



HAL
open science

L'apport du croisement et les plans de croisement

Jean Pierre Bidanel

► **To cite this version:**

Jean Pierre Bidanel. L'apport du croisement et les plans de croisement. Génétique des animaux d'élevage. Diversité et adaptation dans un monde changeant., 2020. hal-03361363

HAL Id: hal-03361363

<https://hal.inrae.fr/hal-03361363>

Submitted on 1 Oct 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Chapitre 7

L'apport du croisement et les plans de croisement

Jean-Pierre Bidanel

***Note préliminaire.** Dans ce chapitre, il est largement question d'hétérosis. Selon la grammaire française, « hétérosis » est un substantif féminin. Toutefois, ce mot est systématiquement employé au masculin dans la communauté scientifique comme dans celle des opérateurs de l'élevage et de la sélection. C'est le masculin qui a été retenu ici, en conformité avec l'usage des praticiens.*

Le croisement est un régime de reproduction qui consiste à accoupler des individus appartenant à des populations génétiquement distinctes : races, lignées, souches... Il se distingue donc de l'élevage dit en « race pure » (sans que ce terme ne comporte de jugement de valeur), qui consiste à faire se reproduire entre eux des parents issus de la même population, les jeunes issus de ces unions étant à leur tour considérés comme appartenant à cette population.

En amélioration des plantes, on utilise le plus souvent le terme d'hybridation pour désigner le croisement : un hybride peut être issu du croisement entre clones, familles ou populations d'une même espèce (on parle alors d'hybrides intraspécifiques) ou d'espèces différentes (on parle alors d'hybrides interspécifiques). En génétique animale, le terme d'hybride est essentiellement utilisé pour décrire les animaux issus de croisements interspécifiques. Ainsi, le canard mulard, utilisé pour la production de foie gras, est un hybride issu du croisement d'un canard de Barbarie et d'une cane de Pékin. De même, le mulot est un hybride entre un baudet et une jument. En revanche, on parle de croisé pour un veau issu d'un taureau de race Charolaise et d'une vache de race Holstein.

Ayant historiquement joué un rôle important dans la constitution de nombreuses races actuelles, le croisement est devenu ces dernières décennies un outil majeur d'amélioration génétique dans la plupart des espèces d'élevage. Son utilisation est généralisée dans les espèces monogastriques (lapin, porc, volailles), la quasi-totalité des produits commercialisés (œufs, viande) étant issue d'animaux croisés, au point que l'on peut dire que le croisement a constitué un des facteurs de structuration des filières. Son emploi est moins systématique chez les ruminants, tout au moins en France, mais n'en reste pas moins un outil important d'amélioration génétique.

Le croisement est le plus souvent associé à l'exploitation du phénomène d'hétérosis, mais nous verrons que son utilisation peut avoir d'autres objectifs. Nous montrerons ensuite que la pratique du croisement recouvre un grand nombre de variantes, appelées « systèmes de croisement » ou « plans de croisement », qui diffèrent entre elles par le nombre de populations impliquées et le mode de renouvellement des reproducteurs. Nous verrons enfin comment croisement et sélection sont combinés dans les plans d'amélioration génétique des populations animales.

Les apports du croisement

Quatre apports possibles du croisement seront évoqués, qui ne sont pas recherchés de façon simultanée dans tous les plans de croisement : l'exploitation du phénomène d'hétérosis, l'utilisation de la complémentarité entre races, l'utilisation des différences additives entre races, et les possibilités d'accroissement de la variabilité génétique.

Exploitation du phénomène d'hétérosis

Définition et bases génétiques

La performance moyenne d'une population croisée de première génération (F1) est fréquemment supérieure à la moyenne des performances des races parentales. Historiquement, c'est le biologiste allemand Koelreuter (1733-1806) qui mit le premier en évidence le phénomène de « vigueur hybride » dans le cadre d'expériences d'hybridation entre deux espèces du genre *Nicotiana* (tabac). Le terme d'hétérosis a quant à lui été introduit par les sélectionneurs de maïs au début du xx^e siècle pour désigner la supériorité moyenne des hybrides par rapport à la meilleure des populations parentales. Cette définition de l'hétérosis reste d'actualité en génétique végétale. En génétique animale, l'hétérosis est défini comme la supériorité phénotypique moyenne des individus croisés F1 par rapport à la moyenne des races parentales (figure 7.1).

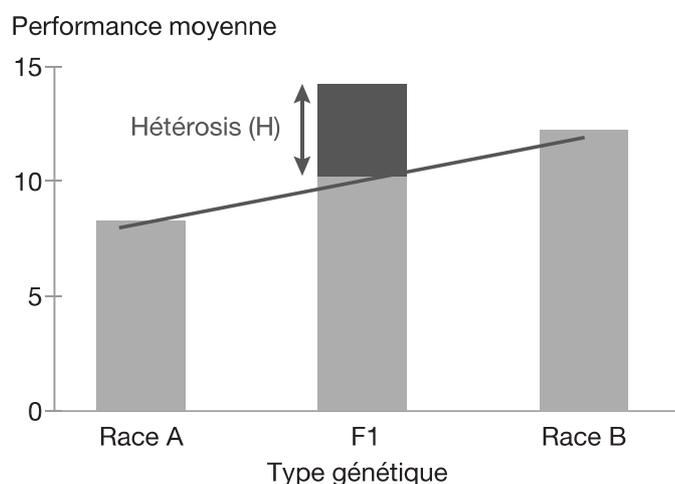


Figure 7.1. Représentation graphique du phénomène d'hétérosis.

L'hétérosis est généralement considéré comme résultant d'effets d'interaction intra-locus (dominance) ou entre locus (épistasie). Dans le cas où l'hétérosis est dû uniquement à des effets de dominance à des locus indépendants, l'hétérosis peut s'écrire :

$$H = \sum_i d_i y_i^2$$

Où d_i est le degré de dominance et y_i la différence de fréquence allélique entre les populations parentales au locus i . Dans ce cas, l'hétérosis présent dans les différentes générations de croisement se déduit aisément de la valeur d'hétérosis en F1 (Race parentale 1 \times Race parentale 2). On montre ainsi que l'hétérosis dans une population F2 (F1 \times F1), F3 (F2 \times F2) ou dans les croisements en retour (F1 \times une des populations parentales) est égal à la moitié de l'hétérosis en F1. Ce phénomène est intimement lié à l'évolution de la fréquence des hétérozygotes à un locus donné : en F1, du fait de l'union orientée entre mâles et femelles issus de deux populations parentales différentes, la fréquence des hétérozygotes est plus élevée qu'elle ne l'est en moyenne au sein des deux populations parentales ; en F2, du fait de l'union de mâles et de femelles issus du même groupe (la F1), ce surcroît d'hétérozygotes est divisé par deux.

La comparaison des performances de différentes populations croisées permet de tester les écarts à ce modèle de dominance de l'hétérosis. Ces écarts peuvent traduire le fait que l'hétérosis en F1 est pour partie dû à des interactions épistatiques favorables entre locus, qui sont perdues dans les générations avancées de croisement du fait d'événements de recombinaisons. Leur formalisation dépend de la nature des interactions entre locus et peut donc être complexe. Elles sont néanmoins le plus souvent caractérisées par un paramètre unique, la perte de recombinaison épistatique, qui permet de quantifier ces effets dans les plans de croisement les plus couramment rencontrés. D'autres modèles, impliquant par exemple des effets multiplicatifs des gènes, ont été proposés pour expliquer le phénomène d'hétérosis. La compréhension des bases génétiques et biologiques de l'hétérosis reste un domaine de recherche tout à fait actif, notamment chez les végétaux.

L'hétérosis estimé en comparant les performances des animaux croisés F1 à la moyenne des performances de leurs parents de race pure est appelé hétérosis direct pour le distinguer d'autres formes d'hétérosis. En effet, pour certains caractères, notamment ceux s'exprimant précocement durant la vie de l'animal, les descendants de mères croisées présentent des performances moyennes supérieures à celles des descendants croisés issus de parents de race pure : on parle alors d'hétérosis maternel, ce phénomène étant notamment lié au fait que les mères croisées procurent un meilleur environnement à leur progéniture (comportement maternel, intensité de la production laitière chez les mammifères et composition du lait, etc.). Les descendants de mères croisées étant eux-mêmes croisés, cet effet d'hétérosis maternel vient s'ajouter aux effets d'hétérosis direct.

Facteurs de variation de l'hétérosis

Comme l'illustre le tableau 7.1, l'importance des effets d'hétérosis varie fortement en fonction du caractère considéré. Les caractères de reproduction présentent en général des effets d'hétérosis importants, les caractères de croissance et d'efficacité alimentaire, des valeurs moyennes, et les caractères de composition corporelle ou

Tableau 7.1. Ordre de grandeur de l'hétérosis pour quelques caractères zootechniques dans différentes espèces d'animaux d'élevage.

Espèce	Caractère	Hétérosis (%)	
		Direct	Maternel
Porcins	Poids à la naissance	3	2
	Poids au sevrage	5	8
	Croissance après sevrage	6	0
	Indice de consommation	- 4	0
	Taux de muscle de la carcasse	0	0
	pH à 24 heures <i>post mortem</i>	0	0
	Taille de la portée à la naissance	2	6
	Taille de la portée au sevrage	6	9
	Poids de la portée au sevrage	12	10
Volaille	Production d'œufs	15	0
	Poids à 8 semaines	12	0
	Indice de consommation/œuf produit	- 12	0
	Poids moyen de l'œuf	2	0
	Qualité de l'œuf	0	0
Bovins	Fertilité	0	9
	Taux de gestation	11	0
	Poids à la naissance	4	0
	Poids au sevrage	6	8
	Croissance après sevrage	5	0
	Production de lait		
	– première lactation	6	0
	– deuxième lactation	4	0
	Teneur en matière grasse du lait	0	0
Ovins	Fertilité	3	9
	Taille de la portée à la naissance	3	3
	Poids à la naissance	3	5
	Poids au sevrage	5	6
	Croissance post-sevrage	7	0
	Poids adulte	5	5
	Caractères de carcasse	0	0

de qualité des produits, des valeurs proches de zéro. Cette situation est à mettre en regard des valeurs d'héritabilité de ces mêmes caractères. Les caractères à forte héritabilité présentent de faibles effets génétiques non additifs et de faibles valeurs d'hétérosis en croisement. À l'inverse, les caractères peu héritables sont plus influencés par des effets génétiques non additifs et présentent des effets d'hétérosis importants en croisement.

Le gain dû à l'hétérosis varie selon les populations parentales. On constate, en cohérence avec le modèle de dominance de l'hétérosis, qu'il est en règle générale d'autant plus important que la distance génétique entre les populations parentales est élevée. Ainsi, l'hétérosis du croisement entre les deux races porcines Meishan (d'origine chinoise) et Large White (race internationale d'origine anglaise), génétiquement très éloignées, est, selon le caractère, de deux à quatre fois plus élevé qu'entre les deux races européennes Large White et Landrace, génétiquement proches (figure 7.2).

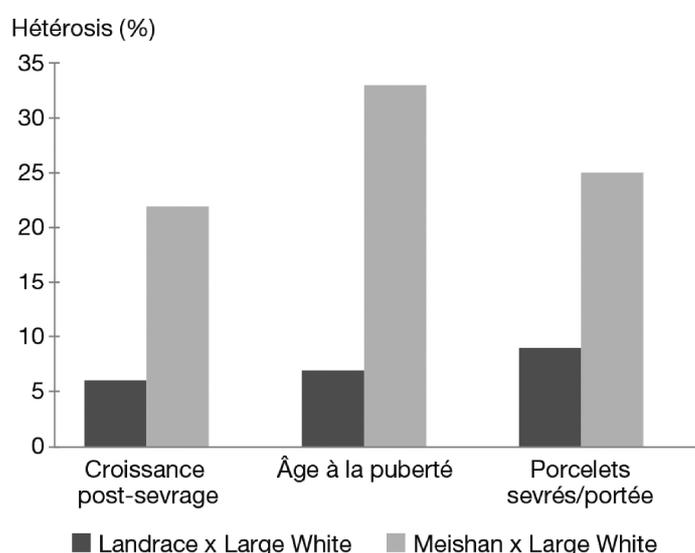


Figure 7.2. Variation des effets d'hétérosis en fonction des populations parentales.

L'hétérosis dépend aussi du système de croisement. L'hétérosis en F2 ou dans un croisement en retour est plus faible qu'en F1 (voir plus haut). Un croisement simple sur une seule génération ne permet d'exploiter que les effets d'hétérosis direct. Les croisements sur deux ou plusieurs générations permettent quant à eux d'exploiter tout ou partie des effets d'hétérosis direct, et aussi des effets d'hétérosis maternel.

Exploitation du phénomène de complémentarité

Les objectifs de l'amélioration génétique ne se focalisent pas sur un seul caractère, mais prennent en compte, à des degrés divers, un nombre plus ou moins important de caractères (voir chapitre 4). Ces caractères sont rarement indépendants les uns des autres, et certains montrent entre eux une corrélation génétique fortement négative. Il en va ainsi des aptitudes de reproduction (fertilité, etc.) et du développement musculaire.

Aussi, plutôt que de tenter de sélectionner simultanément dans la même population des caractères antagonistes, il est préférable de spécialiser des lignées pour l'une et l'autre des aptitudes recherchées et, ensuite, de les croiser entre elles. Ce faisant, on bénéficie de la complémentarité entre caractères. Typiquement, pour la production de viande, il est intéressant de croiser des reproducteurs issus d'une population à fort développement musculaire avec des reproducteurs du sexe opposé issus d'une population possédant de bonnes performances d'élevage et de reproduction. Dans ce cas, le sens du croisement a toute son importance ! Comme, en élevage, ce sont les femelles qui vont exprimer les aptitudes d'élevage et de reproduction, ces aptitudes lors du croisement seront apportées par les mères : la population parentale correspondante est alors désignée « lignée maternelle ». En conséquence, le développement musculaire sera apporté par des mâles issus d'une lignée qualifiée de « paternelle ».

Un cas particulier de complémentarité concerne l'utilisation de gènes majeurs défavorables à l'état homozygote, mais intéressants chez les hétérozygotes. C'est le cas du gène de sensibilité à l'halothane chez le porc (encadré 7.1).

Encadré 7.1. Utilisation du gène de sensibilité à l'halothane chez le porc.

L'halothane est un anesthésique dont l'utilisation conduit, chez certains porcs, à un syndrome d'hyperthermie maligne. Ce syndrome a une base génétique : il apparaît chez des animaux porteurs homozygotes d'un allèle particulier (Hal^s) au gène codant pour un récepteur à la ryanodyne, également noté CRC, qui assure le transport transmembranaire du calcium au niveau cellulaire. Ces animaux présentent également une prédisposition accrue à un défaut de qualité de viande, de sorte que, malgré une hypertrophie musculaire qui se traduit par une plus-value à la vente, leur type n'est pas recherché par les éleveurs. Les hétérozygotes Hal^N/Hal^s ne sont quant à eux pas sensibles aux stress, ont une qualité de viande proche de celle des animaux homozygotes non sensibles et ont une musculature intermédiaire entre homozygotes sensibles et non sensibles (ils permettent une plus-value à la vente par rapport à des homozygotes non sensibles). Ils présentent donc un maximum d'avantages, de sorte que, dans plusieurs pays, les filières se sont organisées pour produire des porcs hétérozygotes en croisant des populations paternelles présentant une forte fréquence de l'allèle Hal^s (principalement des populations de race Piétrain) avec des types génétiques maternels dans lesquels l'allèle Hal^s est absent.

Utilisation des différences additives entre races

Le croisement peut aider à tirer parti de la supériorité d'une race sur une autre race pour un caractère ou un ensemble de caractères. L'objectif peut être le remplacement d'une race peu performante par une race plus performante. Une alternative à des solutions rapides, mais souvent onéreuses, comme la vente, puis le rachat du cheptel, l'utilisation du transfert d'embryons ou, potentiellement, des modifications ciblées du génome, consiste à croiser de façon répétée les femelles à remplacer, puis leurs descendantes successives, avec des reproducteurs mâles de la race plus performante. Si, à chaque génération, l'ensemble des mâles provient de la race la plus performante, la proportion de gènes de la population remplacée diminue de moitié à chaque génération (1/2, 1/4, 1/8...). Le remplacement est le plus souvent considéré comme achevé lorsque la proportion de gènes de la population d'origine

est inférieure à 5 %, c'est-à-dire après six générations. La durée du processus peut être un handicap, mais présente l'avantage de permettre une adaptation progressive des conditions d'élevage à des animaux de plus en plus performants.

Ce type de croisement, appelé « croisement en retour successif » ou « croisement d'absorption », peut également être utilisé pour introduire (on dit aussi « introgresser ») un allèle à un locus majeur présent dans une population dans une autre population qui en est dépourvue. Un bon nombre des principales races utilisées aujourd'hui s'est développé en absorbant différentes populations locales. C'est le cas, chez les bovins laitiers, du cheptel Frison européen (Pie noire), qui a progressivement été absorbé par la Holstein nord-américaine à partir des années 1970.

L'apport de gènes d'une population extérieure peut être plus limité, par exemple pour accroître le progrès pour certains caractères ou réduire la consanguinité, sans aller jusqu'au remplacement de la population d'origine. On parle alors de « croisement d'amélioration ». En France dans les années 1970 et 1980, les races bovines Abondance et Montbéliarde ont ainsi fait l'objet d'apports limités de la population Holstein (dans sa version Pie rouge).

Accroissement de la variabilité génétique

Par nature, le croisement entre deux populations conduit à des fréquences alléliques intermédiaires entre les deux populations parentales et à une augmentation du nombre d'allèles dans la population croisée. Il permet souvent par ce biais un accroissement de la variabilité génétique et contribue à l'efficacité du processus de sélection. C'est un des objectifs recherchés lors de la création d'une nouvelle population ou lignée, dite « composite » ou « synthétique », par croisements successifs entre deux ou plusieurs populations parentales. De même, le croisement d'amélioration évoqué ci-dessus est fréquemment utilisé dans les populations de petite taille, par exemple dans les lignées sélectionnées de porcs ou de volailles, pour réduire la consanguinité qui apparaît inéluctablement dans ces populations et permettre une augmentation de la variabilité génétique.

Les différents systèmes de croisement

On distingue en général deux grandes catégories de systèmes de croisement, selon le but poursuivi :

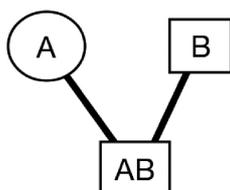
- les *croisements discontinus*, ou *statiques*, qui visent à obtenir à court terme une génération d'animaux destinés en totalité à l'abattage et pour lesquels il faut obtenir et renouveler les reproducteurs de race pure (issus des populations parentales ou grand-parentales) ;
- les *croisements continus*, qui produisent leurs propres reproducteurs, et qui visent soit à améliorer une population existante ou carrément à en créer une nouvelle, soit à entretenir sur le moyen terme un cheptel croisé.

Des systèmes « mixtes », combinant les deux approches, existent aussi.

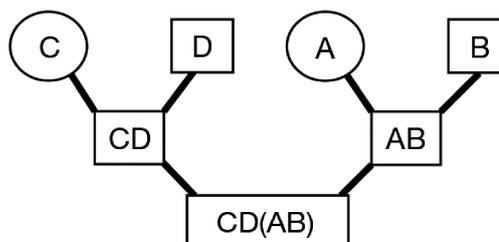
Les plans de croisement discontinus

Ils diffèrent selon le nombre de races concernées et de générations de croisements nécessaires pour obtenir les produits terminaux. Dans le cas évoqué ci-dessus du croisement simple, encore appelé « croisement à deux voies », ou « croisement de première génération », les produits terminaux sont obtenus en une seule génération (figure 7.3a).

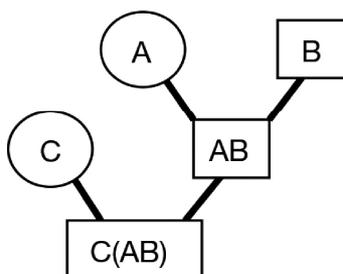
a. Croisement à deux voies



b. Croisement à quatre voies



c. Croisement à trois voies



d. Croisement en retour

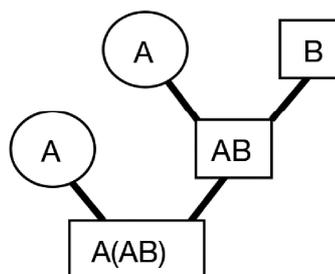


Figure 7.3. Principaux plans de croisement discontinus.

On parle de croisement à double étage lorsque les produits terminaux sont obtenus après deux générations de croisement. Des populations dites « grand-parentales » sont croisées pour produire des femelles et/ou des mâles, dits « parentaux », qui sont croisés pour produire les animaux destinés à l'abattage (produits terminaux). On distingue classiquement trois types de plans de croisement à double étage selon le nombre de races concernées. Le croisement à quatre voies, dans lequel les populations parentales sont toutes deux croisées, implique en général quatre populations grand-parentales différentes (figure 7.3b). C'est le plan de croisement le plus couramment mis en œuvre dans toute l'aviculture, et de loin.

Une variante à trois populations, où une des populations grand-parentales est commune aux deux types génétiques parentaux, est parfois utilisée. C'est le cas chez le porc avec le croisement (Piétrain × Large White) × (Landrace × Large White). Dans un croisement à trois voies, un des parents est croisé (en général la femelle) et accouplé à un animal d'une troisième population (figure 7.3c). Enfin, le croisement en retour est une variante du croisement à trois voies dans laquelle une des populations grand-parentales utilisées pour produire la femelle croisée est également utilisée comme population paternelle (figure 7.3d).

Des plans de croisement sur trois générations sont également couramment utilisés, notamment chez le porc et la volaille. Les populations de race pure utilisées sont dans ce cas appelées « grand-grand-parentales ».

Les plans de croisement continus

Dans les plans de croisement continus, une partie des animaux croisés est gardée pour produire la génération suivante. Il n'y a donc plus à proprement parler de génération terminale. Certains d'entre eux, à savoir le croisement d'absorption, le croisement d'amélioration et la constitution d'une lignée composite, ont déjà été décrits ci-dessus. Nous n'y reviendrons pas.

Une autre forme de croisement continu consiste, en partant de n populations, à remplacer à chaque génération les reproducteurs de l'un des deux sexes (généralement les femelles) par leurs descendants croisés et à les accoupler à des animaux de l'une des populations de départ, celle-ci changeant à chaque génération (figure 7.4). On parle de croisement alternatif lorsque l'on utilise deux populations, et de croisement rotatif à partir de trois populations de départ.

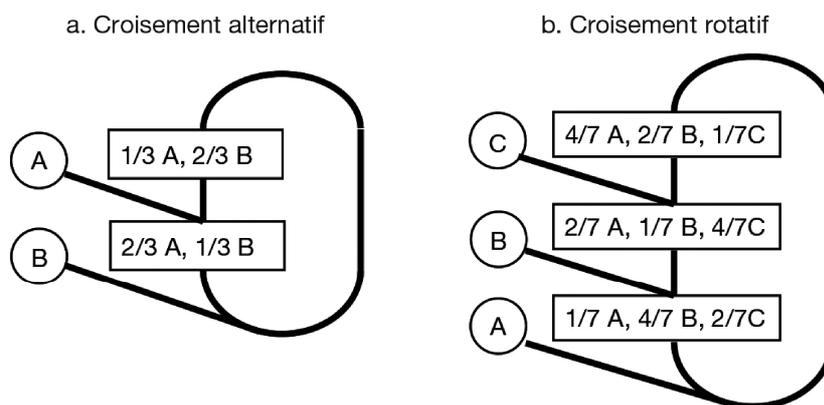


Figure 7.4. Plans de croisement continus.

Les plans de croisement « mixtes »

Il s'agit en général de plans de croisement discontinus, car les produits de la dernière génération de croisement sont tous abattus, mais avec l'un au moins des parents, en général la mère, issu d'un plan de croisement continu (alternatif ou rotatif). Il est alors possible de tirer parti des effets de complémentarité et d'hétérosis, tout en assurant un autorenouvellement des femelles.

Comparaison des systèmes de croisement

Les plans de croisement diffèrent quant à l'utilisation de l'hétérosis, de la complémentarité et des différences additives entre races. Aucun système n'est systématiquement supérieur aux autres. En général, les croisements discontinus utilisent mieux les phénomènes de complémentarité et d'hétérosis. En revanche, ils sont souvent plus compliqués à gérer, notamment sur les plans génétique et sanitaire, et de ce fait plus coûteux.

De plus, le problème du renouvellement des femelles dans les noyaux de race pure limite fortement leur développement dans les espèces à faible productivité numérique. En effet, seul le nombre de femelles en excès par rapport à celui nécessaire pour renouveler les noyaux de race pure est susceptible d'être croisé. Ainsi, dans l'espèce bovine, la proportion de femelles disponibles pour produire des descendants croisés reste très limitée, sauf en cas d'utilisation de semence sexée. En effet, le développement de l'utilisation de semence sexée ces dernières années s'est traduit par un accroissement de la production de veaux issus d'un croisement simple entre femelles laitières et taureaux de race à viande, qui permet de tirer parti d'effets additifs favorables sur la valeur bouchère et d'effets d'hétérosis favorables sur la croissance des veaux. Les croisements continus, dans lesquels le renouvellement des femelles est beaucoup plus aisé, possèdent de ce fait de nombreux atouts chez les bovins et sont abondamment utilisés dans des systèmes de production extensifs (*ranching*). À l'inverse, le renouvellement des femelles ne pose pas de problème dans les espèces à forte productivité numérique, et les plans de croisement discontinus sur deux générations, qui permettent d'utiliser au mieux les effets d'hétérosis (tableau 7.2), sont en règle générale utilisés.

Tableau 7.2. Effets d'hétérosis dans les principaux plans de croisement.

Plan de croisement ¹		Hétérosis direct ²	Hétérosis maternel ³
Croisement simple	A × B	h_{AB}^o	—
Croisement à trois voies	A × BC	$1/2 (h_{AB}^o + h_{AC}^o)$	h_{AB}^m
Croisement en retour	A × AB	$1/2 h_{AB}^o$	h_{AB}^m
Croisement à quatre voies	CD × AB	$1/4 (h_{AC}^o + h_{AD}^o + h_{BC}^o + h_{BD}^o)$	h_{AB}^m
Croisement à quatre voies	AC × AB	$1/4 (h_{AB}^o + h_{AC}^o + h_{BC}^o)$	h_{AB}^m
Croisement alternatif	Al(A,B)	$2/3 h_{AB}^o$	$2/3 h_{AB}^m$
Croisement rotatif	R(A,B,C) ⁴	$4/7 h_{XY}^o + 2/7 h_{XZ}^o$	$4/7 h_{YZ}^m + 2/7 h_{XY}^m$
Lignée synthétique à 2 races	S(A,B)	$1/2 h_{AB}^o$	$1/2 h_{AB}^m$

¹ Génotype du père × génotype de la mère.

² $h_{AB}^o, h_{AC}^o, h_{BC}^o, h_{BD}^o$ = hétérosis direct entre les races A et B, A et C, B et C, D et D, respectivement.

³ h_{AB}^m = hétérosis maternel entre les races A et B.

⁴ $h_{XY}^o, h_{XY}^m, h_{XZ}^o, h_{YZ}^m$ = hétérosis direct (o) et maternel (m) entre les races X et Y, X et Z, Y et Z, respectivement. X, Y et Z sont successivement A, B et C au cours des générations.

Malgré ces quelques principes de base, le nombre de plans de croisement envisageable dans une espèce donnée reste en général très élevé. En pratique, le choix d'un plan de croisement dépendra à la fois des conditions socio-économiques

et d'organisation de la production, des contraintes de gestion de ce système et, bien entendu, de son efficacité économique et environnementale. Celle-ci dépend étroitement des performances des différents types génétiques produits dans le plan de croisement considéré.

Prédiction des performances en croisement

Les performances en croisement sont le plus souvent caractérisées par leurs seules valeurs moyennes. La variabilité de ces performances peut également être un paramètre important, mais elle est plus difficilement prédictible et, de ce fait, rarement prise en compte dans les modèles de prédiction. Les performances moyennes d'un type génétique peuvent être prédites comme la somme des effets additifs et non additifs entre races (paramètres du croisement). La valeur additive d'un type génétique se calcule très simplement comme la somme des valeurs de chaque race, pondérées par leur proportion respective dans le croisement considéré. Ainsi, si l'on reprend l'exemple du croisement à trois voies entre un verrat A et une truie B × C, la valeur additive des animaux A × (B × C) s'écrira :

$$G = \frac{1}{2} g_A^o + \frac{1}{4} (g_B^o + g_C^o) + \frac{1}{2} (g_B^m + g_C^m)$$

Cette expression se généralise aisément à un plan de croisement quelconque :

$$G = \sum_i f_i^o g_i^o + \sum_i f_i^m g_i^m$$

où f_i^o et f_i^m sont les proportions de la race i dans le génotype croisé et, chez sa mère, g_i^o et g_i^m les valeurs additives directe et maternelle de la race i .

La valeur de l'hétérosis est plus difficile à calculer, notamment dans les systèmes de croisements complexes. Elle dépend du type d'interaction entre gènes (dominance ou épistasie) à l'origine du phénomène d'hétérosis. Chez un animal F1, l'hétérosis est, dans tous les cas, maximal, car toutes les paires de chromosomes sont constituées de chromosomes d'origines différentes. De la même façon, dans les autres croisements, l'hétérosis dépendra de la proportion de locus pour lesquels il y a possibilité d'interactions entre allèles issus de populations différentes.

Chez un animal F2 (A × B) × (A × B), il y aura possibilité d'interaction pour les locus possédant un allèle d'origine A et l'autre d'origine B. Cette situation se présentera si le père transmet un allèle d'origine A et la mère un allèle d'origine B ou le père un allèle d'origine B et la mère un allèle d'origine A, soit avec une probabilité 1/2. L'hétérosis direct en F2 est donc la moitié de sa valeur en F1. L'hétérosis maternel est quant à lui maximal, car la mère est F1.

Dans le cas d'un croisement à trois voies A × (B × C), l'hétérosis maternel est maximal pour la même raison qu'en F2. Chez les individus de génotype A × (B × C), il y a possibilité d'hétérozygotie pour l'ensemble des locus, mais il s'agira dans 50 % des cas d'interactions entre allèles d'origine A et B et dans

50 % d'interactions entre allèles d'origine A et C. Les interactions, et donc l'hétérosis, ne sont pas nécessairement les mêmes dans les deux cas, et la valeur globale de l'hétérosis s'écrira :

$$H^o = \frac{1}{2} H_{AB}^o + \frac{1}{2} H_{AC}^o$$

où H_{AB}^o et H_{AC}^o sont les valeurs de l'hétérosis dans les croisements $A \times B$ et $A \times C$, respectivement.

Dans le cas d'un croisement quelconque entre un type génétique paternel constitué de m races de proportions respectives x_i et un type génétique maternel constitué de n races de proportions respectives y_j , l'hétérosis global s'écrira :

$$H = \sum_{i,j} x_i y_j H_{ij}$$

où H_{ij} est l'hétérosis du croisement entre les deux races i et j . Les effets d'hétérosis pour les principaux plans de croisement continu et discontinu figurent dans le tableau 7.2.

Lorsque l'hétérosis observé en F1 n'est pas uniquement dû à des effets de dominance, mais comporte également des interactions entre locus (épistasie), l'hétérosis dans les plans de croisement complexes ne peut plus être prédit à partir de la seule valeur de l'hétérosis en F1. Il est alors nécessaire de connaître les composantes de dominance et d'épistasie de l'hétérosis. La décomposition de l'hétérosis dépendra du type d'interaction épistatique (nombre de locus et type d'effets impliqués) et s'avère vite extrêmement complexe, de telle sorte que l'on est en pratique amené à se limiter aux interactions épistatiques les plus simples entre locus pris deux à deux ou à les quantifier par l'effet de perte de recombinaison épistatique évoqué ci-dessus. Les équations de prédiction des performances moyennes de quelques types génétiques en présence d'interactions épistatiques de type additif \times additif sont présentées dans le tableau 7.3. En pratique, l'estimation précise de ces paramètres nécessite des dispositifs expérimentaux complexes et de très grande taille, de sorte qu'elle est rarement menée à bien.

Tableau 7.3. Prédiction des effets non additifs en présence d'interactions épistatiques : quelques exemples simples.

Type génétique		Effets directs ¹	Effets maternels ¹
Croisement simple	$A \times B$	$d^o + 1/2 aa^o$	aa^m
Croisement en retour	$A \times AB$	$1/2 d^o + 5/8 aa^o$	$d^m + 1/2 aa^m$
Lignée synthétique à 2 races	$S(A,B)$	$1/2 d^o + 1/2 aa^o$	$1/2 d^m + 1/2 aa^m$

¹ d^o , d^m , aa^o , aa^m : effets de dominance et d'épistasie directs et maternels, respectivement.

Critères de comparaison

Une fois connues les performances moyennes des différents types génétiques d'un plan de croisement, il reste à définir un critère global d'appréciation de son

efficacité économique et environnementale. Il s'agira d'une fonction plus ou moins complexe des performances moyennes de tout ou partie des types génétiques produits dans le plan de croisement.

Il peut s'agir d'une fonction extrêmement simple, comme le bénéfice (recettes – coûts) par animal au niveau de la génération « terminale » du croisement. On suppose alors implicitement que les recettes et les coûts non directement imputables aux produits terminaux sont similaires dans les différents plans de croisement. Lorsque cette hypothèse n'est pas vérifiée, un calcul des recettes et des coûts pour chacun des « maillons » du système est nécessaire, et le critère de comparaison est alors la somme, pondérée par les effectifs, des bénéfices par animal pour chacun des maillons.

Enfin, les plans de croisement peuvent également différer quant à l'efficacité de la sélection pratiquée dans les noyaux de race pure. Il est alors nécessaire de connaître et de modéliser l'évolution génétique des noyaux de race pure et ses effets sur les performances moyennes des génotypes croisés. En pratique, on est amené à scinder chacun des maillons du système en cohortes d'animaux homogènes sur le plan génétique (ayant les mêmes performances moyennes). L'évolution génétique des performances de chaque cohorte est prédite à partir des paramètres du croisement et d'équations caractérisant les flux d'animaux et de gènes entre cohortes. Le bénéfice à chaque instant t est, comme précédemment, calculé comme la somme pondérée par les effectifs des coûts et des recettes dans chacune des cohortes. Le critère de comparaison des plans de croisement est la somme des bénéfices à chaque instant t , généralement pondérés par un coefficient d'actualisation permettant de prendre en compte les délais d'obtention du progrès génétique.

Choix des races

A priori, le choix des races est fonction de la valeur relative des plans de croisement. En pratique, il est souvent judicieux d'éviter une évaluation de l'ensemble des plans de croisement possibles et de limiter cette évaluation aux seules races susceptibles de présenter un intérêt en croisement.

Un premier choix sur la base des performances en race pure peut être envisagé. Ce type de choix peut présenter un intérêt lorsque les effets d'hétérosis sont faibles. Il peut par ailleurs permettre de distinguer les races paternelles et maternelles spécialisées.

En revanche, lorsque les effets d'hétérosis sont importants et susceptibles de varier d'un croisement à l'autre, la comparaison des performances en race pure est insuffisante. Il peut alors être intéressant de connaître la valeur moyenne en croisement des différentes races. La valeur moyenne en croisement d'une race A dépend à la fois de ses effets additifs et de son hétérosis moyen (valeur moyenne de l'hétérosis de tous les croisements impliquant la race A). Cette valeur moyenne en croisement est appelée « aptitude générale à la combinaison » ou « aptitude générale au croisement » de la race A. L'écart entre la valeur de l'hétérosis du

croisement entre les deux races A et B et la moyenne de leur aptitude générale au croisement est appelée « aptitude spécifique à la combinaison » ou « aptitude spécifique au croisement ».

Lorsque, pour un caractère donné, les aptitudes spécifiques au croisement sont faibles, il est possible de choisir les races sur la base de leur aptitude générale au croisement. En revanche, lorsque les aptitudes spécifiques au croisement sont importantes, le choix est plus délicat, car il s'agit de sélectionner non plus des races, mais des combinaisons de races. Il est alors nécessaire de connaître, ou de savoir prédire, les valeurs d'hétérosis pour chaque croisement. La prédiction de l'hétérosis, à partir notamment de marqueurs moléculaires, a fait l'objet de nombreux travaux de recherche, notamment chez les plantes. Les résultats, pendant longtemps décevants, progressent ces dernières années avec l'utilisation de puces à haute densité, mais restent perfectibles, et il est espéré que l'amélioration des connaissances sur la régulation de l'expression des génomes et des interactions entre gènes contribuera à améliorer la compréhension du phénomène d'hétérosis et sa prédiction.

Croisement et sélection

La sélection et le croisement sont deux méthodes complémentaires d'amélioration génétique. Cependant, la sélection pratiquée dans les noyaux de race pure affecte de diverses façons les performances en croisement. Inversement, le fait d'utiliser des races en croisement n'est pas sans effet sur l'orientation de la sélection dans ces races.

Effets de la sélection sur l'hétérosis

La sélection a longtemps été et reste très largement réalisée à partir d'indices de valeur génétique ou génomique obtenues en race pure (voir chapitres 5 et 6). Or les corrélations génétiques entre performances en race pure et en croisement sont, dans de nombreux cas, inférieures à 1 du fait de l'existence d'interactions génotype \times génotype, génotype \times environnement et d'éventuelles hétérogénéités des phénotypes. En conséquence, le progrès génétique obtenu à partir d'informations phénotypiques et/ou moléculaires en race pure n'aboutit pas forcément à une amélioration similaire des performances en croisement.

La sélection peut aussi théoriquement entraîner, du fait de modifications des fréquences alléliques dans les races parentales, des changements de valeur de l'hétérosis. Cependant, les résultats expérimentaux disponibles à ce jour ne semblent pas montrer d'évolution majeure des effets d'hétérosis, même après un grand nombre de générations de sélection.

Sélection de races spécialisées

Comme décrit plus haut, le croisement permet, par l'utilisation de types génétiques paternels et maternels spécialisés, de tirer profit des effets de complémentarité. Cette spécialisation se traduit par des contributions inégales à la productivité de

l'étage terminal du croisement. Ainsi, dans le cas de la production de viande, la contribution de la race paternelle ne concerne que les effets directs sur la croissance, l'efficacité alimentaire, la quantité et la qualité de la viande. La contribution du type génétique maternel concerne les effets directs, mais aussi les effets maternels sur ces mêmes caractères et sa productivité numérique ou pondérale. Il en résulte généralement une spécialisation des objectifs de sélection. Dans le cas de la production de viande, les types génétiques paternels seront sélectionnés majoritairement pour l'efficacité de la croissance et la qualité du tissu maigre. Dans le cas des types génétiques maternels, la sélection portera sur les caractères de reproduction, mais également sur l'efficacité de la croissance et la qualité du tissu maigre.

Sélection récurrente

L'hétérosis étant fonction de la distance génétique entre races, il peut être intéressant d'accroître par sélection la distance génétique entre deux populations pour augmenter l'hétérosis et la performance en croisement. C'est le principe de la sélection récurrente. Elle est théoriquement intéressante lorsque les caractères sélectionnés sont influencés par des effets de surdominance (cas où, à un locus donné, la performance moyenne des hétérozygotes est supérieure à celle de chacun des deux homozygotes correspondants).

Il en existe deux variantes. Dans le cas de la sélection récurrente réciproque, on améliore simultanément deux races A et B en sélectionnant les reproducteurs sur la base des performances de leurs descendants croisés A × B. Les reproducteurs sont ensuite accouplés en race pure pour produire la génération suivante. Dans le cas de la sélection récurrente sur population consanguine, une seule population est sélectionnée, l'autre étant une population consanguine en fonction de laquelle on veut améliorer la première. En pratique, la sélection récurrente est peu utilisée chez les animaux, sauf dans certaines firmes de sélection avicole. Une des raisons, dans le cadre d'une sélection purement phénotypique, est la nécessité de pratiquer une sélection familiale (en général sur descendance). Dans les espèces où la sélection est individuelle, elle est en général moins efficace du fait d'une diminution des intensités de sélection et d'un allongement de l'intervalle de génération. L'utilisation de la sélection génomique change la donne et permet aujourd'hui d'évaluer et de sélectionner les reproducteurs sur la base d'indices génomiques utilisant les performances en croisement ou d'une combinaison de performances en race pure et en croisement.

Sélection pour la performance en croisement

Lorsque les corrélations génétiques entre performances en race pure et en croisement (r_{pc}) sont inférieures à 1, la sélection d'animaux sur la base d'informations phénotypiques et/ou génomiques en race pure n'est pas forcément la solution la plus efficace. En pratique, la solution optimale dépendra du nombre de races et des plans de croisement utilisés, de la quantité d'information disponible, des

valeurs de r_{pc} et d'héritabilités en race pure et en croisement et de la méthode d'évaluation génétique utilisée. Ainsi, l'absence de connaissance des généalogies des animaux croisés dans de nombreux plans de croisement chez le porc et la volaille ne permet pas d'utiliser les performances en croisement dans le cadre d'une évaluation génétique utilisant les seules informations phénotypiques et généalogiques. Elle devient en revanche possible dans le cadre d'une évaluation génomique, dans la mesure où les marqueurs génétiques permettent de reconstituer les généalogies. Selon le cas, l'option retenue pourra utiliser les seules informations en race pure ou en croisement, ou utiliser de façon combinée les deux types d'informations pour obtenir un indice de valeur génétique unique ou deux indices, en race pure et en croisement.

Lorsque les reproducteurs sont amenés à être utilisés en croisement sur plusieurs races, un indice différent par race peut être estimé dans la mesure où une quantité d'information est suffisante dans chacune des populations croisées. Les modèles d'évaluation génétique et génomique utilisés sont encore perfectibles, dans la mesure où ils prennent encore trop rarement en compte les effets génétiques non additifs, mais des développements récents permettent de l'envisager dans un proche avenir.

Conclusion

Le croisement est un outil majeur d'amélioration génétique utilisé dans l'ensemble des espèces d'élevage, à des degrés divers et avec des modalités pratiques extrêmement variées. Cette diversité concerne à la fois les objectifs du croisement et les modalités de son utilisation, qui varient fortement en fonction de la production et de l'espèce considérées. Le choix d'un plan de croisement dépendra notamment de la variabilité génétique entre races des caractères d'intérêt et des caractéristiques de reproduction de l'espèce. Le croisement permet d'améliorer rapidement (sur une ou deux générations) et de façon importante les performances des animaux et l'efficacité des systèmes de production, et contribue à améliorer leur flexibilité en élargissant l'éventail des choix génétiques envisageables. Contrairement à la sélection, les progrès obtenus ne sont pas cumulables au cours du temps. La sélection et le croisement représentent donc deux voies d'amélioration génétique très complémentaires, dont l'utilisation doit être raisonnée de façon conjointe afin d'optimiser l'efficacité globale des programmes.

Pour en savoir plus

Dickerson G.E., 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Anim. Breed. Abstr.*, 37, 191-202.

Dickerson G.E., 1973. Inbreeding and heterosis in animals. *J. Anim. Sci.*, 54-77, <https://doi.org/10.183/ansci/1973.Symposium.54>.

Hill W.G., 1982. Dominance and epistasis as components of heterosis. *J. Anim. Breed. Genet.*, 99, 161-168.

Hochholdinger F., Baldauf J.A., 2018. Heterosis in plants. *Current Biology*, 28, R1089-R1092.

Komender P., Hoelschele I., 1989. Use of mixed-model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. *Livest. Prod. Sci.*, 21, 101–113.

Wientjes Y., Calus M., 2017. The purebred-crossbred correlation in pigs: A review of theory, estimates, and implications. *J. Anim. Sci.*, 95, 3467-3478.

Willham R.L., Pollak E., 1985. Theory of heterosis. *J. Dairy Sci.*, 68, 2411-2417.

Xiang T., Christensen O.F., Vitezica Z.G., Legarra A., 2016. Genomic evaluation by including dominance effects and in-breeding depression for purebred and crossbred performance with an application in pigs. *Genet. Sel. Evol.*, 48, 92, doi:10.1186/s12711-016-0271-4.