Ainsi avec deux locus, l'hybride *AaBb* résultant du croisement des lignées *AAbb* par *aaBB* est plus vigoureux que ses parents (*Figure 2*). Mais cet hybride produit $\frac{1}{4}$ de gamètes *AB* et donne donc par autofécondation $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = 0,0625$ de génotypes *AABB* de même niveau que l'hybride *AaBb*. Cependant cette probabilité d'obtenir des génotypes homozygotes aussi "bons" que l'hybride hétérozygote diminue rapidement avec l'augmentation du nombre *n* de locus en cause. Elle est en effet de $(\frac{1}{4})^n$ avec *n* locus non liés ; avec seulement 8 locus, elle est de 0,000015, ce qui est déjà très faible. C'est pourquoi l'on dit que l'hétérosis dû à la dominance favorable est fixable en théorie, mais pratiquement infixable. À très long terme, on peut toutefois envisager une certaine fixation de l'hétérosis par élimination des gènes défavorables.

Avec le mécanisme de la superdominance, le problème est plus simple à comprendre : l'hétérosis étant directement lié à l'état hétérozygote à certains locus, il sera infixable.

En conclusion, du point de vue du sélectionneur, l'hétérosis, quelle que soit son explication, est en pratique infixable et donc pour utiliser la variation génétique de ce phénomène, le sélectionneur doit développer des variétés hybrides chez les espèces où la dépression de consanguinité est élevée.

La différence entre plantes autogames et plantes allogames

Il existe deux grands types de plantes : les plantes dites autogames qui s'autofécondent naturellement (p. ex. : blé, tomate) et les plantes dites allogames (p. ex. : maïs, seigle, radis) qui se reproduisent essentiellement en croisement. Chez les plantes allogames, la sélection naturelle a même assez souvent mis en place des mécanismes qui empêchent ou freinent l'autofécondation. Ces systèmes de reproduction ont une influence très forte sur la fréquence et la distribution des allèles déterminant des caractères très défavorables.

Dans les populations naturelles de plantes autogames, les allèles défavorables apparaissent en effet à chaque génération à l'état homozygote, une plante hétérozygote *Aa* donnant par autofécondation une descendance $\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$; les génotypes *aa*, très défavorisés, seront éliminés par la sélection naturelle et donc l'allèle *a* sera progressivement éliminé de la population, avec la disparition progressive des génotypes hétérozygotes *Aa*. C'est pourquoi le fardeau génétique (ensemble des allèles codant pour des tares, présents dans le génome) est faible chez les plantes autogames ; en conséquence, à partir d'un croisement entre deux lignées non apparentées, la vigueur hybride est faible, de même que la dépression de consanguinité. Ainsi, chez le blé, comme chez d'autres plantes autogames, on estime à moins de 10 % la vigueur hybride.

Dans les populations naturelles de plantes allogames, la situation est totalement différente. En l'absence de reproduction entre individus apparentés, les allèles défavorables, récessifs, se maintiennent à l'état hétérozygote, masqués par les allèles favorables dominants. Il en résulte un fardeau génétique élevé qui entraîne une forte sensibilité à la consanguinité. Corrélativement, le phénomène d'hétérosis, mesuré par la différence de vigueur entre les hybrides et les lignées homozygotes, sera fort. Ainsi, chez le maïs, les hybrides sont encore aujourd'hui plus de deux fois plus vigoureux que les lignées (hétérosis de plus de 100 %). À noter toutefois que l'avantage des meilleurs hybrides par rapport aux populations n'est que de 20 % environ. Par suite d'une certaine fixation de l'hétérosis, par la sélection depuis un siècle sur la vigueur des lignées, on observe toutefois une tendance à la réduction de l'écart entre les hybrides et les lignées, écart qui reste encore très grand. Cette différence de comportement des plantes autogames et des plantes allogames ne signifie pas pour autant qu'il faut nécessairement développer des lignées chez les plantes autogames et des hybrides de lignées chez les plantes allogames. Pour une espèce donnée et pour un

⁴ C'est-à-dire avec un génome ayant quatre fois le génome haploïde de base.

caractère quantitatif comme le rendement en grain, il faut considérer la distribution de toutes les lignées possibles et de tous les hybrides possibles (Figure 3). En fait, il faut considérer la valeur des meilleures variétés possibles, lignées et hybrides. Si la variation génétique entre lignées permet de compenser la dépression de consanguinité, alors il vaut mieux développer des variétés lignées, ce qui n'exclut pas que certains hybrides puissent être meilleurs que la meilleure lignée. C'est la situation chez le blé. Au contraire, si la variation génétique entre lignées ne permet pas de compenser la dépression de consanguinité, alors il faut développer des variétés hybrides ; c'est le cas chez le maïs.

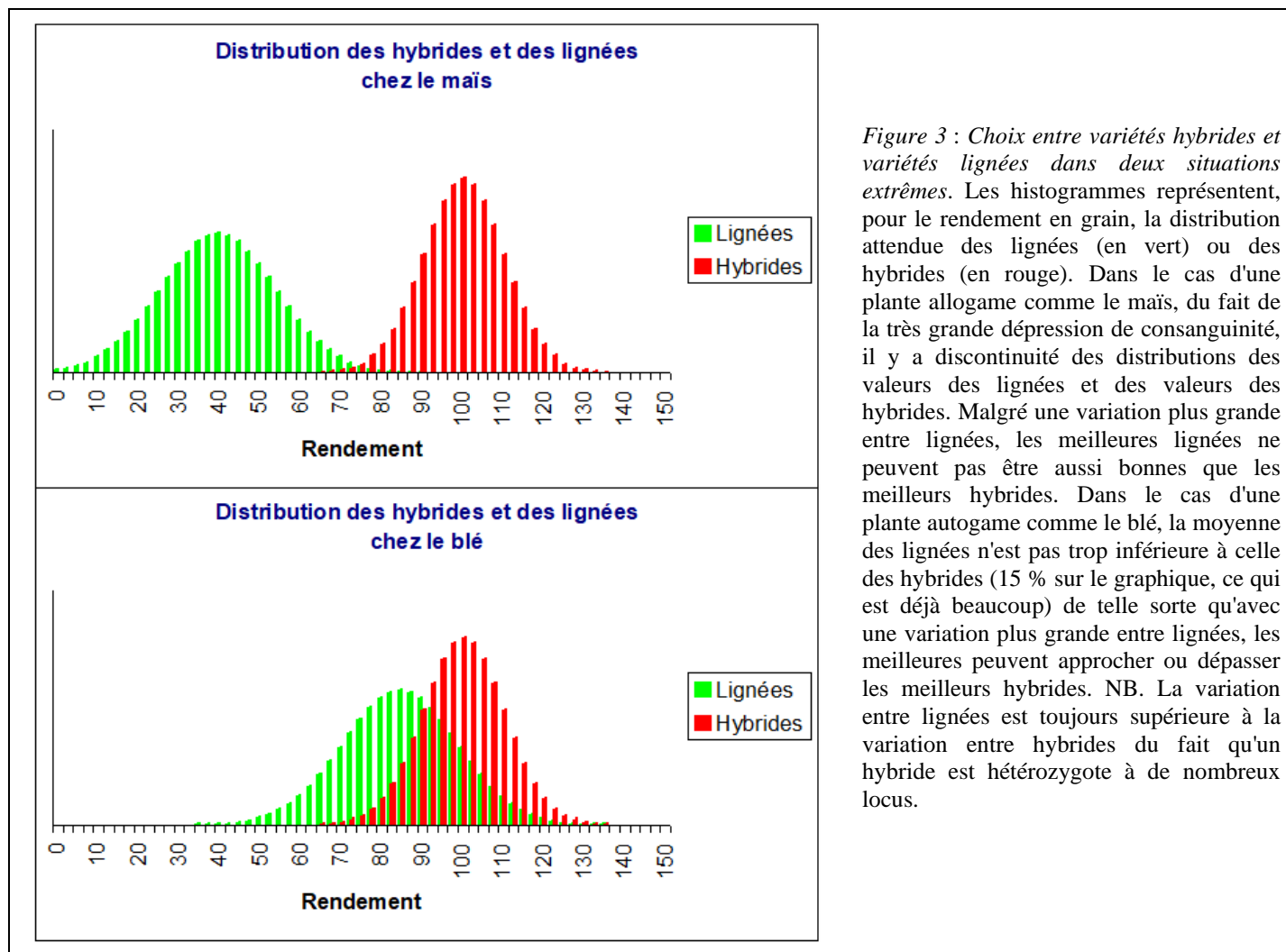


Figure 3 : Choix entre variétés hybrides et variétés lignées dans deux situations extrêmes. Les histogrammes représentent, pour le rendement en grain, la distribution attendue des lignées (en vert) ou des hybrides (en rouge). Dans le cas d'une plante allogame comme le maïs, du fait de la très grande dépression de consanguinité, il y a discontinuité des distributions des valeurs des lignées et des valeurs des hybrides. Malgré une variation plus grande entre lignées, les meilleures lignées ne peuvent pas être aussi bonnes que les meilleurs hybrides. Dans le cas d'une plante autogame comme le blé, la moyenne des lignées n'est pas trop inférieure à celle des hybrides (15 % sur le graphique, ce qui est déjà beaucoup) de telle sorte qu'avec une variation plus grande entre lignées, les meilleures peuvent approcher ou dépasser les meilleurs hybrides. NB. La variation entre lignées est toujours supérieure à la variation entre hybrides du fait qu'un hybride est hétérozygote à de nombreux locus.

André GALLAIS, membre de l'Académie d'Agriculture de France

Ce qu'il faut retenir :
 L'hétérosis, ou avantage de l'état hétérozygote sur l'état homozygote au niveau du génome, est un phénomène biologique général, présent chez tous les êtres vivants à reproduction sexuée. Il s'explique par deux grands mécanismes : d'une part, la complémentation des apports gamétiques pour des gènes dominants favorables, et d'autre part la complémentation entre allèles à certains locus ou superdominance, le premier mécanisme étant plus général que le second. Ce phénomène est plus important chez les plantes allogames que chez les plantes autogames. Du point de vue du sélectionneur, les variétés lignées se justifient si la sélection entre lignées permet de compenser la dépression de consanguinité et les variétés hybrides se justifient dans le cas contraire.

Pour en savoir plus :
 • André GALLAIS : *Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes*. Editions Quae, 2009, 356 p.