

# Génétique évolutive - Cours 2010

Joël Cuguen - SN2 bureau 205 – joel.cuguen@univ-lille1.fr

1. Introduction : évolution, adaptation et sélection naturelle
- ➔ **2. Evolution des caractères quantitatifs**
3. Evolution dans un environnement variable

## Les caractères à variation continue

### Variations qualitatives (polymorphismes mendéliens) :

- oui ou non ?
- couleur jaune ou verte des cotylédons ?
- pois lisse ou ridé
- nain ou normal ?

### Variations quantitatives (caractères quantitatifs)

- continues
  - taille en cm
  - poids en grammes
  - production laitière en litres
  - temps entre naissance et reproduction
- discontinues avec beaucoup de classes
  - nombre de soies abdominales
  - taille d'une portée ou ponte
  - nombre de graines produites
  - nombre de périodes de reproduction

Les polymorphismes mendéliens se manifestent en général indépendamment de l'environnement (correspondance directe entre **phénotype** et **génotype**).

Les caractères quantitatifs sont en général la résultante des influences génétiques et environnementales. Souvent plusieurs gènes influent sur le caractère. Il est difficile de mettre en évidence la contribution de chaque gène séparément (sauf dans le cas de "gènes majeurs"), mais il est relativement facile d'obtenir une idée de l'importance relative de la composante génétique totale (en mesurant l'**héritabilité**).

Les régions chromosomiques où se trouvent des gènes relativement importants pour le caractère peuvent être localisées par une analyse **QTL** ("quantitative trait loci").

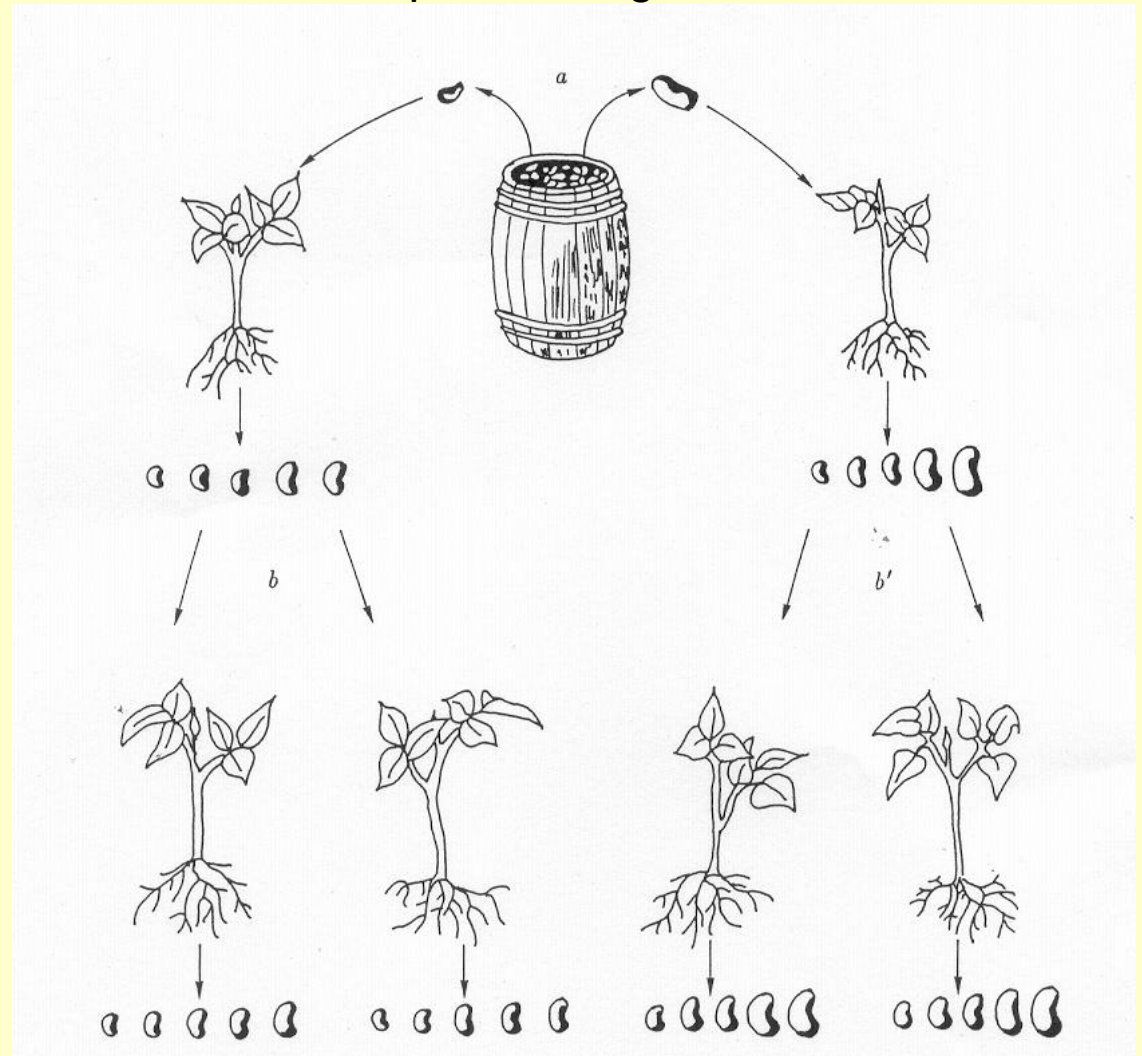
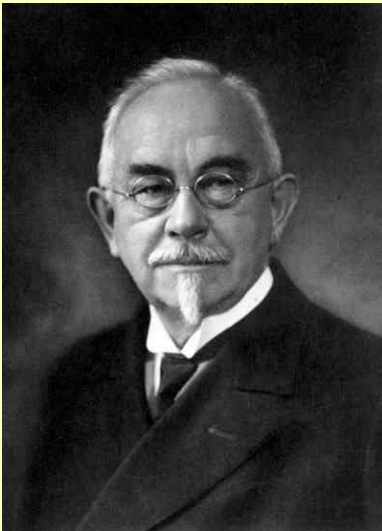
Un cas spécial est formé par les **caractères à seuil**, par exemple

- chez l'espèce humaine : avoir un enfant seul ou un jumeau
- être vernalisé ou non pendant l'hiver pour une plante

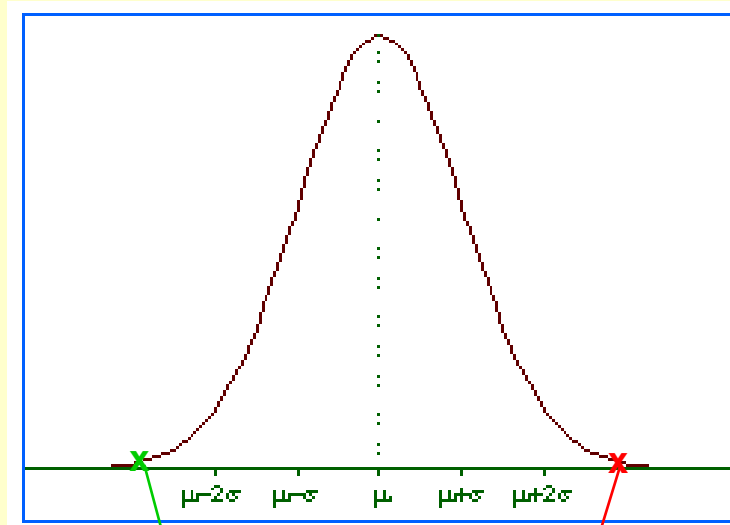
Le caractère sous-jacent continu dépasse alors un seuil. En dessous et au dessus du seuil se réalisent des phénotypes différents.

## Johannsen et la distinction entre génotype et phénotype

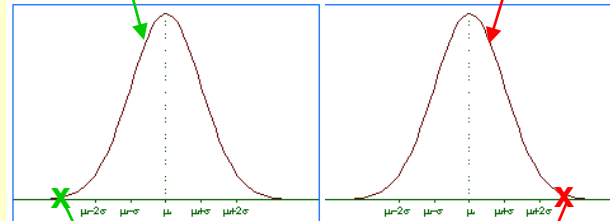
Le danois Johannsen a introduit les termes "gène", "génotype" et "phénotype". Il a fait une expérience célèbre (1903) en analysant les relations "parents – descendants" chez les haricots en étudiant le poids des graines.



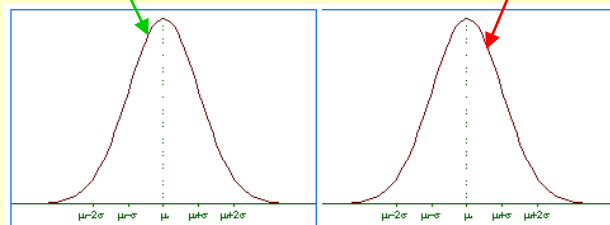
La population d'origine  
(mélange de  
génotypes)



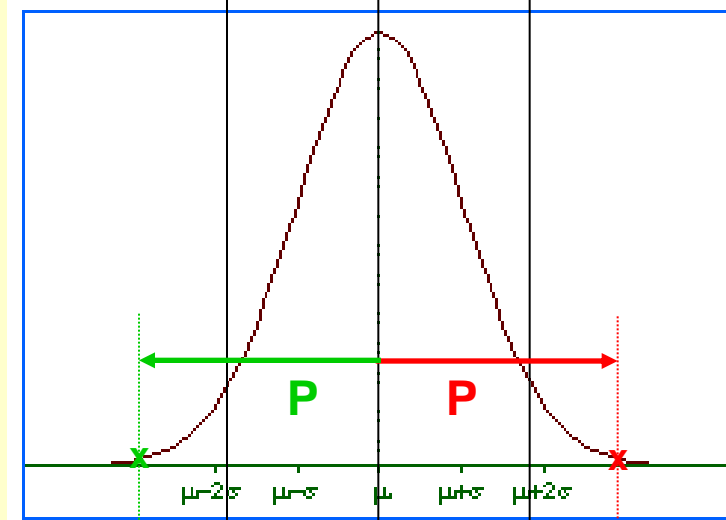
Descendances (par  
autofécondation)



Descendances (par  
autofécondation)



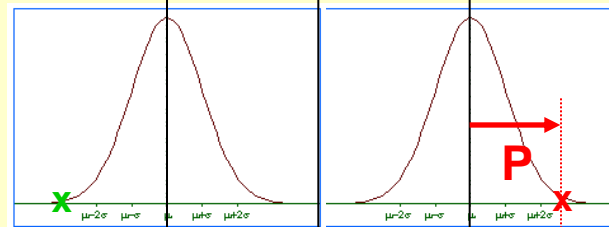
La population d'origine  
(mélange de  
génotypes  
**homozygotes**)



P = valeur phénotypique  
G = valeur génétique  
(génotypique)  
Ce sont des écarts à la  
moyenne de la  
population.  
E = valeur  
environnementale

$$P = G + E$$

Descendances (par  
autofécondation)

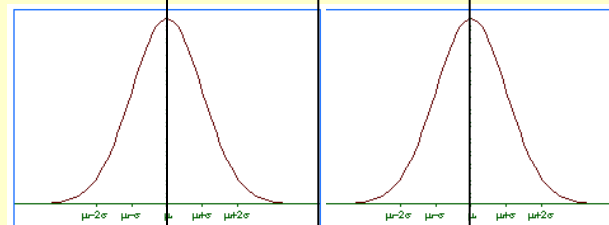


Ici tous les individus ont  
le même génotype :

$$G = 0$$

$$P = E$$

Descendances (par  
autofécondation)



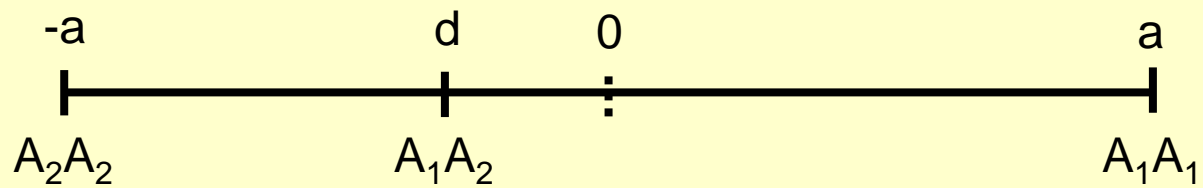
(Pour une population :

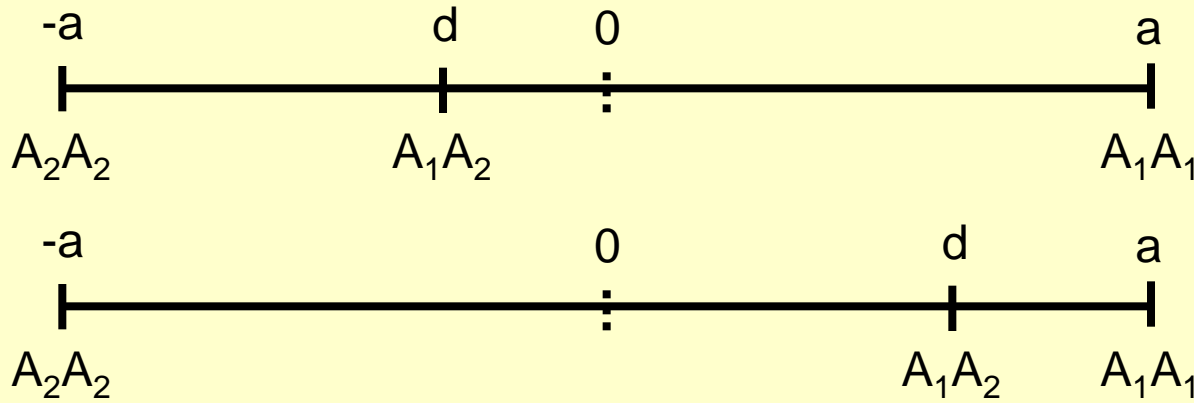
$$\Sigma P = 0$$

$$\Sigma G = 0$$

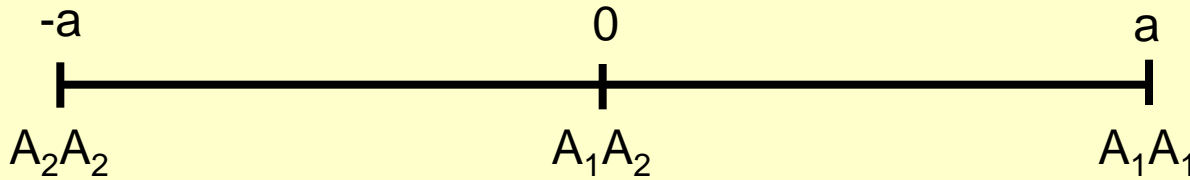
$$\Sigma E = 0)$$

Le modèle de base de l'influence d'un gène sur un caractère quantitatif :  
La relation génotype : phénotype

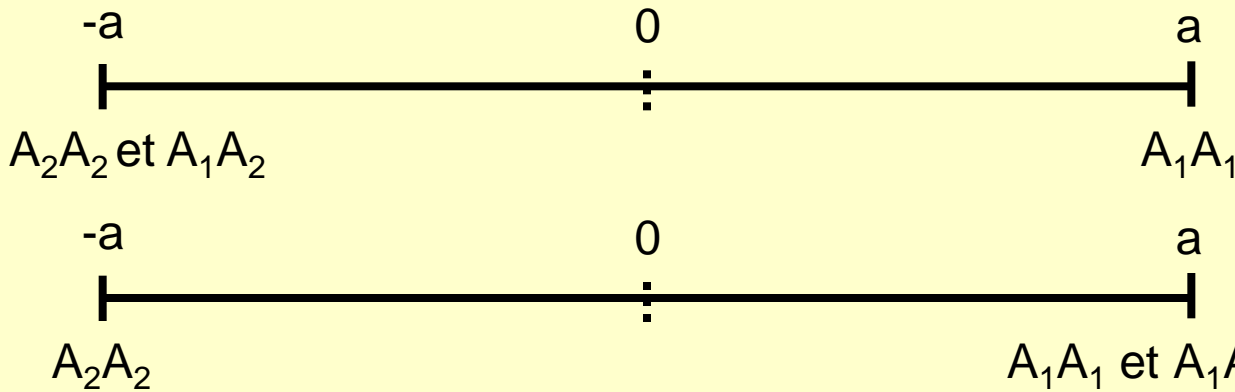




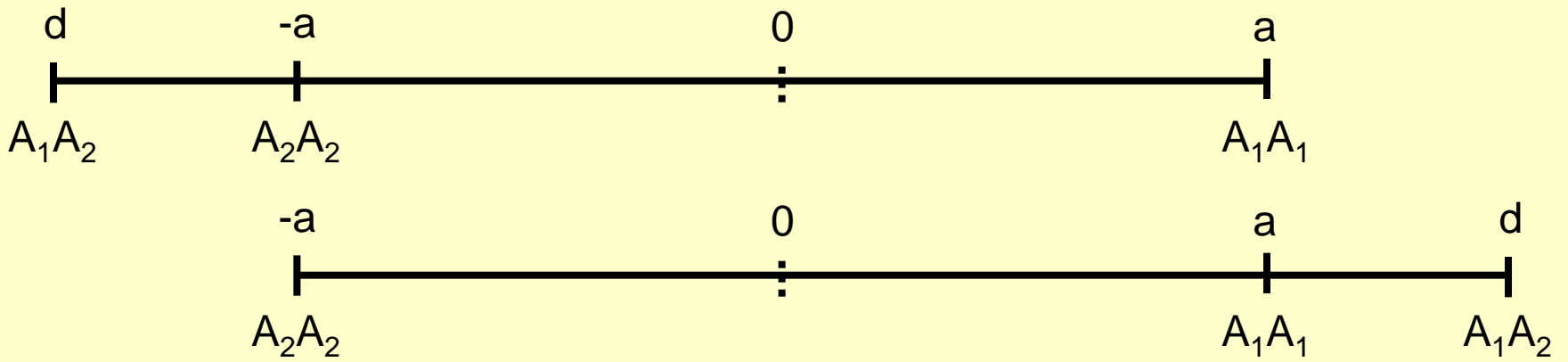
Dominance partielle  
vers le bas ou vers  
le haut ;  
 $-a < d < 0$   
ou  
 $0 < d < a$



Pas de dominance ;  
 $d = 0$  (parfois  
abusivement appelé  
codominance...)



Dominance complète  
vers le bas ou vers le  
haut ;  
 $d = -a$   
ou  
 $d = a$



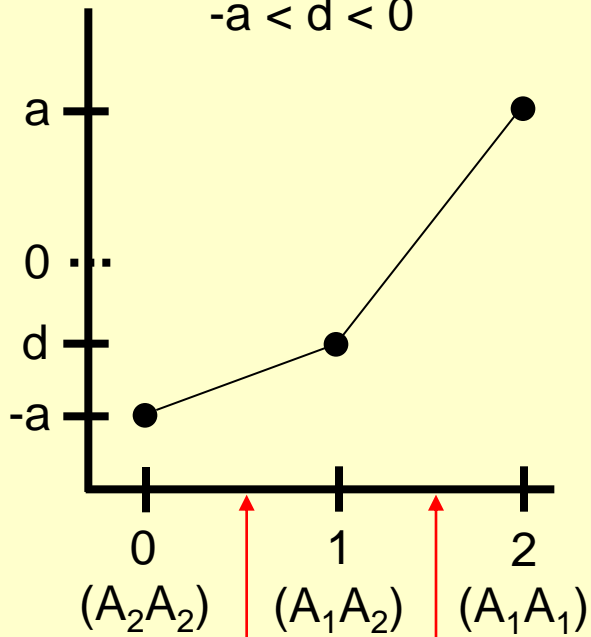
Deux cas de superdominance (vers le bas et vers le haut) ;

$$d < -a$$

ou

$$d > a$$

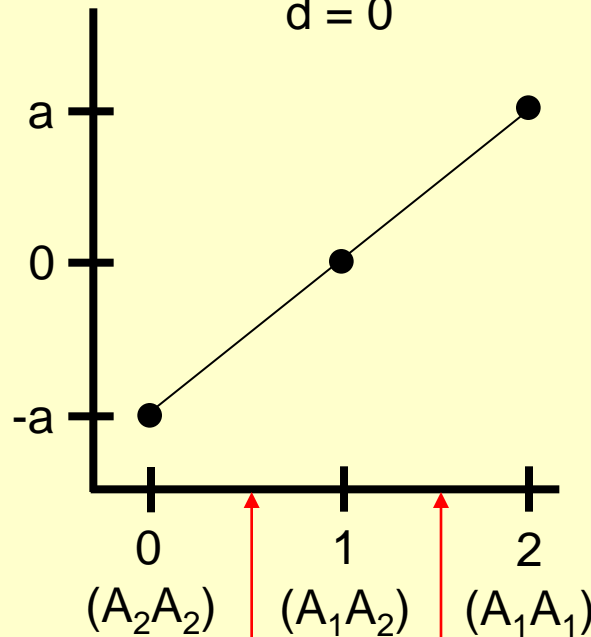
Dominance partielle  
 $-a < d < 0$



**Effet**  
**a-d**

**Effet**  
**a+d**

Pas de dominance  
 $d = 0$

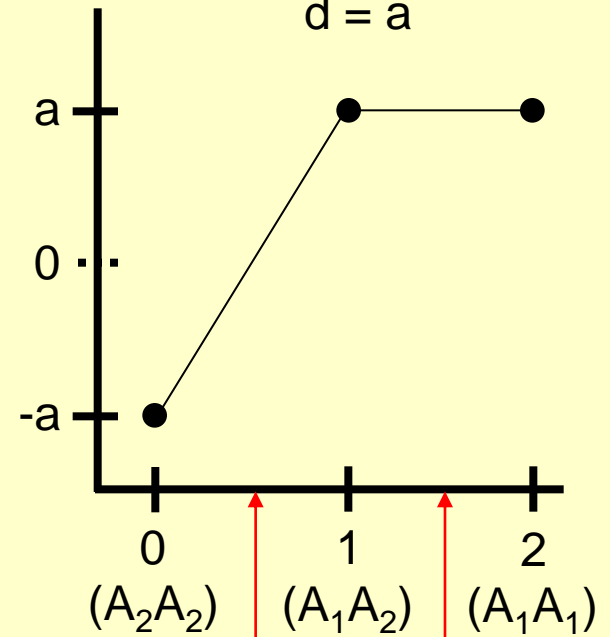


**Effet**  
**a**

**Effet**  
**a**

Additivité !

Dominance complète  
 $d = a$



**Effet**  
**2a**

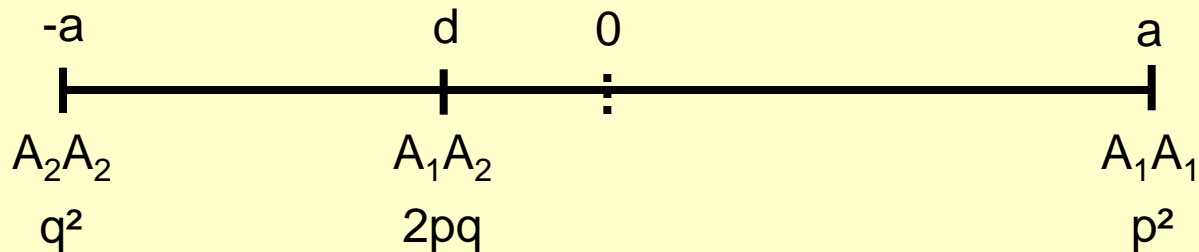
**Effet**  
**0**

→ Abscisse : substitution d'un  $A_2$  par un  $A_1$  : il y a 0, 1 ou 2 copies de  $A_1$ .  
 L'effet sur le caractère est visible sur l'ordonnée.

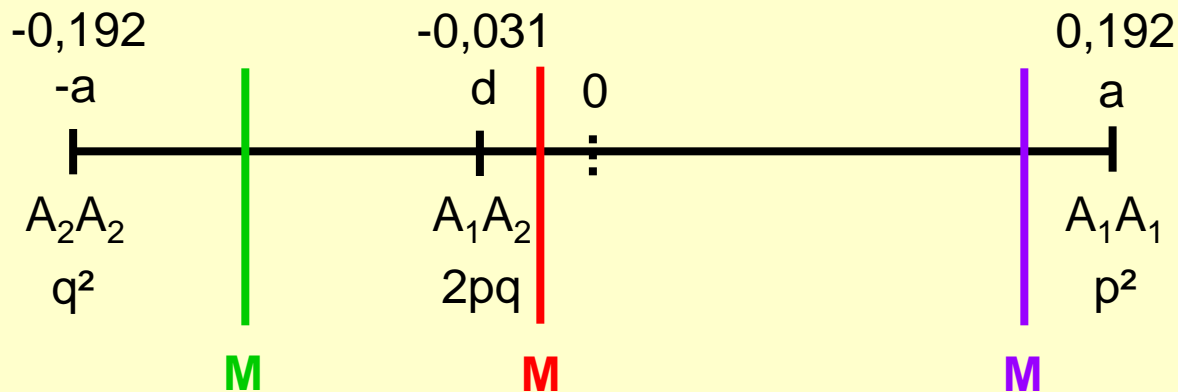
Comment faire le lien entre les valeurs  $G$  (les valeurs génotypiques définies comme des écarts à la moyenne de la population) et les valeurs de  $a$  et  $d$  par locus ?

A la place des haricots de Johanssen qui sont autogames, on adopte ici le modèle d'une population panmictique en équilibre de Hardy-Weinberg, valable pour une espèce allogame stricte avec une très grande population.

Au modèle de base on ajoute les fréquences alléliques  $p$  ( $A_1$ ) et  $q$  ( $A_2$ ) qui, selon Hardy et Weinberg, donnent les fréquences génotypiques  $p^2$ ,  $2pq$  et  $q^2$  :



Où se situe la moyenne phénotypique d'une population qui ne ségrège que pour ce locus ?



cas numérique :  
 $a = 0,192$   
 $d = -0,031$   
 (l'origine 0 correspond à 1,789 pour le caractère)

La moyenne de la population se situe à une valeur M qui est fonction de a, d, p et q. On peut calculer cette moyenne / à la valeur médiane (0) entre les parents ou dans l'unité de base.

$$M = p^2.a + 2pq.d + q^2.-a$$

$$= a(p^2-q^2) + 2pqd$$

$$= a(p+q)(p-q) + 2pqd$$

$$M = a(p-q) + 2pqd$$

Notre exemple numérique :

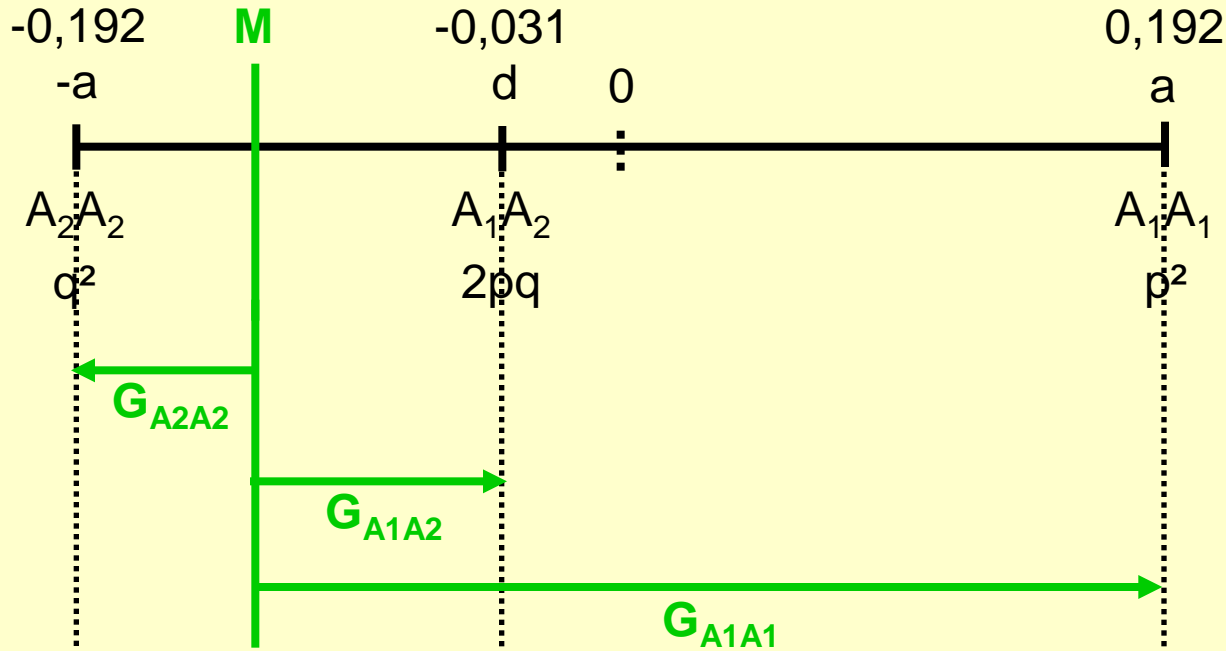
moyenne de la population :

$p = 0,5$  et  $q = 0,5 \rightarrow M = 2 \times 0,5 \times 0,5 \times -0,031 = -0,0155$  **1,7735**

$p = 0,9$  et  $q = 0,1 \rightarrow M = 0,192 \times 0,8 + 0,18 \times -0,031 = 0,148$  **1,937**

$p = 0,2$  et  $q = 0,8 \rightarrow M = 0,192 \times -0,6 + 0,32 \times -0,031 = -0,125$  **1,664**

Prenons le cas de  $p = 0,2$  et  $q = 0,8$ ,  $M = -0,125$



cas numérique :  
 $a = 0,192$   
 $d = -0,031$   
 (l'origine 0 correspond à 1,789)

$$G_{A_1A_1} = 0,317$$

$$G_{A_1A_2} = 0,094$$

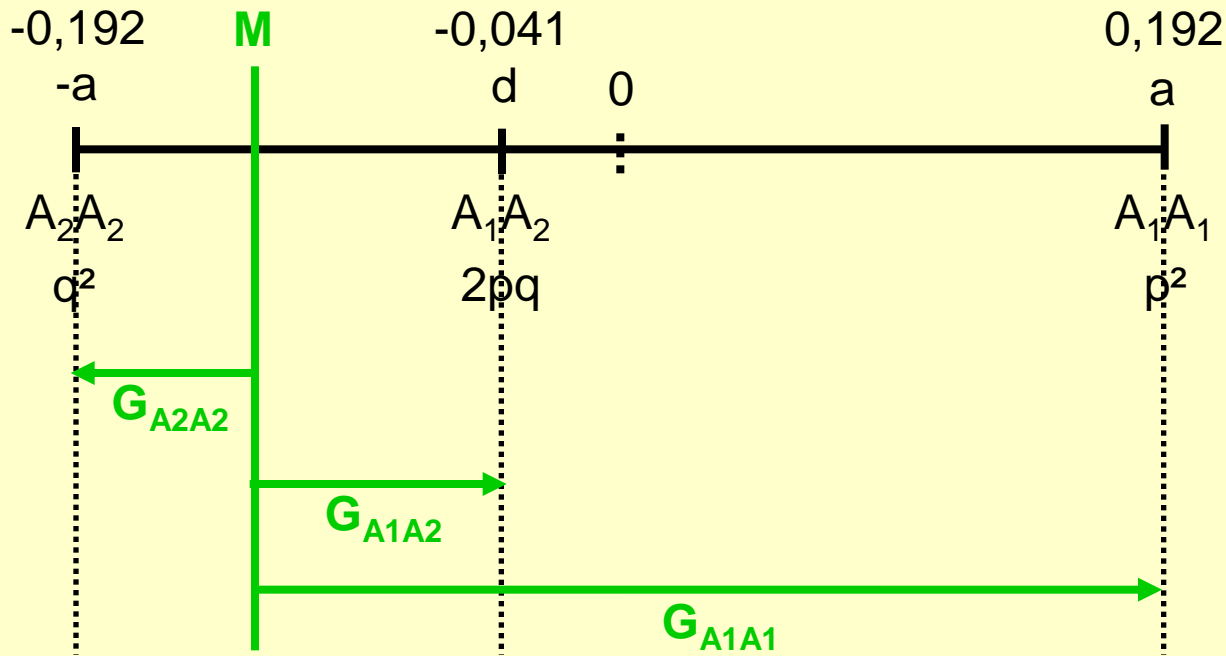
$$G_{A_2A_2} = -0,067$$

Les valeurs de  $G$  des 3 génotypes sont données par les écarts à la moyenne de la population. Par conséquent :

$$G_{A_1A_1} = a - M = a - (a(p-q) - 2pqd) = a(1-p+q) - 2pqd = 2q(a-pd)$$

$$G_{A_1A_2} = d - M = d - (a(p-q) - 2pqd) = a(q-p) + d(1-2pq)$$

$$G_{A_2A_2} = -a - M = -a - (a(p-q) - 2pqd) = -a(1-q+p) - 2pqd = -2p(a+qd)$$



cas numérique :  
 $a = 0,192$   
 $d = -0,031$   
 (l'origine 0 correspond à 1,789)

$$G_{A_1A_1} = 0,317$$

$$G_{A_1A_2} = 0,094$$

$$G_{A_2A_2} = -0,067$$

Ces écarts génotypiques à la moyenne  $M$ , donc les valeurs de  $G$ , causent une variance  $\sigma_G^2$  (dans la notation de la génétique quantitative :  $V_G$ ) qui est égale à :

$$p^2 G_{A_1A_1}^2 + 2pq G_{A_1A_2}^2 + q^2 G_{A_2A_2}^2 =$$

$$p^2 [2q(a-pd)]^2 + 2pq [a(q-p) + d(1-2pq)]^2 + q^2 [-2p(a+qd)]^2$$

Après simplification on arrive à une variance génétique :

$$V_G = 2pq[a+d(p-q)]^2 + [2pqd]^2$$

Cas spéciaux :  $d = 0 \rightarrow V_G = 2pqa^2$  ;  $p = q = \frac{1}{2} \rightarrow V_G = \frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2$

Quand plusieurs locus agissent indépendamment sur le caractère, leurs influences sur la moyenne et leurs contributions à la variance s'additionnent.

$$M = \sum a_i(p_i - q_i) + 2\sum d_i p_i q_i$$

et

$$V_G = \sum V_{G_i}$$

En cas d'interaction entre les locus (non-additivité, conséquence d'**épistasie**) ces deux équations ne sont pas valables.

Un terme  $V_I$  s'ajoute à  $\sum V_G$  (variance due à l'interaction)

La variance phénotypique de la population,  $V_P$ , se décompose en une composante génétique et une composante due à l'environnement variable :

$$V_P = V_G + V_E$$

Ceci est valable si les écarts G et E sont indépendants et additifs :

$$P = G + E$$

Il existe deux cas où les valeurs de G et E ne sont pas indépendants l'une de l'autre :

- Une corrélation entre G et E, causant une covariance  $COV_{GE} \neq 0$

$$V_P = V_G + V_E + 2COV_{GE}$$

- Une interaction entre G et E : la variance  $V_E$  dépend de la valeur de G

$$V_P = V_G + V_E + V_{G \times E}$$

## Corrélation entre G et E

La covariance entre G et E peut être positive ou négative :

- positive si les valeurs élevées de G sont plus souvent qu'au hasard combinées avec les valeurs élevées de E et les faibles valeurs de G avec les faibles valeurs de E
- négative si les valeurs élevées de l'un sont plus souvent qu'au hasard combinées avec les faibles valeurs de l'autre et vice versa.

Dans la nature on trouve une telle corrélation si des génotypes différents sont adaptés à des environnements différents. Dans une situation expérimentale une corrélation peut être évitée en "randomisant" le milieu pour les génotypes (faire des "random designs" ou faire circuler les individus sur les différentes situations).

## Interaction entre G et E

La sensibilité à l'environnement (la **plasticité phénotypique**) est différente par génotype.

## La valeur d'élevage (breeding value) et les composantes de la variance génétique

Dans la sélection naturelle et artificielle il est important de savoir dans quelle mesure un individu est capable de transmettre sa valeur phénotypique aux générations futures. Autrement dit : un individu avec une valeur de P (l'écart phénotypique à la moyenne de la population) élevée, aura-t-il aussi des descendants avec des valeurs élevées par rapport à la moyenne ?

Logiquement seule la composante génotypique G sera transmise (sauf si la qualité de l'environnement est aussi transmise des parents aux enfants). C'est ce qu'on a déjà vu dans l'expérience de Johannsen.

Mais G n'est malheureusement pas un bon critère de la qualité génétique dans le cas de dominance ( $d \neq 0$ ) chez une espèce allogame.

Intuitivement ça se comprend, par exemple dans le cas d'une dominance complète (dans cet exemple vers le haut) :  $A_1A_1$  et  $A_1A_2$  ont alors la même valeur élevée de G, tandis que la valeur de  $A_2A_2$  est considérablement plus faible. Dans la descendance d'un  $A_1A_1$ , en supposant que l'autre parent a n'importe quel génotype, ne figurent que des génotypes  $A_1A_1$  et  $A_1A_2$  (donc des G élevés) mais dans la descendance d'un  $A_1A_2$  se trouvent aussi des  $A_2A_2$ , qui ont une faible valeur....

Le problème est résolu si on remplace G (qui nous renseigne sur la "qualité" génétique des **individus** de ce génotype) par un autre critère, la valeur d'élevage A (breeding value), qui nous renseigne sur la "qualité" de la **descendance** de ces individus (autrement dit la qualité des gamètes transmis), mesurée par l'écart entre la valeur des descendants et celle de la population. Les fréquences alléliques p et q représentent aussi les fréquences des gamètes dans la population qui portent respectivement  $A_1$  et  $A_2$ . On obtient le schéma suivant pour les descendance des trois génotypes :

		Population		
	gamètes	p $A_1$	q $A_2$	Descendance totale
$A_1A_1$	$A_1$	<b>p <math>A_1A_1</math></b>	<b>q <math>A_1A_2</math></b>	p $A_1A_1$ et q $A_1A_2$
$A_1A_2$	$\frac{1}{2} A_1,$ $\frac{1}{2} A_2$	$\frac{1}{2}p A_1A_1$ $\frac{1}{2}p A_1A_2$	$\frac{1}{2}q A_1A_2$ $\frac{1}{2}q A_2A_2$	$\frac{1}{2}p A_1A_1, \frac{1}{2} A_1A_2$ et $\frac{1}{2}q A_2A_2$
$A_2A_2$	$A_2$	<b>p <math>A_1A_2</math></b>	<b>q <math>A_2A_2</math></b>	p $A_1A_2$ et q $A_2A_2$

		Population		
	gamètes	$p A_1$	$q A_2$	Descendance totale
$A_1A_1$	$A_1$	$p A_1A_1$	$q A_1A_2$	$p A_1A_1$ et $q A_1A_2$
$A_1A_2$	$\frac{1}{2} A_1,$ $\frac{1}{2} A_2$	$\frac{1}{2}p A_1A_1$ $\frac{1}{2}p A_1A_2$	$\frac{1}{2}q A_1A_2$ $\frac{1}{2}q A_2A_2$	$\frac{1}{2}p A_1A_1, \frac{1}{2} A_1A_2$ et $\frac{1}{2}q A_2A_2$
$A_2A_2$	$A_2$	$p A_1A_2$	$q A_2A_2$	$p A_1A_2$ et $q A_2A_2$

Les valeurs d'élevages des parents valent 2 fois la valeur de leur descendance (l'écart à la moyenne), car la descendance représente la moyenne entre cette valeur et 0 (la moyenne des autres parents aléatoirement pris de la population).

	Valeur génotypique (G)	Valeur d'élevage (A)
$A_1A_1$	$a - M$	$2pa + 2qd - M$
$A_1A_2$	$d - M$	$pa + d - qa - M$
$A_2A_2$	$-a - M$	$2pd - 2qa - M$

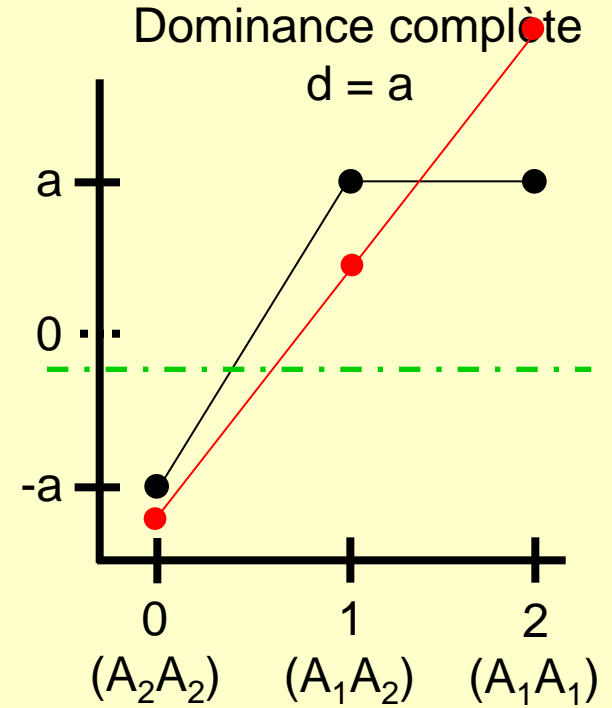
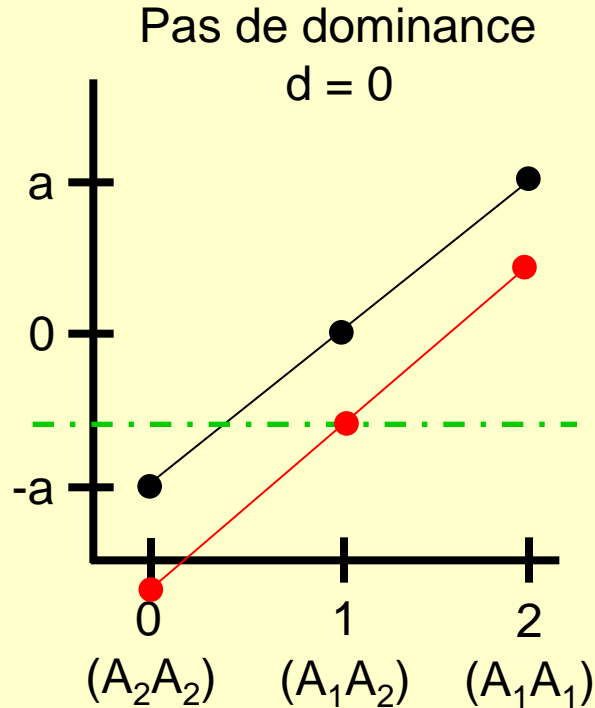
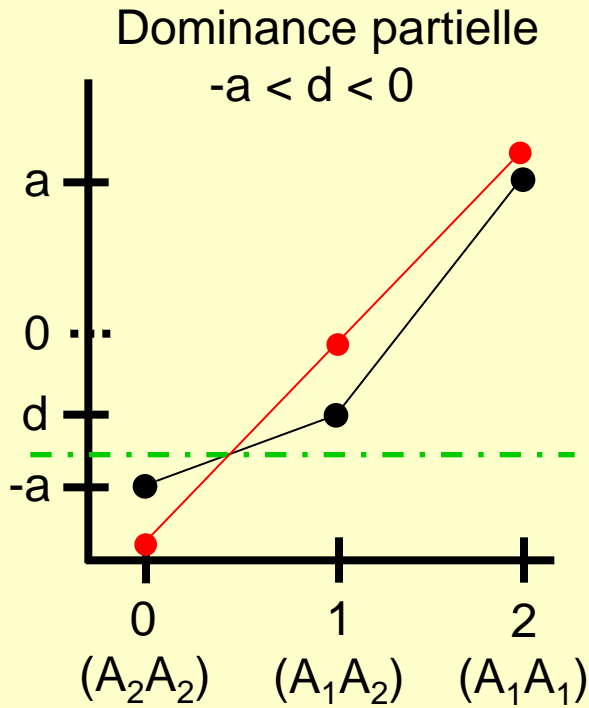
$$\left. \begin{array}{l} \Delta G = a - d \\ \Delta A = a + (q-p)d \end{array} \right\}$$

$$\left. \begin{array}{l} \Delta G = a + d \\ \Delta A = a + (q-p)d \end{array} \right\}$$

Les A sont équadistantes !

Exemples de calcul de la « breeding value »  
pour différentes valeurs de dominance

	Valeur génotypique (G)	Valeur d'élevage (A)	Dominance partielle $d=-0.5$	Pas de dominance $d = 0$	Dominance complète $d = a$
$A_1A_1$	$a - M$	$2pa + 2qd - M$	$1.2a - M$	$0.4a - M$	$2a - M$
$A_1A_2$	$d - M$	$pa + d - qa - M$	$-0.1a - M$	$-0.6a - M$	$0.4a - M$
$A_2A_2$	$-a - M$	$2pd - 2qa - M$	$-1.4a - M$	$-1.6a - M$	$-1.2a - M$



→ Abscisse : substitution d'un  $A_2$  par un  $A_1$  : il y a 0, 1 ou 2 copies de  $A_1$ .  
 L'effet sur le caractère est visible sur l'ordonnée.

Les valeurs d'élevages sont indiquées en rouge pour  $p = 0,2$  et  $q = 0,8$ .

La moyenne de la population est aussi indiquée pour ces fréquences alléliques.

La différence entre G et A s'appelle l'écart de dominance D.

$$G = A + D$$

$$P = A + D + E$$

Pour qu'une évolution soit possible par la sélection naturelle ou artificielle, il faut qu'il y ait des différences dans les valeurs de A des individus.

(Il est possible de construire un cas où les G sont différents mais les A sont identiques :  $a = 0$  et  $d \neq 0$ ,  $p = q = \frac{1}{2}$ , donc superdominance sans différences entre les homozygotes ; chaque descendance compte 50% d'homozygotes et 50% d'hétérozygotes) : pas de sélection possible / équilibre stable.

La variance des valeurs d'élevage A est  $V_A$

Comme A et D sont indépendants,  $V_G = V_A + V_D$

On avait trouvé  $V_G = 2pq[a+d(p-q)]^2 + [2pqd]^2$

Il s'avère que le premier terme =  $V_A$  et le second =  $V_D$

Si E et G sont aussi indépendants,  $V_P = V_A + V_D + V_E$

La proportion  $V_G/V_P$  nous dit dans quelle mesure les variations entre les individus sont de nature génétiques. C'est l'**héritabilité dans le sens large** ou  **$H^2$** .

La proportion  $V_A/V_P$  nous dit dans quelle mesure les variations entre les individus se retrouvent dans la descendance. C'est l'**héritabilité dans le sens étroit** ou  **$h^2$** .

## Estimations de l'héritabilité

Vu l'importance de l'héritabilité pour la sélection naturelle ou artificielle, il y a un intérêt de connaître sa valeur.

Théoriquement il serait possible d'estimer  $H^2$  en comparant la population d'origine ( $V_P = V_G + V_E$ ) avec une population manipulée

- soit par complètement faire disparaître les variations dues à l'environnement ( $V_E = 0$  ;  $V_G = V_P$ )
- soit par complètement faire disparaître les variations génétiques, par exemple par clonage ou consanguinité complète ( $V_G = 0$  ;  $V_E = V_P$ )

Dans la pratique les variations environnementales ne disparaissent jamais totalement. Fabriquer des lignées pures ou clones est très laborieux voire impossible pour beaucoup d'espèces.

Une méthode facile qui nous donne une impression rapide de la possibilité d'une héritabilité est l'estimation de la **répétabilité**  $r$ .

## La répétabilité

Le principe est de faire des mesures multiples sur le même individu, donc le même génotype

soit dans le temps, par exemple

- souris : tailles des portées
- vaches : production laitière
- drosophiles : plusieurs passages par un labyrinthe pour mesurer le géo- ou phototaxisme
- proportion de graines dormantes chez la betterave

soit dans l'espace, par exemple

- les deux ailes d'un drosophile
- poids des fruits d'un pommier

La variance entre les mesures multiples représente seulement une partie de la variance due à l'environnement  $V_E$ . Ces mesures sont faites dans le même "environnement général" de l'individu.  $V_E$  doit être subdivisée en deux composantes :

$V_{Es}$  : la variance de l'environnement **spécifique à chaque** individus

$V_{Eg}$  : la variance de l'environnement **général** inter-individus

Avec les mesures multiples on estime  $V_{Es}$ , tandis que l'autre composante est  $V_G + V_{Eg}$ . On définit la répétabilité comme

$$r = (V_G + V_{Eg})/V_P$$

Une répétabilité 1 veut dire que l'on obtient toujours le même résultat avec les mesures successives :  $V_{Es} = 0$  ; toutes les différences sont **entre** individus.

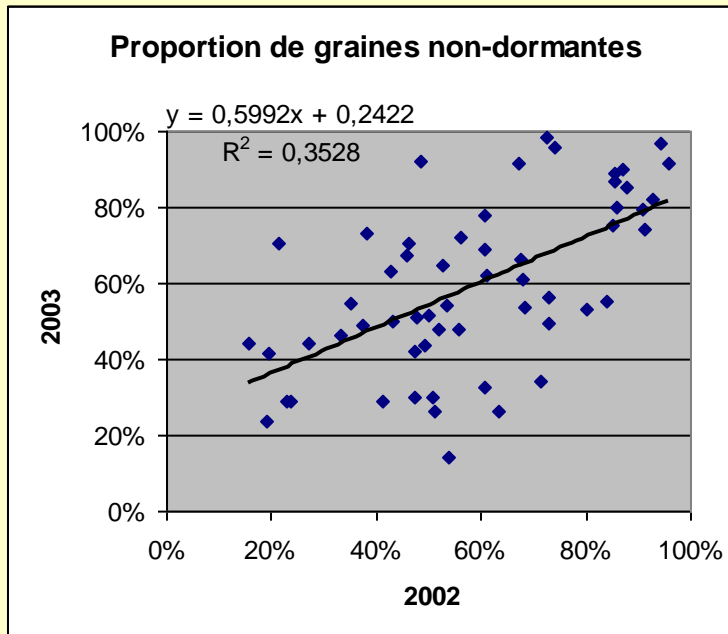
Une répétabilité 0 veut dire que toutes les différences qui existent dans la population peuvent être retrouvées dans les mesures multiples sur un seul individu. Dans ce cas  $V_P = V_{Es}$  ;  $V_G = 0$  et  $V_{Eg} = 0$

$$r = (V_G + V_{Eg})/V_P$$

signifie que  $r > H^2 > h^2$

$$\text{car } (V_G + V_{Eg})/V_P > V_G/V_P > V_A/V_P$$

Une faible valeur de  $r$  indique donc une valeur aussi faible ou encore plus faible de l'héritabilité :  $r$  donne la limite supérieure de  $H^2$ .



$$r = \sqrt{0,3528} = 0,59$$

## La ressemblance entre apparentés

La méthode générale de l'estimation de l'héritabilité dans le sens étroit  $h^2$  consiste à comparer des individus apparentés qui ont une proportion connue de gènes en commun.

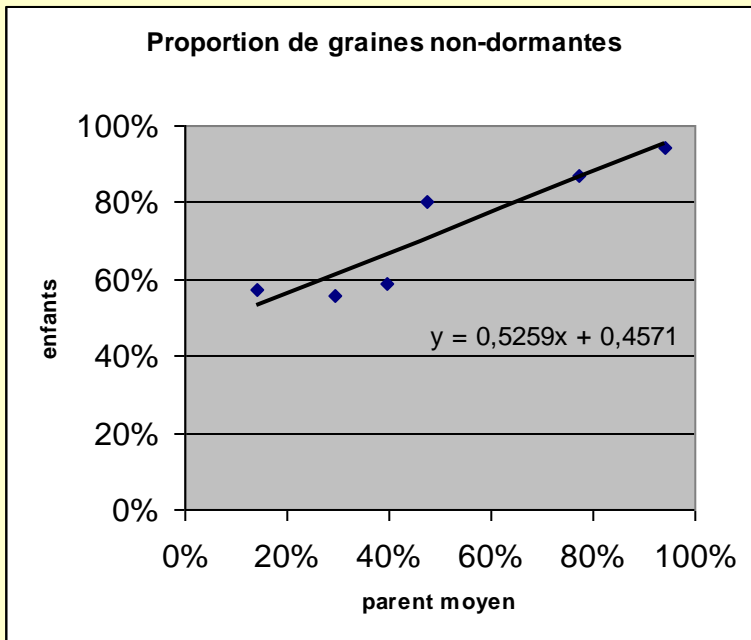
La ressemblance entre apparentés, dont on peut profiter pour l'estimation de  $V_A$ , peut se manifester de deux manières:

1. une paire d'apparentés, comme une paire enfant parent, montrera plus de ressemblance phénotypique qu'une paire dont les deux membres sont pris au hasard dans chacune des deux générations. Il existe une corrélation positive entre parents et enfants qui peut être quantifiée en calculant la pente de la **droite de régression** enfants/parents.
2. un groupe d'individus apparentés, par exemple une descendance de pleins frères/soeurs, montrera une variance phénotypique qui est plus faible que la variance phénotypique d'un groupe d'individus pris au hasard dans la population. Il existe une **corrélation intra-classe**.

La pente de la droite de régression =  $\text{COV}_{\text{EnfPar}} / \sqrt{V_{\text{Par}}}$

Avec un parent connu, tandis que l'autre peut être tout autre individu de la population, on peut montrer que  $\text{COV}_{\text{EnfPar}} = \frac{1}{2}V_A$  tandis que  $V_{\text{Par}} = V_P$ . On estime donc  $\frac{1}{2}h^2$ .

En prenant la moyenne des deux parents quand les deux sont connus (le "parent moyen" – Anglais midparent), il s'avère que  $\text{COV}_{\text{EnfPar}} = \frac{1}{2}V_A$  tandis que  $V_{\text{Par}} = \frac{1}{2}V_P$ . Ici on estime donc directement  $h^2$ .



$$h^2 = 0,53$$

La baisse de la variance d'un groupe d'individus apparentés par rapport à un groupe d'individus pris au hasard égale la covariance entre les individus.

La covariance entre pleins frères/sœurs =  $\frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D$ . La dominance joue donc un rôle, ce qui est un handicap.

La covariance entre demi-frères/sœurs =  $\frac{1}{4}V_A$  et la dominance d'intervient pas.

Une complication que l'on rencontre souvent dans le cas de ces fratries, est l'**environnement commun** des jeunes qui agrandissent ensemble, surtout quand ils subissent la même influence de la mère (ou, mais moins souvent, du père) qui commence déjà avant la naissance ou la maturation des graines. La covariance contient alors une partie de  $V_E$  appelée  $V_{EC}$ . Dans la pratique on essaie d'éviter ce problème en étudiant des demi-frères paternels.

Une autre méthode compare des vrais jumeaux (covariance  $V_A + V_D + V_{EC}$ ) avec des faux jumeaux (covariance  $\frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D + V_{EC}$ ). On ne peut pas estimer  $V_A$  séparément, mais en prenant 2 fois la différence des covariances, on estime  $V_A + 1\frac{1}{2}V_D$ , en sachant que l'héritabilité sera un peu plus faible (mais  $V_{EC}$  est beaucoup plus importante que  $V_D$  dans le cas de l'homme).

En général la covariance pour une relation de parenté vaut

$$\text{COV}_{PQ} = rV_A + uV_D$$

avec

$$r = 2f_{PQ}$$

où P et Q sont deux individus avec un certain degré de parenté.

En tirant un des deux gènes chez P, r représente la probabilité que Q possède le même gène identique par ascendance (ou l'inverse) ; voir le paragraphe sur la sélection de parentèle.

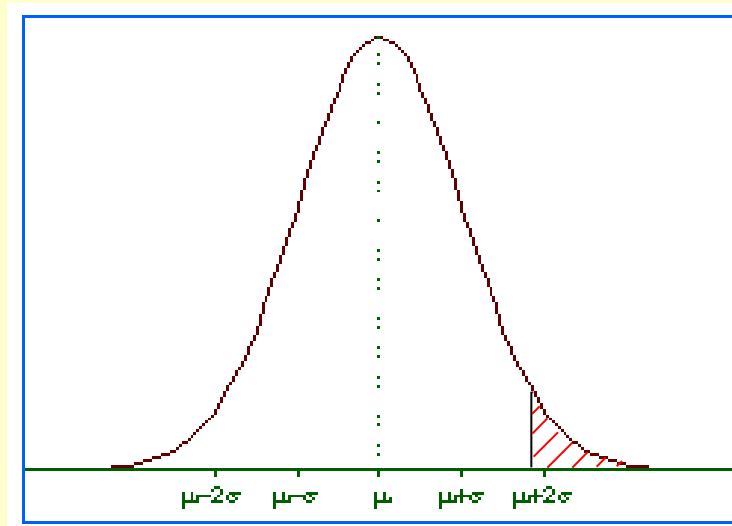
Soient A et B les parents de P, et C et D les parents de Q, alors

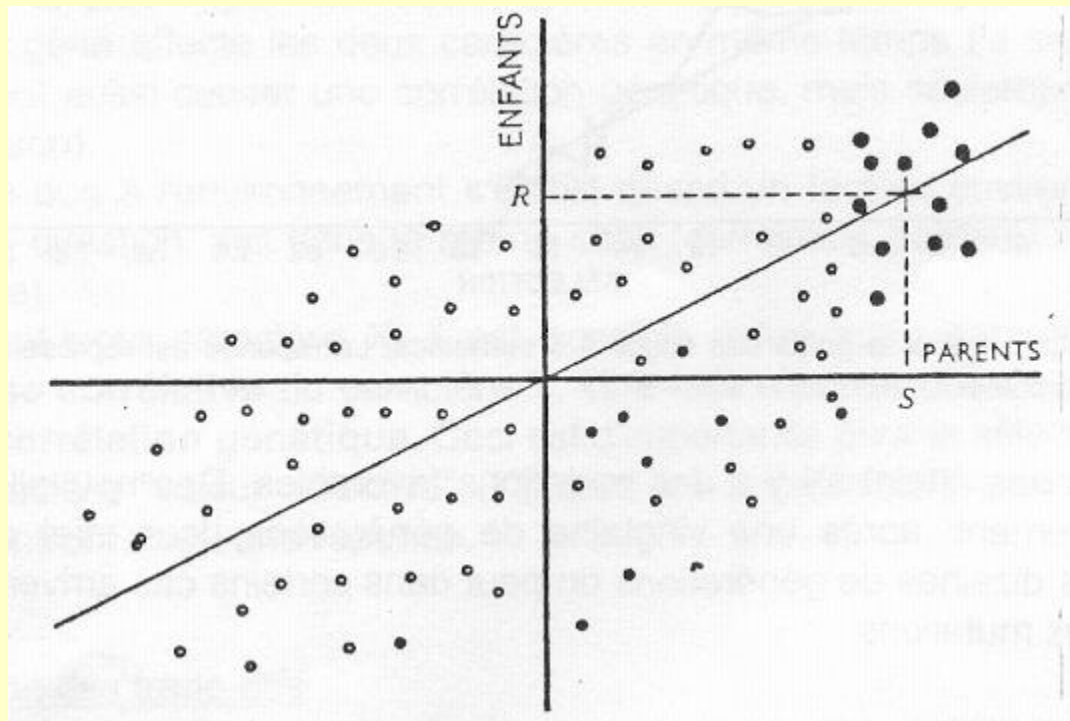
$$u = f_{AC}f_{BD} + f_{AD}f_{BC}$$

où u représente la probabilité que P et Q possèdent le même génotype diploïde par ascendance.

## La sélection artificielle

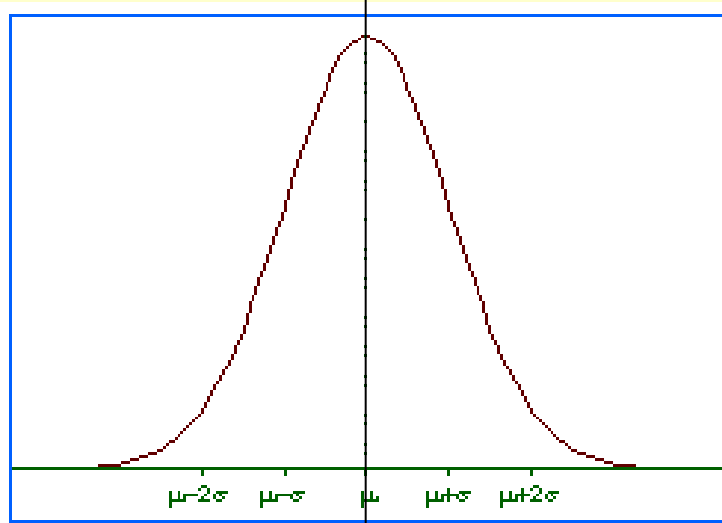
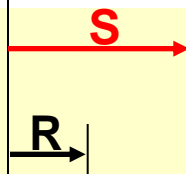
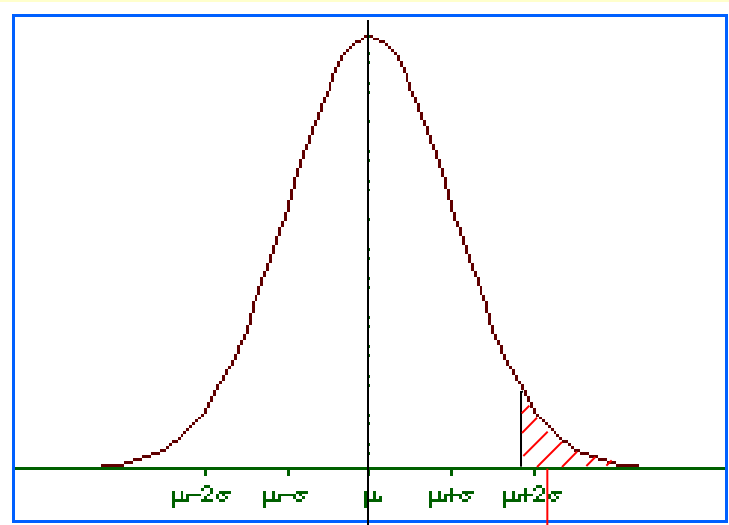
Voyons maintenant ce qui se passe quand on effectue une sélection artificielle pour une valeur phénotypique élevée. Pour cela on sélectionne un certain nombre de parents, ayant les valeurs les plus élevées que l'on peut trouver, pour former la génération suivante (**sélection par troncature**).





La valeur phénotypique moyenne des parents sélectionnés, (donc la moyenne des individus retenus) comme écart à la moyenne de la population est indiqué par **S : l'écart de sélection**.

La moyenne de leurs enfants sera souvent aussi plus élevée que la moyenne de la population d'origine si S est positif. Cet écart s'appelle **R : la réponse à la sélection**.



R sera plus faible que S parce qu'une partie seulement (G) des effets qui causent les hautes valeurs des parents sont héréditaires, et une partie seulement (A) de la composante héréditaire est retrouvée dans les enfants: la composante additive.

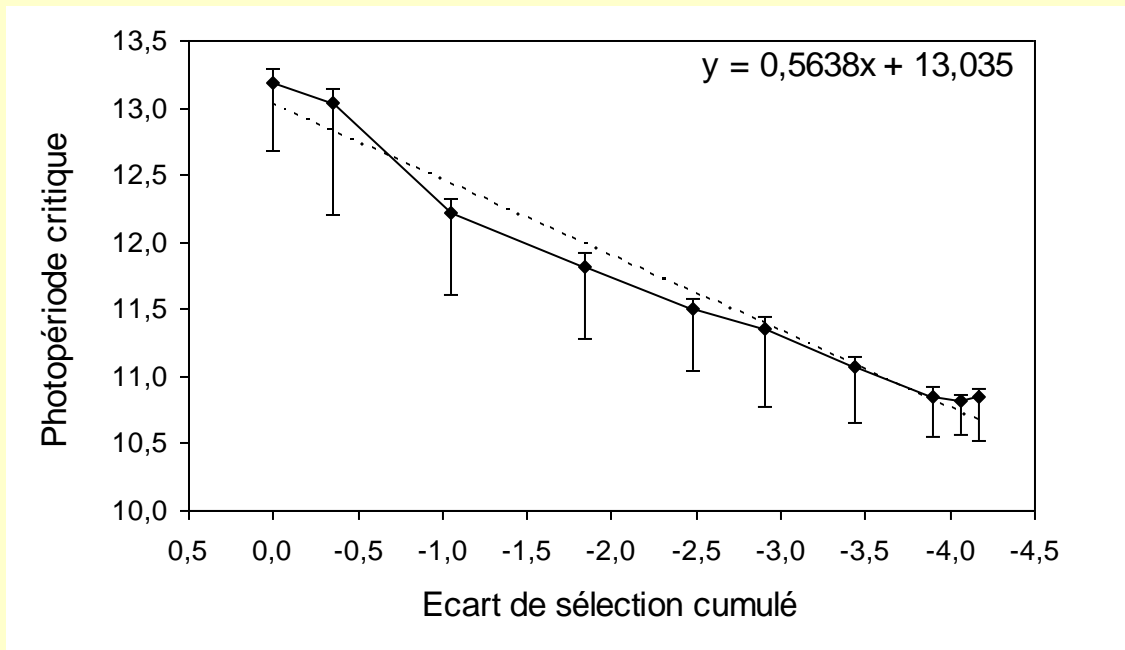
L'espérance de R est donc  $h^2S$ .

En absence d'héritabilité on n'attend pas de réponse à la sélection.

$$h^2 = R/S$$

donc l'estimation de R et S estime aussi  $h^2$  ("héritabilité réalisée")

L'estimation de  $h^2$  comme le rapport  $R/S$ , si elle est basée sur une seule génération, n'est pas très précise (dépend de  $N$ ), mais en regardant un grand nombre de générations, donc quand on estime le rapport  $\Sigma R/\Sigma S$ , on obtient une bonne estimation, à condition que  $h^2$  ne change pas dans les générations.



- Limite de la sélection : utilisation de la variabilité génétique initiale
- Rôle des mutations

## Dépression de consanguinité et hétérosis

La dépression de consanguinité est un phénomène lié aux caractères qui ont une influence sur la valeur sélective. D'autres caractères (neutres) ne présentent normalement pas cette dépression.

La consanguinité diminue le taux d'hétérozygotie, en transformant des hétérozygotes en les deux homozygotes correspondants. L'effet sur un caractère se manifestera donc uniquement s'il y a dominance dans le sens que l'hétérozygote possède une valeur sélective plus élevée que la moyenne des deux homozygotes. Cela veut dire que  $d$  doit être positif (supposé que les grandes valeurs phénotypiques aient la plus grande valeur sélective; si cette relation va dans l'autre sens,  $d$  doit être négatif).

Une telle situation n'est pas exceptionnelle : dans la pratique il y a souvent dominance pour la valeur sélective la plus élevée.

L'**hétérosis** ou la **vigueur hybride** est le contraire de la dépression de consanguinité. Quand on croise des lignées consanguines différentes, la valeur sélective sera restaurée. Dans la F1 elle est même surcompensée, car on n'y trouve que des hétérozygotes pour les locus qui sont fixés pour des allèles différents dans les lignées. Dans la F2 et plus tard cet avantage immédiat disparaît partiellement.

