

N° d'ordre: 115-88

Année 1988

THESE

PRÉSENTÉE

DEVANT L'UNIVERSITÉ CLAUDE-BERNARD - LYON 1

POUR L'OBTENTION DU

DIPLOME DE DOCTORAT

PAR

Amaria AOUAR

**POLYMORPHISME D'INSERTION D'ÉLÉMENTS
TRANSPOSABLES ET CARACTÈRES DE FITNESS DE LIGNÉES
CONSANGUINES ET DE LEURS HYBRIDES CHEZ
*DROSOPHILA MELANOGASTER***

SOUTENUE LE 26 SEPTEMBRE 1988

JURY: MM. BIÉMONT C.
DE VIENNE D
GAUTIER C.
LEGAY J.-M.

Unité de Recherche Associée au CNRS n° 243
Biométrie - Génétique et Biologie des Populations
Université Claude Bernard - Lyon 1
43, Bd du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne - Cedex



Avec l'aide du tout Puissant, j'ai pu terminer cette thèse que je dédie :

*A celui que j'aime beaucoup et qui n'est plus de ce monde,
à la mémoire de mon père.*

A ma très chère mère

En témoignage d'affection et du respect

A Boualem pour "Tout (s)"

REMERCIEMENTS

Monsieur le professeur J.M. LEGAY m'a honoré de sa confiance en m'accueillant dans son laboratoire, et a bien voulu accepter d'être rapporteur de cette thèse. Je tiens à lui exprimer toute ma reconnaissance.

Monsieur C. BIÉMONT est à l'origine de ce travail. Il m'a soutenue et encouragée par ses critiques objectives et ses précieux conseils. J'ai toujours trouvé auprès de lui un accueil bienveillant. Qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude pour son amical disponibilité.

Monsieur D. DE VIENNE par ses amicales critiques, m'a permis d'améliorer ce texte et accepter d'en être le rapporteur. Je l'en remercie très sincèrement.

Monsieur C. GAUTIER a bien voulu juger ce travail. Je tiens à le remercier pour ses critiques, ses suggestions et les conseils qu'il m'a prodigués lors de la lecture du manuscrit.

Mes remerciements vont également à P. FOUILLET qui grâce à ses compétences m'a apporté une aide précieuse en statistiques, à M. MESTRE pour son amicale collaboration aux expériences, et à M.J. PIERI à qui je dois la présentation finale.

Je remercie enfin tous mes collègues R. ALLEMAND, M. BOULÉTREAU, F. MIMOUNI, O. TERRIER, J. VAN HERRWEGE, E. WAJNBERG et particulièrement C. CHASSAIN, C. TERZIAN, C. ARNAULT et J. BOULÉTREAU, pour l'amitié dont ils m'ont entourée et l'aide qu'ils m'ont apportée pour mener à lieu ce travail.

Polymorphisme d'insertion d'éléments transposables et caractères de fitness de lignées consanguines et de leurs hybrides chez *Drosophila melanogaster*

1- INTRODUCTION	9
2- SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	13
2-1 Qu'est ce que l'hétérosis?	13
-Définition de l'hétérosis	
-Historique et intérêt	
2-2 Théories explicatives de l'hétérosis	14
2-2-1 L'interaction noyau-cytoplasme.....	16
2-2-2 L'interaction entre complexes polygéniques.....	17
2-2-3 L'interaction allélique ou interaction entre gènes.....	17
2-2-4 Relation entre homéostasie de développement, hétérozygotie et hétérosis	18
2-3 Mesure de l'hétérosis	18
2-4 Prédiction de l'hétérosis	19
2-4-1 Introduction	19
2-4-2 Mesure mathématiques	21
2-4-2-1 Aptitude à la combinaison	21
2-4-2-1-1 Sélection pour l'aptitude générale au croisement.....	22
2-4-2-1-2 Sélection pour l'aptitude générale au croisement et l'aptitude spécifique au croisement	22
2-4-2-2 Techniques du croisement diallélique	23
2-4-2-2-1 Hybrides avec croisement réciproque	23
2-4-2-2-2 Hybrides sans croisement réciproque	23
2-5 Conclusion	23
2-6 Quelques notions sur les éléments transposables	23
2-6-1 Éléments transposables et variabilité génétique.....	23
2-6-2 Éléments transposables et génétique des populations.....	27
3- ANALYSE EXPERIMENTALE	29
3-1 Introduction	29
3-2 Matériels et méthodes	29
3-2-1 Matériel d'élevage.....	29
3-2-1-1 Etablissement des lignées.....	29
3-2-1-2 Obtention des hybrides.....	29
3-2-2 Protocoles expérimentaux.....	30
3-2-2-1 Composantes liées à la fitness.....	30
3-2-3-2 Polymorphisme d'insertion des éléments transposables	32
3-2-3-2-1 Technique utilisée	32
3-2-3-2-2 Éléments transposables étudiés	32

4-3 Relation entre la vigueur hybride et le polymorphisme d'insertion des éléments transposables.....	69
5- CONCLUSION GENERALE.....	73
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	77
ANNEXES	

Polymorphisme d'insertion d'éléments transposables et caractères de fitness de lignées consanguines et de leurs hybrides chez *Drosophila melanogaster*

1-INTRODUCTION

L'Homme a toujours essayé d'améliorer les espèces animales et végétales, de les adapter à ses besoins et ses désirs. Pour les rendre plus productives ou plus belles, il choisit d'exacerber tel caractère ou d'éliminer telle tare. Les caractères choisis sont généralement des caractères quantitatifs à déterminisme génétique complexe. Comme une population se caractérise par ses fréquences géniques et génotypiques, l'amélioration génétique peut être obtenue en modifiant les fréquences géniques (comme c'est le cas d'une sélection), ou change seulement les fréquences génotypiques (comme c'est le cas par utilisation de l'hétérosis). L'hétérosis exprime selon Shull (1948) la stabilité, l'adaptabilité et l'efficacité supérieures des individus de la F1 hybride par rapport aux lignées parentales consanguines et par rapport à la population d'origine. Le terme d'hétérosis a été prononcé et utilisé pour la première fois en 1909 par Shull qui travaillait sur les rotifères. C'est à partir de cette date qu'on note les premières études expérimentales. Elles n'étaient que de simples constatations descriptives des caractéristiques de l'hybride. Ce n'est que depuis les années 1945 que les recherches se sont approfondies dans ce domaine.

L'hétérosis ou avantage des hybrides, a été observée chez de nombreuses espèces végétales et animales. Par exemple l'hétérosis d'hybrides de *Zea mays* produite par le croisement entre lignées consanguines est d'une importance agricole énorme ; l'utilisation de ces hybrides a conduit à une augmentation de 50% des rendements de maïs aux Etats-Unis. En raison de son importance économique la prédiction de l'hétérosis a fait l'objet de nombreux travaux. L'objectif de ces études est d'estimer la valeur de l'hétérosis alors que les croisements n'ont pas été réalisés. Ainsi, à partir des performances des lignées, les auteurs ont voulu prévoir les performances de leurs hybrides. Les avis concernant l'existence d'une corrélation entre ces performances des lignées et des hybrides sont partagés. Certains auteurs, tels Richey (1945), Gebrekidan et Rasmusson (1970) sur les céréales, ont généralement obtenu des corrélations positives entre la vigueur des lignées consanguines et celle de leurs hybrides.

En revanche selon Silva et Hallauer (1975), Gama Hallauer (1977), la performance des lignées consanguines n'est pas un bon indicateur de la performance des hybrides.

Nos connaissances sur les mécanismes de l'hétérosis n'ont pas beaucoup progressé depuis les toutes premières études de Shull (1909) et East (1912). Pendant plusieurs années la théorie de la surdominance (Lerner, 1958) a été à la base de l'explication de l'hétérosis. Actuellement la théorie de la dominance semble plus admise.

Au niveau moléculaire les résultats obtenus à l'aide des analyses faites sur le génome et les organites cytoplasmiques sont jusqu'à présent peu concluants. Les

Ce travail a pour but de rechercher les relations entre le polymorphisme d'insertion d'éléments transposables et l'hétérosis. Nous présenterons tout d'abord une synthèse bibliographique, d'une part des principaux effets de l'hétérosis et de ses théories explicatives, et d'autre part du polymorphisme d'insertion d'éléments transposables dans les populations. L'approche expérimentale de notre travail fera l'objet de trois chapitres - l'analyse de lignées consanguines de *Drosophila melanogaster* au cours des générations - l'analyse des hybrides obtenus par croisements des lignées consanguines et leurs relations avec celles-ci - l'étude de l'hétérosis proprement dite. Enfin, à partir de nos résultats nous discuterons du rôle possible des éléments transposables et de leur intérêt dans la compréhension du phénomène de l'hétérosis.

2- SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

2-1 Qu'est-ce que l'hétérosis?

Lorsqu'on croise entre elles des lignées consanguines, la descendance hybride peut, dans certains cas, présenter des qualités qui dépassent largement celles de la population dont les lignées sont issues, on parle d'hétérosis ou "vigueur hybride". Cette vigueur hybride est un fait connu depuis très longtemps (Kolreuter, 1766 ; Knight, 1799, cité par Lints, 1961). Son utilisation pratique ne date cependant que d'environ 70 ans, bien que Darwin en 1876, en conclusion à ses études sur les effets de la fécondation dans le règne végétal, déclarât déjà que:

"Les avantages du croisement ne dépendent pas de quelque propriété mystérieuse résidant dans la simple union de deux individus distincts, mais de ce que les individus ont été assujettis durant les générations antérieures à des conditions différentes ou de ce qu'ils ont subi la déviation communément nommée spontanée de façon que dans l'un comme dans l'autre cas leurs éléments sexuels se sont différenciés à un certain degré".

Selon Shull (1948), le terme d'hétérosis ne signifie pas exactement vigueur hybride. En effet l'hétérosis proprement dite exprime, selon Shull, "la stabilité (ou propriété de répondre d'une façon constante aux sollicitations d'un milieu donné), l'adaptabilité (ou propriété de répondre d'une façon proportionnelle à une série de sollicitations de milieux différents ou à des variations non systématiques d'un milieu) et l'efficience (ou propriété de synthétiser de plus grande quantité de matière à partir d'un matériau ou de ressources énergétiques données) supérieures des individus de la F1 hybride par rapport aux lignées parentales consanguines et à la population d'origine"

Ce terme d'hétérosis a aussi été prononcé et utilisé pour la première fois en 1909 par Shull, puis par East en 1912 et c'est à partir de ces dates qu'on note les premières études expérimentales. Ces études n'étaient qu'une simple constatation descriptive des caractéristiques de l'hybride (voir par exemple Bruce, 1910 ; Keeble et Pellew 1910 ; Shull, 1911, 1912, 1914 ; Rasmusson, 1934 ; East, 1936). Ce n'est que depuis les années 45 que les recherches se sont approfondies dans ce domaine. Ainsi, l'hétérosis, qui est liée et souvent opposée à la dépression consanguine, a donné naissance à une littérature très abondante (Bruzatti-Traverso, 1947; Lerner, 1958 ; Gowen, 1964 ; Frankel, 1983 ; Strauss, 1986). En raison de sa diversité, l'hétérosis a créé des problèmes de nomenclature. Ainsi Dobzhansky (1952) considère l'euhétérosis ou l'hétérosis vraie et la subdivise en deux - Euhétérosis mutationnelle ("mutational euheterosis") - Euhétérosis équilibrée ("balanced euheterosis").

une "bonne chose". Ils suggèrent que la combinaison hétérozygote A_1A_2 est supérieure à n'importe quelle combinaison homozygote A_1A_1 et A_2A_2 , car la somme des produits des allèles A_1 et A_2 est supérieure aux produits des homozygotes (voir le modèle théorique d'Ayala et Kiger, 1984). Ainsi Crow (1948, 1952) considère que la quantité de grains fournie par le meilleur croisement entre lignées consanguines de maïs est trop élevée pour être obtenue sans qu'il y ait surdominance pour quelques locus. Le raisonnement est basé sur l'hypothèse que le nombre de locus hétérozygotes influence le rendement ; cette conclusion est empirique. Comstock et Robinson (1956) soulignent que ce raisonnement ne peut pas être appliqué aux maïs parce que les lignées proviennent généralement de différentes variétés et non pas de la même population de base comme le suppose l'hypothèse de Crow. Par ailleurs une opinion contraire est émise par Mather (1955), qui pense que beaucoup de ce qui semble être attribué à la surdominance pour certains caractères chez les plantes, peut être le résultat d'interactions d'épistasie. Ces deux opinions montrent que le problème de la surdominance est encore une question non résolue. En plus la question de l'importance de la surdominance signifie différentes choses selon que l'on s'intéresse à sa fréquence en tant que propriété des gènes ou à la valeur phénotypique qu'elle entraîne.

Les adeptes de la théorie de la dominance (Comstock et Robinson, 1952 ; Comstock et Robinson, 1949 ; Falconer, 1960 ; Willham, 1970 ; Goodwill et Enfield, 1971) estiment plus simplement que les lignées hybrides doivent posséder un plus grand nombre d'allèles dominants favorables que n'importe quelle lignée consanguine homozygote. L'hétérosis est alors le résultat soit de l'addition d'un grand nombre d'effets favorables, soit du masquage d'un certain nombre d'effets défavorables. Ainsi par exemple, et en simplifiant largement, si l'on croise deux lignées consanguines homozygotes de génotype $AAbbCCDDee$ et $aaBBCCddEE$, on obtient une population génétiquement homogène de génotype $AaBbCCDdEe$. Chez ces descendants les locus sont soit hétérozygotes soit homozygotes dominants, et par le simple jeu de la dominance, chaque paire allélique produit un effet favorable maximal. Ainsi par simple addition des effets de chaque locus, un effet total maximal, hétérotique est atteint. Alors, si les valeurs génotypiques dues aux locus séparés se combinent de façon additive, on peut présenter l'hétérosis produite par l'effet de tous les locus réunis, comme la somme de leurs effets individuels

Notons que si certains locus sont dominants dans une direction et certains dans une autre, leurs effets tendront à s'annuler. On n'observera pas d'hétérosis bien qu'il y ait dominance pour les locus pris un à un. Ainsi l'absence d'hétérosis n'est pas suffisante pour conclure que les locus pris individuellement ne présentent pas de dominance.

La théorie de la surdominance insiste sur l'interaction intraallélique ; la théorie de la dominance insiste sur l'additivité ou quelque forme d'épistasie interallélique. De telles interactions peuvent expliquer la diversité des résultats obtenus. Un modèle décrit par White *et al.* (1975) rend compte d'une grande partie de la variabilité attribuée au phénomène de l'hétérosis.

Laven (1957) sur *Culex*, Abdalla (1974), Bervillé *et al.* (1976) et Bervillé (1977) sur le rendement du maïs.

2-2-2 L'interaction entre complexes polygéniques

De nombreux auteurs ont considéré l'hétérosis comme le résultat d'interactions entre complexes polygéniques (Dobzhansky, 1948, 1952 ; Dobzhansky et Wright, 1946). Ces idées sont basées sur les résultats suivants:

a- Chez *Drosophila pseudoobscura*, les hétérozygotes pour une inversion qui ont deux chromosomes d'origine géographique identique ont une valeur adaptative supérieure à celle des homozygotes.

b- Les hétérozygotes pour une inversion qui portent des chromosomes d'origine différente ne montrent pas d'hétérosis.

Ces auteurs concluent alors que "*l'hétérosis n'est pas une propriété intrinsèque d'arrangement de gènes mais résulte d'interactions entre complexes polygéniques; ces derniers produits par la sélection naturelle, sont coadaptés au sein même des populations mais non entre populations*". Dobzhansky ajoute que: "on ne peut parler d'hétérosis que lorsqu'on a une supériorité d'adaptation de l'hétérozygote par rapport aux homozygotes". Des conclusions similaires ont été tirées de travaux sur diverses espèces de drosophiles. Par exemple pour la viabilité et la fécondité de *Drosophila pseudoobscura* (Brncic, 1954 ; Vetukhiv, 1953, 1954, 1956), pour différents caractères de *Drosophila melanogaster* (Bösiger, 1962 ; Chigusa et Mukai, 1964 ; Palenzona et Vanelli, 1976 ; Wilton et Sved, 1979), sur *Drosophila ananassae* (Singh, 1983, 1984). Dayal (1977, 1979) sur le radis aboutit à la même conclusion.

2-2-3 L'interaction allélique ou interaction entre gènes

Jones (1945) considère l'hétérosis comme étant le résultat d'interactions entre gènes, c'est à dire comme "*un effet additif d'hérédité favorable des deux souches parentales*". Cette interprétation persiste, dit-il, "*dans le cas d'une différence allélique unique pourvu que l'on admette l'effet multiple du gène*". L'idée avait déjà été formulée par Bruce (1910) et Keeble et Pellew (1910) (cités par Lints, 1961). De même Gustafsson (1947) et Wills et Nichols (1972) pour le gène de l'octanol deshydrogénase, et Napp *et al.* (1978) pour un gène d'estérase, considèrent l'hétérosis comme étant le résultat d'interactions entre gènes. Selon Richmond et Powell (1970), cette hypothèse reste la plus plausible.

En général on mesure l'hétérosis soit:

- par rapport à la moyenne des lignées parentales (Robertson et Reeve, 1955 ; Falconer, 1960 ; Moll *et al.*, 1965 ; Willham, 1970 ; Goodwill et Enfield, 1971 ; Dominguez et Arbonoz, 1987)
- par rapport au meilleur parent (Dobzhansky, 1952 ; Jinks et Jones, 1958 ; Barnes, 1968 ; Gebrekidan et Rasmusson, 1970)
- par rapport à la valeur moyenne de la population dont les lignées sont issues (Shull, 1948 ; Dayal, 1975). Cette dernière mesure n'est pas souvent utilisée, ceci pour les raisons suivantes :
 - 1- La population d'origine est absente dans la plupart des cas.
 - 2- La fitness moyenne des hybrides est souvent comparable à celle de la population d'origine.

2-4-Prédiction de l'hétérosis

2-4-1 Introduction

Cette étude sera vue sous deux angles :

Le 1er a un but fondamental, qui est de comprendre les mécanismes de l'hétérosis.

Le 2ème a un but plus appliqué pour la sélection et l'amélioration des espèces.

La prédiction exige la recherche de critères de choix de génotypes à croiser en vue de l'obtention d'une performance souhaitée. Ainsi toute tentative de compréhension des mécanismes de l'hétérosis et de prédiction de ses effets passe par une connaissance précise de ses modalités d'expression aux niveaux morphologique, physiologique, enzymatique et moléculaire. A ce niveau différentes questions non exclusives peuvent être posées:

- Quels sont les caractères qui sont les plus affectés par l'hétérosis?
- A partir de quels types de variables, peut-on calculer des distances génétiques entre lignées qui maximisent la relation hétérosis-distance?
- Comment peut-on relier les informations obtenues à divers niveaux d'études (morphologique, physiologique, enzymatique, moléculaire)?
- Quelles variables permettent de définir des critères de prédiction de la valeur de l'hybride?

Toutes ces questions reviennent globalement à l'interrogation suivante:

"La connaissance de la performance des lignées est-elle suffisante pour déterminer les performances de leurs hybrides?".

2-4-2 Mesures mathématiques

2-4-2-1 Aptitude à la combinaison :

C'est une mesure qui nous permis de prédire l'hétérosis. Pour un exemple de croisements au hasard entre des lignées on peut calculer pour chaque lignée la performance moyenne de ses F1 obtenues par croisements avec les autres lignées. C'est ce qu'on appelle l'aptitude générale au croisement de la lignée. La performance d'un croisement particulier peut s'écarter de l'aptitude générale moyenne au croisement des deux lignées; cet écart s'appelle l'aptitude spéciale ou spécifique au croisement (Sprague et Tatum, 1942 ; Falconer, 1960). De même si on mesure les valeurs moyennes en écart à la moyenne générale de tous les croisements, on peut exprimer la valeur d'un croisement particulier comme la somme des aptitudes générales au croisement des deux lignées et de l'aptitude spécifique au croisement entre ces deux lignées. Ainsi la valeur moyenne M du croisement entre la lignée X et la lignée Y est :

$$M_{XY} = GC_X + GC_Y + SC_{XY}$$

où GC_X et GC_Y représentent les aptitudes générales au croisement (A.G.C) et SC_{XY} représentent les aptitudes spécifiques au croisement (A.S.C)

Si on écrit les composantes de la variance inter-croisement suivant le modèle:

$$\text{variance inter-croisements} = FV_A + F^2V_D + F^2V_{AA} + F^3V_{AD} + F^4V_{DD}$$

V_A et V_D sont les composantes de variances additive et de dominance,

V_{AA} , V_{AD} et V_{DD} sont les composantes d'interaction et F est le coefficient de consanguinité.

alors la variance entre croisements peut être décomposée en variance de l'aptitude générale au croisement d'une part et variance de l'aptitude spécifique au croisement d'autre part. En terme statistique cette dernière variance est la composante d'interaction.

$$\text{Variance attribuée à A.G.C} = FV_A + F^2V_{AA}$$

$$\text{Variance attribuée à A.S.C} = F^2V_D + F^3V_{AD} + F^4V_{DD}$$

Suivant ce modèle, les différences entre les aptitudes générales au croisement sont dues à la variance génétique additive de la population de base plus les interactions. Par contre les différences entre les aptitudes spécifiques au croisement sont dues aux variances génétiques non additives. Nous constatons que V_{AGC} augmente linéairement avec le coefficient de consanguinité F et V_{ASC} augmente avec les puissances plus élevées.

Les méthodes d'amélioration utilisant la consanguinité et les croisements se rangent en deux groupes suivant qu'elles utilisent soit seulement la variation de l'aptitude générale

2-4-2-2 Techniques du croisement diallèle

Les techniques de croisements varient selon les types de croisements utilisés. Les principales combinaisons se résument comme suit.

- 1er cas : utilisation de P*P combinaisons (hybrides et leurs réciproques + lignées).
- 2ème cas : utilisation des P(P-1) combinaisons (hybrides et réciproques sans les valeurs des lignées parentales).
- 3ème cas : utilisation de $(P(P+1))/2$ combinaisons (hybrides sans réciproque+lignées).
- 4ème cas : utilisation de $(P(P-1))/2$ combinaisons (hybrides sans réciproques et sans lignées parentales).

Chaque cas nécessite une analyse statistique différente. On présente ci-dessous les 2 techniques d'analyse (la 2ème et la 4ème) les plus largement utilisées, et conduisant à des estimations non biaisées des aptitudes générales et spécifiques à la combinaison (Sprague et Tatum, 1942 ; Griffing, 1956).

2-4-2-2-1 Hybrides et croisements réciproques
(voir annexe 1)

2-4-2-2-2- Hybrides sans croisements réciproques et sans valeurs des lignées parentales
(voir annexe 2)

2-5 Conclusion

Nous avons vu qu'en raison de son importance économique, la prédiction de l'hétérosis a fait l'objet de nombreuses études. L'objectif de ces études est d'estimer la valeur de l'hétérosis alors que les croisements ne sont pas réalisés. En général c'est à partir des performances des lignées que les auteurs ont essayé de prédire les performances de leurs hybrides. Notre travail a été réalisé dans cette même perspective. Notre démarche repose d'une part sur des travaux classiques et d'autre part sur une recherche tout à fait prospective basée sur l'existence d'éléments mobiles du génome.

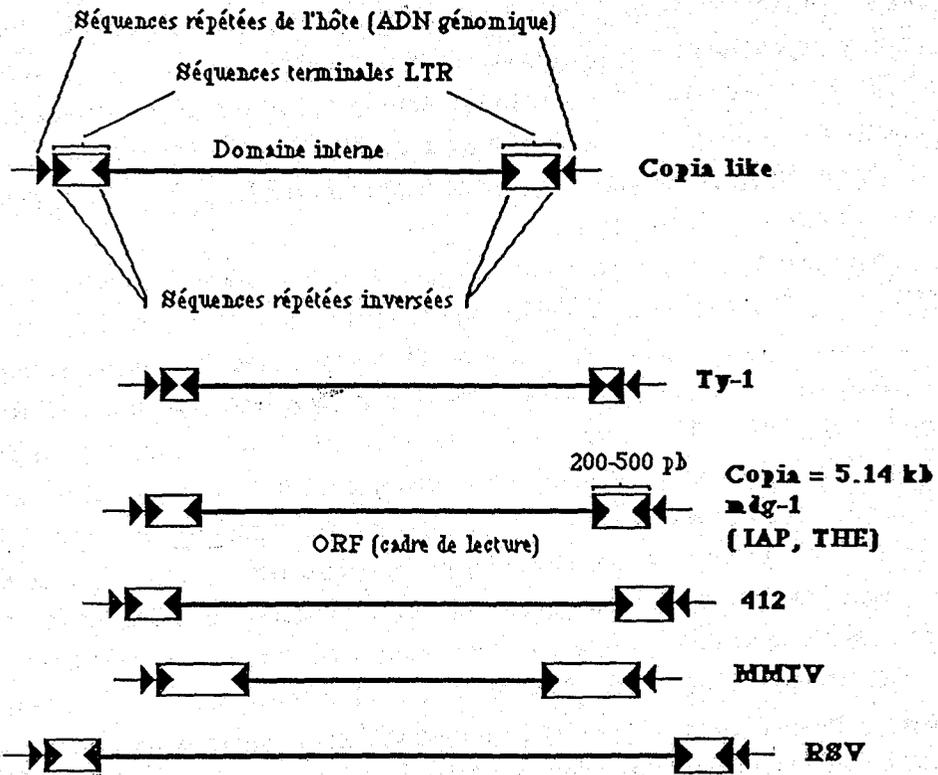
Nous présentons ici un aperçu global de ces éléments transposables.

2-6 Quelques notions sur les éléments transposables

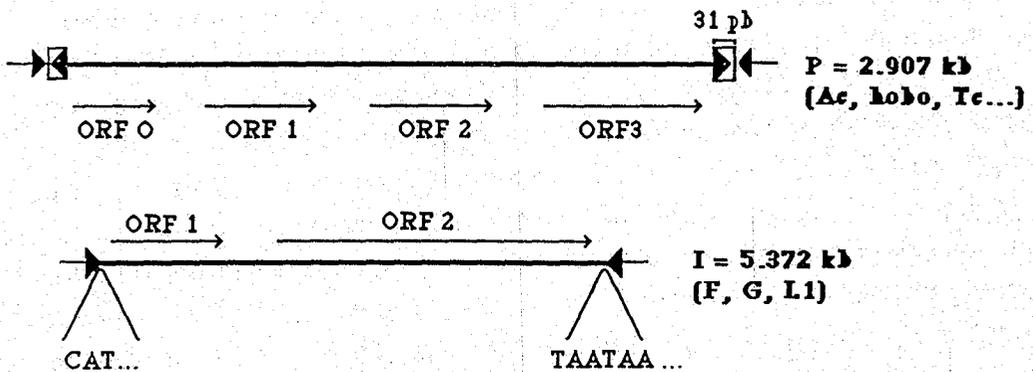
2-6-1 Eléments transposables et variabilité génétique

Les éléments transposables, connus aussi sous le nom de "gènes sauteurs", sont des fragments d'ADN doués de capacité de transposition. Ils peuvent changer de position

Schéma 1 : Représentation schématique de certains éléments transposables.



Représentations comparatives d'éléments de la levure (Ty-1) et de la Drosophile (Copia, 412) avec les provirus du virus du sarcome de Rous (RSV) et du virus de la tumeur mammaire de la souris (MMTV).



Jusqu'à présent on possède peu de données sur le polymorphisme d'insertion des éléments transposables dans les populations; on a peu de renseignements sur leurs mécanismes de régulation, ainsi que sur leur fréquence de transposition. Par contre les causes de la transposition sont mieux connues et semblent diverses. Ainsi la transposition peut être induite par:

- la présence d'un chromosome surnuméraire (chromosome B chez le maïs: McClintock, 1951);
- un réarrangement chromosomique (Rechavi et al., 1982 chez l'Homme);
- des interactions avec le cytoplasme, comme dans le cas des éléments P et I chez *Drosophila melanogaster* (Bréglino et Kidwell, 1983 ; Engels, 1983);
- des chocs thermiques chez la drosophile (Junakovic *et al.*, 1987); bien que ces effets n'ont pas été retrouvés dans des expériences similaires sur d'autres lignées consanguines (Arnault et Biéumont, communication personnelle);
- la transposition peut être "spontanée" dans certaines lignées de *Drosophila melanogaster* (Gerasimova *et al.*, 1984 ; Biéumont *et al.*, 1987 ; Biéumont *et al.*, 1988).

2-6-2 Eléments transposables et génétique des populations

Les éléments mobiles sont de plus en plus intégrés dans les concepts de la génétique des populations (Thompson et Woodruff, 1981, Georgiev *et al.*, 1981 ; Berg, 1981 ; Mukai *et al.*, 1985 ; Mackay, 1985 ; Biéumont *et al.*, 1985; Skibinsky, 1986). Ainsi on se demande s'ils ne pourraient pas aider à mieux appréhender une question aussi importante que le déterminisme des caractères quantitatifs (Mackay, 1985). On s'interroge aussi sur leur influence éventuelle sur la "fitness" des individus. Des travaux concernant ces derniers sujets sont en majorité théoriques. Une synthèse de ces travaux a été faite par Brookfield (1986).

Au niveau expérimental des résultats obtenus chez les bactéries et les levures montrent une relation entre les éléments transposables (les éléments Tn5, Tn10) et la croissance (Chao *et al.*, 1983 ; Syvanen, 1984). Des résultats obtenus chez *Drosophila melanogaster* suggèrent l'existence d'une relation entre la fitness et le nombre d'éléments transposables mdg (Gvozdev *et al.*, 1981 ; Belyaeva *et al.*, 1982 ; Biéumont *et al.*, 1985; Pasyukova *et al.*, 1986). Pasyukova *et al.* (1986) ajoutent que les éléments mdg (middle dispersed genes) sont des composants fonctionnellement vitaux du génome. Par ailleurs certains auteurs (Tchurikov *et al.*, 1981 ; Bréglino, 1983) pensent que le fait que les éléments ne sont abondamment transcrits en ARN qu'à certains stades du développement suggère que cette expression n'est ni fortuite ni indifférente pour l'organisme. Chez *Drosophila melanogaster* Mackay (1985, 1986) a montré que la sélection du nombre de soies sternopleurales est plus efficace suite à des croisements dysgéniques par rapport à des croisements non dysgéniques pour le système P/M. Ainsi cette efficacité sélective serait liée à la variabilité génétique associée aux mouvements de l'élément P.

3- ANALYSE EXPERIMENTALE

3-1 Introduction

Dans le but de rechercher les relations entre hétérosis ou vigueur hybride et polymorphisme d'éléments transposables, nous avons établi des lignées consanguines de *Drosophila melanogaster*, dérivant d'un couple frère-soeur à chaque génération. Ces lignées et leurs hybrides ont été analysés simultanément d'une part pour certains caractères de fitness (ponte journalière, fertilité, viabilité) et d'autre part pour la localisation d'éléments transposables sur les chromosomes géants des glandes salivaires.

3-2 Matériels et méthodes

3-2-1 Matériel d'élevage

3-2-1-1 Etablissement des lignées

Nous disposons d'une souche de *Drosophila melanogaster* capturée à LERIK en Azerbaïdjan (URSS) en septembre 1983. L'élevage se fait en masse, à l'obscurité et à une température de 25°C, en erlens contenant du milieu axénique de David et Clavel (1965). Chaque génération est entretenue par repiquage d'environ 500 oeufs. Cette souche a été analysée pour le polymorphisme des éléments transposables mdg-1 et I (Biémont, 1986) et les composantes de la fitness (fécondité, fertilité et viabilité).

Nous avons établi 17 lignées à partir de 17 couples pris au hasard dans la population LERIK. Chaque couple a été placé dans un tube contenant du milieu axénique. Les générations successives ont été issues d'un couple frère-soeur, selon le schéma n°1. Les lignées ont été maintenues à l'obscurité et à une température de 25°C.

A chaque génération on établit cinq à sept couples frère-soeur par lignée pour éviter la perte de lignées qui résulterait de la stérilité de certains couples (**schéma 2**).

3-2-1-2 Obtention des hybrides.

Les hybrides ont été obtenus en croisant les lignées consanguines. Certains hybrides ont été analysés avec leurs réciproques et d'autres sans réciproque. Le choix des hybrides s'est fait soit au hasard, soit en fonction du nombre de copies d'éléments transposables. Le nombre de copies ainsi que le nombre de sites d'insertion et le nombre de sites hétérozygotes ont été obtenus dans chaque hybride en confrontant le polymorphisme d'insertion des deux lignées parentales (voir **annexe 3**).

déposé du milieu axénique. Durant onze jours les oeufs pondus ont été comptés quotidiennement et les oeufs éclos dénombrés le jour suivant la ponte. Le contenu de chaque lame a ensuite été transféré dans un tube contenant le même milieu axénique afin de permettre le développement des descendants (Schéma du protocole expérimental 3).

SCHEMA DU PROTOCOLE EXPERIMENTAL: POUR N LIGNEES

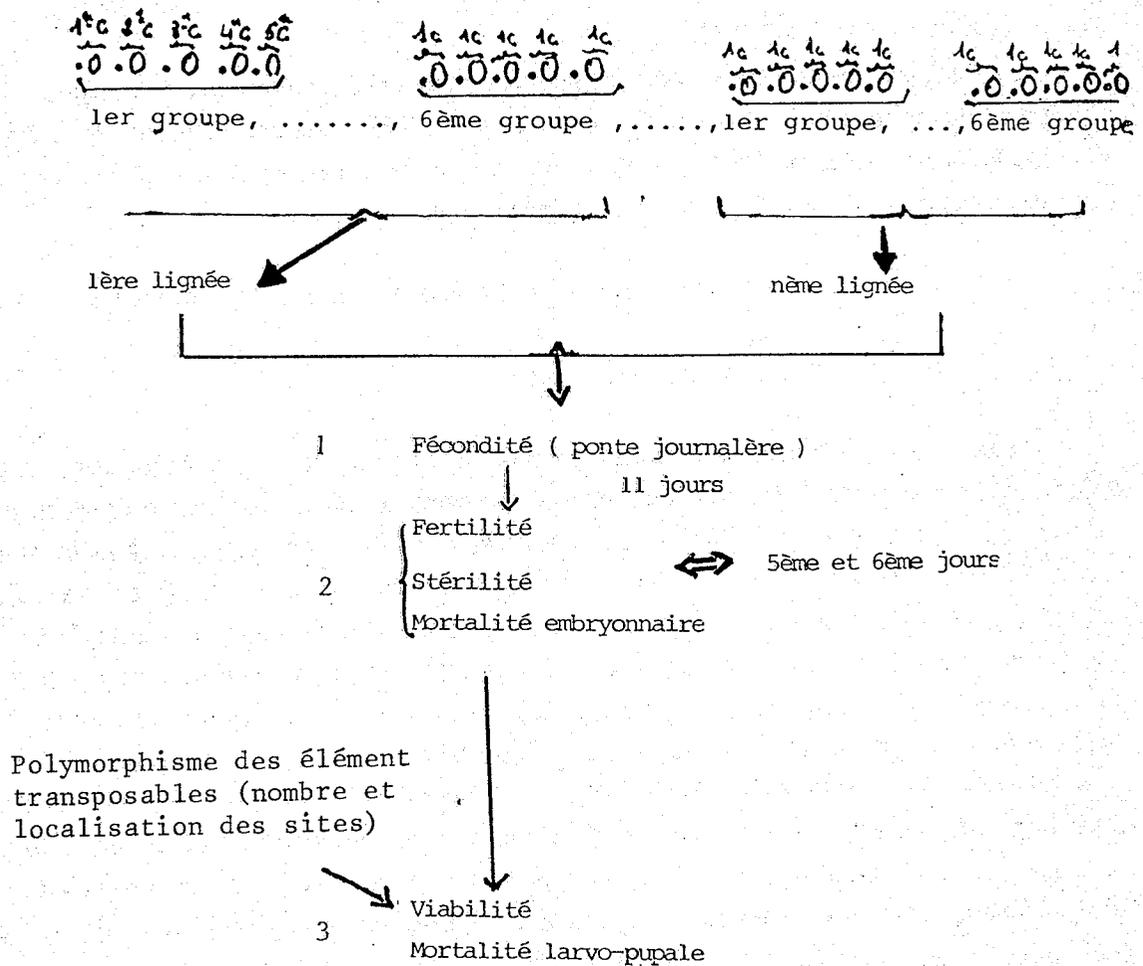


Schéma 3

REMARQUE : Le même protocole expérimental est utilisé pour les hybrides.

C = couple

Pour 2, 3 le nombre d'oeufs pondus est limité à 50

sont décrites par Ilyin *et al.* (1980) et Tchurikov *et al.* (1981) pour mdg-1, et par Finnegan *et al.* (1978) et Ilyin *et al.* (1978) pour copia.

I et P (voir synthèse bibliographique et schéma 1) sont des éléments qui interviennent dans des phénomènes de stérilité hybride regroupés sous le nom de dysgenèse hybride (Kidwell, 1983 ; Bréglino *et al.*, 1980). Cette dysgenèse hybride s'observe lors du croisement entre diverses souches de *Drosophila melanogaster*. Deux systèmes de dysgenèse sont très étudiés: le système P/M (Rubin *et al.*, 1981, 1982 ; Anxolabéhère *et al.*, 1982) et le système I/R (Bucheton et Bréglino, 1982).

Aux générations 15, 27, 35, 53 de consanguinité, deux à trois larves par lignée ont été étudiées pour le nombre et la localisation des sites de l'élément mdg-1 sur l'ensemble des chromosomes (Biéumont et Aouar, 1987). Pour vérifier si le nombre et la localisation des éléments sont constants entre les cellules du même individu, quatre à six noyaux ont été analysés par larve.

Le même protocole expérimental a été appliqué pour les éléments I, copia et P qui, eux n'ont été étudiés qu'à la 53ème génération de consanguinité.

3-3 Résultats

3-3-1 Analyse des lignées consanguines aux cours des générations

3-3-1-1 Composantes liées à la fitness

Nous rappelons les composantes de la fitness étudiées : la fécondité (nombre d'oeufs pondus), le pourcentage d'éclosion des oeufs (FA), la fertilité totale (FT), la viabilité larvo-pupale (VLP) et la viabilité totale (VT). Nous avons étudié la fécondité aux générations 27 et 35 de consanguinité et les autres composantes aux générations 27, 35 et 53.

3-3-1-1-1 Fécondité

Nous avons testé les variabilités interlignée et intergénération par rapport à la variabilité intralignée. L'analyse de variance à deux facteurs contrôlés (Dagnélie, 1970) montre que les lignées diffèrent significativement entre elles ($F= 44.3$, $P<.001$). La variabilité entre les lignées est plus forte à la génération 27 qu'à la génération 35 (**tableau 1**). La variabilité intergénération est très significative ($F=192.7$, $P<.001$). Ceci provient du fait qu'à la génération 35 les valeurs de fécondité ont augmenté (**figure 1a**).

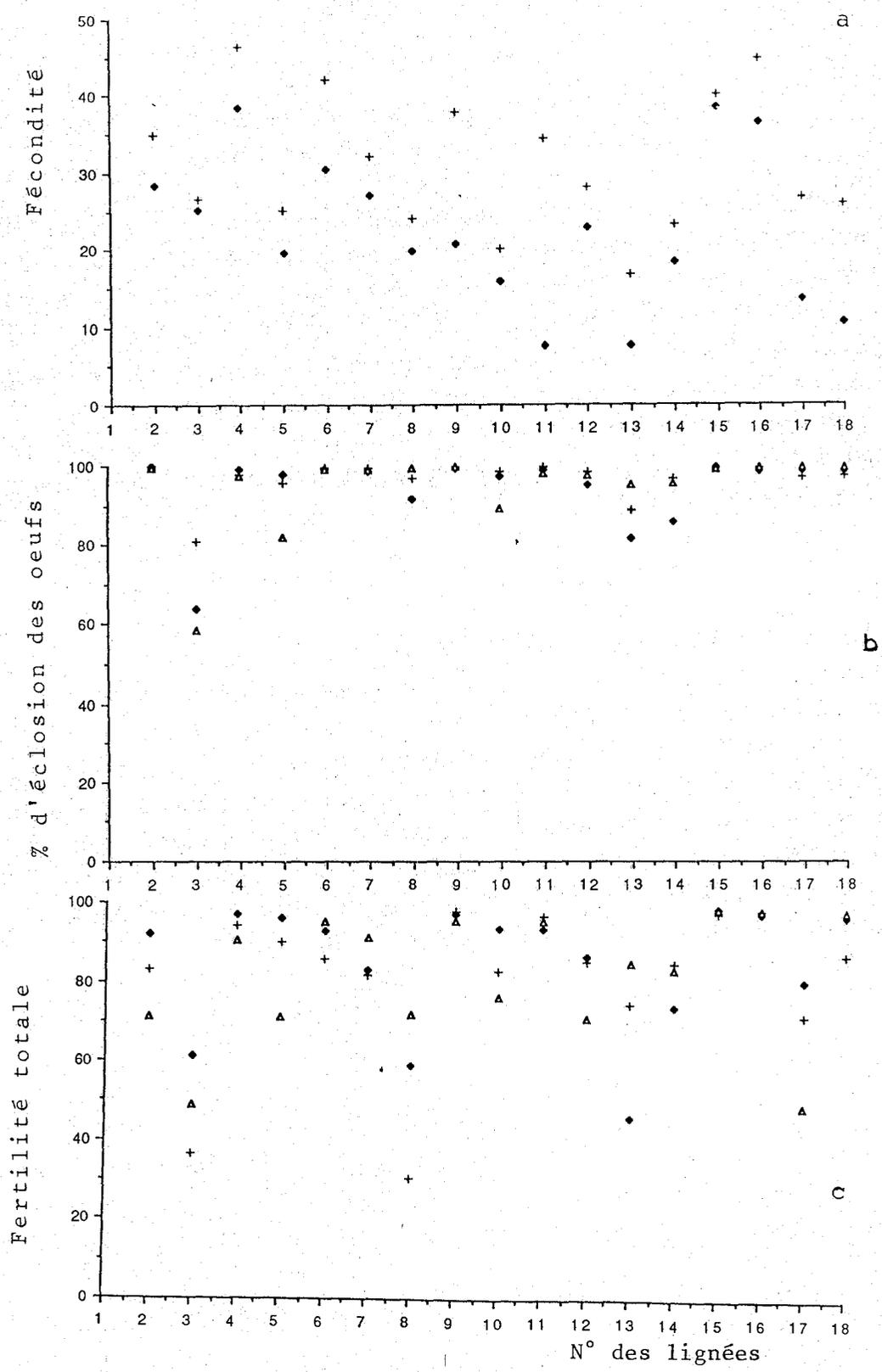


Figure 1: Evolution des caractères des lignées aux cours des génération consanguines.

- a : Fécondité (nombre d'oeufs pondus)
- b : Taux d'éclosion des oeufs (nombre d'oeufs éclos/nombre d'oeufs fertiles)
- c : Fertilité totale (nombre d'oeufs éclos/nombre d'oeufs pondus)
- ◆ : Génération 27
- + : Génération 35
- ▲ : Génération 53

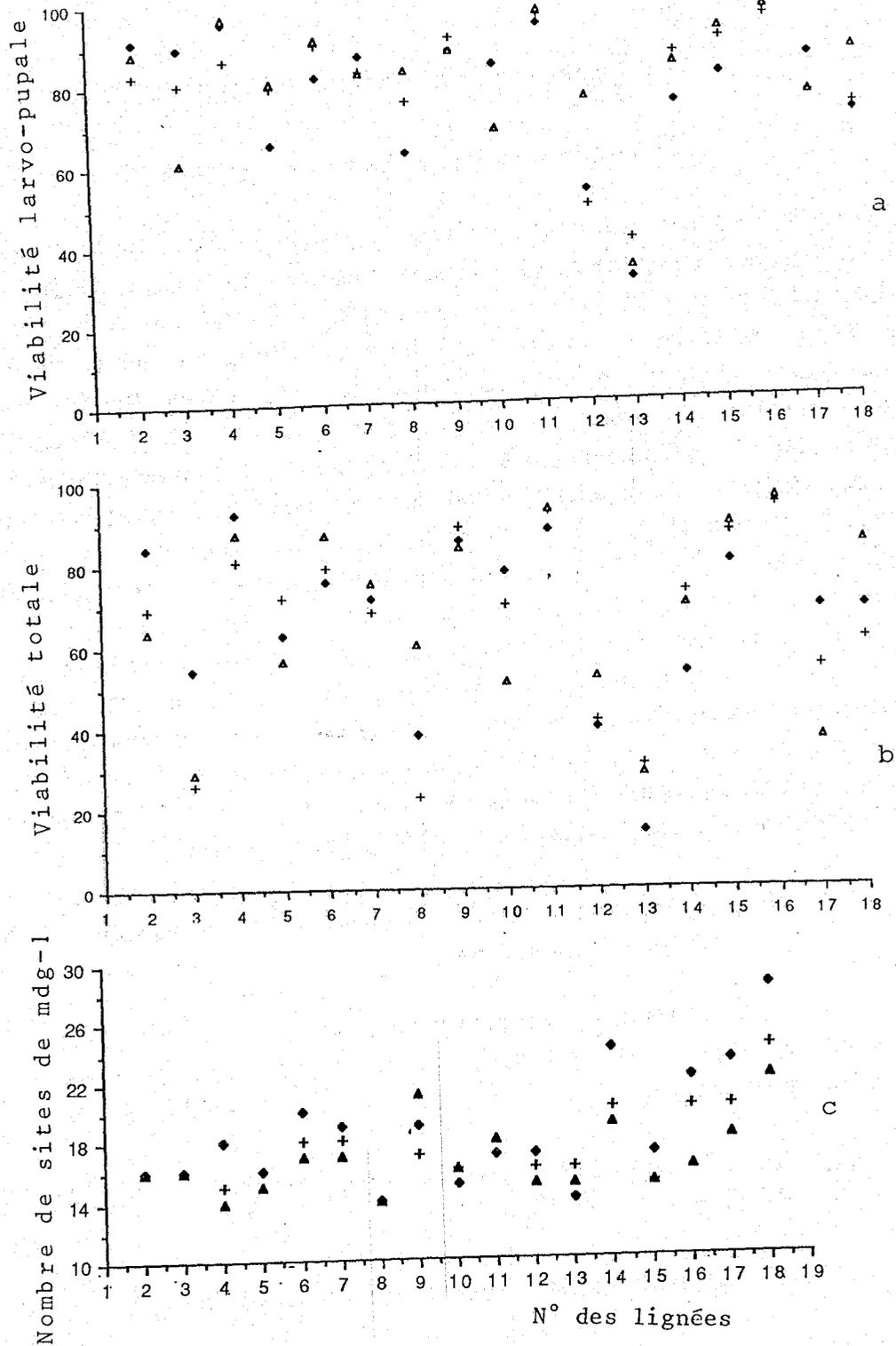


Figure 2: Evolution des caractères des lignées aux cours des générations consanguines

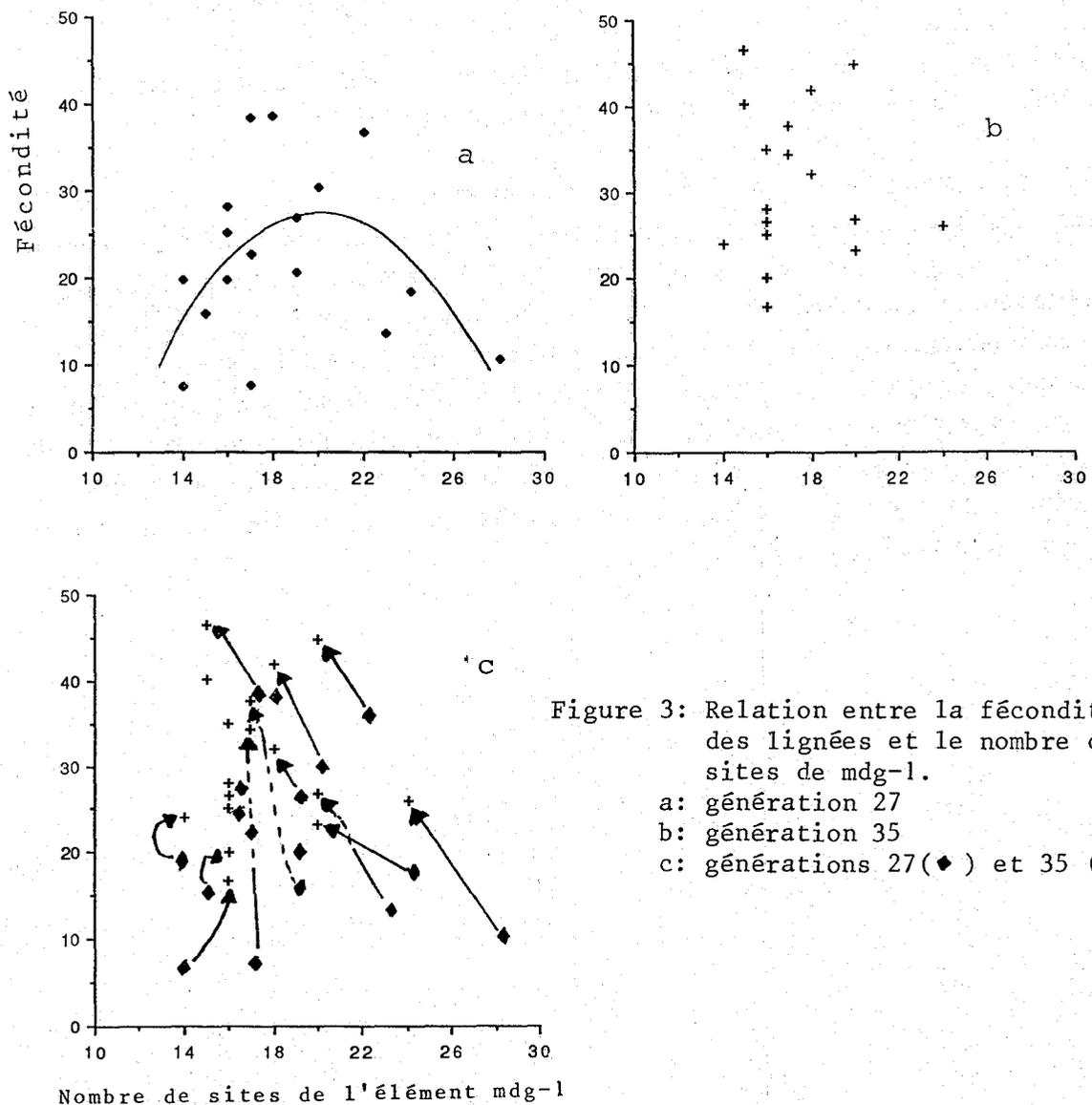
a : Viabilité larvo-pupale (nombre d'adultes/nombre d'oeufs éclos)
 b : Viabilité totale (nombre d'adultes/nombre d'oeufs pondus)
 c : Nombre de sites d'insertions de l'élément transposable mdg-1

◆ : Génération 27

+ : Génération 35

▲ : Génération 53

A la génération 35 (Figure 3b), le nombre d'insertions de mdg-1 de la majorité des lignées a convergé vers une zone de valeurs comprises entre 15 et 20 et les valeurs de la fécondité de ces lignées sont soit moyennes soit élevées. Par exemple la lignée 18 qui avait 28 insertions de mdg-1 à la génération 27 et une fécondité journalière moyenne de 11 oeufs, a perdu 4 éléments (elle a donc 24 insertions) et acquis une valeur de ponte de 26 oeufs à la génération 35. Pour le détail de toutes les lignées voir la figure 3c.



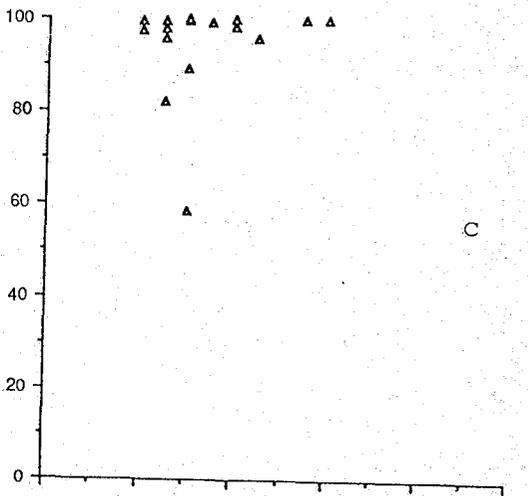
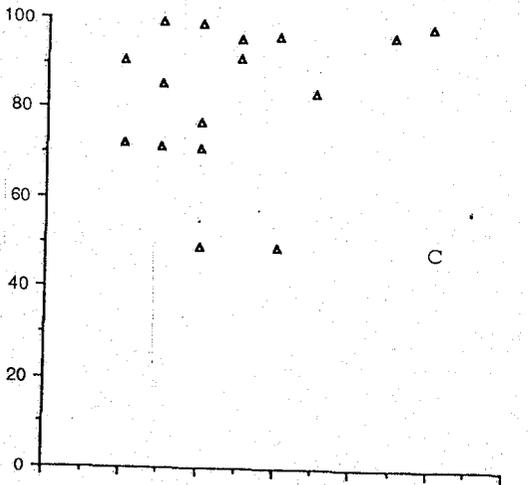
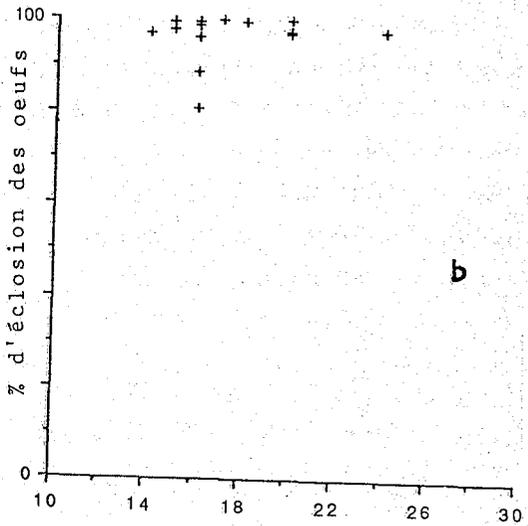
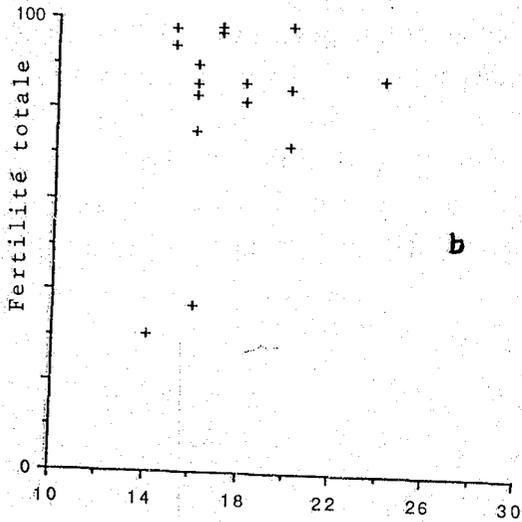
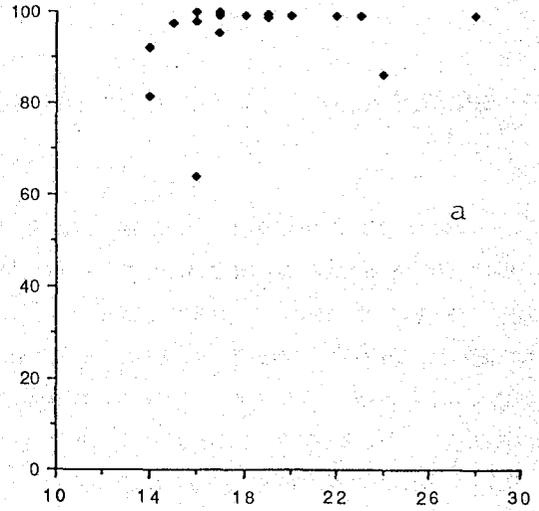
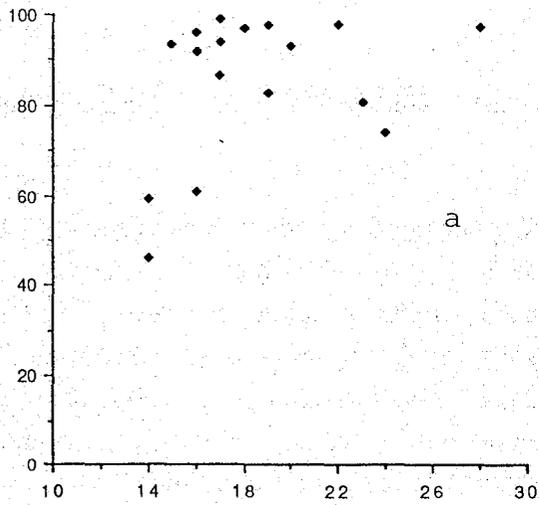


Figure 4: Relation entre la fertilité totale et le nombre de sites de mdg-1.
 a: génération 27
 b: génération 35
 c: génération 53

$$\text{Fertilité totale} = \frac{\text{nombre d'oeufs éclos}}{\text{nombre d'oeufs pondus}}$$

Figure 5: Relation entre le Taux d'éclosion des oeufs et le nombre de sites de mdg-1
 a: génération 27
 b: génération 35
 c: génération 53

$$\text{Taux d'éclosion} = \frac{\text{nombre d'oeufs éclos}}{\text{nombre d'oeufs fertiles}}$$

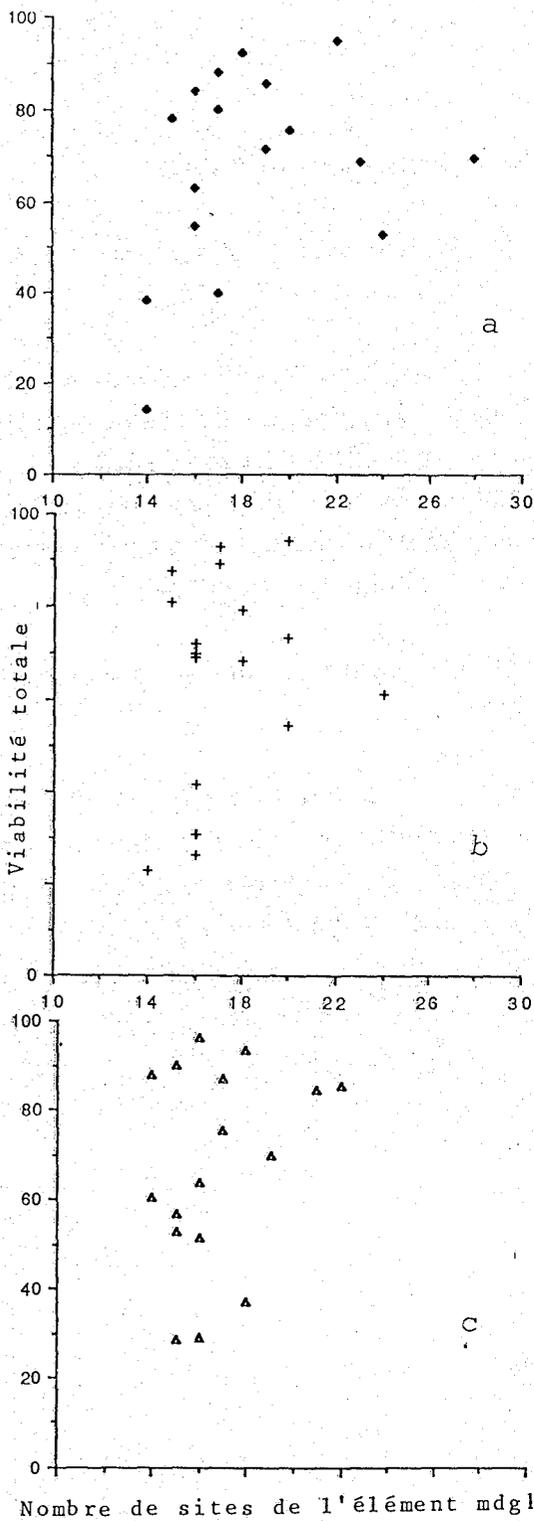


Figure 6: Relation entre la viabilité totale et le nombre de sites de mdg-1
 a: génération 27
 b: génération 35
 c: génération 53

$$\text{Viabilité totale} = \frac{\text{nombre d'adultes}}{\text{nombre d'oeufs pondus}}$$

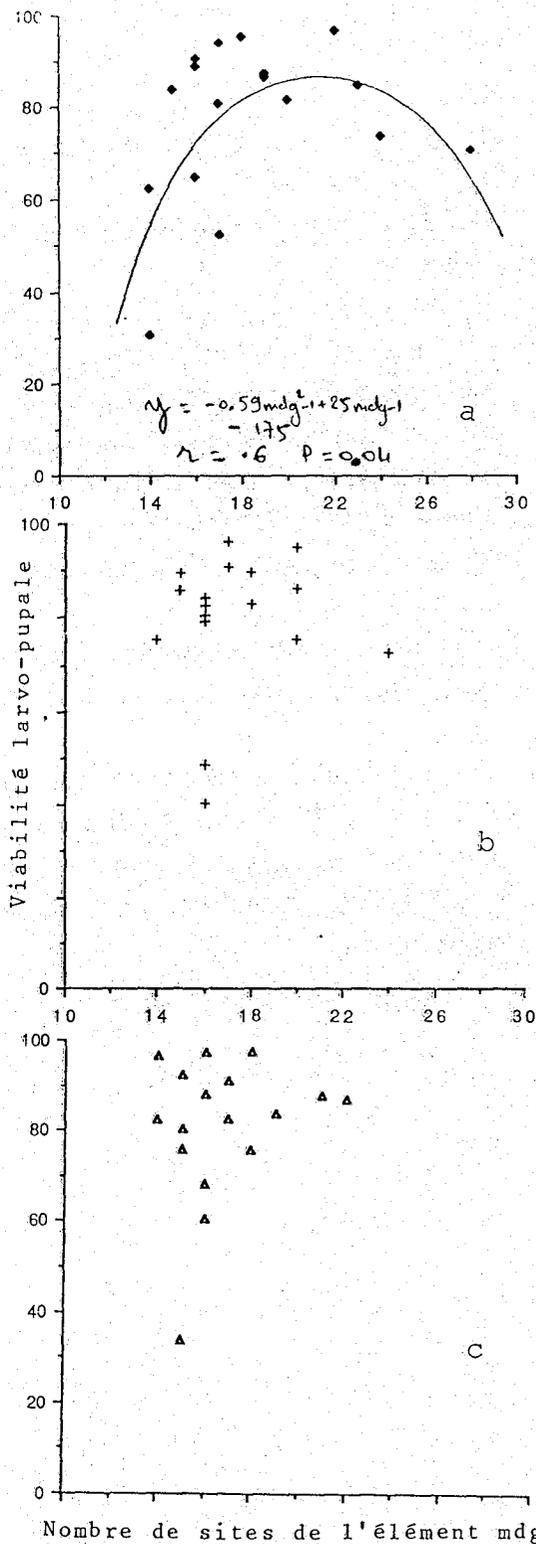


Figure 7: Relation entre la viabilité larvo-pupale et le nombre de sites de mdg-1

- a: génération 27
- b: génération 35
- c: génération 53

$$\text{Viabilité larvo-p} = \frac{\text{nombre d'adultes}}{\text{nombre d'oeufs éclos}}$$

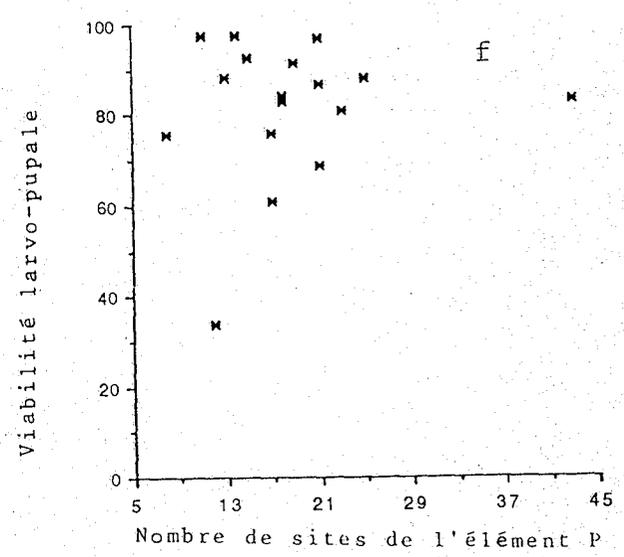
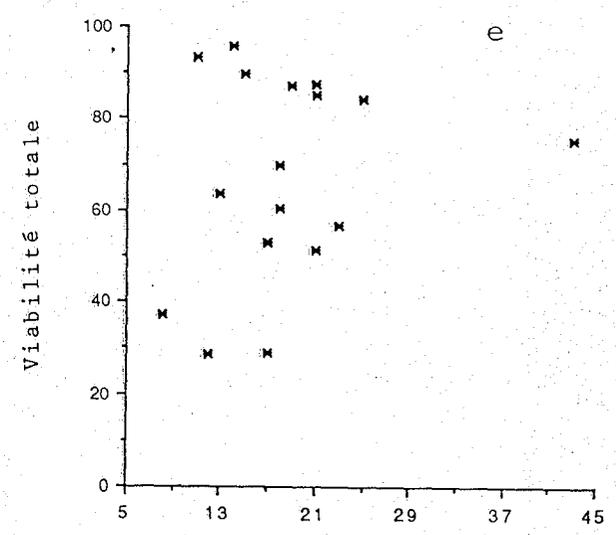
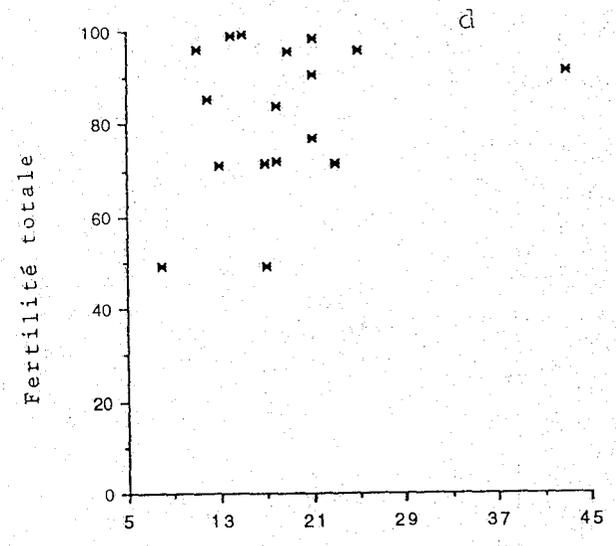
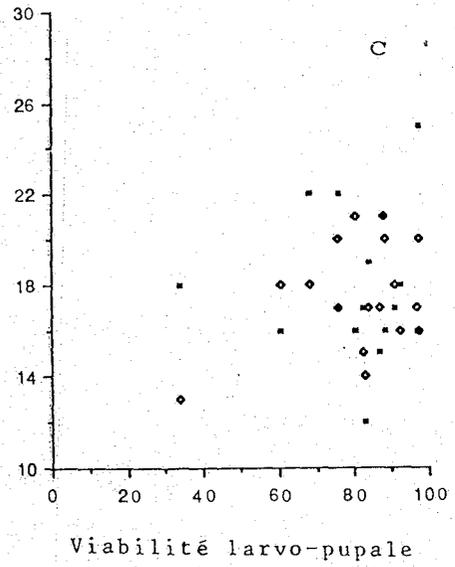
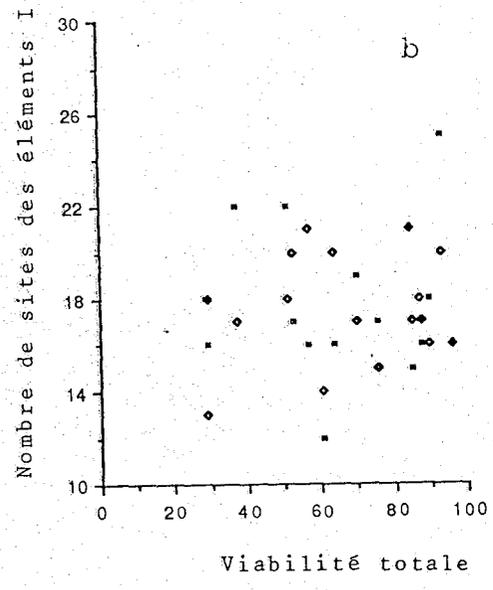
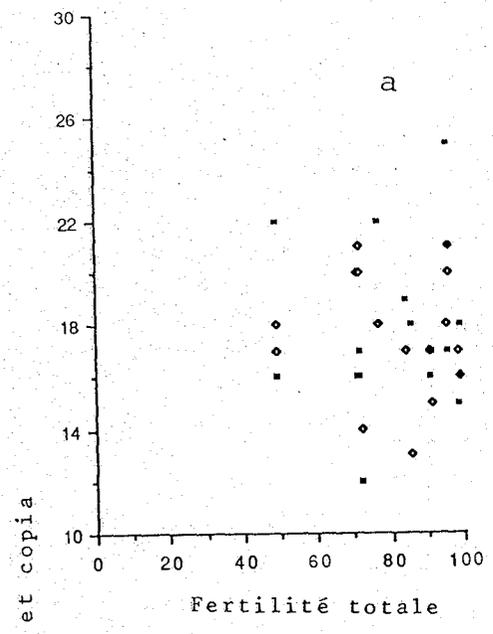


Figure 8: Relation entre les caractères de fitness des lignées et le nombre de sites des éléments I (◇), copia (■) et P (*) étudiée à la génération 53.

3-3-1-3-3 Conclusion

Nos résultats montrent que les valeurs extrêmes du nombre d'insertions de l'élément mdg-1 (inférieur à 15 et supérieur à 22) sont associées à des faibles valeurs des composantes de fitness des lignées pour les générations 27 et 35. Cette association disparaît à la génération 53, et ceci peut être dû à la diminution de la variabilité des valeurs de fitness et du nombre de sites de mdg-1.

3-3-2 Analyse d'hybrides

Nous avons réalisé des croisements entre les lignées consanguines. Sur les hybrides obtenus nous avons mesuré la fécondité (nombre d'oeufs pondus), le pourcentage d'éclosion des oeufs ($FA = \text{Nombre d'oeufs éclos} / \text{nombre d'oeufs pondus-stériles}$), et la viabilité larvo-pupale ($VLP = \text{nombre d'adultes} / \text{nombre d'oeufs éclos}$). Le nombre d'éléments transposables attendu dans les hybrides a été estimé à partir des distributions des sites d'insertion des lignées (Biémont et Gautier, 1987, 1988). Sur une dizaine d'hybrides d'origines différentes il a été vérifié expérimentalement (par hybridation *in situ*) que les patterns d'insertions correspondraient bien à l'addition des insertions des deux lignées parentales "homozygotes".

Nous avons étudié, à la génération 31 : 7 hybrides dont 4 avec leurs réciproques, à la génération 41 : 24 hybrides, aux générations 54-56 : 40 hybrides avec leurs réciproques ; parmi ces 40 hybrides, 15 (et leurs réciproques) étaient issus d'un croisement diallèle entre 6 lignées.

Parmi les 24 hybrides analysés à la génération 41, 16 l'ont été également aux générations 54-56.

Certains hybrides ont été choisis au hasard et d'autres en fonction de leur nombre attendu de copies de l'élément transposable mdg-1 (annexe 3).

3-3-2-1 Composantes de la fitness

Remarque : La variabilité a été étudiée aux générations 27, 35 et 53 pour les lignées et pour les hybrides respectivement aux générations 31, 41 et 54-56.

3-3-2-1-1 Fécondité

La fécondité a été étudiée aux générations 31 et 41.

L'analyse de la variance à un facteur contrôlé (Dagnélie, 1970) montre que les hybrides diffèrent significativement entre eux ($F_{G31} = 43.12$; $P < .001$; $F_{G41} = 23.6$, $P < .01$). Ainsi la variabilité interhybride est forte par rapport à la variabilité intrahybride

En comparant la variabilité interhybride à la variabilité interlignée (Dagnélie, 1970) on n'observe pas de différence significative ($F_{G27/G31} = 1.87$, $P > .05$;

différence significative entre les hybrides ($F = 1.9, P < .05$) et d'autre part un effet réciproque très prononcé pour chaque hybride ($F = 2.45, P < .05$).

La comparaison des variabilités intra et interhybride aux variabilités intra et interlignée montre -1)- que la variabilité interlignée analysée à la G₂₇ est nettement supérieure à la variabilité interhybride obtenue à la G₃₁ ($F = 9.69, P < .01$) ; aucune différence significative ($F_{G41/G35} = 1.79, P > .05$; $F_{G53/G54-56} = 1.53, P > .05$) n'est décelable aux autres générations -2)- que la variabilité intralignée de la G₂₇ est supérieure à la variabilité intrahybride de la G₃₁ ($F = 2.04, P < .05$), mais inférieure à cette variabilité aux autres générations ($F_{G41/G35} = 1.6, P < .05$; $F_{G54-56 / G53} = 1.8, P < .05$).

3-3-2-1-4 Conclusion

En général la variation interhybride est supérieure à la variation intrahybride. Cela est particulièrement net pour la fécondité.

La variabilité interlignée n'est généralement pas significativement différente de la variabilité interhybride pour la fécondité et la viabilité larvo-pupale. Cependant, pour le pourcentage d'éclosion des oeufs, la variabilité interlignée est beaucoup plus importante que la variabilité interhybride. On peut dire que les lignées diffèrent due les hybrides plus par la mortalité embryonnaire que par la mortalité larvo-pupale.

La variabilité intralignée obtenue à la génération 27 est plus importante que la variabilité intrahybride de la G₃₁. Cependant aux autres générations, on trouve généralement le cas contraire. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les lignées aux générations 35 et 53 sont devenues très homozygotes. En croisant ces lignées on crée une variabilité à l'intérieur de la F₁ hybride. Notons que par ce procédé on recrée une partie de la population d'origine.

3-3-2-2 Polymorphisme des éléments transposables.

3-3-2-2-1 Evolution du polymorphisme d'insertion de l'élément mdg-1 aux cours des générations

Le nombre d'éléments attendu (nombre de copies, nombre de sites d'insertion et le nombre de sites hétérozygotes) dans les hybrides suit la même tendance que celle des lignées. Par exemple la moyenne du nombre de copies à la génération 27 est de 38 avec un intervalle de variation de 29-52 et une variance de (), à la génération 35 ce nombre moyen de copies est de 35 avec un intervalle de 29-44 et une variance égale à 11. Ce nombre a peu changé à la génération 53, ou il est de 33 avec une variance de 9.28 et un intervalle de 28-43. La variabilité du nombre de copies a donc diminué au cours des générations.

3-3-2-3-1 Evolution aux cours des générations

a) Relation entre le nombre de copies de l'élément mdg-1 et la fécondité

Aucune corrélation linéaire n'a été mise en évidence entre la ponte des hybrides et le nombre de copies de l'élément mdg-1 ($r_{31} = -.26$, $p > .06$; $r_{G41} = .033$). Dans la **figure 10** nous avons regroupé tous les hybrides analysés aux différentes générations. Nous constatons que pour un nombre de copies faible ou élevé la fécondité est moyenne pour des individus hybrides. Cependant quand le nombre de copies est intermédiaire la fécondité est généralement soit moyenne soit forte. Par ailleurs nous avons réalisé sur l'ensemble des valeurs un ajustement polynomial (**figure 10**). Les valeurs observées s'ajustent bien avec les valeurs théoriques ($r =$, $P = .03$). Ainsi il semble qu'il existe une relation non linéaire entre la ponte des hybrides et le nombre de copies d'élément mdg-1. Notons aussi, que l'allure de la courbe d'ajustement est comparable à celle des lignées obtenue à la génération 27 (**figure 3**).

b) Relation entre le nombre de copies de l'élément mdg-1 et la viabilité larvo-pupale (VLP)

Nous avons trouvé des corrélations linéaires très significatives entre les valeurs de viabilité larvo-pupale et le nombre de copies d'éléments mdg-1, pour toutes les générations ($r_{G15} = .9$, $P = .04$; $r_{G31} = .91$, $P = .006$; $r_{G41} = .52$, $P = .01$; $r_{G54-56} = .36$, $P = .022$).

Notons cependant que la relation à la génération 53 bien que significative, semble moins linéaire que celles obtenues aux autres générations. Voir figures 11 a, b, c. Cela peut être dû à la faible variabilité inter-hybrides, qui n'est que le résultat de la tendance des lignées à perdre des copies aux cours des générations (par ségrégation et régulation).

c) Relation entre le nombre de copies de l'élément mdg-1 et le pourcentage d'éclosion des oeufs (FA)

Nous n'avons pas obtenu de relation significative entre le taux d'éclosion des oeufs et le nombre de copies de mdg-1 ($r_{G31} =$, $P =$; $r_{G41} = .19$, $P = .6$; $r_{G54-56} = .119$). Notons que pour la plupart les hybrides ont des taux d'éclosion des oeufs compris entre 90 et 100.

3-3-2-3-2 Analyse des hybrides aux générations 54-56

Rappelons qu'à la génération 53, quatre éléments transposables ont été localisés sur les chromosomes : mdg-1, I, copia et P. 40 hybrides avec leurs réciproques (80 hybrides), dont un diallèle complet 6*6, ont été analysés pour le taux d'éclosion des oeufs et la viabilité larvo-pupale. Cependant l'analyse n' a été réalisée que sur les 30 hybrides, avec leurs réciproques, dont les lignées parentales font partie du diallèle.

a- Analyse de l'ensemble des hybrides

a-1 Relation entre le nombre de copies des éléments mdg-1, I, copia et P et la viabilité larvo-pupale (VLP)

La relation est significative entre les nombres de copies des éléments mdg-1, I et copia et les valeurs de viabilité larvo-pupale (figures 11c et 12 a, b, c) (mdg-1 : $r = .332$, $P = .009$; I : $r = .247$, $P = .05$; copia : $r = .267$, $P = .037$; P : $r = .251$, $P = .05$). On additionnant les éléments I, copia et P avec mdg-1 obtient toujours une relation significative ($r = .367$, $P = .004$). Voir figure 13. Dans un premier temps nous avons pensé que cette relation étant seulement renforcée par la corrélation qui existe entre le nombre de copies de mdg-1 et VLP, or on en soustrayant le nombre de copies de mdg-1 du nombre total de copies, la relation reste significative ($r = .349$, $P = .006$).

Notons que le même genre de relation on le trouve avec les nombres de sites hétérozygotes des 4 éléments mais moins important qu'avec les nombres de copies. Cette relation résulte seulement du fait que le nombre de copies est très corrélé au nombre de sites hétérozygotes (annexe 3).

a-2 Relation entre le nombre de copies des quatres éléments et le taux d'éclosion des oeufs (FA)

Aucune corrélation significative entre les nombres de copies des éléments mdg-1, I et P. Par contre la relation est significative entre le taux d'éclosion des oeufs et le nombre de copies de copia. De même une régression multiple révéle l'existence d'une relation très significative entre le taux d'éclosion des oeufs et du nombre de copies des quatres éléments étudiés ($r = .48$, $P < .006$). L'équation obtenue par cette analyse ($FA = .27 \text{ mdg-1} + .34 \text{ I} - .45 \text{ copia} - .18P + 101$) nous laisse penser que cette relation est plus influencée par le nombre de copies des éléments mdg-1 et copia. Ainsi nous avons réalisé des régressions multiples avec les différentes combinaisons. Il s'est avéré que la meilleure corrélation est celle obtenue par la combinaison entre FA et la différence du nombre de copies d'éléments mdg-1 et copia.

Par ailleurs nous avons réalisé une corrélation simple entre FA et la différence entre les nombres de copies de copia et mdg-1. Le résultat obtenu montre (Figure 14) que FA est corrélé à la différence de ces nombres de copies ($r = .364$, $P = .0045$).

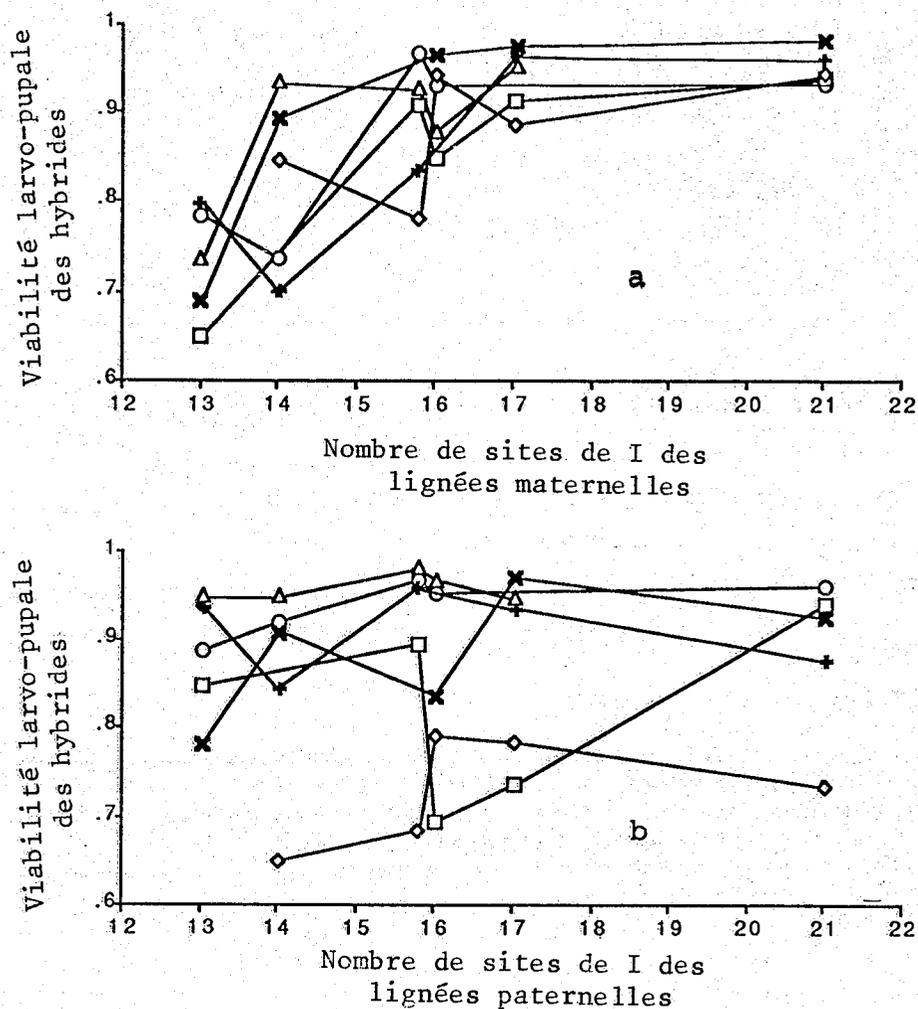


Figure 15: Relation entre la viabilité larvo-pupale des hybrides du croisement diallèle et le nombre de sites de l'élément I des lignées maternelles en a et paternelles en b.

Les résultats obtenus par analyse du croisement dialléle (tableau 4) confirment en partie la relation que nous avons déjà trouvée en analysant l'ensemble des hybrides (figures 11, 12, et 13). Autrement dit on retrouve une relation significative entre les valeurs de viabilité des hybrides et le nombre de copies des éléments transposables. L'inconvénient des résultats que nous avons obtenus avec l'ensemble des hybrides était que l'on ne pouvait pas tester l'importance des effets maternels et paternels. D'où l'importance d'étudier les hybrides en croisement diallélique afin de pouvoir tester les différents niveaux de variation.

3-3-2-4 Relation entre les composantes de la fitness des hybrides et celles des lignées parentales.

La figure 16 a et b montre que la fécondité des hybrides est très corrélée à celle des parents consanguins, que l'on considère la valeur moyenne des parents ($r_{G31} = .88$, $P = .01$; $r_{G41} = .675$, $P = .001$) ou la valeur du meilleur parent ($r_{G31} = .76$, $P = .04$; $r_{G41} = .54$, $P = .01$).

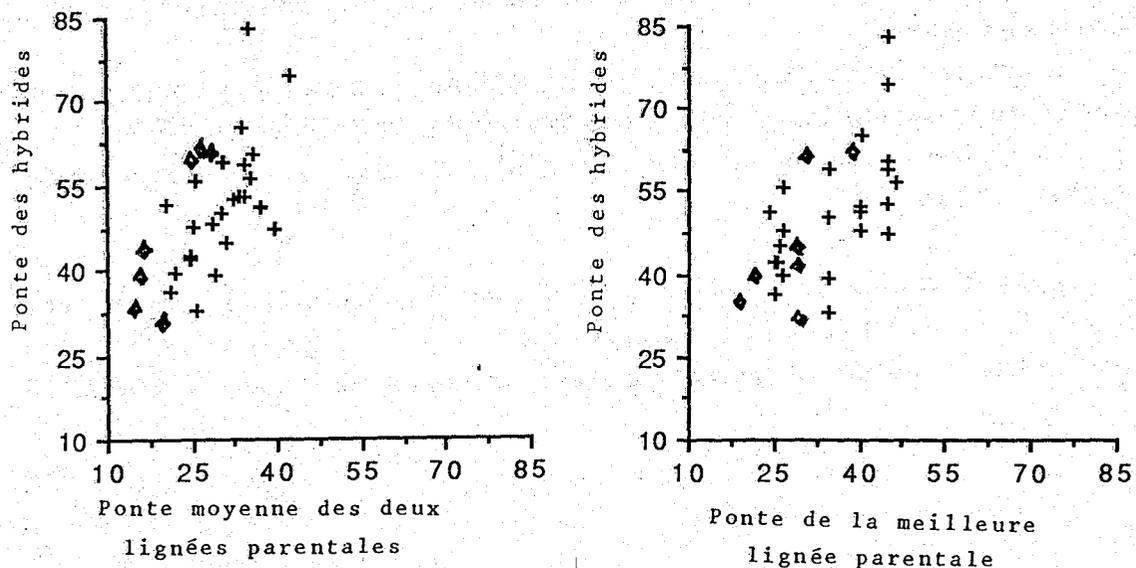


Figure 16: Relation entre la ponte (fécondité) des hybrides et celle des lignées parentales soit par rapport à la moyenne des deux lignées parentales (a) ou par rapport à la meilleure lignée parentale (b).

◆ : génération 31
 + : génération 41

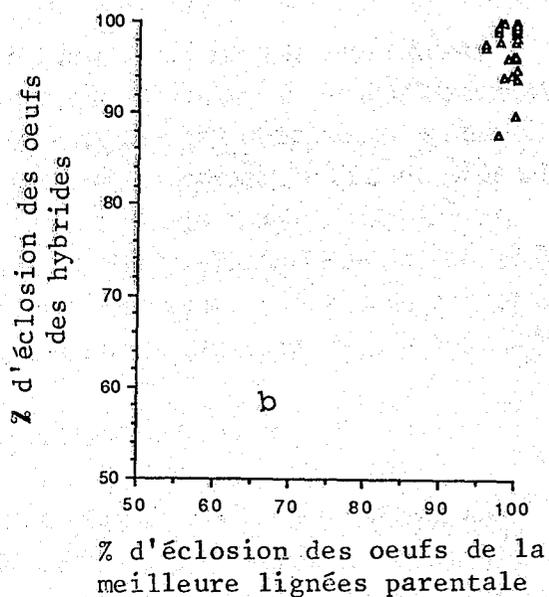
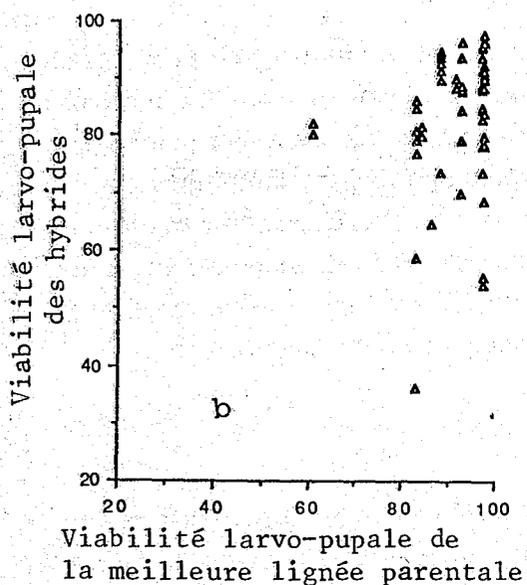
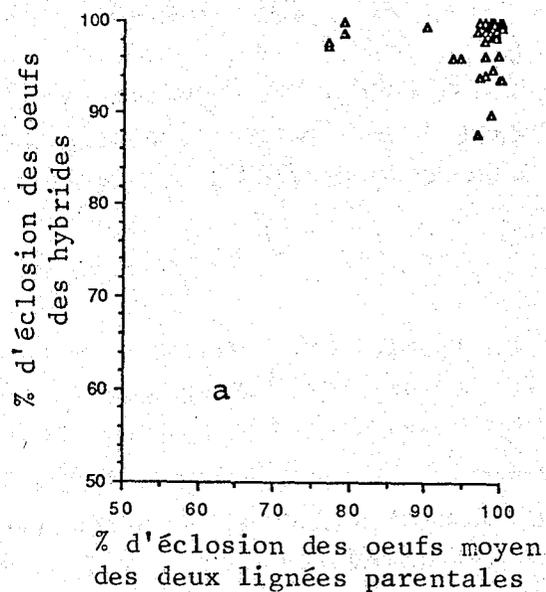
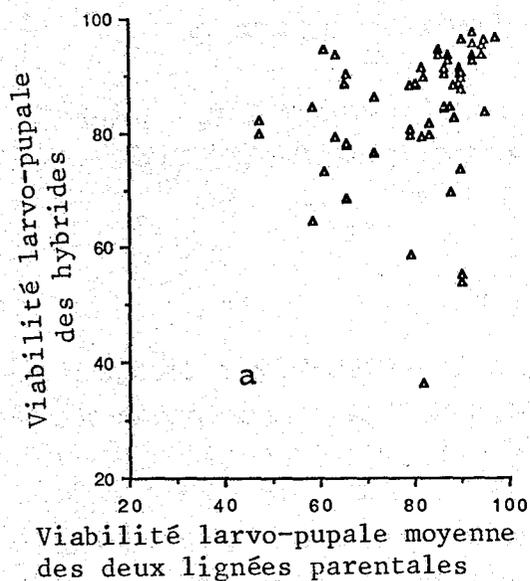


Figure 17: Relation entre la viabilité larvo-pupale des hybrides et celle des lignées parentales étudiée à la génération 53.

- a: par rapport à la moyenne des deux lignées parentales
 b: par rapport à la meilleure lignée parentale

Figure 18: Relation entre le taux d'éclosion des oeufs des hybrides et celui des lignées parentales étudiée à la génération 53.

- a: par rapport à la moyenne des deux lignées parentales
 b: par rapport à la meilleure lignée parentale

3-3-3-2 Evolution de l'hétérosis au cours des générations

16 hybrides ont été étudiés aux générations 41 et 54-56 pour le taux d'éclosion des oeufs, FA et la viabilité larvo-pupale, VLP. Généralement on n'observe pas de différence entre les résultats obtenus à la génération 41 et ceux des générations 54-56. Ainsi sur 4 tests t, nous avons 3 cas où le test est significatif. Deux cas montrent que les valeurs de viabilité larvo-pupale du meilleur parent sont supérieures à celles des hybrides ($t_{G41} = -2.95, P < .01$; $t_{G53} = -3, P < .01$) ; le 3ème cas montre que le taux d'éclosion des oeufs des hybrides est plus élevé que celui des parents moyens ($t_{G53} = 3, P < .01$). Notons que les hybrides à la génération 53 ont acquis des taux d'éclosion des oeufs élevés.

A partir de ces résultats on ne peut conclure à la présence de l'effet d'hétérosis. Par ailleurs les graphes 17 et 18 et qui résument la relation entre les hybrides et leurs lignées parentales prouvent bien que la différence entre les valeurs moyennes des hybrides et celles des lignées parentales est faible. De plus ces valeurs de FA et de VLP sont élevées, que l'on considère les hybrides ou les lignées parentales.

Conclusion

La fécondité est l'un des caractères où la dépression consanguine et la vigueur hybride se manifestent le mieux. Aussi pour la plupart des hybrides la fécondité est supérieure à celle de la meilleure lignée parentale. On parle alors d'un effet hétérotique prononcé. Par contre l'effet hétérotique est plus difficile à mettre en évidence pour le taux d'éclosion des oeufs et la viabilité larvo-pupale, car les valeurs moyennes de ces deux caractères sont généralement élevées que l'on considère les hybrides ou les lignées parentales.

4 - DISCUSSION

4-1 Généralités et étude de variabilité

4-1-1 Les lignées

A la génération 27, la majorité des lignées avait une fécondité (nombre d'oeufs pondus) faible ou moyenne. A cette génération les lignées les plus fécondes ne dépassaient pas une moyenne de 38 oeufs par jour, alors que leur souche d'origine avait une ponte journalière moyenne de 50 à 60 oeufs (divers auteurs tels David, 1967, Boulétreau, 1975, donnent pour des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* une moyenne de 50 à 100 oeufs pondus par femelle et par jour). A la génération 35 de consanguinité, la majorité des lignées avait acquis des valeurs de fécondité plus élevées qu'à la génération 27 (figure 1a). Ainsi une consanguinité continue ne diminue pas forcément la moyenne de ponte comme le pensait Roberston et Reeve (1952), mais plutôt elle peut modifier ce caractère selon un processus sans doute voisin de la sélection.

Selon Biémont (1979); chez *Drosophila melanogaster* 93% des oeufs issus de croisements non consanguins éclosent contre 88% en cas de croisements frère-soeur. Le taux moyen d'éclosion des oeufs (nombre d'oeufs éclos/nombre d'oeufs fécondés) que nous avons obtenu à la génération 27 chez les lignées consanguines est de l'ordre de 95% alors que la fertilité totale moyenne (nombre d'oeufs éclos/nombre d'oeufs pondus) est d'environ 88%. Ces valeurs changent très peu au cours des générations. Nous avons cependant observé quelques fluctuations dues essentiellement aux variations du taux de stérilité. Ainsi après 50 générations de croisements frère-soeur, la fertilité de nos lignées est élevée et du même ordre de grandeur que la valeur de la 10ème génération. La sélection à l'intérieur des lignées peut expliquer facilement ce genre de résultat.

De plus selon Biémont (1979), 71 à 87% des oeufs consanguins (obtenus après une génération de croisement frère-soeur) se développent jusqu' au stade adulte alors que les valeurs moyennes de viabilité obtenues sur une population maintenue en masse sont de 90% pour la viabilité totale (nombre d'adultes/nombre d'oeufs pondus) et 93% pour la viabilité larvo-pupale (nombre d'adultes/nombre d'oeufs éclos). Pour nos lignées et à la génération 27, la viabilité totale est généralement comprise entre 40% et 95% et la viabilité larvo-pupale entre 60% et 100%. A cette génération la variabilité entre les lignées est due principalement à la mortalité larvo-pupale. A la génération 35 la majorité des lignées a acquis des taux élevés de viabilité et ces taux ont peu changé à la génération 53.

D'une manière générale nos résultats ne confirment pas l'idée que la consanguinité agit toujours dans le sens inéluctable d'une réduction de la fitness pour toutes les lignées (Loy sing yaan, 1950 ; Roberston, 1954 ; Guillaumin et Petit , 1961 ; Petit, 1963). Par contre ils s'accordent avec le fait que les lignées peuvent présenter des fluctuations de la moyenne même après la 30ème génération de croisements frère-soeur (Böesiger, 1958; Petit, 1963), ainsi qu'avec l'observation d'une forte variabilité interlignée (Dobzhansky et

Les auteurs qui donnent une grande importance à l'effet réciproque sont classés en deux catégories : ceux qui expliquent l'origine de l'effet réciproque par des différences cytoplasmiques (Lints, 1960 ; Bervillé *et al.*, 1976), ceux pour lesquels l'origine de ces différences est due à l'effet maternel, c'est à dire que les caractères des hybrides sont associés à ceux des parents femelles (Abdallah, 1974b ; Chapco et Ebisuzaki, 1978 ; Cadieu, 1983).

4-1-3 Comparaison lignées/hybrides

Le coefficient de variation a été fréquemment utilisé pour comparer la variabilité interhybride et la variabilité interlignée tant chez les espèces animales que végétales (Gowen et Johnson, 1946 ; Roberston et Reeve, 1952 ; Shank et Adams, 1959). En général les hybrides varient peu face aux fluctuations environnementales, par rapport aux lignées consanguines. Autrement dit ces hybrides sont caractérisés par une forte homéostasie de développement (Lerner, 1954 ; Lewontin, 1958 ; Falconer, 1960). Par contre selon Nash et Kidwell (1972) la variabilité interhybride est similaire à la variabilité interlignée. On peut noter que ces auteurs n'ont fondé leurs résultats que sur trois lignées consanguines de souris et leurs hybrides. Ce nombre restreint de lignées et d'hybrides ne nous semble pas suffisant pour justifier leur conclusion.

Cependant nos résultats sur la fécondité et la viabilité larvo-pupale sont en accord avec le fait que la variabilité interhybride ne diffère pas de la variabilité interlignée. Par contre pour le taux d'éclosion des oeufs la variabilité interlignée est beaucoup plus importante que la variabilité interhybride.

Les auteurs qui mettent en évidence une variabilité interlignée largement supérieure à celle des hybrides suggèrent généralement que cette variabilité est inversement liée au degré d'hétérozygotie. Autrement dit plus la variabilité est faible, plus le degré d'hétérozygotie est fort. Cependant Mackay (1980) et Gisele et Zettler (1980) ne montrent aucune corrélation entre degré d'hétérozygotie et variabilité. Nos résultats sur la fécondité et la viabilité larvo-pupale sont en accord avec l'absence d'une relation nette entre degré d'hétérozygotie et variabilité.

La variabilité intralignée que nous avons obtenue à la génération 27 est plus importante que la variabilité intrahybride. Cependant aux générations ultérieures on trouve généralement le cas contraire. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les lignées aux générations 35 et 53 sont devenues homogènes et beaucoup plus stables face aux variations environnementales. En croisant ces lignées on crée une variabilité à l'intérieur de la F₁ hybride.

comme si les lignées avaient "besoin" de quelques copies d'éléments mobiles mais pas trop. Ainsi les lignées à faible fitness sont celles qui ont le plus faible nombre d'insertions. Par contre trop d'éléments conduirait à des taux de mutation trop élevés, ce qui aboutit à des lignées à faible fitness. La sélection doit alors agir pour réguler le nombre de copies vers des valeurs intermédiaires. On remarque cependant que nos lignées à faible fitness et faible nombre d'insertions ont conservé ces caractéristiques jusqu'à présent (90 générations de frère-soeur).

La relation entre les composantes de la fitness et le nombre d'éléments transposables semble s'estomper au cours des générations. Ceci peut être dû à la diminution de la variabilité du nombre de copies dans les lignées (tendance des lignées à perdre des copies au cours des générations par ségrégation et régulation) et l'évolution de ce nombre de copies vers des valeurs non préjudiciables aux lignées (Biémont et Aouar, 1987).

4-3 Relation entre la vigueur hybride et le polymorphisme d'insertion des éléments transposables

La vigueur hybride, ou hétérosis, exprime l'amélioration de la fitness des hybrides résultant de croisements entre lignées consanguines. Les causes de cette vigueur hybride sont largement discutées. On les explique généralement par les notions de dominance et de surdominance. De plus le problème de la prédiction de la vigueur des hybrides par la connaissance des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou enzymatiques des lignées consanguines parentales n'a pas encore trouvé de réponse satisfaisante. Les avis sur l'existence d'une corrélation entre les caractéristiques des lignées et celles des hybrides sont en effet très partagés (Richey, 1945 ; Gebrekidan et Rasmusson, 1970 ; Silva et Hallauer, 1975 ; Gama et Hallauer, 1977 ; Yamazaki et Hirose, 1984).

On associe souvent la vigueur hybride au degré d'hétérozygotie du génome, généralement estimé par le polymorphisme enzymatique. Or, quelques locus enzymatiques peuvent ne pas refléter l'hétérozygotie totale du génome. Ceci explique peut être les résultats controversés de la littérature.

Avec les transposons nous disposons d'une nouvelle approche de la structure du génome et de sa diversité. Certains auteurs ont même prétendu que cette variabilité liée aux éléments transposables devait être à la base des mécanismes de l'hétérosis. Des expériences chez *Drosophila melanogaster* montrent une relation entre éléments transposables et fitness (Gvozdev *et al.*, 1981 ; Belyaeva *et al.*, 1982 ; Biémont *et al.*, 1985 ; Pasykova *et al.*, 1986 ; Biémont et Terzian, 1987). Cependant nos résultats varient en fonction des caractères étudiés. La fécondité par exemple n'est pas corrélée linéairement au nombre d'éléments mdg-1 : à un nombre d'insertions de mdg-1 faible ou élevé, correspond une fécondité des hybrides faible ; quand ce nombre est intermédiaire la fécondité des hybrides est soit moyenne soit élevée.

Nous avons trouvé que la fécondité des hybrides est corrélée avec la fécondité de leurs lignées parentales consanguines. Ceci que l'on considère la ponte de la lignée

Nos résultats, concernant la relation entre les composantes de la fitness et le polymorphisme des éléments transposables peuvent ainsi fournir un bon modèle de prédiction de la vigueur hybride, et donc de l'existence ou non de l'hétérosis. Ce genre d'approche pourrait être appliqué dans d'autres domaines, tels la sélection des espèces animales et végétales .

5- CONCLUSION GENERALE

Nos principaux résultats peuvent se résumer ainsi :

La variance interlignée est très forte par rapport à la variance intralignée. La consanguinité conduit alors à une uniformité à l'intérieur des lignées et à une certaine divergence génétique entre les lignées (Reeve et Gowen, 1958; Goodwill et Enfield, 1971; Biémont et Aouar, 1987). La conséquence générale de la consanguinité est donc une redistribution de la variance génétique conformément aux prédictions théoriques (Falconer, 1960).

En général les valeurs moyennes des composantes de la fitness ont augmenté à la génération 35 puis très peu changé par la suite.

Ainsi nos résultats ne confirment pas l'idée que la consanguinité agit toujours dans le sens inéluctable d'une réduction de la fitness pour toutes les lignées (Loy sing yuan, 1950 ; Reeve et Robertson, 1954 ; Guillaumin et Petit, 1961 ; Petit, 1963). Par contre ils s'accordent avec le fait que les lignées peuvent présenter des fluctuations de la moyenne même après la 30^{ème} génération de croisements frère-soeur (Petit, 1963).

Chez les hybrides, la variation inter est supérieure à la variation intra. De plus, la majorité de nos résultats est en accord avec ceux qui montrent que la variabilité interhybride ne diffère pas de la variabilité interlignée (Nash et Kidwell, 1972).

Nous confirmons l'existence d'un effet d'hétérosis sur la fécondité (nombre d'oeufs pondus) (Gowen et Johnson 1946; Robertson et Reeve, 1955 ; Dominguez et Arborno, 1987), et l'existence d'une forte viabilité des hybrides (Dominguez et Arborno, 1987), associées à un important effet réciproque (Lints, 1964 ; Abdalla, 1974a, 1974b ; Bervillé *et al.*, 1976). On pense ainsi que la description de l'hétérosis ou de la vigueur hybride doit être basée sur l'étude des croisements réciproques.

La relation entre le polymorphisme d'insertion des éléments transposables et les caractères liés à la fitness, est en accord avec les idées de Gvozdev *et al.* (1981), Belyaeva *et al.* (1982), Pasykova *et al.* (1986). Cependant, la relation à laquelle nous avons abouti semble être plus complexe que celles proposées que ce soit par les travaux expérimentaux (Gvozdev *et al.*, 1981 ; Belyaeva *et al.*, 1982 ; Pasykova *et al.*, 1986) ou les modèles théoriques (Charlesworth et Charlesworth, 1983). En effet les valeurs extrêmes du nombre d'insertions d'éléments transposables sont associées à des faibles valeurs des composantes de la fitness des lignées pour les générations 27 et 35. Cependant, pour un nombre intermédiaire de copies la fitness est élevée. Cette association disparaît à la 53^{ème} génération de consanguinité. Ceci peut être dû à la diminution de variabilité des valeurs de fitness et du nombre de copies dans les lignées (tendance des lignées à perdre des copies au cours des générations par ségrégation et régulation), et à l'évolution de ce nombre de copies vers des valeurs moyennes (Biémont et Aouar, 1987).

L'analyse des hybrides (obtenus par croisement entre les lignées) nous a permis de recréer une certaine variabilité en ayant des valeurs extrêmes pour le nombre de copies d'éléments transposables et pour les composantes de la fitness. On retrouve ainsi chez les

1) L'établissement d'un nombre important de nouvelles lignées consanguines (issues de nouvelles populations naturelles). L'analyse de ces lignées et de leurs hybrides pour le polymorphisme d'insertion d'éléments transposables et des caractères liés à la fitness devrait se faire dès les premières générations de consanguinité. Autrement dit là où la variabilité entre les lignées est forte (le nombre et la localisation des sites d'insertions des éléments transposables diffèrent entre les lignées).

2) L'étude des valeurs de la F2 obtenue par le croisement de la F1 hybride. Nous pourrions ainsi rechercher si la perte de la fitness habituellement observée de la F1 à la F2 peut être associée aux variations du nombre de copies de certains éléments mobiles. Comment le nombre d'éléments est-il régulé en F2 et dans les générations ultérieures? La considération d'hybrides F1 dont le nombre de copies est soit très faible, soit très élevé devrait nous permettre de répondre à de telles questions.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDALLA M.M.F., 1974a. Reciprocal-cross differences and maize breeding.
1- Possible causes and implications of such differences. *Z. Pflanzenzüchtg*, 71, 290-298.
- ABDALLA M.M.F., 1974b. Reciprocal-cross differences and maize breeding.
2- Magnitude of yield differences. *Z. Pflanzenzüchtg*, 72, 166-172.
- ANANIEV E.V., GVOZDEV V.A., ILYIN Y.V., TCHURIKOV N.A. et GEORGIEV G.P., 1978. Reiterated genes with varying location in intercalary heterochromatin regions of *Drosophila melanogaster* polytene chromosomes. *Chromosoma*, 65, 359-371.
- ANANIEV E.V., BARSKY V.E., ILYIN Y.V. et RYZIC M.V., 1984. The arrangement of transposable elements in the polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *Chromosoma*, 90, 366-377.
- AYALA J.F. et KIGER J.A.Jr., 1984. *Modern genetics*. pp 930, California.
- BARNES B.W., 1968. Maternal control of heterosis for yield in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 23, 563-572.
- BARRATT D.H.P. et FLAVELL R.B., 1977. Mitochondrial complementation and grain yield in hybrid wheat. *Ann. Bot.*, 41, 1333-1343.
- BEAUMONT A.R., BEVERIDGE C.M. et BUDD M.D., 1983. Selection and heterozygosity within single families of the mussel. *Mytilus edulis*. (L.). *Marine Biol. Lett.*, 4, 151-161.
- BELL A.E., MOORE C.H. et WARREN D.C., 1955. The evaluation of new methods for the improvement of quantitative characteristics. *Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 20, 197-211.
- BELYAEVA E.S., PASYUKOVA E.G., GVOZDEV V.A., ILYIN Y.V. et KAIDANOV L.Z., 1982. Transpositions of mobile dispersed genes in *Drosophila melanogaster* and fitness stocks. *Mol. Gen. Genet.*, 185, 324-328.
- BELYAEVA E.Sp., ANANIEV E.V. et GVOZDEV V.A., 1984. Distribution of mobile dispersed genes (mdg-1 and mdg-3) in the chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *Chromosoma*, 90, 16-19.
- BENDER W., AKAM M.A., BEACHY P.A., KARCH F., PEIFER M., LEWIS E.B. et HOGNESS D.S., 1983. Molecular genetics of the bithorax complex in *Drosophila melanogaster*. *Science*, 221, 23-28.
- BERG R.L., 1981. Mutation rates in mutants and non-mutant *Drosophila* and their bearing on mutability changes in local populations. 50th annual meeting of Society America and Canada, 97, 10 (suppl.).
- BERVILLE A., LABIB A. et THIELLEMENT H., 1976. Hétérosis mitochondriale.
1- Résultats préliminaires chez un hybrides simple de maïs. *Ann. Amélior. Plantes*, 26, 607-622.
- BERVILLE A., 1977. L'hétérosis : approches physiologiques et perspectives. *Agronomie tropicale* 32-141-147.
- BICHARD M., 1977. Economic efficiency of pig breeding schemes : a breeding company view. *Livest. Prod. Sci.*, 4, 245-254.
- BIEL S.W. et HARTL D., 1983. Evolution of transpositions : Natural selection for Tn5 in *Escherichia Coli* K12. *Genetics*, 103, 581-592.

- BROOKFIELD J.F.Y., 1986. The population biology of transposable elements. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 312, 217-226.
- BRUCE A.B., 1910. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science, 32, 627-628.
- BUZZATTI-TRAVERSO A.A., 1947. Genetica di popolazioni in *Drosophila*. V. Selezione naturale in popolazioni in *Drosophila melanogaster*. Memor. Ist. Idrobiol., 4, 41-62.
- BUCHETON A. et BREGLIANO J.C., 1982. The I-R system of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. Heredity of the reaction condition. Biol. Cell, 46, 123-132.
- CADIEU N., 1983. Effet maternel et effet de la vigueur hybride sur la viabilité de drosophiles (*Drosophila melanogaster*) aux différents stades de développement pré-imaginal. Journal Canadien de Zoologie, 1152-1155.
- CAMUSSI A., OTTAVIANO E., CALINSKI T. et KACZMAR K.Z., 1985. Genetic distances based on quantitative traits. Genetics, 11, 945-962.
- CARSON H.L., 1958. Increase in fitness in experimental populations resulting from heterosis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 44, 1136-1141.
- CHAO L., VARGAS C., SPEAR B.B. et COX E.C., 1983. Transposable elements as mutator genes in evolution. Nature, 303, 633-635.
- CHAPCO W. et EBISUZAKI M.M., 1978. Fertility components and maternal effects. Research notes, 53, 158-159.
- CHARLESWORTH B. et CHARLESWORTH D., 1983. The population dynamics of transposable elements. Genet. Res., 42, 1-27.
- CHARLESWORTH B. et LANGLEY CH., 1986. The evolution of Self-Regulated transposition of transposable elements. Genetics, 112, 359-383.
- CHIGUSA S. et MUKAI T., 1964. Linkage disequilibrium and heterosis in experimental populations of *Drosophila melanogaster* with particular reference to the sepia gene. Genet., 39, 289-305.
- CLARK J.M. et SMITH J.M., 1955. The genetics of *Drosophila subobscura* : II. Hybrid vigor and longevity. Genetics, LIII, 173-185.
- COMSTOCK R.E., ROBINSON H.F. et HARVEY P.H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. Agron.J., 41, 360-367.
- COMSTOCK R.E. et ROBINSON H.F., 1952. Estimation of average dominance of genes. In Gowen, J.W. (Ed). Heterosis Iowa State College Press, Ames. Iowa., 494-516.
- CONNELLY P.M., STONE W.H., TYLER W.J., CASIDA L.E. et MORTON N.E., 1963. Genetic load, expressed as fetal death in cattle. J. Dairy Sci., 46, 232-236.
- CRESS C.F., 1966. Heterosis of hybrid related to gene frequencies between the populations. Genetics, 53, 269-274.
- CROW J.F., 1948. Alternative hypotheses of hybrid vigor. Genetics 33, 477-487.
- CROW J.F., 1952. Dominance and overdominance. In : Heterosis Ed. by J.M. Gowen, Iowa State College. Press, Ames. 552p
- DAGNELIE P., 1970. Théories et méthodes statistiques. Vol.2. Les presses Agronomiques de Gembloux, A.S.B.L.

- EL LAKANY M.A. et RUSSELL., 1971. Relation of maize characters with yield in test crosses of inbreds at different plant densities. *Crop. Sci.*, 11, 699-70.
- ENGELS W.R., 1983. The P family of transposable elements in *Drosophila*. *A. Rev. Genet.*, 17, 315-344.
- ENGELS W.R., 1986. On the evolution and population genetics of hybrid dysgenesis causing transposable elements in *Drosophila*. *Phil. Trans. Coc. Lond. B.*, 312, 205-215.
- ERWIN D.H. et VALENTINE J.N., 1984. "Hoppeful monter", transposons and metazoan radiation. *Proc. Narl. Acad. Sci. USA*, 81, 5482-5483.
- FALCONER D.S., 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver et Boyd, Edinburgh London.
- FEDOROFF N., 1983. Controlling elements in maize. In: Shapiro, J (ed), *Mobile genetic elements*. Academic press. New York, pp. 1-63.
- FINNEGAN D.J., RUBIN G.M., YOUNG M.W. et HOGNESS D.S., 1978. Repeated gene families in *Drosophila melanogaster*. *Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 42, 1053-1063.
- FLEMING A.A., COZELNICHY G.M. et BROWNE E.B., 1960. Cytoplasmic effects on agronomic characters in a double-cross maize hybrid. *Agron. J.*, 52, 112-115.
- FRANKEL R., 1983. Heterosis. Reappraisal of theory and practice. Springer. Verlag. Berlin, 272p.
- FREELING M., 1984. Plant transposable elements and insertion sequences. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, 35, 277-298.
- GALLAIS A., 1984b. Chronique des livres. *Génét. Sel. Evol.*, 16, 523-526.
- GAMA E.G. et HALLAUER A.R., 1977. Relation between inbred and hybrid traits in maize. *Crop. Sci.*, 17, 703-706.
- GEBREKIDAN B. et RASMUSSEN D.C., 1970. Evaluating parental cultivars for use in hybrids and heterosis in barley. *Crop. Sci.*, 10, 500-502.
- GEORGIEV G.P., ILYIN Y.V., CHMELIOASTAITE V.G., RYSKOV A.P., KRAMEROV D.A., SKRYABIN K.G., KRAYER A.S., LUKANIDIN D.M. et GRIGORYAN M.S., 1981. Mobil dispersed genetic elements and other middle repetitive DNA sequences in the genomes of *Drosophila* and mouse transcription and biological significance. *Cold. Spring. Harbor Symp. Quant. Biol.*, 45, 641-654.
- GERASIMOVA T.I., MIZROKHI L.J. et GEORGIEV G.P., 1984. Transposition bursts in genetically instable *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 309, 714-715.
- GINZBURG L.R., BINGHAM P.M. et YOO S., 1984. On the theory of speciation induced by transposable elements. *Genetics*, 107, 331-341.
- GIESEL J.T. et ZETTLER E.E., 1980. Genetic correlations of life historical parameters and certain Fitness indices in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, 47, 299-302.
- GOODWILL R. et ENFIELD F.D., 1971. Heterozygosity in inbred lines of *Tribolium castaneum* (T.C). *Theor. Appl. Genetics*, 41, 5-12.
- GOWEN J.W. et JOHNSON I.E., 1946. Metabolic capacity of different races of *Drosophila melanogaster* for egg production. *Amer. Naturalist*, 80, 149-179.
- GOWEN J.W., 1964. Heterosis. A record of researches directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids. London, 535p.

- KOVACS I., 1970. Some methodological problems of the production in inbred lines. In I. KOVACS (ed). Some methodological achievement of the Hungarian hybrid maize breeding. Akad. Kiado. Budapest.
- KUFF E.L., FEENSTRA A., LUEDERS K., SMITH L., HARVLEY R., HOZUMI N. et SHUHMANN M., 1983. Intracisternal A- particle genes as movable elements in the mouse genome. P.N.A.S., 80, 1992-1926.
- LANGLEY C.H., BROOKFIELD J.F.Y. et KAPLAN N., 1983. Transposable elements in mendelian populations. I. A theory. Genetics, 104, 457-471.
- LEAMY L., 1982. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. 1. Patterns in the mean values. Journal of hered., 73, 171-176.
- LEGAY J.M., 1971. Effets de la consanguinité sur deux caractères quantitatifs chez le ver à soie. Ann. Génét. sél. anim., 3, 487-495.
- LERNER I.M., 1954. Genetics homeostasis. Oliver et Boyd, Edinburg.
- LERNER I.M., 1958. The genetic basis of selection. John Wiley and S. New York.
- LEVIS R., O'HARE K. et RUBIN G.M., 1984. Effets of transposable elements insertions on RNA encoded by the white gene of *Drosophila*. Cell, 38, 471-481.
- LEWONTIN R.C., 1958. Studies on heterozygosity and homeostasis. II. Loss of heterosis in a constant environment. Evolution, 12, 494-503.
- LINTS F.A., 1960. Nucleocytoplasmic interactions in *Drosophila melanogaster*. Genetica, 31, 188-239.
- LINTS F.A., 1961. Diversity by inbreeding. Genetica, 32, 177-199.
- LINTS F.A., 1962. Théories de l'hétérosis et relations caryo-cytoplasmiques. Acta Biotheoretica, 16, 1-26.
- LINTS F.A., 1963. Size in relation to development time and egg-density in *Drosophila melanogaster*. Arch. Biol., 75, 137-167.
- LINTS F.A. et LINTS C.V., 1964. Euhétérosis et luxuriance chez *Drosophila melanogaster*. Arch. Biol., 75, 137-167.
- LINTS F.A., 1981. Genetique, pp 580 Bruxelles.
- LOY SING YUAN., 1950. Early testing as a means of evaluating F1 heterosis between inbred lines of *Drosophila melanogaster*. Notes and News research. Dis., 24, 85.
- MACKAY T.F.C., 1980. Genetic variance, fitness and homeostasis in varying environments : an experimental check of the theory. Evolution, 34, 1219-1222.
- MACKAY T.F.C., 1985. Transposable element-induced response to artificial selection in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 111, 258-274.
- MACKAY T.F.C., 1986. Transposable element-induced fitness mutations in *Drosophila melanogaster*. Genet. Res., 48, 77-87.
- McCLINTOCK B., 1951. Chromosomes organisation and genic expression. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 16, 13-47.
- MANGELSDORF P.C., 1951. Hybridization in the evolution of maize I. Gowen, 1964 : p 175-198.

- PETIT C., 1953. Les variations du coefficient d'isolement sexuel entre des souches isogéniques de *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci., 237, 203-204.
- PETIT C., 1963. L'influence du mode de croisement sur la structure génétique des populations. La stabilité des populations expérimentales de faible effectif. Ann. Genet., 6, 29-35.
- RASMUSSEN L., 1934. Contribution to the theory of quantitative character inheritance. Hereditas, 18, 245-261.
- RECHAVI G., GIVOL D. et CANAANI E., 1982. Activation of cellular oncogene by DNA rearrangement : possible involvement of an IS-like element. Nature, 300, 607-611.
- REEVE E.C.R. et ROBERTSON F.W., 1954. Studies in quantitative inheritance : sternite chaeta number in "*Drosophila*" ; a metamerique quantitative character. Z. indukt. Abstr. U. Ver., 86, 269-288.
- REEVE E.C.R. et GOWEN J.C., 1958. Inbreeding with selection and linkage. II sib-mating. Ann. Human. Genet., 23, 36-49.
- RICHEY F.D., 1945. Isolating better foundation inbreds for use in corn hybrids. Genetics, 30, 455-471.
- RICHMOND R.C. et POWELL I.R., 1970. Evidence of heterosis associated with an enzymes locus in a natural population of *Drosophila*. Proc. of National Academy of Sci., 67, 1264-1267.
- ROBERTSON F.W. et REEVE E.C.R., 1952. Heterozygosity, environmental variation and heterosis. Nature. 170, 286.
- ROBERTSON F.W., 1954. Studies in quantitative inheritance. V. Chromosome analysis of crosses between selected and unselected lines of different body size in *Drosophila melanogaster*. J. Genet., 52, 494.
- ROBERTSON F.W. et REEVE E.C.R., 1955. Studies in quantitative inheritance VIII. Further analysis of heterosis in crosses between inbred lines of *Drosophila melanogaster*. Z. indukt. Abstr. U. Vererblehere, 86, 439-458.
- ROSE M.R. et DOOLITTLE W.F., 1983. Molecular biological mechanisms of speciation. Science, 220, 157-167.
- RUBIN G.M., BROREIN W.J., DUNSMUIR P., FLAVELL A.J., LEVIS R., STROBEL E., TOOL J.J. et YOUNG E., 1981. Copia like transposable elements in the *Drosophila* genome. Cold Spring Harb. quant. Biol., 45, 619-628.
- RUBIN G.M., KIDWELL M.G. et BINGHAM P.M., 1982. The molecular basis of P-M. Hybrid dysgenesis the nature of induced mutations. Cell., 29, 987-994.
- RUBIN G.M., 1983. Dispersed repetitive DNA in *Drosophila*. In Mobile Genetic element, ed, J Shapiro, p329-61. New York, Academic Press.
- SAYEL-GALAL J.R., HINDI L. et EL FATTAH A.A., 1973. The behaviour of yield and some agronomic characters in reciprocal crosses of thirty Egyptian cultivars of maize, *Zea mays* L. Z. Pflanzenzüchtg, 70, 129-135.
- SCHLEGER W., MAYRHOFER G. et STUR I., 1978. Relationship between marker heterozygosity and fitness in cattle. Z. Tier. Züch. Biol., 296-301.
- SHANK D.B. et ADAMS M.W., 1959. Environmental variability within inbred lines and single crosses of maize. Jour. Agr., 417, 119-126.
- SHAPIRO J., 1983. Mobile genetic elements. 688p. New York, Academic Press.
- SHERIDAM A.K. RANDALL M.C., 1977. Heterosis for egg production in white leghorn Australorp Crosses Br. Poul. Sci., 18, 69-77.

- VETUKHIV M., 1954. Heterosis and hybrid breakdown in hybrids between local populations of certain species of *Drosophila*. *Caryologia* (suppl.), VI, 760-761.
- VETUKHIV M., 1956. Fecundity of hybrids between geographic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 10, 139-146.
- WHITE J.M., JAMISON M.G. et VINSON W.E., 1975. Heterosis, sex and maternal interactions in crosses among inbred lines of mice. *Canad. J. Genet. Cytol. Canada*, 17, 563-571.
- WILLHAM R.L., 1970. Genetic consequences of crossbreeding. *J. Anim. Sci.*, 30, 690-693.
- WILLS C. et NICHOLS L., 1972. How genetic back-ground masks single gene heterosis in *Drosophila*? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 69, 623-325.
- WILTON A.N. et SVED J.A., 1979. Chromosomal heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.*, 34, 303-315.
- YAMAZAKI T. et HIROSE Y., 1984. Genetic analysis on natural populations of *Drosophila melanogaster* in Japan. II. The measurement of fitness and fitness component in homozygous lines. *Genetics*, 108, 213-221.
- YOUNG M.W. et SCHWARTH H.E., 1981. Nomadic gene families in *Drosophila*. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol.*, 45, 629-640.

a- Présentation des données

1- Hybrides seuls et croisements réciproques

M	F	A	B	C	...	N	Ti	T̄	Gi
A		ab	ac			an	TA	T̄A	GA
B	ba		bc			bn	TB	T̄B	GB
C	ca	cb				cn	TC	T̄C	GC
...
N	na	nb	nc				TN	T̄N	GN
Ti	TA	TB	TC			TN	T		
T̄	T̄A	T̄B	T̄C			T̄N			
Gi'	GA	GB	GC			GN			

F: femelle

M: Mâle

A, B, C, ..., N : lignées consanguines

ab : Mesure résultante du croisement FB x MA

ba : Mesure résultante du croisement MB x FA

TA: (ab+ac+...+an)

TA': (ba+ca+...+na)

$$\overline{TA} = \sum \frac{TA}{N} ; \quad \overline{TA}' = \sum \frac{TA'}{N}$$

$$T = \sum (TA + TB + \dots + TN)$$

c- Calcul de l'aptitude spécifique à la combinaison (SCA) et la variance de SCA.

b- Calcul de l'aptitude générale à la combinaison (GCA) et la variance de GCA.

$$GA = \frac{TA}{N-2} - \sum_{i=1}^N \frac{Ti}{N(N-2)}$$

$$\sigma_A^2 = \frac{N-1}{N(N-2)} \left[\left(\frac{((NTA/2) - T)^2}{N(N-1)(N-2)/4} \right) - \frac{E}{r} \right]$$

E: Erreur moyenne par croisement

r: nombre de répétitions.

$$SCA_{AB} = \frac{E}{r} \frac{(N-3)\sigma_{SA}^2}{N-2}$$

$$\sigma_{SA}^2 = (N-2)(ab) - TA - TB + \frac{2T}{N-1} = ab - (GB+GA + \sum \frac{Ti}{N})$$

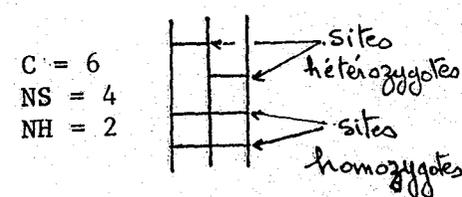
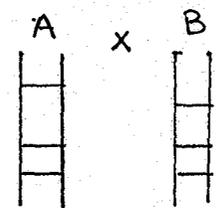
Annexe 3: Connaissant la localisation des sites d'éléments transposables dans les lignées, alors on peut estimer le nombre de copies C, de sites d'insertions NS et de sites hétérozygotes NH attendus dans les hybrides. Ces nombres peuvent être obtenus dans chaque hybride, en confrontant le polymorphisme d'insertion des deux lignées parentales.

De même connaissant ces nombres, on peut déterminer d'autres indices de variabilité génétique tels: degré d'hétérozygotie par hybride h_1 et degré d'hétérozygotie total h_2 .

Ces nombres et ces indices sont liés par les relations suivantes:

1- Relation entre nombre de copies C, nombre de sites NS et nombre de sites hétérozygotes NH.

$$\begin{aligned} NC &= NH + 2 \text{ homozygotes} \\ 2NS &= 2NH + 2 \text{ homozygotes} \\ NC &= NH + 2NS - 2NH \\ NC &= 2NS - NH \end{aligned}$$



A et B sont des lignées consanguines
C est la F1 hybride

2 Relation entre nombre attendu d'éléments et degré d'hétérozygotie

$$h_1 = \frac{NH}{NS} \text{ --- degré d'hétérozygotie par hybride}$$

$$h_2 = \frac{NH}{NS_{\text{total}}} \text{ --- degré d'hétérozygotie total}$$

où le NS_{total} est un nombre standard, correspond à Σ de sites d'insertions que l'on trouve dans Σ des croisements entre lignées.

NOM : <u>Aouar</u> (avec précision du nom de jeune fille, le cas échéant) Prénoms : <u>Amalia</u>		DATE de SOUTENANCE	
TITRE : <u>Polymorphisme d'éléments transposables et caractères de fitness de lignées consanguines et de leur hybrides chez <i>Drosophila melanogaster</i></u>			
NATURE :		Numéro d'ordre :	
DIPLOME DE DOCT.	DOCTEUR-INGENIEUR	DOCTORAT D'ETAT	DOCTORAT DE 3e CYCLE
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Spécialité : <u>Biométrie et génétique des populations</u>			
Cote B.I.U. - Lyon : T 50/210/19 / et bis			CLASSE :
<p>RESUME : Les effets et les mécanismes de l'hétérosis (vigueur hybride) sont débattus depuis de nombreuses années. la tendance actuelle qui consiste à s'interroger sur la structure du génome n'a pas encore donné de résultat déterminant. C'est dans cette ordre d'idées que nous avons étudié le polymorphisme d'insertion d'éléments mobiles du génome. Ces transposons, de par leur capacité à activer, réprimer, réguler des gènes "classiques", et à se déplacer sur le génome, constituent une source potentielle énorme de renouvellement de la variabilité génétique.</p> <p>Nous avons analysé le polymorphisme d'insertion de 4 éléments mobiles (mdg-1, copia, I, P) par hybridation in situ de sondes d'ADN biotinylées sur les chromosomes géants de larves de 17 lignées consanguines de <i>Drosophila melanogaster</i>. Ce polymorphisme a été suivi au cours de plusieurs générations.</p> <p>Nous avons recherché l'existence de liaisons possibles entre les nombres de copies des lignées et de leurs hybrides, et certains caractères de "fitness" (fécondité, fertilité, viabilité). Nous avons trouvé que les lignées ayant un nombre de copies de mdg-1 inférieur à 16 ou supérieur à 22, ont une faible fécondité (nombre d'oeufs pondus) et un fort taux de mortalité au cours du développement; une forte fécondité et une faible mortalité sont observées chez les lignées ayant un nombre intermédiaire de copies (16-22). Cette relation s'atténue progressivement au cours des générations consanguines pour disparaître complètement à la génération 53; ceci étant dû en partie à la diminution de la variabilité du nombre de copies des lignées et à l'évolution de ce nombre vers les valeurs intermédiaires.</p> <p>Chez les hybrides, obtenus à la 53ème génération, la viabilité est corrélée avec le nombre de copies d'éléments mobiles de la lignée maternelle. Aucun effet du nombre de transposons de la lignée paternelle n'a pu être mis en évidence dans cette relation.</p> <p>Il est alors possible de "prédire" certaines caractéristiques des hybrides, et d'en déduire la valeur de l'hétérosis, directement à partir des profils d'insertion d'éléments mobiles du génome de leurs lignées parentales.</p> <p>De telles expériences qui s'appuient sur une meilleure connaissance de la structure "intime" du génome, devraient permettre de relier avec plus de précision, les niveaux organismique et populationnel avec les variations structurales génomiques.</p>			
MOTS-CLES : <u>Hétérosis, Fitness, éléments transposables, lignées consanguines, hybrides, <i>Drosophila melanogaster</i></u>			
Laboratoire(s) de recherches : <u>Biométrie</u>			
Directeur de recherches : <u>Biémont Christian</u>			
Président du jury : <u>Legay - J.H.</u>			
Composition du jury : <u>Biémont.C; Devienne.D; Gautier.C.</u>			