

L'hérédité, rappelons-le, est la transmission au fil des générations des caractéristiques génétiques inscrites dans l'ADN.

L'héritabilité est un concept introduit il y a un siècle (donc avant la découverte de l'ADN)¹. C'est une **valeur statistique** (un coefficient compris entre 0 et 1), estimant le degré d'influence probable des *facteurs génétiques* dans la variation de l'expression d'un *phénotype donné*, dans une *population donnée*.

/ Quelques définitions /

La moyenne (μ). Si une population X a n individus de valeurs $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$, la moyenne des valeurs de ces individus est $\mu = (x_1 + x_2 + \dots + x_n) / n$.

La variance (V) d'une population X est une mesure de la dispersion des valeurs des individus de cette population. Elle exprime la moyenne des carrés des écarts à la moyenne. La variance des valeurs de X est : $V(X) = [(x_1 - \mu)^2 + (x_2 - \mu)^2 + \dots + (x_n - \mu)^2] / n$

L'héritabilité (H^2) au sens large correspond à la variance génétique divisée par la variance phénotypique : $H^2 = V_g / V_p$ (l'hérédité au sens strict, h^2 , est plus délicate à appréhender).

Le calcul de H^2 est simple en théorie, mais en pratique la valeur de V_g n'est pas connue directement, et doit donc être estimée. Il existe diverses méthodes pour ce faire, toujours basées sur une mesure de l'association entre le degré de proximité génétique des individus et le degré de proximité de leur valeur du caractère. Chaque méthode repose sur des hypothèses spécifiques qui peuvent être plus ou moins valides selon le comportement considéré ou selon la population considérée, et le choix de la méthode dépend du type de données dont on dispose.

L'héritabilité n'est pas l'hérédité : un caractère héréditaire est un caractère génétiquement déterminé, alors qu'un caractère héritable est un caractère présentant une variation qui, au moins en partie, est d'origine génétique dans la population considérée.

Exemple : le caractère « nombre de pattes » dans la population « abeilles ». C'est un caractère héréditaire, car contrôlé par les gènes, il se transmet de génération en génération. En revanche son héritabilité est nulle : la très faible variabilité qu'il présente est d'origine accidentelle et non pas génétique.

Attention :

L'hérédité se rapporte à UN INDIVIDU. L'héritabilité se rapporte à UNE POPULATION D'INDIVIDUS DANS UN ENVIRONNEMENT DONNÉ (voir encadré). Valable pour une population, elle n'a pas de sens pour un individu seul : une héritabilité de 0,2 pour un caractère (dans une population) ne signifie donc aucunement qu'un individu ait une probabilité de 20% de recevoir ce caractère.

1) Fischer 1918,
Wright 1921,
Malécot 1948.

Pour un même caractère et dans le même environnement, une population d'individus génétiquement différents pourraient avoir une plus forte héritabilité que des populations d'individus génétiquement proches dans des environnements différents.

L'héritabilité n'est pas l'opposé de la plasticité phénotypique. Un individu pris dans une population à forte héritabilité pour un caractère est susceptible d'évolution de ce caractère dans un autre environnement.

La fonction la plus importante de l'héritabilité dans l'étude génétique se réfère à son rôle prédictif, exprimant la confiance de la valeur phénotypique comme un guide de la valeur génétique ; ou le degré de correspondance entre la valeur phénotypique et la valeur génétique.

Application : pour améliorer un cheptel, par la sélection, pour un comportement donné, il est intéressant de connaître l'héritabilité ; cela permet de prédire de combien la moyenne de la population de la génération suivante, pour ce comportement, va augmenter par rapport à la moyenne de la population à laquelle les parents sélectionnés appartiennent. La "réponse à la sélection" observée conduit à une estimation de l'héritabilité au sens strict, appelée **héritabilité réalisée** (voir ci-dessous : application au VSH).

Une héritabilité inférieure à 0,2 est considérée correspondre à un caractère très peu influencé par la génétique et son amélioration par la sélection sera difficile. Une héritabilité supérieure à 0,4 fera que les animaux à haut potentiel seront facilement ciblé dans la population et le progrès génétique escompté sera rapide.

Quelques exemples d'héritabilités pour l'élevage apicole²:

Il faut prendre ces résultats avec précaution car les calculs ont été faits sur des populations différentes et dans des conditions différentes (voir encadré page 90).

- La production de miel: $h^2 \approx 0.35$ (Cauia et al., 2009, citant Vesely et Siler, 1983, et Rinderer, 1986).
- Production de gelée royale: $h^2 \approx 0.35 - 0.40$ (Delattre, 2016, in prep. pour la gelée royale).
- Comportement hygiénique face à varroa: $h^2 \approx 0.18$ (Cauia et al., 2009, citant Boeking et Bienefeld, 2000).
- D'autres comportements physiques ou physiologiques sont consultables dans l'article ci-dessous référencé.

2) Pour en savoir plus, consulter l'article : "Quantitative conservation genetics of wild and managed bees" (Sheina Koffler, Astrid de Matos Peixoto Kleinert, Rodolfo Jaffé) © Springer Science+Business Media Dordrecht 2016

Voici un petit aperçu de quelques-uns des résultats énoncés dans cette publication :

Caractère	Coefficient h^2
Production de miel	≈ 0,41
Production de gelée royale	< 0,05
Production de propolis	≈ 0,72
Production de cire	≈ 0,42
Longueur du proboscis	≈ 0,63
Index cubital	≈ 0,62
Agressivité	≈ 0,35
Tendance à l'essaimage	≈ 0,33
Épouillage	≈ 0,18
Comportement hygiénique	≈ 0,26

Des différences apparaissent donc par rapport aux résultats précédents.

Comme déjà dit, il ne faut pas les prendre comme une réalité absolue, mais comme une valeur relative dans des conditions particulières. Ils peuvent servir d'indicateurs quant à la pertinence de la méthode de sélection mise en œuvre.

/ À propos du VSH /

Le VSH est un caractère héréditaire mais il serait intéressant d'étudier son héritabilité dans les populations d'abeilles. Ce calcul complexe, effectué dans un environnement précis, nécessite pedigree et phénotype³. Le résultat permettrait sans doute de gagner du temps pour la sélection sur un caractère héréditaire dont les variations environnementales (épigénétiques et autres) le rendent difficilement sélectionnable.

3) Parfois disponible sur index-mellifera.org.
ou sur <http://perso.fundp.ac.be/~jvandyck/homage/elver/pedgr/>

Réflexion sur une méthode simplifiée possible pour une estimation pratique de « l'héritabilité réalisée »

Le « taux VSH » est déterminé par le comptage de varroas reproductifs dans le couvain operculé de 15 jours au moins (stade yeux violets et articulations sombres des nymphes). Ce comptage est généralement effectué sur des colonies en mini-plus, dans lesquelles se trouve une reine inséminée par 1 mâle (SDI : *Single Drone Insemination*) après infestation de ces colonies par des varroas phorétiques (150 à 200 pour un mini-plus en général).

Les progrès réalisés dans cette sélection par des groupes d'apiculteurs (ARISTA BEE en Belgique/Luxembourg ou CETA Mellifera en France, par exemple) permettent de disposer de reines SDI 100% VSH. Ce taux VSH est établi en effectuant un rapport entre le nombre de varroas reproductifs et le nombre de varroas non reproductifs détectés dans le couvain après désoperculation d'un nombre suffisant de cellules.

La « pierre d'achoppement » pour la diffusion de « reines VSH » est évidemment de pouvoir justifier d'un degré de confiance suffisant du comportement VSH pour les reines d'élevage issues de ces « reines 100% VSH ».

En regroupant sur un site de fécondation des filles de reines 100% VSH et des mâles fils de reines 100% VSH (comme cela se fait déjà en Belgique), il serait intéressant d'évaluer un « pseudo coefficient d'héritabilité ». Ce coefficient serait calculé après estimation du pourcentage VSH des colonies de ces reines en mini-plus, fécondées sur le site, en utilisant le même protocole de ré-infestation par des varroas phorétiques, afin de calculer moyenne et variance du taux VSH de l'ensemble des colonies fécondées.

Cette méthode **n'est pas un vrai calcul de l'héritabilité**. Mais il permettrait d'attribuer une « valeur de confiance » des géniteurs testés et du site pour de futures fécondations en nombre à partir de ces géniteurs. Il pourrait aussi orienter le choix de sélection pour la suite.