



République Algérienne Démocratique et Populaire

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la recherche scientifique

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Université Djillali Liabès – Sidi Bel Abbès-

جامعة الجيلالي اليابس- سيدي بلعباس-

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

كلية علوم الطبيعة و الحياة

Département des Sciences de l'Agronomie



## Polycopié de cours

Présenté par :

Dr BELABBAS Meryem

Titre

## Amélioration génétique des plantes

Cours destiné aux étudiants de

3<sup>ème</sup> année licence Agronomie

Option : production végétale

Année : 2021/2022

## *Avant propos*

Ce polycopié pédagogique est le support du cours de la matière amélioration génétique des plantes; destiné aux étudiants de troisième année licence Agronomie, option production végétale. Il est subdivisé en trois parties : une introduction à l'amélioration génétique des plantes (chapitre 1), une partie traitant des bases scientifiques de l'amélioration des plantes (chapitre 2) et une partie traitant les différentes méthodes de sélection (chapitres 3, 4, 5, 6).

Le module a pour objectif de compléter la partie du module de génétique et d'amélioration. Il vise aussi une maîtrise des techniques de sélection des plantes autogames et allogames, ainsi que les critères de production de matériel végétal avec des aptitudes requises aux exigences d'une production de qualité. Il permet à l'étudiant d'acquérir les bases scientifiques nécessaires à la production et l'amélioration des végétaux.

# Table des matières

<b>Chapitre 1 : Introduction à l'amélioration des plantes</b>	1
1.1. Histoire de l'amélioration des plantes	1
1.2. Définition	2
1.3. Etapes et principe de l'amélioration des plantes	3
1.4. Objectifs de l'amélioration génétique des plantes	5
1.4.1. Le rendement	6
1.4.1.1 La productivité	6
1.4.1.2. La souplesse d'adaptation	6
1.4.2 La qualité	6
<b>Chapitre 2 : Les bases théoriques de l'amélioration des plantes</b>	7
2.1. La reproduction chez les plantes	7
2.1.1. Mode sexuée	7
2.1.1.1. Pollinisation et fécondation	9
2.1.1.2. Formation de la graine	9
2.1.1.3. Détermination du sexe chez les angiospermes	10
2.1.1.4. Mode de reproduction chez les angiospermes	11
2.1.1.5. Mécanisme de l'autogamie	12
2.1.1.6. Mécanismes de l'allogamie	13
2.1.1.6.1. Séparation des sexes dans l'espace	13
2.1.1.6.2. Séparation des sexes dans le temps	13
2.1.1.6.3. Barrières morphologiques	13
2.1.1.6.4. Stérilité et incompatibilité	13
2.1.2. Mode asexué	14
2.1.2.1. Multiplication végétative	14
2.1.2.2. Apomixie	14

2.1.2.2.1. Aposporie	14
2.1.2.2.2. Diplosporie	15
2.1.2.2.3. Embryonnie adventive	15
2.1.2.2.4. Parthénogenèse	15
2.2. Variation génétique et amélioration des plantes	15
2.2.1. Génétique des populations : constitution génétique et loi de Hardy -Weinberg	16
2.2.1.1. Description de la population	17
2.2.1.1.1. La fréquence génotypique et allélique (génique)	17
2.2.1.1.2. Loi de Hardy- Weinberg	18
2.2.1.2. Facteurs de changement génétique dans une population	20
2.2.1.2.1. La mutation	20
2.2.1.2.2. La migration	21
2.2.1.2.3. La sélection	22
2.2.1.2.4. Le mode de reproduction	23
2.2.1.2.5. La taille de la population : dérivé génique et consanguinité	25
2.2.2. Hérité quantitive et amélioration des plantes	25
2.2.2.1. Ségrégation transgressive	27
2.2.2.2. Modes d'action des gènes	27
2.2.2.2.1. Interaction intra-locus	27
2.2.2.2.2. Interaction inter-locus	29
2.2.2.2.3 Autres modes d'action des gènes	30
2.2.2.3. Inbreeding (consanguinité) et hétérosis (vigueur hybride)	31
2.2.2.3.1. Inbreeding	31
2.2.2.3.2. Hétérosis	32
2.2.3. Origine de la variabilité	33
2.2.3.1. Variabilité due à l'environnement	34

2.2.3.2. Variabilité génétique	34
2.2.4. Mesure de la variabilité	35
2.2.4.1. Paramètre statistique d'une population	35
2.2.4.2. Héritabilité	36
<b>Chapitre 3 : Méthodes d'amélioration des plantes autogames</b>	<b>40</b>
3.1. Introduction	40
3.2. Méthode de sélection	40
3.2. 1. Sélection dans des populations hétérogènes	40
3.2. 1.1 Sélection massale	40
3.2.1.2. Sélection généalogique	42
3.2. 2.2. Sélection après hybridation	42
3.2.2.2.1. Sélection par la méthode Pedigree	43
3.2. 2.2.2. La sélection par la méthode « Bulk »	45
3.2.2.2.3. Sélection par la méthode SSD « Single- Seed- Descent »	46
3.2. 2.2.4. Comparaison des trois méthodes de sélection	48
3.2. 2.3. Backcross	48
<b>Chapitre 4: Méthodes d'amélioration des plantes allogames</b>	<b>51</b>
4.1. Caractéristiques des plantes allogames	51
4.2. Méthodes d'améliorations	51
4.2.1. Amélioration des populations	51
4.2.1.1. Sélection massale	51
4.2.1.2. Sélection récurrente	52
4.2.1.2.1. Sélection récurrente phénotypique ou simple	52
4.2.1.2.2. Sélection récurrente génotypique	53
4.2.2. Variétés hybrides	57
4.2.2.1. Développement des inbreds	57

4.2.2.2. Test des inbreds pour l’aptitude à la combinaison	58
4.2.2.3. Développement des hybrides simples	58
4.2.2.4. Développement des hybrides trois voies et doubles	58
4.2.3. Variétés synthétiques	59
4.2.3.1. Estimation de la performance des variétés synthétiques	59
<b>Chapitre 5 : Méthodes d’amélioration des plantes à multiplication végétative</b>	<b>61</b>
5.1. Sélection clonale	61
5.1.1. Sélection dans une population hétérogène	62
5.1.2. Sélection clonale après hybridation	62
5.1.3. Sélection clonale après mutation	62
<b>Chapitre 6 : La sélection assistée par marqueurs</b>	<b>63</b>
6.1. Principe et étape de la SAM	64
6.2. QTL et marqueurs moléculaires	65
6.3. Les apports à la sélection	66
6.4. Localisation d'un QTL	66
6.5. Les marqueurs	66
6.5.1. Types de marqueurs	67
6.5.1.1. Marqueurs morphologiques	67
6.5.1.2. Marqueurs protéiques (biochimiques)	68
6.5.1.3. Les marqueurs ADN (moléculaires)	68
6.5.2. Propriétés recherchées des marqueurs génétiques	68
6.5.3. Types de marqueurs moléculaires	69
6.5.3.1. Marqueurs RFLP	69
6.5.3.2. Marqueurs microsatellites	70
<b>Références bibliographiques</b>	<b>71</b>



# Chapitre 1 : Introduction à l'amélioration des plantes

## 1.1. Histoire de l'amélioration des plantes

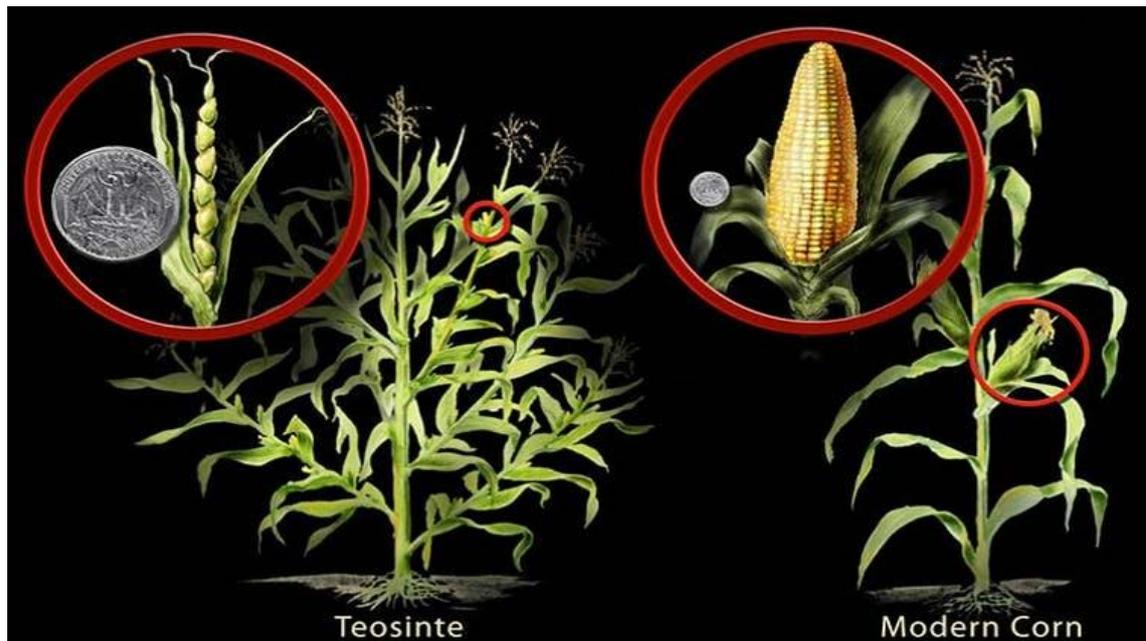
L'amélioration inconsciente des plantes a commencé avec les formes primitives d'agriculture, au début du Néolithique (8 000-6 000 avant J.-C.), lorsque nos ancêtres, qui tiraient jusque là leur subsistance de la cueillette, de la chasse et de la pêche, se sont sédentarisés et le processus de domestication a démarré. Cette domestication, qui est l'une des grandes réalisations de l'homme, n'a touché qu'une fraction infime des espèces végétales. Elle était le résultat d'une sélection qui a pris la forme d'un choix d'espèce tout d'abord, puis un choix de plantes et ensuite un choix de fruits et de géniteurs.

La sélection végétale a débuté lorsque l'homme a commencé à choisir des plantes capables de le nourrir et nourrir son bétail. Les méthodes de sélection pratiquées par l'homme au début de la domestication des plantes semblent être primitives par rapport à celles utilisées de nos jours par les sélectionneurs. Néanmoins, les plantes sélectionnées par les civilisations anciennes, possédaient un ensemble de caractères convenant à l'utilisation prévue (Bouharmont, . 1994).

La domestication implique la protection, la propagation, la récolte, la conservation et l'extension des cultures par migration et échanges. La culture entraîne automatiquement une évolution progressive des populations, qui les écarte des plantes sauvages dont elles dérivent ; cette évolution est une adaptation au nouvel environnement agricole. Les plantes domestiquées sont ainsi caractérisées par l'hypertrophie des organes récoltés (racines, tiges, feuilles, fleurs, fruits, graines), par leur rendement, leur précocité, l'uniformité, la facilité de conservation et d'utilisation, leur goût ou leur couleur (Fig.1).

Les formes modernes de l'amélioration des plantes sont apparues au XIXe siècle avec la démonstration de l'existence d'un sexe chez les plantes et le développement des principes de la sélection individuelle (utilisation de la descendance d'une plante individuelle) pour la création de nouvelles variétés chez certaines espèces végétales, telles que le blé et l'orge. La conception de la sélection dans la descendance d'une plante individuelle a abouti au développement de la théorie de la lignée pure, qui a été publiée en 1903 par JOHANNSEN dans ses essais sur le haricot. La redécouverte en 1900 des travaux de MENDEL, dont les résultats avaient été publiés en 1866, a contribué à l'établissement des bases scientifiques de l'amélioration des plantes. Les travaux de MENDEL ont conduit à l'initiation d'autres études sur l'hérédité des plantes. Ainsi l'amélioration des plantes devient une science appliquée, utilisant des techniques de plus en plus sophistiquées, mises en œuvre au début par le secteur public. La reconnaissance progressive des droits des

obteneurs favorise le développement d'entreprises privées qui vont très efficacement contribuer aux progrès de l'agriculture mondiale, particulièrement après 1945 (Zahour, 1992)..



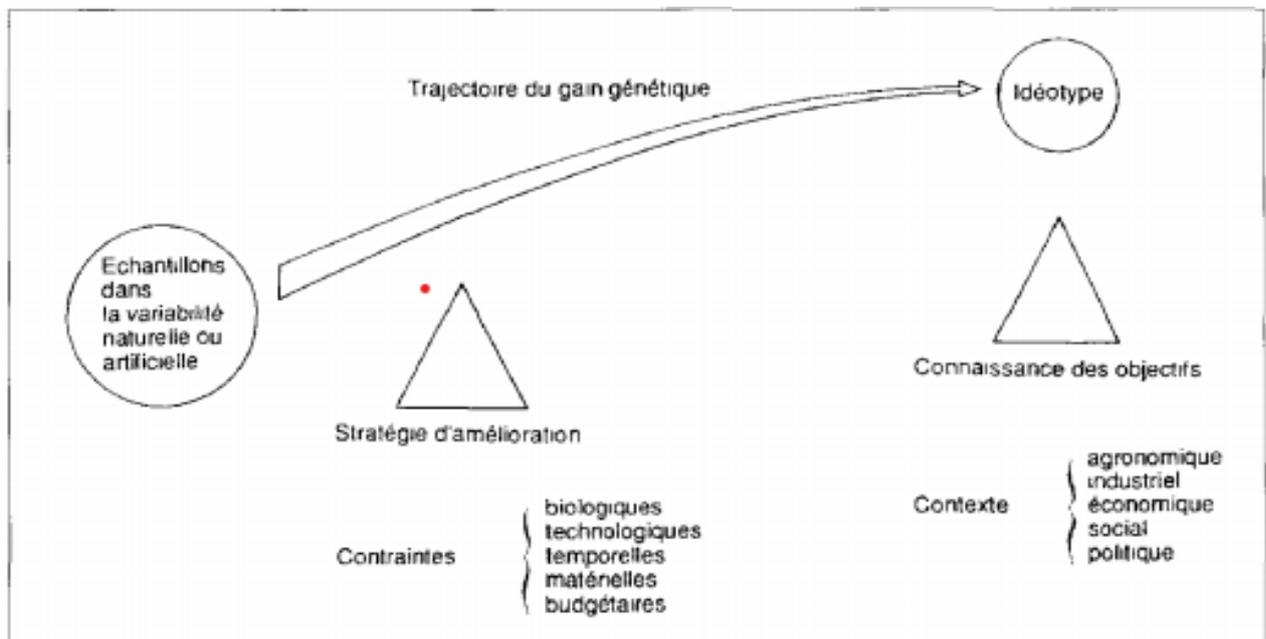
**Figure 1 :** Effet de la domestication du maïs (Colin, 2017)

À gauche, le téosinte, que l'on trouve essentiellement au Mexique. À droite, sa version domestiquée, le maïs.

Tout récemment, l'évolution des techniques et l'irruption des biotechnologies cellulaires et moléculaires ont permis aux sélectionneurs d'accroître leur efficacité, de contourner certaines difficultés comme l'inter-compatibilité en croisement, de gagner du temps sur les cycles végétatifs et de disposer d'outils de mesure et d'analyse au champ et au laboratoire pour confirmer leur choix de sélection.

## 1.2. Définition

L'amélioration des plantes est le processus par lequel l'homme modifie une espèce végétale donnée en exploitant la diversité génétique préalablement existante, afin de créer une nouvelle variété ou un idéotype en calculant la trajectoire la plus efficace et la plus économique pour aller du matériau-source jusqu'à cet idéotype (Fig. 2). C'est dans ce compromis qui tient de la science et de l'art que se joue l'amélioration des plantes.



**Figure 1** : Définition de l'amélioration des plantes

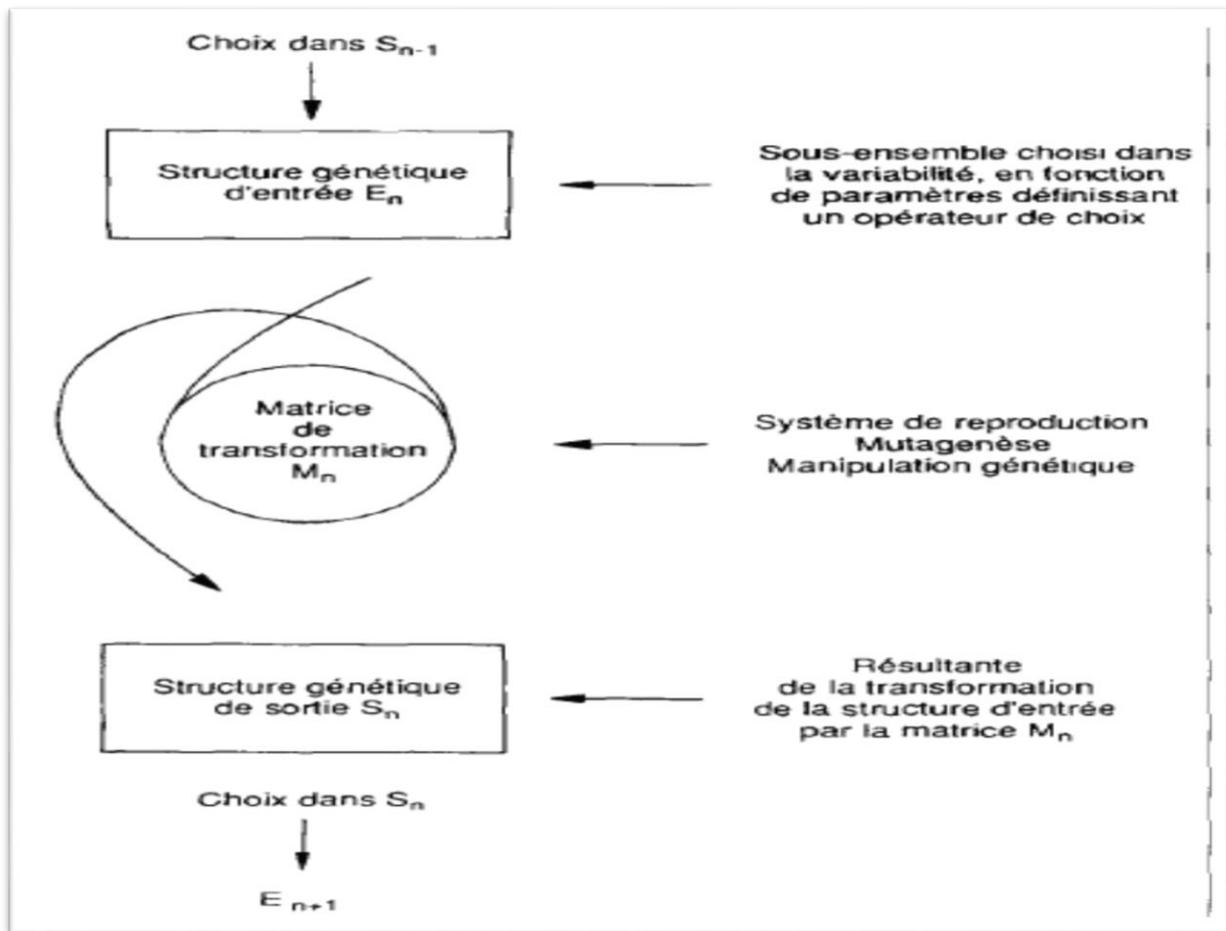
Les rendements de grandes productions telles que blé, betterave, maïs, colza, etc. ne cessent de progresser. On peut chiffrer statistiquement ce gain à 1% en moyenne chaque année. Bien sûr une bonne partie de ces augmentations doit revenir aux améliorations phytotechniques (engrais, traitements, machinisme). Mais, la moitié des gains réalisés doit être attribuée au progrès génétique, qui se traduit par l'introduction de nouvelles variétés. L'amélioration des plantes est une stratégie qui se doit d'optimiser une trajectoire. Un pas élémentaire, le long de cette trajectoire, est représenté dans la Figure 3.

### 1.3. Etapes et principe de l'amélioration des plantes

Dans la nature, l'évolution résulte de pressions de sélection qui s'exercent sur des populations polymorphes. De même, la création variétale suppose l'existence d'une diversité parmi les plantes cultivées et l'application de pressions sélectives par l'homme.

Dans certains cas, l'objectif est la création de variétés entièrement nouvelles à partir de génotypes de provenances diverses. Le plus souvent, le point de départ est une variété déjà bien acceptée dont on veut améliorer certains caractères en faisant appel à des génotypes introduits d'ailleurs. Les espèces cultivées anciennes, comme les céréales, sont représentées par de nombreux génotypes souvent très divers. Cependant, lorsqu'une variété de bonne qualité est disponible, elle est régulièrement utilisée dans beaucoup de programmes d'amélioration, de telle sorte que la plupart des variétés cultivées dans une même région sont plus ou moins étroitement apparentées. Lors de nouveaux croisements effectués entre elles, le nombre de caractères susceptibles de se recombinaison est donc limité et les véritables innovations sont rares. Pour élargir

la diversité génétique, on peut rechercher dans la nature des formes spontanées proches des variétés domestiques ou réaliser des hybridations avec des espèces voisines, d'où l'importance de l'existence des banques de gènes.

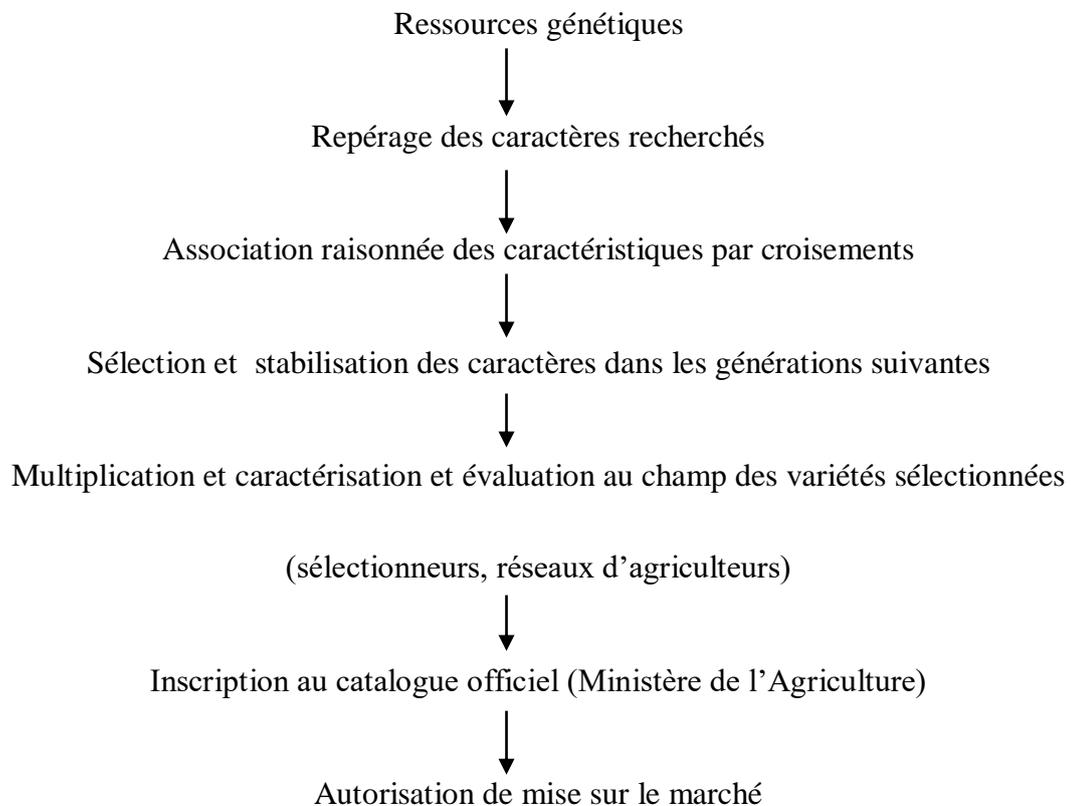


**Figure 3 :** Représentation d'un « pas » élémentaire d'une stratégie d'amélioration

L'application des principes d'amélioration dépend beaucoup du mode de reproduction de l'espèce. Chez les autogames, les populations sont composées d'individus plus ou moins homozygotes et le premier objectif de l'amélioration est l'isolement de lignées supérieures. Les allogames sont hétérogènes : le sélectionneur cherche à améliorer ces populations en maintenant une diversité importante ou privilégie l'uniformité par la création de variétés hybrides. Les plantes propagées par voie végétative sont cultivées sous forme de clones. La liaison entre les différentes méthodes d'amélioration et le mode de reproduction n'est pas absolue, en premier lieu parce que la frontière entre autogames et allogames n'est pas toujours nette. La plupart des allogames peuvent être autofécondées et toutes les autogames peuvent être croisées. La propagation végétative et la sélection clonale sont les seules voies possibles pour les espèces stériles comme les bananiers. Les clones représentent un moyen rapide d'amélioration chez des plantes pérennes récemment domestiquées comme le caféier robusta, le cacaoyer.

L'améliorateur exerce, sur les populations hétérogènes, des pressions sélectives plus ou moins fortes, par élimination des individus qui s'écartent du type recherché.

Le schéma suivant présente les grandes étapes d'un programme d'amélioration des plantes :



En puisant dans la diversité (ressources génétiques), l'homme recombine les gènes par plusieurs méthodes dont les croisements dirigés. Il pratique ensuite une sélection (tri) et une multiplication du matériel porteur des traits agronomiques désirés. L'inscription au catalogue des variétés améliorée précède leur commercialisation.

#### **1.4. Objectifs de l'amélioration génétique des plantes**

L'objectif de l'amélioration des plantes est la création de cultivars. Ces cultivars ou variétés agricoles doivent avoir un ensemble de caractéristiques leur permettant d'être cultivés avec profit par le reproducteur et d'être appréciés par le consommateur. La quantité du produit (rendement) et sa qualité sont des caractéristiques génétiquement contrôlées, du moins dans une certaines mesures, et peuvent donc être modifiées par des manipulations génétiques. L'amélioration des plantes peut avoir pour objectifs principaux, le rendement et une qualité meilleure.

## **I.4.1. Le rendement**

### **I.4.1.1 La productivité**

Le potentiel de production, comme tout autre caractère de plante, peut être amélioré par sélection. Un rendement supérieur peut être obtenu par une accumulation des gènes favorables pour ce caractère dans une même plante et/ou par une modification de l'architecture de la plante pour lui permettre de mieux utiliser les ressources du milieu dans lequel elle se développe (lumière, eau, minéraux du sol, etc.).

### **I.4.1.2. La souplesse d'adaptation**

Elle assure la régularité des rendements, l'homogénéité étant un souci constant de l'agriculture industrialisée :

- **Adaptation au milieu abiotique** : on recherchera la résistance au froid, à la sécheresse, à la pluie, pour atténuer les conséquences agro climatiques, ainsi que la précocité, la tolérance au sel, etc.

- **Adaptation au milieu biotique** : la création de variété résistante aux parasites et aux agents pathogènes est une solution à certains problèmes de pathologies face auxquels aucun traitement chimique n'existe. Moins polluante que la lutte chimique, la résistance variétale est une méthode de protection rarement durable, en raison de l'adaptation des parasites aux gènes de résistance.

## **I.4.2 La qualité**

Les critères de qualité retenus sont étroitement en relation avec l'utilisation du produit pour la consommation humaine et l'alimentation animale, ou pour la transformation (valeur boulangère, fermeté des tomates,...) ou encore pour le négociant (transport, conservation,...). Ainsi les caractères de qualité sont multiples, ils vont du nombre à la couleur des pétales jusqu'à la tenue des fleurs, de la saveur à la forme du fruit en passant par la valeur nutritionnelle des fourrages.

## Chapitre 2 : Les bases théoriques de l'amélioration des plantes

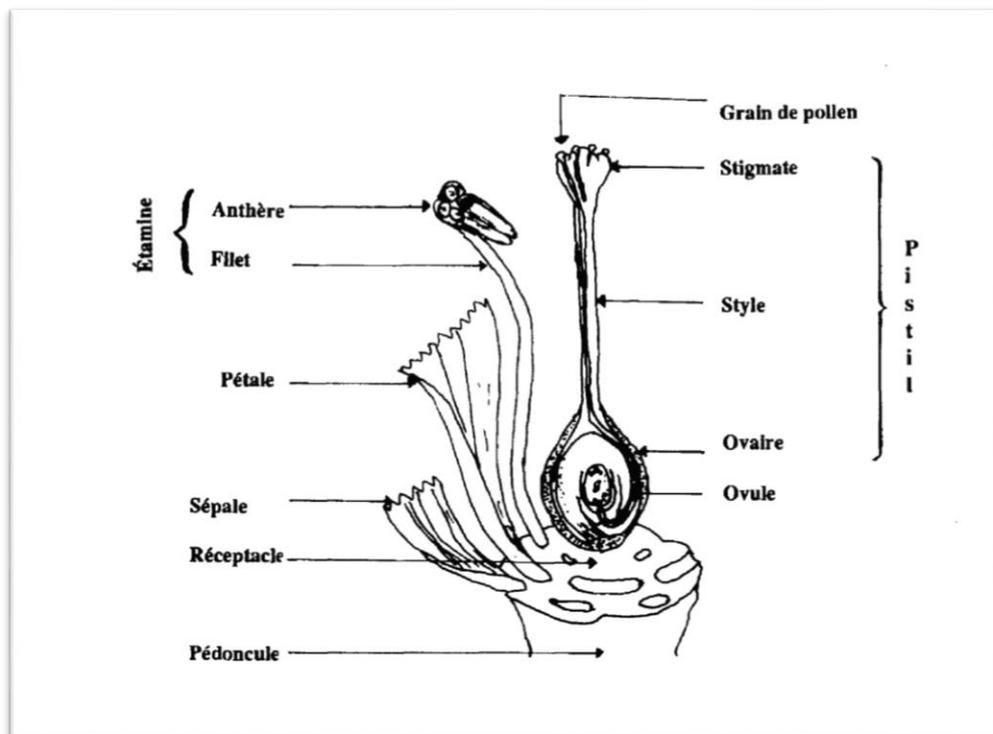
### 2.1. La reproduction chez les plantes

Les espèces cultivées diffèrent par leur mode naturel de reproduction : asexué (végétatif) ou sexué. On retrouvera cette distinction au niveau de la multiplication des nouvelles variétés par clone ou par graine. Pour l'obtenteur, le croisement est le point de départ de la sélection.

#### 2.1.1. Mode sexuée

La reproduction sexuée des plantes est assurée par la fusion de deux cellules reproductrices de sexes opposés, appelées gamètes. La formation de ces gamètes, appelée gamétogénèse, et leur fusion, appelée fécondation, se produisent dans une structure spécialisée de la plante, la fleur. En général, la fleur est constituée de quatre organes floraux :

- Le pistil (partie femelle), formé par le stigmate, le style et l'ovaire ;
- L'étamine (partie male), formée par l'anthere et le filet ;
- Les pétales (corolle) ;
- Les sépales (calice).



**Figure 4 :** Structure d'une fleur

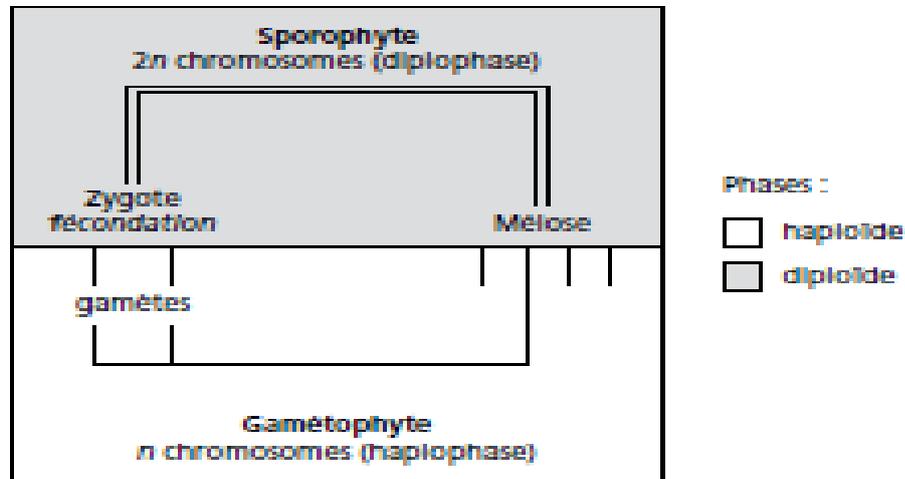
Les pétales et les sépales ne sont pas directement impliqués dans la reproduction mais peuvent jouer un rôle d'attraction des insectes et de protection. Lorsque les quatre organes floraux (pistil, étamine, pétales et sépales) sont présents, la fleur est dite fleur complète (Colza, coton, lin,

pomme de terre, soja, etc.). La fleur est dite fleur incomplète si l'un (ou plus) de ces organes est absent (avoine, blé, maïs, orge, riz, sorgho, etc.). La fleur de la betterave à sucre, par exemple, est une fleur incomplète parce qu'elle n'a pas de pétales.

Une fleur parfaite porte l'étamine et le pistil dans la même structure florale. Si l'un de ces deux organes manque ou s'il est non fonctionnel, la fleur est dite fleur imparfaite. La plupart des plantes cultivées ont des fleurs parfaites (avoine, betterave à sucre, blé, coton, lin, orge, pomme de terre, seigle, soja, sorgho, tomate, etc.).

La fleur est dite staminée ou fleur male lorsqu'elle ne porte pas de pistil. Elle est dite pistillée ou fleur femelle lorsqu'elle ne porte pas d'étamine. Le maïs a des fleurs staminées dans l'inflorescence male et des fleurs pistillées dans l'inflorescence femelle (épi).

Par le processus de la méiose et de la fécondation, les angiospermes possèdent deux phases, une gamétophytique ( $n$ ) et une sporophytique ( $2n$ ) (Fig. 5). La phase gamétophytique commence avec la méiose et se termine avec la fécondation. La phase sporophytique commence avec la fécondation qui aboutit à la formation de l'embryon ensuite de la graine. La graine, après germination, donne une plantule puis une plante adulte portant des fleurs où se produit la méiose et le cycle se termine.



**Figure 5:** Alternance des phases haploïdes et diploïdes chez les angiospermes

### 2.1.1.1. Pollinisation et fécondation

La pollinisation correspond au transfert des grains de pollen des anthères aux stigmates. Elle peut être assurée de différentes manières et fait appel à plusieurs vecteurs. La pollinisation est dite anémophile, entomophile, hydrophile ou ornithophile si ce rôle est assuré respectivement par le vent, les insectes, l'eau ou les oiseaux. L'homme peut intervenir dans la pollinisation de certaines espèces comme le dattier.

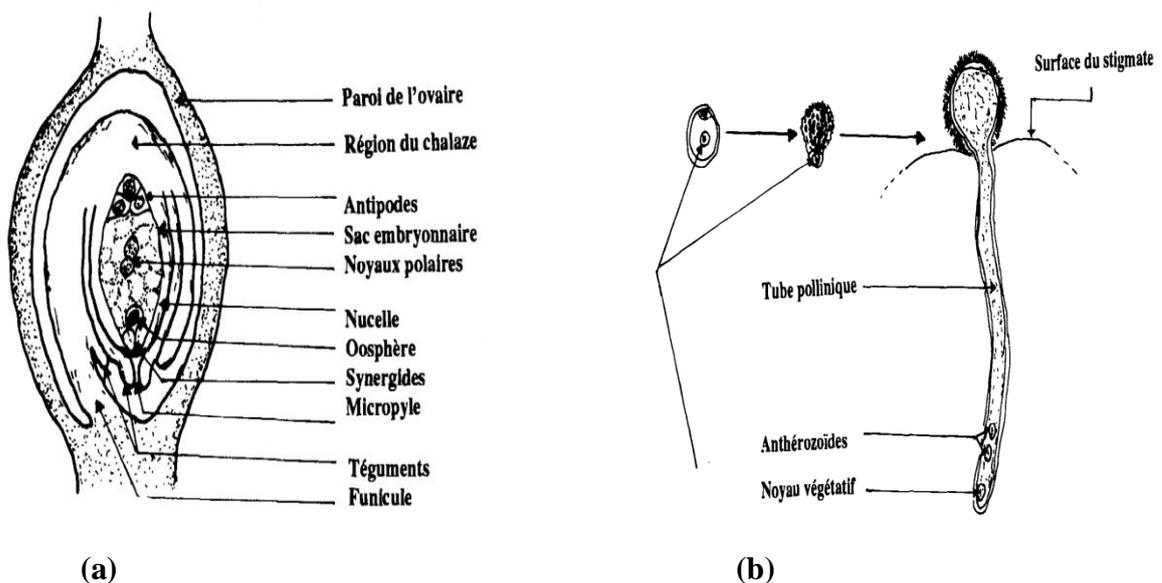
Le stigmate, partie du pistil réceptrice du pollen, peut être ramifié et duveteux de telle sorte que les grains de pollen soient facilement piégés. Il peut également sécréter une substance collante à laquelle les grains de pollen adhèrent facilement.

La fécondation correspond à l'union des deux gamètes males et femelles pour former l'embryon et l'albumen. Après la pollinisation, le grain de pollen germe et émet un tube appelé tube pollinique. Le noyau végétatif se place à l'extrémité du tube pollinique et le conduit tout au long du style jusqu'à l'ovule. Arrivé au niveau du micropyle, le noyau végétatif dégénère et le tube pollinique déverse son contenu dans le sac embryonnaire. L'un des noyaux spermatiques fusionne avec l'oosphère pour donner un zygote diploïde ( $2n$ ) tandis que l'autre fusionne avec les deux noyaux polaires pour donner le noyau de l'albumen triploïde ( $3n$ ). Ceci est appelé double fécondation. Les antipodes et les synergides dégèrent.

### 2.1.1.2. Formation de la graine

Après la fécondation, le zygote évolue en un embryon diploïde. L'albumen servira de tissu nourricier pour la germination de l'embryon et le développement de la plantule qui en résulte. Dans la plupart des espèces végétales, le nucelle est assimilé par l'albumen en développement. Chaque ovule se transforme en une graine généralement constituée par :

- L'embryon avec  $2n$  chromosomes :  $1n$  (male) +  $1n$  (femelles) ;
- L'albumen avec  $3n$  chromosomes :  $1n$  (males) +  $2n$  (femelles) ;
- Les enveloppes avec  $2n$  chromosomes :  $2n$  (femelles).



**Figure 6 :** (a) schéma d'un ovaire montrant un ovule avec un sac embryonnaire mature (8 noyaux) ; (b) germination du grain de pollen et développement du tube pollinique

La relation qui existe entre la structure de la fleur et celle de la graine mure chez les angiospermes est représentée dans le tableau 1. Parfois, il n'est pas possible de distinguer entre le fruit et la graine puisqu'ils constituent une seule unité. Dans ce cas, le fruit est considéré comme graine (blé, maïs, orge, riz, etc.).

**Tableau 1 :** Relation entre la structure de la fleur et celles de la graine mure chez les angiospermes.

<b>Ovaire</b> ----->	<b>Fruit (composé parfois par plus d'un ovaire)</b>
<b>Ovule</b> ----->	<b>Graine (adhère parfois au fruit)</b>
<b>Téguments</b> ----->	<b>Enveloppes de la graine</b>
<b>Nucelle</b> ----->	<b>Périsperme (souvent absent ou réduit, parfois constitue un tissu nourricier)</b>
<b>2 noyaux polaires + 1 noyau spermatique</b> ----->	<b>Albumen (triploïde 3n)</b>
<b>Oosphère + 1 noyau spermatique</b> ----->	<b>Zygote -----&gt; Embryon (diploïde 2n)</b>

### 2.1.1.3. Détermination du sexe chez les angiospermes

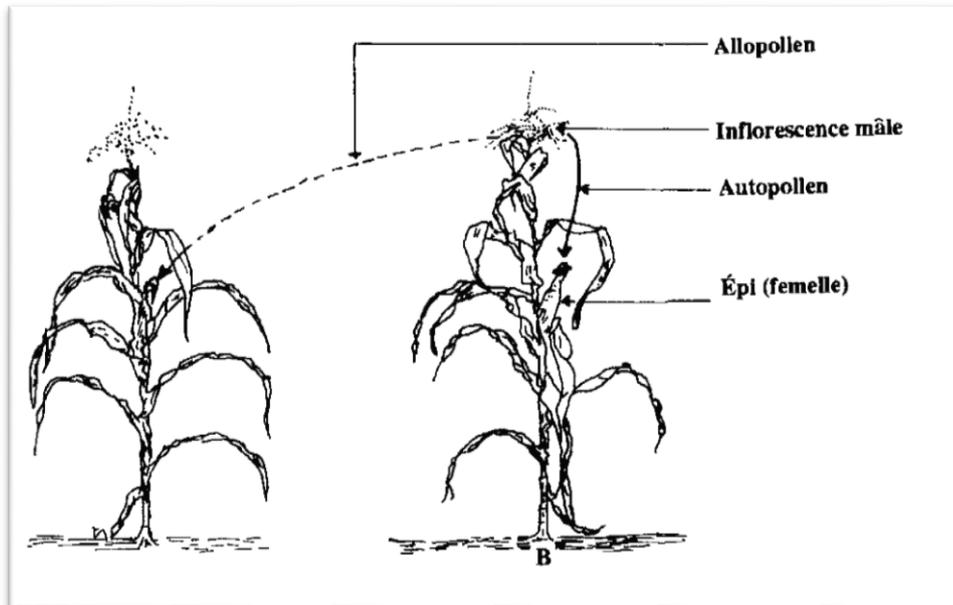
Certaines espèces végétales ont des fleurs hermaphrodites où les organes mâles et femelles sont présents (pomme de terre, orge, blé, etc.). Pour d'autres espèces, les fleurs mâles sont séparées des fleurs femelles tout en appartenant à la même plante (maïs, ricin, etc.). Ces dernières sont dites espèces monoïques. Parfois, à côté des fleurs hermaphrodites, on trouve sur la même plante des fleurs femelle (espèce gynomonoïques ou gynohermaphrodites) ou encore des fleurs mâles (espèces andromonoïques ou androhermaphrodites).

Pour d'autres espèces telles que le chanvre, le dattier et le houblon, le sexe est déterminé par individu. On a des plantes mâles et des plantes femelles. Ces espèces sont appelées espèces dioïques. Chez le concombre et le cornichon, les sélectionneurs ont réussi à développer des formes où toutes les fleurs sont femelles, phénomène intéressant puisque toutes les fleurs sont fructifères. Il suffit de mélanger ces formes avec quelques pieds gynomonoïques pour assurer la pollinisation de toutes les fleurs.

### 2.1.1.4. Mode de reproduction chez les angiospermes

En prenant l'exemple du maïs (Fig.7) au moment de la pollinisation, les stigmates (représentés par les soies de l'épi) sont prêts à recevoir du pollen de l'inflorescence mâle de la même plante (autopollen) ou du pollen de l'inflorescence mâle d'une autre plante (allopollen). Lorsque l'autopollen est utilisé, on parle d'autofécondation ou d'autogamie. Dans le cas contraire, on parle de fécondation croisée (allofécondation) ou d'allogamie.

Théoriquement, on peut avoir les deux formes de fécondations ; pratiquement des barrières biologiques ou morphologiques favorisent l'une ou l'autre des deux formes. Lorsque l'autofécondation est pratiquement le seul mode de reproduction, on parle d'espèces autogames (tableau 2).



**Figure 7** : schéma représentant deux plantes de maïs (A et B) avec la possibilité d'autofécondation (B x B) et d'allofécondation (A x B)

Lorsque le mode de reproduction est dominé par la fécondation croisée on parle d'espèces allogames (tableau 3). Cependant la classification des plantes en espèces autogames ou allogames n'est pas facile le taux d'allogamie peut varier de 0 à 100%. Le taux de croisement naturel dans une population autogame peut aller jusqu'à 4 à 5%. Ce taux varie selon la variété, les conditions climatiques, la vitesse et la direction du vent durant la pollinisation ainsi que la population des insectes présents. Chez le maïs qui est une plante allogame, l'autofécondation peut atteindre 5% ou plus. Le coton, qui est classé parmi les plantes autogames, peut avoir des niveaux de fécondation croisée allant de 5 à 25% ou même plus. Chez le sorgho, le taux de fécondation croisée est d'environ 6%. Les espèces allogames sont de loin plus nombreuses que les espèces autogames.

#### 2.1.1.5. Mécanisme de l'autogamie

Pour certaines espèces autogames, les fleurs ne s'ouvrent pas. Ces espèces sont appelées espèces cléistogames. Chez d'autres espèces, les fleurs s'ouvrent qu'après fécondation (blé, orge, etc.). Pour les Solanacées (exemple, la tomate), la fleur est épanouie, mais le stigmate est protégé par un tube formé par les filets qui sont soudés entre eux. Ainsi, l'autofécondation est assurée.

**Tableau 2** : liste de quelques espèces autogames

Avoine	Niébé	Endive	Trèfle du Japon
Blé dur	Pois	Laitue	Vesce
Blé tendre	Pois chiche	Manioc*	
Eleusine		Panais	Caféier
Orge	Arachide	Piment	Cotonnier*
Riz	Colza*	Pomme de terre	Tabac
Sorgho	Lin	Tomate	
	Sésame		Abricotier
Fève*	Soja	Moutarde	Agrumes
Haricot			Nectarine
Lentille	Aubergine	Fétuques annuelles	Pêcher

\* Ces espèces peuvent avoir un taux de fécondation croisée supérieur à 10%

**Tableau 3** : liste de quelques espèces allogames

Maïs <sup>m</sup>	Epinard <sup>d</sup>	Trèfle violet <sup>I</sup>	Cerisier <sup>I</sup>
Seigle <sup>I</sup>	Navet <sup>I</sup>		Châtaignier <sup>m</sup>
	Oignon	Concombre <sup>m</sup>	Dattier <sup>d,p</sup>
Carthame	Persil	Pastèque <sup>m</sup>	Figuier <sup>d,p</sup>
Tournesol	Radis <sup>I</sup>		Framboisier
	Rhubarbe	Betterave <sup>I</sup>	Manguier <sup>i</sup>
Artichaut	Patate douce <sup>i</sup>	Carne à sucre	Noisetier <sup>m</sup>
Asperge <sup>d</sup>		Ricin <sup>m</sup>	Noyer <sup>m</sup>
Carotte	Fétuque élevée <sup>i</sup>		Olivier <sup>i</sup>
Céleri	Fétuque des prés <sup>i</sup>	Chanvre <sup>d</sup>	Papayer <sup>d</sup>
Chou <sup>I</sup>	Fléole <sup>I</sup>	Houblon <sup>d</sup>	Pistachier <sup>d</sup>
Chou de Bruxelles <sup>I</sup>	Luzerne <sup>i</sup>		Poirier <sup>i</sup>
	Ray-grass annuel <sup>i</sup>	Amandier <sup>I</sup>	Pommier <sup>i</sup>
Chou-fleur <sup>I</sup>	Ray-grass anglais	Avocatier <sup>i</sup>	Prunier <sup>i</sup>
Citrouille <sup>m</sup>	Trèfle blanc <sup>I</sup>	Bananier <sup>m,p</sup>	Vigne <sup>m</sup>

d = dioïque; I = auto-incompatible; i = présence d'un certain degré d'auto-incompatibilité ou de souches auto-incompatibles; m = monoïque ou présence de souches monoïques; p = parthénocarpique.

## 2.1.1.6. Mécanismes de l'allogamie

### 2.1.1.6.1. Séparation des sexes dans l'espace

Les plantules portent des fleurs mâles et des fleurs femelles (plantes monoïque) ou portent des fleurs mâles ou des fleurs femelles (plantes dioïques). Cette séparation des sexes dans l'espace empêche ou limite l'autofécondation.

### 2.1.1.6.2. Séparation des sexes dans le temps

Parfois, les organes sexuels, se trouvant dans la même fleur, n'arrivent pas à maturité en même temps. C'est ce qu'on appelle la dichogamie. On parle de protogynie si la partie femelle de la fleur est prête avant la libération des grains de pollen (exemple, noyer) et de protandrie dans le cas où la partie mâle est mature avant la partie femelle (carotte, framboisier, etc.).

### 2.1.1.6.3. Barrières morphologiques

Chez la luzerne par exemple, le stigmate est protégé par la colonne staminale formée par les filets soudés entre eux. L'ouverture de la colonne staminale sous le poids des insectes met les stigmates en contact avec l'allopollen attaché aux corps de ces insectes. Ainsi, la fécondation croisée est assurée.

#### **2.1.1.6.4. Stérilité et incompatibilité**

La structure florale du seigle est identique à celle du blé. Pourtant le seigle est une plante allogame à cause de son auto-incompatibilité. La stérilité peut également empêcher l'autofécondation. Plusieurs espèces allogames présentent une stérilité ou une auto-incompatibilité.

#### **2.1.2. Mode asexué**

La reproduction asexuée est assurée par la multiplication végétative ou par l'apomixie. La multiplication végétative de certaines espèces végétales est utilisée quand l'espèce en question ne produit pas ou produit très peu de graines, ce qui rend impossible ou non économique l'utilisation de la semence. Pour d'autres espèces, la multiplication par la graine introduit une variabilité non désirable. La pomme de terre est un bon exemple de plante multipliée végétativement. En effet, cette plante ne produit des graines que dans certaines conditions de l'environnement. Quand elle en produit, les graines sont génétiquement différentes entre elles, ce qui affecte l'uniformité, la pomme de terre doit être multipliée par l'utilisation des tubercules (multiplication végétative).

##### **2.1.2.1. Multiplication végétative**

La reproduction par multiplication végétative fait intervenir certaines parties végétatives de la plante comme les tubercules (pomme de terre), les bulbes (ail, oignon, etc.), les rhizomes qui sont des tiges souterraines (houblon) et les stolons (Fraisier). Le greffage et le marcottage sont également des méthodes conduisant à une multiplication végétative. Pour certaines espèces, la multiplication végétative et la reproduction sexuée peuvent être indifféremment utilisées.

##### **2.1.2.2. Apomixie**

L'apomixie est une forme de reproduction asexuée qui fait intervenir la graine pour la multiplication de l'espèce sans qu'il y ait cependant union entre gamètes mâles et femelles. Il existe plusieurs formes d'apomixies :

###### **2.1.2.2.1. Aposporie**

Dans l'aposporie, l'embryon et l'albumen se développent à partir d'une cellule somatique non réduit de l'ovule. Les individus de la descendance obtenue à partir des graines développées par aposporie ont la même constitution génétique que la plante mère. L'aposporie est le mécanisme le plus courant d'apomixie chez les plantes supérieures.

#### **2.1.2.2.2. Diplosporie**

Dans la diplosporie, l'embryon se développe à partir d'une cellule-mère du mégaspore. La cellule-mère du sac embryonnaire se différencie comme dans le cas de la reproduction sexuée mais son noyau ne subit pas de méiose. Ce type d'apomixie n'a pas été rapporté chez les espèces d'importance agronomique.

#### **2.1.2.2.3. Embryonnie adventive**

L'embryon se développe à partir d'une cellule somatique de l'ovule, des téguments ou de la paroi de l'ovaire par divisions mitotiques du noyau de la cellule. Le sac embryonnaire ne se développe pas. L'embryonnie adventive est répondeu chez les espèces d'agrumes.

#### **2.1.2.2.4. Parthénogénèse**

Dans le cas de la parthénogénèse, l'embryon se développe directement à partir d'une oosphère non fécondée. La parthénogénèse est détectée par la présence d'individus haploïdes dans la descendance d'une plante. Normalement, la parthénogénèse est aléatoire et spontanée. Cependant, chez certaines espèces (coton, maïs, etc.), elle est génétiquement contrôlée.

Si l'apomixie est le seul moyen de reproduction d'une espèce, celle-ci est dite espèce obligatoirement apomictique. Par contre, si l'espèce peut être reproduite à la fois par la voie sexuée et par apomixie, elle est dite espèce facultativement apomictique.

## **2.2. Variation génétique et amélioration des plantes**

Les mécanismes de l'hérédité dépendent du comportement des chromosomes et des gènes qu'ils portent. Chaque gène, qui est une unité fonctionnelle complexe, occupe un endroit bien déterminé appelé locus sur un chromosome spécifique. Dans la conception classique, les gènes déterminent des caractères. L'influence de chaque gène est exercée séparément ou en combinaison avec d'autres gènes, conjointement avec l'environnement. Chaque gène existe sous différentes formes appelées allèles. A des allèles différents correspondent des formes contrastées d'un même caractère. Un gène qui s'exprime seul et empêche, par sa présence, son allèle homologue de s'exprimer, est appelé allèle dominant. La forme alternative de cet allèle dominant est appelée allèle récessif.

La combinaison génique à un locus donné est appelée génotype pour ce locus. On parle de génotype à un locus donné, de génotype d'un individu (ensemble des gènes de cet individu) ou de génotype d'une population (ensemble des gènes présents dans cette population). L'expression du génotype sous forme de caractères mesurables est appelée phénotype.

### **2.2.1. Génétique des populations : constitution génétique et loi de Hardy-Weinberg**

La génétique des populations est l'étude, menée dans une population bien définie, de tout caractère déterminé par un ou quelques gènes. Elle étudie la variabilité génétique présente dans et entre les populations avec 3 principaux objectifs :

1. mesurer la variabilité génétique, appelée aussi diversité génétique, par la fréquence des différents allèles d'un même gène ;
2. Comprendre comment la variabilité génétique se transmet d'une génération à l'autre ;
3. Comprendre comment et pourquoi la variabilité génétique évolue au fil des générations.

Si la génétique mendélienne se base sur des croisements contrôlés par un expérimentateur, la génétique des populations étudie les proportions des génotypes au sein d'un ensemble d'individus issus de croisements non contrôlés entre de nombreux parents. C'est donc une application des principes de base de la génétique mendélienne à l'échelle des populations.

La connaissance approfondie de la génétique des populations, une science à part entière, n'est en général pas nécessaire à l'améliorateur. Cependant, l'étude des bases de cette science permet de connaître les causes principales des modifications héréditaires d'un caractère dans une population. Mais, changer génétiquement un caractère, est précisément ce que l'améliorateur recherche lorsqu'il vise à augmenter le potentiel génétique de production des plantes. L'exposé des fondements de la génétique des populations va donc nous permettre d'identifier déjà les grandes voies qui nous sont ouvertes pour faire l'amélioration génétique des populations végétales.

On peut diviser l'étude génétique d'une population en deux étapes successives, la description génétique de la population et la présentation des forces qui agissent sur elle et en modifient la constitution génétique.

### 2.2.1.1. Description de la population

Nous allons prendre comme exemple la couleur de pétales chez une plante ornementale qui est déterminée par un gène avec deux formes alternatives, les allèles rouge (R) et blanc (B). Ainsi, on aura l'un des 3 génotypes différents possibles avec les deux allèles R et R, R et B ou B et B. La relation entre le génotype (G) et le phénotype (P) est dans cet exemple sans ambiguïté car à chacun des 3 génotypes possibles correspond un phénotype différent (on dit alors qu'il y a additivité).

Génotype	RR	RB	BB
Phénotype	rouge	rose	blanc

Ce n'est pas toujours le cas, soit qu'il y ait des phénomènes plus ou moins complexes d'interactions génétiques, la dominance entre les allèles d'un même gène et l'épistasie entre des gènes différents, soit que des effets non génétiques, l'environnement, viennent s'ajouter pour influencer le phénotype de façon notable.

Dans cette population de plantes prise comme exemple, il est facile de compter les plantes de chaque couleur, et par voie de conséquence, les génotypes de chaque sorte. Supposons, par exemple, qu'on en dénombre 900 rouges, 450 roses, 150 blanches.

#### 2.2.1.1.1. La fréquence génotypique et allélique (génique)

La fréquence génotypique est la probabilité de tirer au hasard de la population toute entière un individu d'un génotype donné. La connaissance de fréquences génotypiques nous permet de décrire la répartition des génotypes.

$$f(\text{génotype concerné}) = \frac{\text{nombre d'individus du génotype concerné}}{\text{nombre total d'individus}}$$

$$\text{Ainsi pour le génotype RR, } f(RR) = \frac{900}{900+450+150}$$

$$f(RR) = 0,60 \text{ ou } 60\%$$

De la même manière, on trouverait :  $f(RB) = 0,30$  et  $f(BB) = 0,10$ .

Remarquez que, nécessairement,  $f(RR) + f(RB) + f(BB) = 1$  ou 100%.

La connaissance des fréquences génotypiques nous permet de décrire comment sont répartis les différents génotypes, mais ne donne pas directement l'importance relative de chaque type d'allèle (R et B dans notre exemple). Pourtant c'est un allèle que transmet un parent à sa descendance, pas son génotype. C'est pourquoi on calcule aussi la fréquence de chaque type d'allèle.

La fréquence allélique (génique) est le taux de présence d'un allèle au sein d'une population ;

$$f(\text{allèle concerné}) = \frac{\text{nombre d'allèle du type concerné}}{\text{nombre total d'allèles}}$$

Ainsi pour R :

$$f(R) = \frac{(2 \times 900) + (1 \times 450) + (0 \times 150)}{2(900 + 450 + 150)}$$
$$f(R) = 0,75$$

75% des allèles présents dans la population sont R.

Plus simplement, la fréquence d'un allèle est la somme de la fréquence génotypique des homozygotes pour cet allèle et de la moitié de celle des hétérozygotes, porteurs de l'allèle en un seul exemplaire.

Ainsi,  $f(R) = f(RR) + \frac{1}{2} f(RB)$

$f(B) = f(BB) + \frac{1}{2} f(RB)$

Notez aussi que  $f(R) + f(B) = 1$

En résumé, la connaissance des fréquences génotypiques et alléliques, nous permet de décrire la population. Dans l'exemple pris, le caractère étudié est déterminé par 1 seul gène avec 2 allèles : il y a 3 génotypes possibles. Si 10 gènes étaient impliqués, il y aurait  $3^{10} = 59049$  génotypes possibles à considérer. Les grands principes de l'amélioration génétique seraient difficiles à extraire d'une telle complexité.

De plus une population n'est pas statique et se reproduit de façon régulière pour donner une nouvelle génération. Il nous faut donc maintenant nous demander comment évolue la constitution génétique d'une génération à l'autre.

### **2.2.1.1.2. Loi de Hardy- Weinberg**

Le devenir de la variabilité génétique d'une population au cours des générations (la transmission des différents allèles et leurs fréquences) est au premier abord très difficile à prévoir. Outre la difficulté à identifier une population, c'est-à-dire les limites du groupe d'individus sur lequel calculer les fréquences alléliques, de très nombreux facteurs peuvent modifier la fréquence de ces allèles (mutations, migrations, différence de survie ou fécondité entre individus, etc.). De plus, il faut considérer la transmission simultanée de très nombreux gènes polymorphes qui peuvent interagir entre eux et ne sont donc pas indépendants.

Le modèle de Hardy-Weinberg est le modèle central de la génétique des populations. Pourtant le nombre et l'importance des conditions sous-jacentes devraient le faire apparaître comme un modèle théorique, abstrait et irréaliste. On sait bien que les mutations existent et sont la source de la variation génétique ayant permis la sélection et l'évolution. Pourtant l'étude de la plupart des gènes dans les populations naturelles donne des résultats compatibles avec ce modèle. Tout simplement par le fait que certaines des conditions peuvent parfaitement être réalisées et que les

autres, bien qu'illégitimes, n'ont d'effet perceptible que sur une longue échelle de temps. On peut donc les négliger sur l'espace de quelques générations. Les conditions de cette loi sont :

Population de très grande taille (infinie au sens strict), les croisements entre individus mâles et femelles sont au hasard (panmixie), c'est-à-dire indépendants du génotype de chacun, et la population parentale est totalement remplacée par sa descendance qui constitue donc simultanément la nouvelle population et la nouvelle génération (les générations sont distinctes). La population ne doit pas connaître une migration, une mutation ou sélection.

Si l'on part d'une population où :  $f(R) = p$  et  $f(B) = q$

La loi de Hardy-Weinberg stipule qu'à la génération suivante les fréquences géniques demeurent inchangées et que les fréquences génotypiques deviennent:

$$f(RR) = p^2$$

$$f(BB) = q^2$$

$$f(RB) = 2pq$$

Dans le cas d'une population soumise à l'équilibre de Hardy-Weinberg les fréquences sont comme suit :

$$f(RR) = p^2 = 0,25,$$

$$f(BB) = q^2 = 0,5,$$

$$f(RB) = 2pq = 0,25.$$

La somme des pourcentages des gamètes R et B est égale à 100% et en terme de fréquence :

$$f(RR) + f(RB) + f(BB) = 1 \quad \text{c.à.d. que} \quad p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

La loi de Hardy-Weinberg permet de :

- Calculer la fréquence d'un allèle récessif ;
- Montrer que la variabilité génétique présente dans une grande population reste inchangée tant que cette dernière ne subit pas de « contraintes » ;
- Définir une population génétiquement stable, qui constitue une sorte d'étalon à partir duquel on peut évaluer les effets de perturbations diverses sur la constitution génétique d'une population.

### **2.2.1.2. Facteurs de changement génétique dans une population**

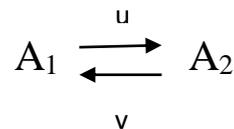
Une population est rarement stable génétiquement. La plupart du temps sa constitution génétique varie. Les causes majeures possibles de cette variation (par rapport à l'équilibre de

Hardy- Weinberg) sont la mutation, la sélection, la migration, le mode de reproduction et la taille de la population (dérivé génique et consanguinité).

### 2.2.1.2.1. La mutation

On appelle mutation toute altération héréditaire de la séquence des bases de l'ADN. Bien que, certaines mutations n'aient lieu qu'une fois, la plupart de celle qui s'établissent dans la population sont dites récurrente. Elles apparaissent spontanément avec une fréquence que l'on appelle le taux de mutation et qui est généralement compris entre  $10^{-4}$  et  $10^{-8}$ .

Pour mettre en évidence l'effet d'une mutation récurrente sur la constitution génétique d'une grande population, nous utilisons ce modèle simple :



Où  $u$  est le taux de mutation de  $A_1$  vers  $A_2$  et  $v$  est celui de  $A_2$  vers  $A_1$ , les deux allèles possibles pour le gène  $A$ .

Donc si  $p_0$  est la fréquence de l'allèle  $A_1$  dans la population avant toute mutation, sa fréquence après mutation  $p_1$  devient :

$$p_1 = p_0 - up_0 + vq_0$$

Où  $q_0 = f(A_2)$  avant toute mutation.

On remarque que selon le signe  $-up_0 + vq_0$ , la mutation augmente ou diminue la fréquence allélique de  $A_1$   $f(A_1)$ .

La population atteint un état d'équilibre stable avec la fréquence  $p_e = v / (u+v)$  pour l'allèle  $A_1$  et  $q_e = u / (u+v)$  pour l'allèle  $A_2$

Exemple : si  $u = 4 \cdot 10^{-5}$  et  $v = 10^{-5}$

$$p_e = 0,20$$

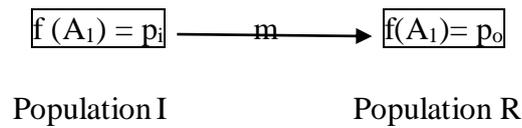
$$q_e = 0,80$$

$$\text{Ainsi } -up_e + vq_e = 0$$

Les changements par mutation sont lents, mais demeurent la seule source de variabilité intra-espèce et que les améliorateurs ont essayés de palier la lenteur de ses effets en augmentant artificiellement, généralement par irradiation, le taux naturel de mutation.

### 2.2.1.2.2. La migration

La migration, c'est le transfert de reproducteurs d'une population à une autre. Considérons le modèle théorique suivant :



$m$  : taux de migration

Après migration des deux sexes de I vers R, avec le taux  $m$ , la fréquence de  $A_1$  dans R devient :

$$P_1 = p_o + m(p_i - p_o)$$

Car on peut visualiser R après migration comme formée de deux groupes, celui constitué d'individus provenant de I, et donc avec  $f(A_1) = p_i$  et celui constitué des individus de la population R, avec  $f(A_1) = p_o$ .

Ainsi, avec  $p_i = 1$  et  $p_o = 0$  et si la population receveuse R voit 30% de ses effectifs males et femelles provenir de I, on aura :

$$P_1 = 0 + 0,30(1-0) = 0,30$$

Si la migration ne concerne que les males, par ex, le taux de migration globale pour les deux sexes sera alors de moitié :

$$P_1 = 0 + \frac{1}{2}(0,30)(1-0) = 0,15$$

La migration change la fréquence génique dans la population receveuse. Egalement, il est clair que si l'on répète la migration de I vers R à chaque génération, la population R deviendra finalement génétiquement identique à I.

Le tableau qui suit montre la rapidité avec laquelle la migration change la constitution génétique. On a dans cet exemple  $p_i=1$ ,  $p_o=0$  et trois taux de migration 0,5 ; 0,1 et 0,01.

Tableau 5 : changement de la constitution génétique par migration.

f(A <sub>1</sub> ) dans la population receveuse R	Taux de migration m		
	0,5	0,1	0,01
p <sub>0</sub> (génération 0)	0,00	0,00	0,00
p <sub>1</sub>	0,50	0,10	0,01
p <sub>2</sub>	0,75	0,19	0,02
p <sub>3</sub>	0,87	0,27	0,03
p <sub>4</sub>	0,93	0,34	0,04
p <sub>5</sub>	0,97	0,41	0,05
p <sub>10</sub>	1,00	0,65	0,10
p <sub>20</sub>	1,00	0,88	0,18
p <sub>50</sub>	1,00	1,00	0,40
p <sub>100</sub> (génération 100)	1,00	1,00	0,63

Même à un taux faible, la migration a un impact génétique très rapidement visible dans la population receveuse. La migration va donc constituer un outil essentiel de l'amélioration des végétaux. Le taux de migration est un paramètre laissé au choix de l'améliorateur qui en décide selon ses objectifs et selon les possibilités pratiques de migration.

Si, par exemple, on réalise une migration avec un taux  $m=0,5$ , après 7 générations la population receveuse sera génétiquement identique à la population originale. C'est le **croisement d'absorption**. Par contre, si on veut seulement augmenter le potentiel d'une variété pour un caractère donné, il suffira d'augmenter d'effectuer une migration limitée (par exemple :  $m=0,1$  pour quelque génération. On aura ainsi effectué un **croisement d'amélioration**.

### 2.2.1.2.3. La sélection

La sélection est la force qui provoque la contribution différente et non aléatoire de chaque génotype à la génération qui suit. La sélection favorise donc un ou des génotypes qui laissent, alors, relativement aux autres plus de descendance. La sélection peut être naturelle, hors du contrôle direct de l'homme, ou artificielle, imposée par l'améliorateur ou l'agriculteur dans un but d'amélioration génétique.

On étudie les effets de la sélection en suivant les fréquences génotypiques et géniques tout au long du cycle suivant :



Chaque génotype est affecté d'un coefficient, la valeur sélective ( $w$ ), qui est en quelque sorte la proportion relative des individus de ce génotype qui laisseront une descendance. Pour le meilleur génotype  $w = 1$ , et à l'autre extrême, pour un gène létal,  $w = 0$ . Plusieurs génotypes peuvent avoir la même valeur sélective. Si tous ont la même, c'est que le caractère correspondant n'est pas

affecté par la sélection. On exprime aussi la valeur sélective sous la forme  $w = 1-s$ , où  $s$  est le coefficient de sélection contre le génotype en question.

Tableau 6 : effet général de la sélection sur les fréquences génotypiques

Génotype	RR	RB	BB
Fréquence avant sélection	$p^2$	$2pq$	$q^2$
Valeur sélective	$w_1 = 1 - s_1$	$w_2 = 1 - s_2$	$w_3 = 1 - s_3$
Fréquence après sélection	$p^2 w_1$	$2pq w_2$	$q^2 w_3$
mais, somme des fréquences = $p^2 w_1 + 2pq w_2 + q^2 w_3 = W < 1$			valeur sélective moyenne
Fréquence normalisée après sélection	$p^2 \frac{w_1}{W}$	$2pq \frac{w_2}{W}$	$q^2 \frac{w_3}{W}$
et donc $f(R)$ est passé de $p$ à $(p^2 w_1 + pq w_2)/W = p_s$			
Fréquence à la génération suivante	$p_s^2$	$2p_s q_s$	$q_s^2$

Le tableau 6 montre les diverses étapes du calcul des effets de la sélection sur un caractère déterminé par un gène avec deux allèles. Le processus peut être répété génération après génération. La quantité  $W$  est la performance moyenne de la population pour le critère d'après lequel les génotypes sont classés (ici : leur valeur sélective). On peut s'attendre, et c'est bien le cas, à ce que  $W$  augmente à mesure que le processus de sélection progresse : l'effet ultime de la sélection, c'est de maximiser  $W$ , la valeur sélective moyenne.

#### 2.2.1.2.4. Le mode de reproduction

Pour montrer les effets des deux modes de reproduction (allogamie et autogamie), nous prenons l'exemple d'une grande population, constituée des 3 génotypes RR, RB et BB avec les fréquences 0,25, 0,50 et 0,25.

L'allogamie pratiquée dans une grande population, engendre l'augmentation de l'hétérozygotie en oscillant jusqu'à une certaine limite (2/3 dans notre exemple), mais les fréquences alléliques ne changent pas (tableau 7).

Tableau 7 : effet de l'allogamie sur les fréquences au cours des générations

Génération	Génotype			f(R)
	RR	RB	BB	
0	1/4	1/2	1/4	$\sqrt{1/4} = 1/2$
1	1/8	3/4	1/8	$1/8 + (1/2 \times 3/4) = 1/2$
2	3/16	5/8	3/16	1/2
3	5/32	11/16	5/32	1/2
4	11/64	21/32	11/64	1/2
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
$\infty$	1/6	2/3	1/6	$1/6 + (1/2 \times 2/3) = 1/2$

L'autogamie, pratiquée dans une grande population, ne change pas aussi les fréquences alléliques mais provoque l'augmentation continue de l'homozygotie, pour aboutir finalement à la disparition complète des hétérozygotes (tableau 8).

Tableau 8 : effet de l'autogamie sur les fréquences au cours des générations

Génération	Génotype			f(R)
	RR	RB	BB	
0	1/4	1/2	1/4	$\sqrt{1/4} = 1/2$
1	3/8	1/4	3/8	$3/8 + (1/2 \times 1/4) = 1/2$
2	7/16	1/8	7/16	1/2
3	15/32	1/16	15/32	1/2
4	31/64	1/32	31/64	1/2
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
$\infty$	1/2	0	1/2	$1/2 + (1/2 (0)) = 1/2$

On peut conclure, que changer le mode de reproduction (par croisements dirigés et contrôlés) ne change pas les fréquences géniques mais modifie les fréquences génotypiques. Si l'on a pour but d'augmenter la proportion des hétérozygotes dans la population, l'allogamie pourra être utilisée. Mais ce système sera généralement moins efficace que la migration ; car il n'apporte qu'une

augmentation limitée de l'hétérozygotie. Par contre, l'autogamie, s'accompagne d'une augmentation continue des homozygotes et peut être employée si l'on veut diminuer l'hétérozygotie.

#### **2.2.1.2.5. La taille de la population : dérivé génique et consanguinité**

La taille de la population, c'est l'effectif des reproducteurs. Lorsque la taille de la population n'est pas infinie, un nombre limité de gamètes, tirés au hasard, est échantillonné pour constituer la nouvelle génération. A cause de cet échantillonnage, la fréquence allélique ne se maintient pas exactement à chaque génération. Elle va ainsi fluctuer avec une augmentation de l'homozygotie d'une génération à l'autre sans direction prévisible, c'est le phénomène de dérivé génique.

Dans une population de petite taille, même si les croisements se font au hasard, on apparie nécessairement des individus apparentés qui se ressemblent génétiquement. Des effectifs limités entraînent donc automatiquement de la consanguinité.

On mesure le degré de consanguinité qui existe dans une petite population, par le coefficient de consanguinité  $F$ .

Dans le cas d'une population idéalisée de taille  $N$ , on montre qu'à la génération  $t$ , la consanguinité  $F_t$  qui s'écrit :

$$F_t = \frac{1}{2} N + (1 - \frac{1}{2} N) F_{t-1}$$

#### **2.2.2. Hérité quantitative et amélioration des plantes**

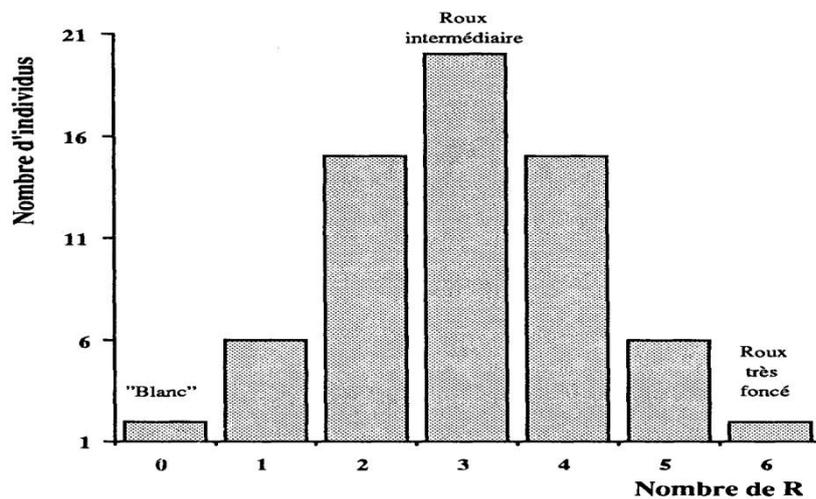
Les caractères mendéliens à l'hérité qualitative peuvent être classés en phénotypes bien distincts, qui ne sont pas ou peu influencés par l'environnement. Généralement, les caractères à l'hérité qualitative sont contrôlés par un nombre limité de gènes. A l'opposé, un certain nombre de caractères à valeur agronomique présentent une variabilité ne pouvant pas être classés en phénotypes distincts (il existe une gamme continue de phénotypes avec 2 extrêmes et les cas intermédiaires) exemple : le rendement.

Les caractères quantitatifs sont généralement contrôlés par un nombre important de gènes à effets cumulatifs dont on ne peut pas déceler les effets individuels. De plus, une grande partie de la variabilité observée pour la plupart de ces caractères est due à des effets de l'environnement.

##### **- Exemple de l'hérité quantitative**

Nilson-EHLE, en 1910, a travaillé sur l'hérédité de la couleur de grains de blé. Il a croisé une souche de blé à graines de couleur roux très foncé avec une souche à graines blanches.

La F1 avait des graines de couleur roux intermédiaire. Après autofécondation de la F1, la F2 avait des graines de couleurs variant du roux très foncé jusqu'au blanc en passant par toutes les couleurs intermédiaires (roux foncé, roux intermédiaire, roux clair et roux très clair). Les proportions des graines à couleur roux foncé et les graines blanches étaient de 1/64 chacune. Nilson-EHLE interpréta ces données comme étant le résultat d'une ségrégation des 3 couples d'allèles à effet individuels et cumulatifs (le lien entre l'hérédité quantitative et qualitative) ; il a nommé ces gènes R1, R2, R3 avec le R1R1 R2R2 R3R3 présentant la couleur roux très foncé et le parent r1r1 r2r2 r3r3 présentant la couleur blanche. Chacun des allèles « actifs » R1, R2, R3 contribue à la couleur rousse de la graine (hérédité quantitative avec trois gènes indépendants). La figure 8 représente la distribution de fréquences pour la F2 résultant de ce croisement.



**Figure 8 :** Distribution des fréquences de la F2 dans le cas de l'hérédité de la couleur du grain de blé (Zahour, 1992)

### 2.2.2.1. Ségrégation transgressive

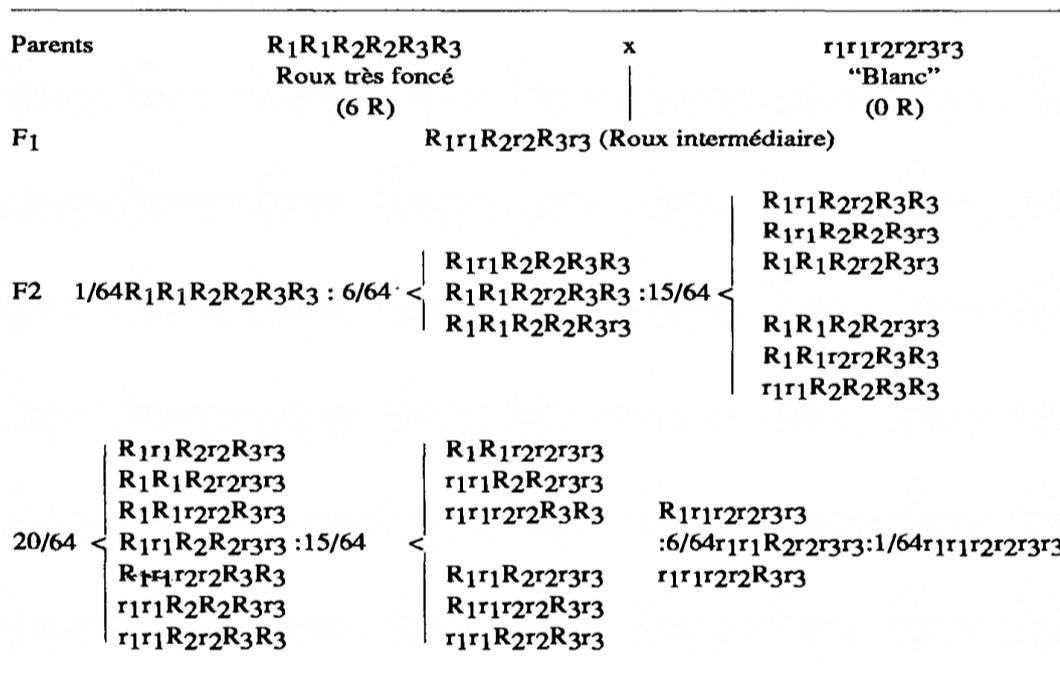
En croisant deux individus, un de couleur roux clair et l'autre de couleur roux foncé par exemple, on obtient une F1 de couleur roux intermédiaire :



En autofécondant la F1 (tableau 9), d'autres phénotypes, en dehors de l'intervalle des parents, sont créés. Ces phénotypes de couleur plus foncée ou plus claire que celle des parents sont le résultat d'une combinaison, dans certains individus, d'allèles favorables ou d'allèles non favorables pour la couleur rousse. C'est le résultat d'une ségrégation transgressive qui est généralement exploitée

par les sélectionneurs pour la création de variétés supérieures à partir de croisements de variétés à valeurs intermédiaires.

Tableau 9 : illustration d'un cas d'hérédité quantitative avec trois gènes indépendants (Zahour, 1992)

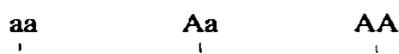


## 2.2.2.2. Modes d'action des gènes

### 2.2.2.2.1. Interaction intra-locus

#### a. Additivité

L'additivité est obtenue lorsque l'hétérozygote (Aa) présente une valeur phénotypique qui coïncide avec la valeur phénotypique moyenne des 2 homozygotes (AA et aa).



#### b. Dominance :

- Dominance complète : dans ce cas, la valeur de l'hétérozygote (Aa) est confondue avec celle de l'un des homozygotes (AA par exemple)



- Dominance partielle : dans ce cas, la valeur de l'hétérozygote (Aa) se situe quelque part entre la valeur moyenne des deux homozygotes et celle de l'un d'entre eux.



- Superdominance : la valeur de l'hétérozygote (Aa) est supérieure à celle de l'homozygote dominant.



La représentation paramétrique suivante illustre les différents modes d'action des gènes dans le cas d'une interaction intra-locus :

Génotypes	Valeurs
AA	$\alpha + 2 \mu$
Aa	$\alpha + \mu + \beta \mu$
aa	$\alpha$

A est la valeur de base correspondant, ici, à l'homozygote aa. La substitution de a par A dans Aa ajoute une valeur  $\mu + \beta \mu$  à la valeur de base  $\alpha$  et la substitution des deux a dans aa par deux A ajoute une valeur  $2 \mu$ . Tout dépendra de la valeur de  $\beta$ , niveau de dominance :

1.  $\beta = 0$  : additivité puisque la valeur de Aa =  $\alpha + \mu + 0 \mu = \alpha + \mu = \frac{1}{2} (\alpha + \alpha + 2\mu)$   
 $= \frac{1}{2} (\text{valeur de aa} + \text{valeur de AA})$
2.  $\beta = 1$  : dominance complète puisque la valeur de Aa =  $\alpha + 2 \mu = \text{valeur de AA}$ .
3.  $0 < \beta < 1$  : dominance partielle puisque la valeur de Aa est comprise entre la moyenne de aa et AA ( $\alpha + \mu$ ) et la valeur de AA ( $\alpha + 2 \mu$ ).
4.  $\beta > 1$  : superdominance, puisque la valeur de Aa ( $\alpha + \mu + \beta \mu$ ) est supérieure à celle de AA ( $\alpha + 2 \mu$ ).

#### 2.2.2.2.2. Interaction inter-locus

##### a. Epistasie

Epistasie est une forme d'interaction entre deux ou plusieurs gènes non alléliques. Différentes formes d'épistasie peuvent être rencontrées. Quand il ya des phénomènes d'épistasie entre deux

loci, on obtient toujours moins de quatre phénotypes parmi la descendance en F2 d'un croisement bifactoriel. L'épistasie est habituellement responsable de six types de proportions F2 ; pour trois d'entre elles, on a trois phénotypes ; pour les trois autres, on en a seulement deux.

- 1) Epistasie dominante (ratio phénotypique 12 :3 :1) : dans ce cas, il suffit d'un allèle dominant dans un locus, par exemple l'allèle A, pour l'expression d'un phénotype donné quelque soit l'allèle présent dans un autre locus (B). on dit que le locus A est épistatique sur le locus B.
- 2) Epistasie récessive (ratio phénotypique 9 :3 :4) : dans ce cas, le génotype récessif d'un locus, par exemple aa, empêche l'expression des allèles d'un autre locus B. Le locus A exerce une épistasie récessive sur le locus B. les allèles du locus hypostatique B ne peuvent s'exprimer qu'en présence de l'allèle dominant A.
- 3) Deux gènes à effets cumulatifs (ratio phénotypique 9 :6 :1) : le phénotype dépend du nombre de loci ayant un ou deux allèles dominants.
- 4) Interaction entre un gène dominant et un gène récessif s'exprimant par le même phénotype (ratio phénotypique 13 :3): Dans ce type d'épistasie, on observe seulement deux phénotypes dans F2. Cela se produit quand le phénotype est obtenu soit par la présence d'un génotype dominant au niveau d'un locus (A- par exemple), soit par celle du génotype récessif au niveau d'un autre locus (bb).
- 5) Deux gènes dominants sans effets cumulatifs (ratio phénotypique 15 :1): les allèles dominants au niveau de chacun des deux loci s'expriment par le même phénotype sans effets cumulatifs.
- 6) Deux gènes récessifs se traduisant par le même phénotype (9 :7): les génotypes homozygotes récessifs au niveau des loci s'expriment par le même phénotype. La présence des allèles dominants au niveau des deux loci donne un autre phénotype.

**Tableau 9** : les diverses proportions épistatiques

Génotypes	A-B-	A-bb	aaB-	aabb
Proportion classique	9	3	3	1
<b>Epistasie dominante</b>	12		3	1
<b>Epistasie récessive</b>	9	3	4	
<b>2 gènes à effet cumulatif</b>	9	6		1
<b>1 gène dominant, 1 gène récessif</b>	13		3	/
<b>2 gènes dominants</b>	15			1

2 gènes récessifs	9	7
-------------------	---	---

### 2.2.2.2.3 Autres modes d'action des gènes

#### a. Pléiotropie

Parfois, un gène peut avoir un effet sur deux caractères distincts ou plus. Toutes les expressions phénotypiques multiples d'un seul gène sont appelées effets pléiotropiques. Un allèle récessif obtenu par mutation chez le pois chiche, par exemple, contrôle en même temps la taille et la longueur des feuilles, la hauteur de la plante et les nombres de branches, de gousses et de graines.

#### b. Létalité

Certains allèles se manifestent par la mort de l'individu qui les porte avant sa maturité. Appelés allèles létaux, ils peuvent apparaître par mutation. Si l'allèle est dominant (c.à.d. capable de provoquer la mort de l'individu à l'état homozygote ou hétérozygote), il sera éliminé de la population dès qu'il survient. Un allèle léthal récessif ne provoque la mort que des individus homozygotes pour cet allèle. Exemple : le gène ( $C^G$ ) contrôlant la couleur des feuilles de soja. Le génotype  $C^G C^G$  donne des feuilles vertes,  $C^G C^Y$  donne aux feuilles une couleur vert pâle et  $C^Y C^Y$  donne des feuilles jaunes, tellement déficientes en chlorophylle que les plantes ne parviennent pas à maturité.

#### c. Pénétrance et expressivité

Dans certains cas des génotypes identiques ne se traduisent pas par le même phénotype même si l'environnement est uniforme. La capacité d'un gène ou d'un groupe de gènes à être exprimé au niveau du phénotype est appelée pénétrance. Un exemple est donné par la génétique de la résistance de la tomate à la maladie de la fusariose. Deux variétés homozygotes pour l'allèle I de résistance (possédant le même génotype II) ont produit des nombres différents de plantules sensibles quand elles étaient exposées au même niveau de la maladie. Ceci veut dire que la résistance à cette maladie n'a pas 100% de pénétrance et que celle-ci est différente d'une variété à l'autre. Les mécanismes à l'origine des pénétrances incomplètes ne sont pas connus. L'interaction des gènes avec l'environnement joue probablement un rôle important.

Un caractère même pénétrant, peut s'exprimer de façons variables. Le degré d'expression est appelé expressivité. Dans le système de la résistance de la tomate à la fusariose, des variations du degré de sensibilité des plantes sensibles reflètent des différences dans l'expressivité du gène.

### 2.2.2.3. Inbreeding (consanguinité) et hétérosis (vigueur hybride)

#### 2.2.2.3.1. Inbreeding

Dans une population hétérozygote, l'inbreeding se traduit par une augmentation de la fréquence des homozygotes. D'ailleurs, l'inbreeding peut être défini par l'une des différentes formes de croisements permettant l'augmentation du pourcentage des homozygotes dans une population hétérozygote. L'autofécondation est la forme la plus poussée d'inbreeding dans la mesure où elle permet d'atteindre rapidement l'homozygotie totale.

Après chaque autofécondation, l'hétérozygotie est réduite de moitié. Le pourcentage des individus homozygotes pour un locus après  $m$  générations d'autofécondation d'un individu hétérozygote pour ce locus est donné par  $(2^m - 1)/2^m$ . Pour  $n$  loci, ce pourcentage est de  $[(2^m - 1)/2^m]^n$ . D'autres formes d'inbreeding peuvent inclure le croisement entre plein-frères (FS, de l'anglais full-sibs), demi frères (HS, de l'anglais half-sibs) ou entre individus proches par parenté.

Parallèlement à l'augmentation de l'homozygotie dans une population, on assiste à une augmentation du degré d'uniformité entre les individus provenant d'un même parent. L'inbreeding se traduit également par une perte de vigueur (diminution de la hauteur, du poids total, de la production du grain, de la résistance aux maladies, etc.). Cette perte de vigueur est appelée « dépression de consanguinité ». Ce phénomène est surtout marqué chez les plantes allogames (sauf pour quelques cas tels que la citrouille, le concombre, la courge, le pastèque et le ricin). Pour les plantes autogames telles que le blé, l'orge, le riz, le soja et la tomate, l'effet d'inbreeding n'est pas apparent et ces plantes peuvent être maintenues à l'état homozygote sans perte de vigueur.

#### 2.2.2.3.2. Hétérosis

L'hétérosis est un phénomène qui se manifeste en cas d'hybridations intra-spécifique ou inter-spécifique. Il s'observe en comparant la valeur phénotypique moyenne des descendants issus de l'hybridation, aux valeurs des populations parentales. Historiquement, c'est le biologiste allemand Koelreuter (1733-1806) qui le premier mit expérimentalement en évidence le phénomène de « vigueur hybride » : avec différentes espèces du genre *Nicotiana* (tabac).

Koelreuter a remarqué que pour certains caractères, la moyenne phénotypique des hybrides était supérieure à chacune des deux moyennes parentales. Le terme d'hétérosis a été introduit par les sélectionneurs de maïs pour désigner la supériorité des hybrides par rapport à la meilleure des deux populations parentales. Ainsi, l'hétérosis est souvent mesurée comme la différence entre la moyenne des hybrides et la moyenne de la meilleure population parentale : on parle d'hétérosis «utile» ou d'hétérosis «du point de vue du sélectionneur».

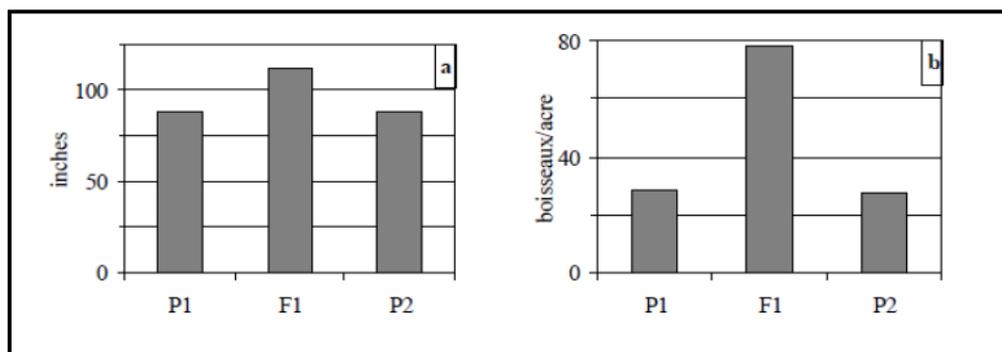
Toutefois, l'hétérosis est également souvent mesurée comme la différence entre la valeur moyenne des hybrides et la moyenne des deux populations parentales : on parle alors d'hétérosis « du point de vue du généticien » (Verrier et al 2011).

Au sens strict, l'hétérosis désigne la supériorité de la valeur moyenne des hybrides par rapport à celle de la meilleure population parentale.

Sur le plan pratique, la production d'hybrides, intra-spécifiques ou inter-spécifiques, n'est justifiée que si les individus hybrides présentent, pour un caractère synthétique d'utilité économique, un avantage moyen par rapport aux individus de chacune des lignées parentales (d'où l'expression « hétérosis utile »).

Des hybrides intra-spécifiques F1 (hybrides simples) sont comparés aux deux populations parentales qui ont été utilisées pour les produire. Dans l'expérience sur le maïs (fig 9. a-b), les populations parentales sont des lignées pures (totalement consanguines).

Pour les deux de plante et rendement en grain, il y a hétérosis au sens strict. On remarque cependant qu'en valeur relative, la supériorité moyenne des hybrides F1 varie selon le caractère auquel on s'intéresse : l'hétérosis au sens strict (exprimé en pourcentage du meilleur parent) est de + 27 % pour la hauteur et de + 179 % pour le rendement.



**Figure 9.** Exemples d'effet d'hétérosis dans le cadre d'hybridations intra-spécifiques .

(Verrier et al 2011).

(a) : Hauteur de la plante entière chez le maïs (inches). P1 et P2 = lignées parentales (lignées pures). F1 = P1 x P2.

Source : Jones, 1918.

(b) : Rendement en grain chez le maïs [nous sommes aux USA et le rendement est mesuré en boisseaux/acre ( $\approx 0,7$

qtx / ha)]. Même légende qu'en a. Source : Jones, 1918.

L'hétérosis dépend du caractère observé et des populations parentales utilisées en général, il est d'autant plus fort que ces dernières sont distantes sur le plan génétique et particulièrement élevé si elles sont consanguines.

D'autres part des résultats expérimentaux montrent que l'hétérosis peut également dépendre du milieu dans lequel on se trouve. En effet, l'hétérosis est assez généralement plus fort lorsque les

conditions de milieu deviennent plus rigoureuses. Il s'agit d'une interaction génotype x milieu, que l'on interprète comme résultant d'une meilleure stabilité (homéostasie) des hybrides vis-à-vis des aléas du milieu. Cette meilleure stabilité constitue l'un des avantages des variétés hybrides par rapport aux lignées pures chez certaines espèces de plantes cultivées naturellement autogames, comme la tomate.

### **2.2.3. Origine de la variabilité**

Dans une population, toutes les plantes ne sont pas identiques sur le plan phénotypique. Elles peuvent être différentes par la hauteur, la date d'épiaison, le poids, le nombre d'épis, etc. On dit que la population est variable. Cette variabilité a deux origines : une environnementale et une héréditaire ou génétique.

#### **2.2.3.1. Variabilité due à l'environnement**

Deux plantules d'orge issues de deux graines de grosseurs différentes se développent différemment lors de la levée car les quantités de réserves contenues dans l'albumen ne sont pas identiques. L'embryon de la graine la plus grosse bénéficiera d'une réserve plus riche que celui de la graine la plus petite. Une variété d'orge, très productive dans un sol fertile, ne le sera probablement pas dans un sol très peu fertile. Ces exemples montrent que l'environnement peut contribuer à la variabilité observée dans une population végétale. Tous les facteurs autres que génétiques constituent l'environnement. La température, l'eau, les insectes, les agents pathogènes, la fertilisation, la lumière, la vitesse et la direction du vent, etc...font tous partie de l'environnement dont les effets peuvent être évalués sur une population génétiquement uniforme. La variation environnementale n'est pas transmise à la génération suivante et, par conséquent, ne peut être isolée par sélection.

#### **2.2.3.2. Variabilité génétique**

La variabilité génétique résulte du fait que des individus différents possèdent des génotypes différents. Une population constituée par des génotypes AA, Aa et aa est génétiquement variable. Le croisement entre deux parents P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub>, de génotypes AA et aa respectivement, donne une population F<sub>1</sub> constituée de plantes ayant toutes le même génotype, Aa. Par autofécondation des F<sub>1</sub>, la population F<sub>2</sub> sera constituée de  $\frac{1}{4}$  AA,  $\frac{1}{2}$  Aa et  $\frac{1}{4}$  aa. Toutes les plantes P<sub>1</sub> sont génétiquement identiques entre elles (AA) ainsi que toutes les plantes P<sub>2</sub> (aa) et toutes les plantes F<sub>1</sub> (Aa). Par contre la population F<sub>2</sub> est génétiquement variable (AA,Aa,aa). Les parents sont homozygotes et homogènes, la population F<sub>1</sub> hétérozygotes et homogène et la population F<sub>2</sub> est constituée d'individus homozygotes et d'individus hétérozygotes et, par conséquent, hétérogène. Toute la variabilité observée entre les individus de P<sub>1</sub>, de P<sub>2</sub> ou de F<sub>1</sub> est due à l'environnement.

Par contre, celle observée entre les individus de la population F2 est constituée d'une variabilité en partie d'origine génétique et en partie d'origine environnementale.

## 2.2.4. Mesure de la variabilité

### 2.2.4.1. Paramètre statistique d'une population

Généralement, la distribution de fréquences des caractères quantitatifs donne une courbe normale ou courbe de Gauss (Fig. 10). Une courbe normale est définie par sa moyenne et son écart type. Plus l'écart type est grand plus la courbe est aplatie et plus la population est variable.

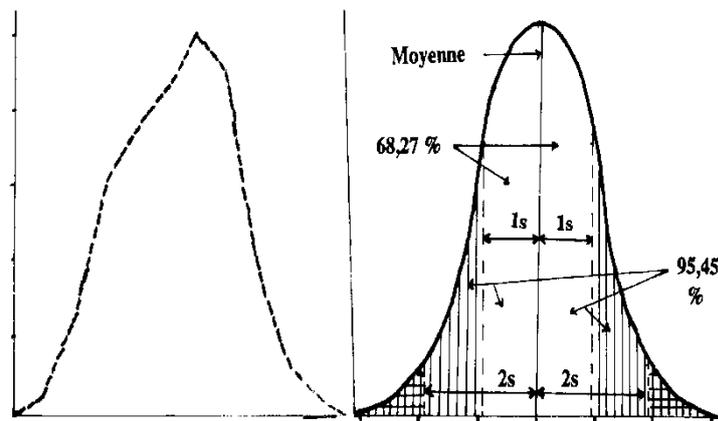


Figure 10 : Distribution d'une population pour un caractère à hérédité quantitative. À gauche, courbe tracée à partir des distributions de fréquences et à droite, courbe reconstituée à partir des paramètres statistiques de la population.

La valeur moyenne d'une population est la somme des valeurs de tous les individus de celle-ci divisée par le nombre total d'individus. Elle est donnée par la formule :

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

$x_i$  représente la valeur de l'individu  $i$  dans la population et  $n$  le nombre total d'individus.

Dans le cas où la moyenne est obtenue à partir d'une distribution de fréquences, elle est donnée par la formule :

$$\bar{x} = \frac{\sum n_i x_i}{n}$$

où  $n_i x_i$  représente la valeur de la catégorie  $i$  multipliée par le nombre d'individus dans cette catégorie ( $n_i$ ) et  $n$  le nombre total d'individus dans la population.

La fiabilité de la moyenne dépend de trois facteurs :

- Le nombre d'individus en cause (taille de la population) ; plus le nombre de mesure est grand, plus la moyenne est fiable ;

- Une moyenne basée sur un échantillon (cas où la population est trop large) sera plus fiable si la population est uniforme ;
- La moyenne est plus fiable si les mesures sont prises sur des individus qui représentent réellement tous les types de la population (qualité de l'échantillon).

L'écart type (ou déviation standard) est une mesure de la variabilité présente dans une population. Plus la déviation pour la population est grande, plus la variabilité est forte dans cette population. L'écart type est donné par la formule :

$$s = \sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 / (n - 1)}$$

La variance d'une population (V) est le carré de l'écart type,  $s^2$  :

$$V = \sum (x_i - \bar{x})^2 / (n - 1)$$

Les variances sont souvent utilisées dans la description des populations biologiques.

L'intervalle de confiance de la moyenne est également utilisé pour indiquer les limites de fluctuations de la véritable moyenne. Il est déterminé par l'erreur probable de la moyenne. Plus cette erreur est minime, plus la moyenne est fiable. Cette erreur est donnée par la formule :

$$s_x = s/n$$

le coefficient de variation ( ou coefficient de variabilité) exprime l'écart type en pourcentage de la moyenne comme suit :

$$CV = 100 s/x$$

Ce coefficient est utilisé dans la comparaison des variations de différentes mesures. Les degrés de variations de la hauteur du maïs et de l'orge dans des parcelles adjacentes, par exemple, peuvent être comparés à l'aide des CV obtenus pour les deux espèces.

#### **2.2.4.2. Héritabilité**

L'héritabilité est le degré de transmission de la variabilité d'un caractère quantitatif des ascendants aux descendants, symbolisée par  $h^2$ .

$$h^2 = \text{variance génétique} / \text{variance phénotypique}$$

Comme le phénotype d'un individu résulte à la fois d'un certain état de gènes (génotype), des conditions du milieu dans lequel cet individu se développe et de l'interaction du génotype avec le milieu :

$$P = G + E + G \times E$$

Où P est la valeur phénotypique, G est la valeur génotypique, E la part due aux effets de l'environnement et G x E exprime la part du phénotype due à l'interaction entre le génotype et l'environnement. Cette interaction a des conséquences très importantes en amélioration des plantes, mais à ce niveau on supposera que les expérimentations sont conduites de telle sorte que G x E soit négligeable. Ainsi :

$$P = G + E$$

A partir de cette équation, on peut calculer la variance comme suit :

$$VP = VG + VE$$

$$VG = VP - VE$$

On peut donc, exprimer l'héritabilité comme suit :

$$h^2 = (VP - VE) / VP \quad \text{ou} \quad h^2 = VG / (VG + VE)$$

Si on veut exprimer l'héritabilité en %, on multiplie la valeur obtenue par 100. Il est évident que l'héritabilité est comprise entre 0 et 1 (0 et 100%). Si  $VG = 0$ ,  $h^2 = 0$ , si  $VE = 0$ ,  $h^2 = 1$ .

La variance phénotypique (VP) étant décomposée en variance génotypique (VG) et environnementale (VE), on peut décomposer davantage VG en variance additive (VA), en variance due à la dominance (VD) et en variance due à l'interaction épistatique (VI). On aura :

$$VG = VA + VD + VI$$

A ce niveau nous supposons que VI est négligeable, on aura donc :

$$VG = VA + VD$$

L'héritabilité au sens large peut être estimée comme suit :

$$h^2_{sl} = (VA + VD) / (VG + VE)$$

Cette héritabilité au sens large ( $h^2_{sl}$ ) fait intervenir les variances d'additivité et de dominance.

La part de la dominance peut diminuer avec des générations d'autofécondation et, par conséquent, si la dominance est importante, on aura une surestimation de l'héritabilité si elle est calculée à partir des données des premières générations (F2, F3). On considère alors une autre forme d'héritabilité, appelée héritabilité au sens strict ou au sens étroit ( $h^2_{se}$ ) qui est :

$$h^2_{se} = VA / (VG + VE)$$

Il est évident que  $h^2_{se}$  est inférieure ou à la limite égale à  $h^2_{sl}$ .

### - Héritabilité réalisée

L'héritabilité réalisée ( $h^2_r$ ) est estimée à partir du gain réalisé lors du processus de sélection. Supposons que l'on ait une population F2 distribuée normalement avec une moyenne  $P_0$  et un nombre d'individus égal à N.

Si à partir de cette population de taille N, on sélectionne un nombre n d'individus, de moyenne  $P_s$  (fig. 11), la différence  $P_s - P_0 = S$  est appelée différentielle de sélection. Le rapport  $n/N$  est appelé pourcentage de sélection ou intensité de sélection. Si la population F3 issue des individus sélectionnés a une moyenne  $P$ , la différence  $P - P_0 = G$  est appelée gain dû à la sélection. Il est évident que G sera inférieur ou égale à S. Le rapport  $G/S$  est appelé héritabilité réalisée.

$$h^2_r = G/S$$

Si  $h^2_r = 0$ , G est égale à zéro et toute la variabilité observée dans la population est d'origine environnementale. Par contre si  $h^2_r = 0,5$  (ou 50%), la moitié de la différentielle de sélection sera gagnée par la sélection.

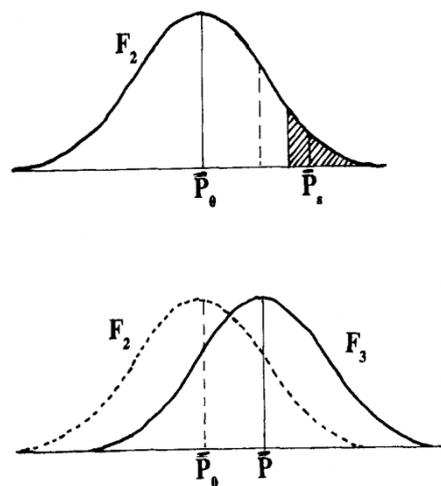


Figure 11 : Distribution de la F2 et de la F3 obtenu à partir d'individus sélectionnés à la F2 (fraction hachurée) (Zahour, 1992).

### **3.1. Introduction**

La dépression de consanguinité est très peu marquée chez les plantes autogames et, de ce fait, des lignées homozygotes peuvent être utilisées comme variétés agricoles sans craindre la perte de vigueur généralement observée chez les plantes allogames. La plupart des variétés des plantes autogames actuellement cultivées sont des lignées pures ou des mélanges de lignées pures.

**Une lignée pure** est définie comme étant la descendance par autofécondation d'une plante autogame homozygote. Toute variabilité observée à l'intérieur d'une lignée pure est d'origine environnementale.

Une fois une lignée pure établie, la sélection à l'intérieur de celle-ci n'est plus efficace.

### **3.2. Méthode de sélection**

#### **3.2. 1. Sélection dans des populations hétérogènes**

##### **3.2. 1.1 Sélection massale**

Parmi les méthodes de sélection les plus anciennes, la sélection massale est probablement à la base de la domestication de plusieurs espèces végétales. Elle est simple et très peu coûteuse. Il suffit de choisir les plantes phénotypiquement supérieures et identiques, et de mélanger la semence. Cette dernière est alors semée en vrac.

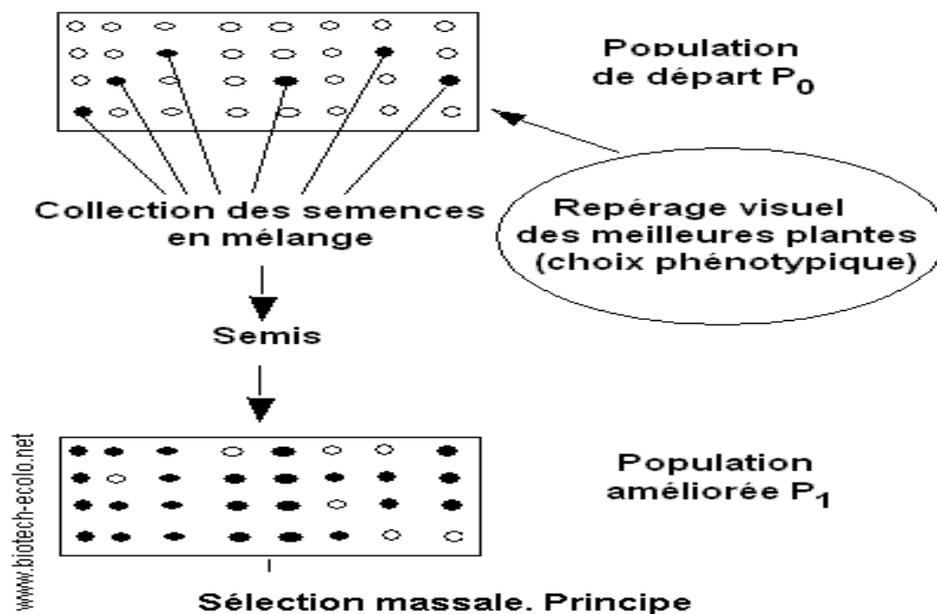
La sélection massale peut être également réalisée par une simple élimination des plantes non désirables de la population. Une version améliorée de cette méthode consiste en la sélection des plantes phénotypiquement supérieures, leur semis séparé en lignées pures où seules les meilleures et identiques seront mélangées pour établir une nouvelle variété.

La sélection peut être répétée durant plusieurs cycles tant que la variabilité persiste et tant qu'il y a amélioration du caractère recherché. Elle peut être appliquée avec succès notamment pour éliminer des caractéristiques non désirables généralement trouvées dans des variétés locales.

La sélection moderne utilise la sélection massale pour maintenir les caractéristiques des variétés déjà établies. Généralement, ceci est réalisé par la récolte de 200 à 300 plantes ou épis typiques de la variété à maintenir et leur semis séparé, chaque plante ou épi dans une ligne. Les lignées qui présentent des déviations par rapport à la variété d'origine sont alors éliminées, de préférence avant la floraison. Les lignées restantes sont récoltées et la semence est mélangée. Ce processus est répété autant de fois nécessaires pour préserver les caractéristiques de la variété en question.

La sélection massale est également utilisée pour l'amélioration d'un caractère à travers un autre caractère. C'est une forme de sélection indirecte. Ceci a été utilisé par exemple chez l'avoine en sélectionnant, indirectement, pour la résistance à la rouille couronnée à travers la sélection pour la taille des graines. Le succès de cette méthode est dû au fait que les plantes résistantes produisent généralement des graines plus grosse que celles produites par les plantes sensibles (Branlart et Autran, 1987).

Etant basée sur le phénotype seulement, la sélection massale présente un certain nombre d'inconvénients. Elle n'est pas efficace pour les caractères à faibles héritabilités qui sont influencés par l'environnement. Elle ne permet également pas de séparer les plantes homozygotes des plantes hétérozygotes dans le cas où la dominance est complète. D'autres cycles de sélection sont nécessaires tant que des hétérozygotes sont présents dans la population sous sélection.



**Figure 12 :** Principe de la sélection massale

(<https://www.biotech-ecolo.net/autogames-selection-exercice.html>)

### 3.2.1.2. Sélection généalogique

Cette méthode est également appelée sélection individuelle ou sélection par la méthode des lignées pures. Elle a été développée sur les bases de la théorie des lignées pures énoncée par JOHANNSEN. Elle est utilisée surtout pour l'amélioration des plantes autogames.

La première étape consiste à choisir un nombre important de plantes ou d'épis au sein d'une population hétérogène. Le nombre dépend de l'espèce sélectionnée, du terrain et des moyens financiers disponibles.

La deuxième étape consiste à semer les descendances des plantes choisies (plante ou épi par ligne) pour une sélection visuelle. Souvent des épidémies de maladies sont artificiellement créées pour éliminer les descendances sensibles. Les lignées défectueuses sont alors écartées et seules les lignées supérieures sont gardées. Si les plantes choisies au départ sont homozygotes et génétiquement différents, la sélection initiale permet d'établir des groupes génétiquement distincts et uniformes. Si une ou plusieurs lignées supérieures présentent une hétérogénéité (ségrégation), un ou plusieurs cycles de sélection individuelle seront nécessaires à l'intérieur de ces lignées et de leurs descendances. Après élimination des types non désirables, chaque lignée homogène est récoltée et sa descendance est semée séparément durant une ou plusieurs années pour des observations supplémentaires dans différents environnements. Une réduction importante du nombre de lignées doit accompagner ces observations car l'étape suivante est généralement plus coûteuse.

La troisième étape commence lorsque le sélectionneur ne peut plus choisir entre les lignées sur la seule base d'une sélection visuelle. Les lignées restantes (généralement très peu) sont alors comparées entre elles et avec une ou plusieurs variétés déjà établies. Les comparaisons se font généralement pour le rendement et pour d'autres caractères tels que la résistance aux maladies, la précocité, la hauteur, etc. la durée des essais dépend de plusieurs facteurs mais, généralement, cette étape dure au moins 3 ans (Zahour, 1992).

### **3.2. 2.2. Sélection après hybridation**

La sélection massale et la sélection généalogique se limitent à l'isolement de certains génotypes déjà existants au sein d'une population hétérogène. Ces méthodes de sélection sont limitées par la variabilité existante dans la population initiale. Pour étendre l'éventail de la variabilité, les sélectionneurs ont recours aux croisements.

Afin de répondre aux objectifs du programme de sélection, les croisements se font entre deux parents choisis. Les procédures de croisements pour les plantes autogames peuvent être différentes d'une espèce à une autre mais se basent toutes sur le principe de la castration (élimination des étamines) de la plante choisie pour être utilisée comme parent femelle et la pollinisation de la fleur castrée par le pollen de la plante choisie comme parent male. L'épi castré est ensaché afin d'éviter une pollinisation accidentelle. Un à trois jours plus tard (selon la variété, le stade durant lequel la castration est faite, la température, etc.) le pollen est collecté sur la plante choisie comme parent male et la pollinisation des fleurs castrées est réalisée. Après pollinisation, le sachet protecteur est remis sur l'épi pollinisé afin d'éviter une autre pollinisation. Ainsi, le croisement entre les deux parents choisis est obtenu. L'utilisation d'une stérilité male peut rendre inutile l'opération de castration.

Si les parents sont homozygotes et différents, la génération F1 sera hétérozygote mais homogène. A ce stade, la population hybride (F1) ne présente aucune variabilité génétique. Aucune sélection n'est possible au niveau de la F1 car toutes les plantes sont génétiquement identiques. La ségrégation commence qu'en F2. Une variabilité nouvelle est alors disponible pour la sélection. Différentes méthodes de sélection peuvent être utilisées.

### **3.2.2.2.1. Sélection par la méthode Pedigree**

Année 1 : Choisir les parents et faire le croisement.

Année 2 (F1): Semer 20 à 50 graines F1.

Année 3 (F2) : Semer les F2 (2000 à 4000 plantes).

Les plantes F2 sont individualisées (généralement les graines sont semées de 10 cm en 10 cm dans des lignes distantes de 30 cm). Récolter séparément les plantes (200 à 300 plantes) qui combinent les caractéristiques désirables des deux parents.

Année 4 (F3) : semer chaque plante F2 récoltée en ligne.

Les plantes dans chaque ligne sont individualisées comme précédemment. Identifier les lignes supérieures et récolter les trois à cinq meilleures plantes par ligne sélectionnée. Généralement, 50 à 100 familles F3 sont retenues par croisement. Les informations sur les meilleures familles et les meilleures plantes à l'intérieur de ces familles sont conservées.

Année 5 (F4) : Semer chaque famille séparément, plante par ligne.

Choisir les meilleures plantes dans les meilleures lignes et dans les meilleures familles.

Année 6 (F5): Même procédure que pour la F4.

Année 7 (F6) : même procédure que pour la F4 et la F5.

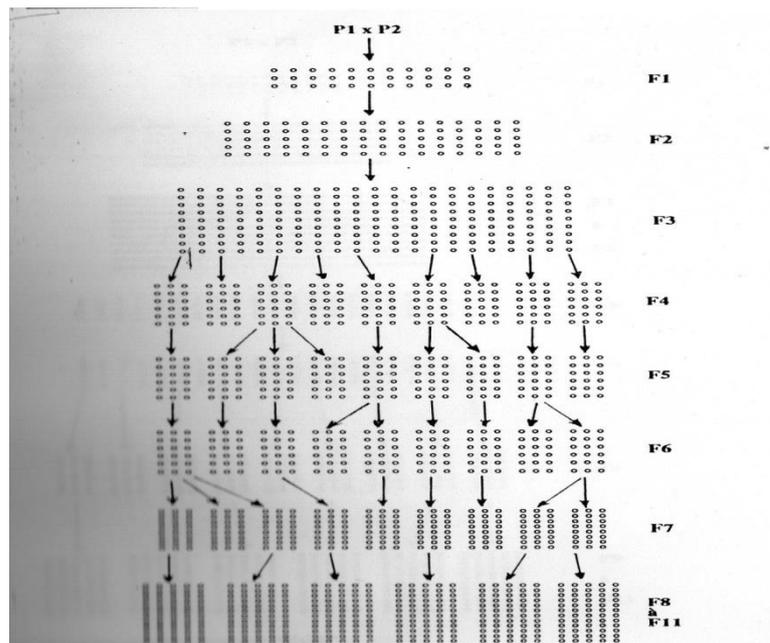
Les lignes uniformes (lignées) sont récoltées en masse mais séparément des autres lignes (25 à 30 lignées par croisement).

Année 8 (F7) : si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.

Année 9 – 12 : les lignées retenues à partir des essais préliminaires sont comparés sur la base du rendement.

La méthode pedigree (sélection généalogique) permet d'isoler rapidement des traits désirables concernant des caractères à hérédité qualitatives comme la résistance aux maladies, la

précocité et la couleur de la graine. Les caractères à hérédité quantitative, en particulier le rendement, sont plus difficiles à évaluer au cours des premières générations (F2 et F3) sur la base d'une plante individuelle. Considérant le niveau élevé d'hétérozygotie durant les premières générations, l'hétérosis peut affecter la performance des plantes surtout lorsqu'elles sont espacées. Cependant, les sélectionneurs tendent à choisir les plantes qui apparaissent les plus productives (Varoquaux et Georges, 2002 ; Zahour, 1992).



**Figure 13 :** Méthode de sélection par Pedigree (Zahour, 1992)

### 3.2. 2.2.2. La sélection par la méthode « Bulk »

Année 1 : Choisir les parents et faire les croisements.

Année 2 (F1) : semer à 20 à 50 graines F1.

Année 3 (F2) : Semer les F2 (2000 à 4000 plantes).

Les plantes F2 ne sont pas espacées comme pour la méthode pedigree. Une densité normale de semis est utilisée. Récolter le tout en vrac et prendre un échantillon pour le semer en F3.

Année 4- 6 : Pour les générations F3 à F5, utiliser la même procédure que pour la F2.

Année 7 (F6) : Semer 3000 à 8000 graines F6.

Les graines sont espacées. Choisir les 250 à 600 meilleures plantes. Récolter chaque plante sélectionnée séparément.

Année 8 (F7) : Semer les plantes choisies en F6, plante par ligne.

Choisir les 25 à 30 meilleures lignes (lignées). Récolter chaque ligne choisie séparément.

Année 9 (F8) : Si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.

Année 10- 13 : Essais comparatifs pour le rendement, comme dans le cas de la méthode Pedigree.

La méthode Bulk est simple et peu couteuse. Peu d'efforts sont généralement engagés durant les premières générations. Cependant, la taille de la population doit être assez importante surtout lorsque les plantes sont individualisées durant la sélection. La présence de maladies et d'insectes favorise la mise en évidence des plantes résistantes, généralement recherchées par le sélectionneur (Branlart et Autran 1987).

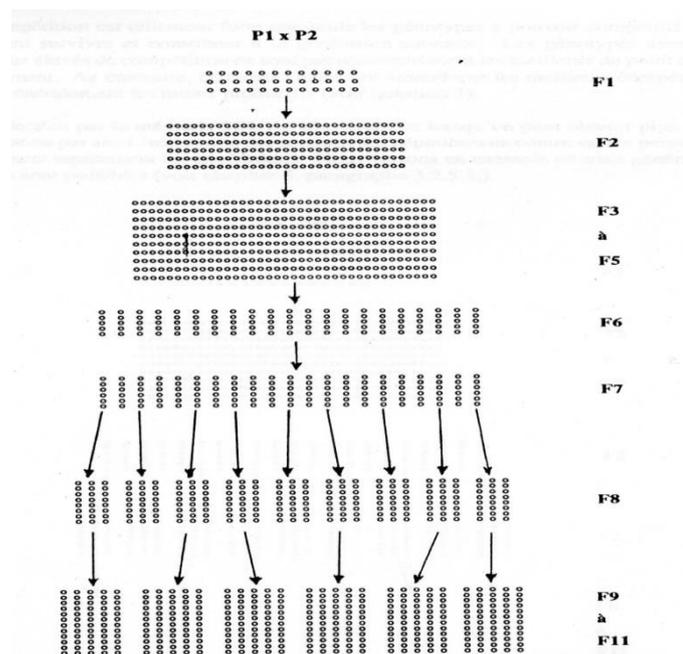


Figure 14 : Méthode de sélection par « Bulk » (Zahour, 1992)

### 3.2.2.2.3. Sélection par la méthode SSD « Single- Seed- Descent »

Cette méthode est également appelée sélection simple grain ou encore sélection par filiation unipare.

Année 1 : Choisir les parents et faire les croisements.

Année 2 (F1) : semer à 20 à 50 graines F1 en les espaçant pour permettre la production du maximum de semence.

Année 3 (F2) : Semer les F2 (2000 à 3000 plantes) en les espaçant. Récolter une (parfois 2) graine par plante F2.

Années 4- 5 : Pour les générations F3 et F4, utiliser la même procédure que pour la F2.

Année 6 (F5) : Semer les F5 comme dans les générations précédentes. Récolter chaque plante F5 séparément.

Année 7(F6) : Semer la semence de chaque plante récoltée en F5, plante par ligne.

Si on commence avec 2500 plantes F2 par exemple, on aura approximativement 2500 lignes F6 (lignées). Chaque ligne sera issue d'une plante F2. Choisir et récolter les meilleures lignes.

Année 8 (F7) : Si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.

Années 9- 12 : Essais comparatifs pour le rendement.

Dans la procédure décrite ici, chaque plante F2 contribue par une seule graine à la génération F3, chaque plante F3 contribue par une seule graine à la génération F4 et ainsi de suite. Le but est d'obtenir des lignées à partir d'un maximum de plantes F2. Ceci permet de réduire les risques de pertes de génotypes supérieurs par sélection (artificielle ou naturelle) surtout pour les caractères à faible héritabilité tel que le rendement.

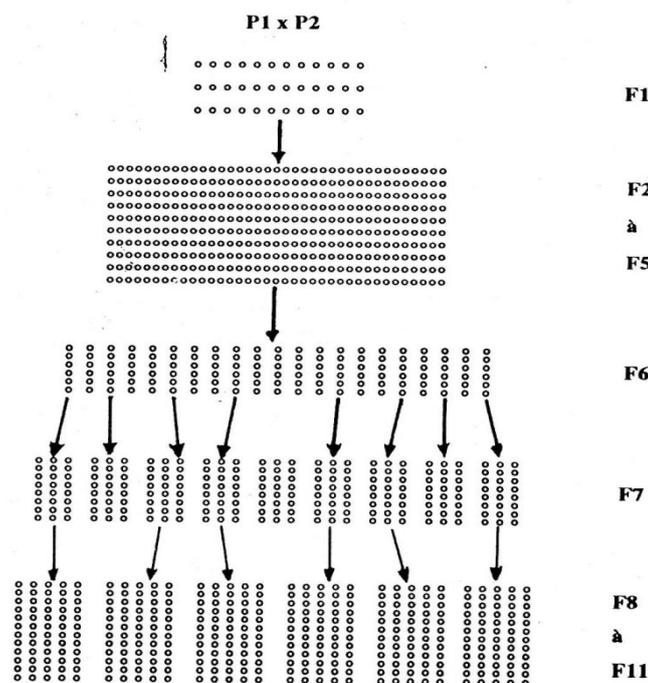


Figure 15 : Méthode de sélection par SSD

Cependant, cette procédure oblige à conserver une grande proportion de génotypes non désirables et ne permet pas la sélection des meilleurs génotypes parmi les familles issues des F2 et des générations suivantes. La méthode est simple et peu coûteuse. Il suffit seulement de récolter une graine par plante et de semer l'ensemble à la génération suivante. La sélection par la méthode SSD est plus pratique lorsqu'on peut obtenir plus d'une génération par an. L'utilisation des serres et pépinières en contre saison permettent d'avancer rapidement des générations (Maciejewski, 1991).

#### **3.2. 2.2.4. Comparaison des trois méthodes de sélection**

- Pour la méthode Pedigree (généalogique), la sélection commence en F2. La première sélection est faite parmi les plantes hétérozygotes.
- Pour la méthode Bulk (généalogique différée), la première sélection est faite plus tard sur la base de plantes homozygotes.
- Pour la méthode SSD, la sélection est faite sur la base de lignées homozygotes (descendance de plantes homozygotes par autofécondation). La sélection par la méthode SSD permet de garder la descendance d'un nombre maximum de plantes F2. Le goulot d'étranglement pour la méthode SSD est, cependant, le nombre élevé de lignées à tester pour le rendement.

La méthode Pedigree est plus coûteuse et plus laborieuse que les deux autres méthodes mais elle permet l'élimination rapide des génotypes inférieurs (certains génotypes supérieurs peuvent être accidentellement éliminés aussi) par la sélection durant les premières générations. La sélection naturelle est plus active dans le cas de la sélection par la méthode Bulk et peut aider le sélectionneur comme elle peut lui poser des problèmes.

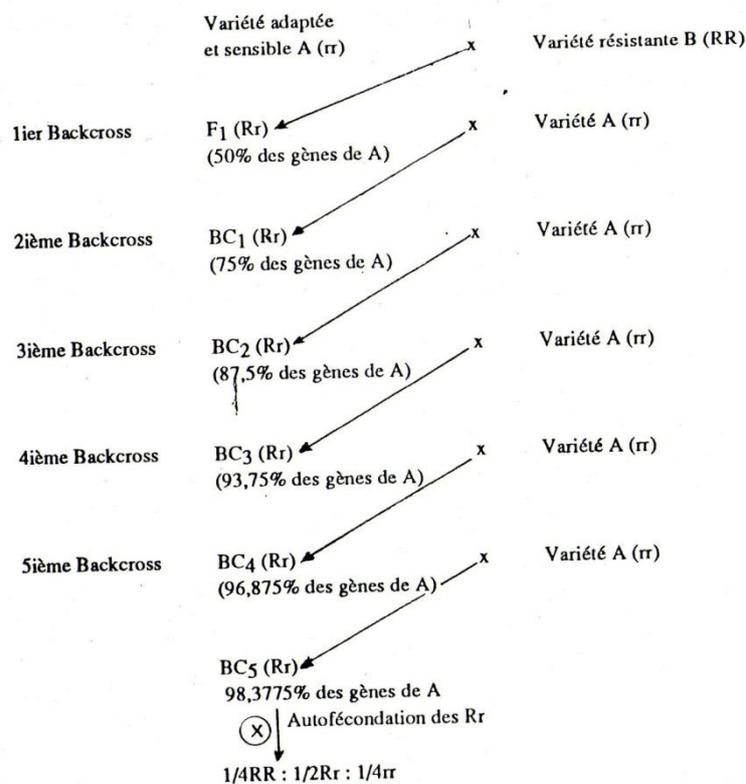
Le choix de la méthode de sélection dépend de la plante en question, de la philosophie du sélectionneur, des objectifs du programme de sélection et des moyens disponibles (terrain, équipements, personnel, etc.).

#### **3.2. 2.3. Backcross**

Le Backcross, est également appelé rétrocroisement ou croisement en retour, est une forme d'hybridation récurrente durant laquelle une caractéristique désirable est transférée à une variété adaptée et productive. Généralement, le Backcross est utilisé lorsqu'une variété possédant des caractéristiques désirables présente une faiblesse (sensibilité à une maladie donnée par exemple) qui peut être corrigée par l'introduction d'un ou de quelques gènes.

La procédure consiste à croiser la variété adaptée dont on veut modifier une caractéristique donnée avec une variété qui possède cette caractéristique et de faire le Backcross de la descendance sur la variété adaptée. La descendance de ce Backcross subit un autre Backcross sur la variété adaptée et ainsi de suite. Dans le Backcross, la variété adaptée (qui entre toujours dans le croisement) est appelée parent récurrent ou parent receveur et la variété source (qui n'entre dans le croisement qu'une seule fois) est appelée parent non récurrent ou parent donneur. L'objectif du Backcross est de restituer au parent récurrent tous ses gènes, sauf le ou les gènes qui contrôlent la caractéristique à transférer (Bouharmont, 1994).

La procédure du Backcross peut être illustrée par l'exemple du transfert de la résistance à la rouille brune du blé à une variété sensible (fig. 16).



**Figure 16:** Procédure du Backcross dans lequel un gène de résistance à la rouille (R) est introduite de la variété B (parent donneur) à la variété A (parent récurrent) (Zahour, 1992).

Il en résulte un individu d'une constitution génétique identique à celle du parent récurrent à l'exception du segment chromosomique portant le gène d'intérêt. Cette méthode permet de cumuler successivement dans une bonne variété commerciale plusieurs gènes de résistance monogéniques. Par exemple, dans la tomate Roma, les gènes VFN de résistance à la verticilliose, à la fusariose et aux nématodes à galle.

L'objectif du backcross est de restituer au parent récurrent tous ses gènes, sauf le ou les gènes qui contrôlent le caractère à transférer. Le Backcross est plus facile si le caractère à transférer est :

-dominant

-hautement héritable.

- facilement reconnaissable dans la descendance hybride.

Il est plus difficile si le gène en question est fortement lié à d'autres gènes non désirables et si le caractère à transférer est contrôlé par plusieurs gènes. Il n'est pas nécessaire de tester la variété développée par la méthode du Backcross pour le rendement. En principe, la performance des variétés développées par cette méthode est au moins égale à celle de la variété utilisée comme parent récurrent (Zahour, 1992).

## **Chapitre 4: Méthodes d'amélioration des plantes allogames**

### **4.1. Caractéristiques des plantes allogames**

#### **a. Hétérozygotie**

Les populations des plantes allogames sont généralement hétérozygotes. Cette hétérozygotie est due au mode de reproduction (allogamie) de ces plantes. La nature hétérozygote des plantes allogames leur permet de maintenir une certaine variabilité potentielle cachée sous forme de génotypes hétérozygotes. L'hétérozygotie est à la base du phénomène de l'hétérosis.

#### **b. Hétérogénéité**

La structure génétique des plantes allogames (mélange de génotypes) donne l'impression que leurs populations sont hautement hétérogènes en comparaison avec des populations des plantes autogames qui sont constituées d'un seul ou d'un nombre faible de génotypes. Contrairement à ces prévisions, les variétés des plantes allogames présentent souvent une certaine homogénéité dans les conditions de culture. Seulement, lorsque les plantes sont espacées, l'hétérogénéité est apparente.

#### **c. Effets de l'inbreeding**

Les effets de l'inbreeding chez les plantes allogames se traduisent par une diminution de vigueur (dépression de consanguinité). De l'autofécondation, résulte des génotypes homozygotes récessifs avec parfois des effets néfastes sur le développement de la plante.

### **4.2. Méthodes d'améliorations**

Contrairement aux plantes autogames, la sélection de plantes individuelles n'est pratiquement pas utilisée dans la création variétale chez les plantes allogames dont les variétés peuvent être hautement hétérozygotes.

#### **4.2.1. Amélioration des populations**

##### **4.2.1.1. Sélection massale**

La sélection massale est plus utilisée pour l'amélioration des plantes allogames que pour celle des plantes autogames. Elle a été à la base du développement de plusieurs variétés de plantes allogames (surtout le maïs) et, plus particulièrement, au début du développement de l'agriculture moderne. Elle est simple. Les plantes phénotypiquement supérieures sont récoltées au sein d'une population hétérogène et des quantités égales de semences, à partir de chaque plante choisie, sont mélangées. Le processus est répété aussi longtemps que la population présente une variabilité pour le caractère en question et que l'on observe une amélioration de cette caractéristique.

La sélection massale a été efficacement appliquée pour la sélection de caractères qualitatifs ; cependant, elle n'est pas efficace sous cette forme pour les caractères quantitatifs. Ceci la rendu impopulaire parmi les sélectionneurs (Zahour, 1992).

#### **4.2.1.2. Sélection récurrente**

La sélection récurrente est la méthode de sélection généralement utilisée pour les caractères à hérédité quantitative. Cette méthode vise à augmenter la fréquence des gènes favorables dans une population de taille finie.

La méthodologie de la sélection récurrente se base sur une sélection cyclique dont chaque cycle est constitué de deux phases :

- a. La sélection des génotypes possédant des gènes favorables ;
- b. L'intercroisement entre les génotypes sélectionnés.

La moyenne de la population pour le caractère sous sélection s'améliore progressivement après chaque cycle de sélection (Picard, 1988 ; Georget, 1990).

##### **4.2.1.2.1. Sélection récurrente phénotypique ou simple**

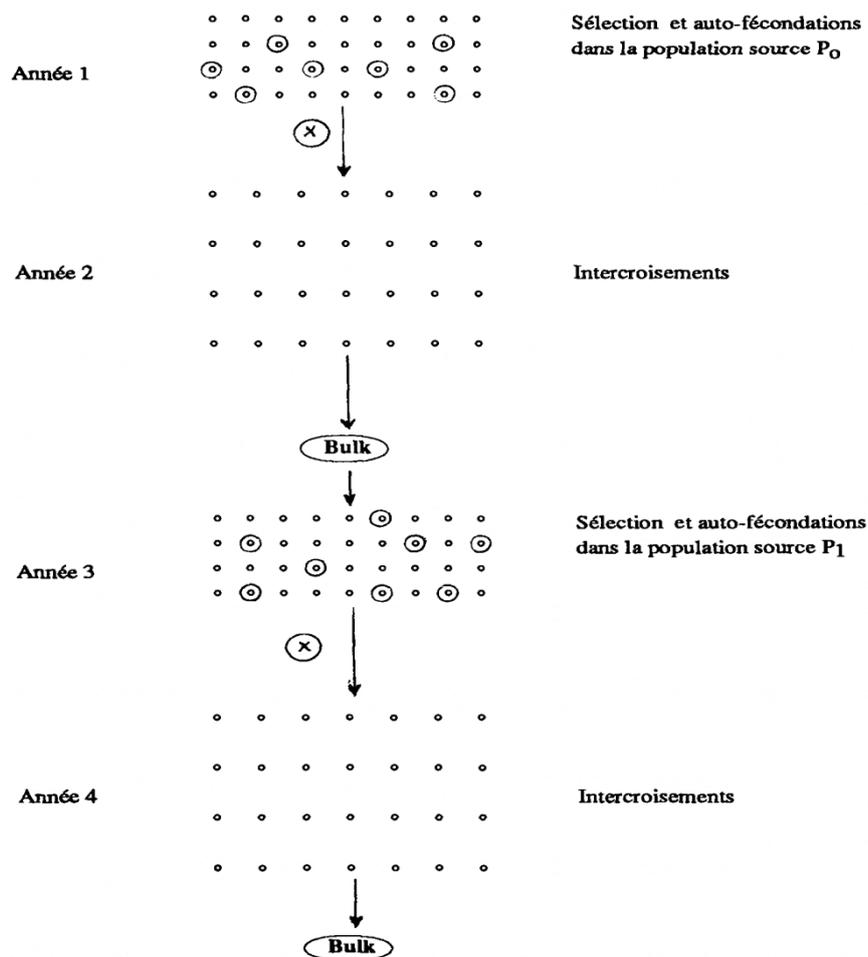
Phase 1 : Sélectionner les meilleures plantes (S0) à partir de la population à améliorer (population source) et autoféconder les plantes choisies. Récolter les graines (S1) des plantes autofécondées séparément.

Phase 2 : Semer les graines (S1) à partir des plantes (S0) choisies, épi par ligne. Intercroiser les plantes (S1) dans toutes les combinaisons possibles. Les croisements sont faits entre plantes à partir de différentes lignes. Récolter les épis résultant de ces intercroisements et mélanger la semence.

Phase 3 : semer la semence en Bulk et répéter le processus exactement comme dans l'année 1.

Phase 4 : Même chose que pour la phase 2.

Vraisemblablement, cette méthode de sélection n'est efficace que pour des caractères hautement héréditaires car elle est basée sur le phénotype seulement. En réalité, ce n'est qu'une extension de la sélection massale.



**Figure 17** : Schéma de la sélection récurrente phénotypique (Zahour, 1992)

#### 4.2.1.2.2. Sélection récurrente génotypique

##### a. sélection par la méthode épi-ligne

La méthode de sélection par épi- ligne (ou plante- ligne) est simple. A partir d'une population (population source), des plantes phénotypiquement supérieures sont choisies et les épis sont récoltés séparément. La semence de chaque épi est divisée en deux lots, le premier est numéroté et conservé comme réserve de semence et l'autre lot est semé épi par ligne.

Les observations sont alors faites sur chaque ligne. Les lignes supérieures sont identifiées. Les réserves de semence à partir des épis qui ont donné les meilleures lignes sont alors mélangées et semées en Bulk et le processus est répété. Notons qu'un cycle dure deux ans.

La sélection par épi-ligne est une forme de sélection récurrente génotypique basée sur le Progeny test. La semence pour le cycle suivant n'est pas récoltée à partir des meilleures lignes mais à partir des réserves de semence prélevées au sein de la population de base. A chaque cycle de sélection on revient toujours à la population de base (population source).

## **b. sélection par la méthode épi- ligne modifiée**

Cette méthode est plus complexe que la précédente. A partir d'une population source, on choisit un certain nombre d'individus (300 à 400). La semence de chaque individu constitue une famille. Une partie de la semence de chaque famille est mise de côté puis mélangée pour constituer un seul lot. Ce qui reste est gardé séparément et semé épi par ligne dans différents environnements (3 à 4). Dans l'un deux, entre tous les quatre lignes adjacentes on sème deux lignes provenant du mélange de semence de toutes les familles. Ces deux lignes seront utilisées comme source de pollen pour toutes les familles qui seront castrées avant la pollinisation. La parcelle doit être isolée de toute autre source de pollen. Ensuite, on choisit un certain nombre d'individus dans chaque famille castrée. Enfin, on identifie les meilleures familles en se basant sur les données collectées dans tous les environnements. Seuls les individus supérieurs provenant des meilleures familles (castrées) sont retenus pour le cycle suivant et le processus est répété.

Notons qu'un cycle dure deux ans. La méthode est rapide. Elle est plus efficace que les autres méthodes (sélection massale, sélection récurrente phénotypique et sélection par épi-ligne) pour les caractères à hérédités complexes car elle tient compte des interactions GxE (plusieurs environnements sont utilisés). C'est une méthode qui combine en même temps l'intercroisement et le Progeny test. L'inconvénient est que l'utilisation de cette méthode est difficile à mettre en œuvre et qu'elle est limitée à certaines espèces seulement (en particulier) (Hull, 1952).

## **c. Sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison**

Habituellement, on parle d'aptitude générale à la combinaison (ou AGC) et d'aptitude spécifique à la combinaison (ou ASC). ALLARD a défini l'AGC comme étant la moyenne d'une souche dans une série de croisement et l'ASC comme étant la déviation par rapport à la performance prévue sur la base de l'AGC. Dans une série de croisements entre différents parents, on peut essayer de déterminer avec quel degré la variation entre les croisements est due à la nature additive des parents ou à des effets d'interactions résiduelles. Cela veut dire que pour chaque croisement (exemple, entre parents A et B), la performance sera écrite sous forme :

$$X_{AB} = X + G_A + G_B + S_{AB}$$

X est la moyenne générale,  $G_A$  et  $G_B$  sont les AGC des parents A et B respectivement et l'interaction donnée par  $S_{AB}$ , spécifique pour le croisement de A par B, représente l'ASC pour A et B.

La procédure générale de la sélection récurrente pour l'aptitude générale à la combinaison est la suivante :

**Année 1 :** à partir de la population source, choisir un certain nombre d'individus ( $S_0$ ). Autoféconder les individus choisis et en même temps les croiser avec un testeur hétérozygote (T).

Récolter les semences hybrides (S0 x T) et les semences issues de l'autofécondation (S1) de chaque plante S0 choisie.

**Année 2 :** Semer la semence hybride (S0 x T) épi par ligne. Garder les semences S1 comme réserve. Identifier les croisements (S0 x T) supérieurs.

**Année 3 :** Semer les S1 (réserve de semences) des plantes qui ont produit les meilleurs croisements (S0 x T, épi par ligne. Récolter une quantité égale de semence au sein de chaque ligne et mélanger la semence.

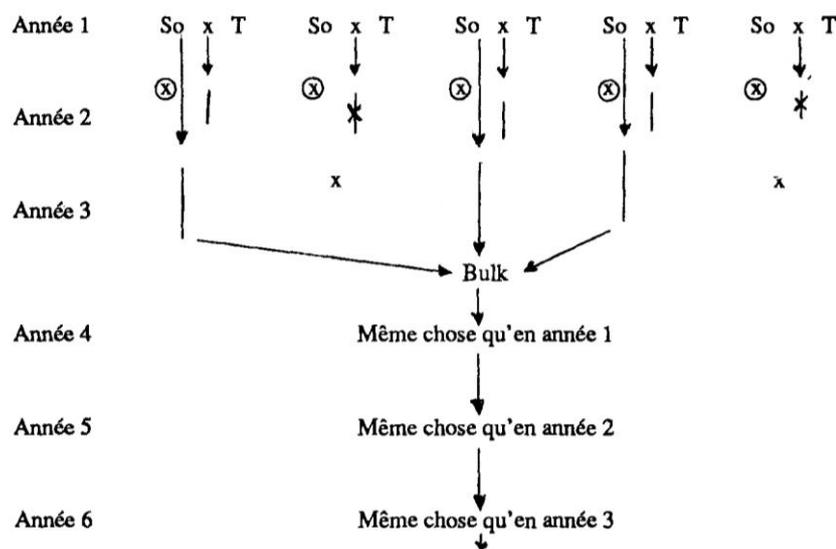
**Année 4 :** semer la semence récoltée dans l'année 3 en Bulk. Refaire la même chose que dans l'année 1.

**Année 5 :** refaire la même chose que dans l'année 2.

**Année 6 :** refaire la même chose que dans l'année 3.

Notons qu'un cycle dure trois ans. La sélection peut être répétée au cours de plusieurs cycles jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de gain.

La sélection récurrente pour l'ASC et celle pour l'AGC sont similaires, sauf que, dans le premier cas, le testeur est une lignée consanguine homozygote (inbred) qui doit être utilisé durant tous les cycles de sélection (ASC : T à base génétique étroite ; AGC : T à base génétique large) (Zahour, 1992).



**Figure 18 :** Schéma de la sélection récurrente pour l'AGC (T à base génétique large) et l'ASC (T à base génétique étroite) (Zahour, 1992).

#### d. Sélection récurrente réciproque

L'idée de base était de sélectionner en même temps pour l'AGC et pour l'ASC. La méthode de sélection fait intervenir deux populations sources hétérozygotes. Les deux populations sont en général génétiquement très distinctes l'une de l'autre. La procédure générale de la sélection récurrente réciproque est comme suit :

**Année 1** : semer deux populations (A et B) séparément. Un certain nombre de plantes de la population A sont choisies, autofécondées et, en même temps, croisées à un échantillon de plantes prises au hasard de la population B. de la même façon, un certain nombre de plantes de la population B sont choisies, autofécondées et, en même temps, croisées avec un échantillon de plantes prises au hasard de la population A.

**Année 2** : conduire deux essais comparatifs des descendances des croisements faits dans l'année 1 : un pour la population A et un pour la population B. les essais sont semés épi par ligne. Garder les semences d'autofécondation (S1) comme réserve de semences. Identifier les meilleures lignes dans les deux essais.

**Année 3** : semer les semences S1 issues des plantes qui ont produit les meilleurs hybrides dans l'année 2. Dans chaque population (A et B), faire le maximum possible d'intercroisements entre les différentes descendances S1.

**Année 4** : mélanger les semences hybrides des intercroisements de l'année 3. Chaque population est gardée séparément de l'autre population. Refaire la même chose que dans l'année 1.

**Année 5** : Refaire la même chose que dans l'année 2.

**Année 6** : Refaire la même chose que dans l'année 3.

La sélection est basée sur des descendances des test- cross dans des essais avec répétitions. Chaque population sert de testeur pour l'autre population. Il faut trois ans par cycle. Des plantes doivent être sélectionnées en nombre suffisant à partir de chaque population pour maintenir la consanguinité à un niveau acceptable.

#### **4.2.2. Variétés hybrides**

Un hybride est la première génération (F1) d'un croisement de deux génotypes différents qu'ils soient des inbreds, des populations, des clones (un clone peut être défini comme un ensemble d'individus issus d'un seul individu par multiplication végétative) ou autre. La production des variétés hybrides est basée sur l'exploitation du phénomène de l'hétérosis. On prendra le maïs comme exemple du développement de variétés hybrides (Christiansen et Lewis, 1982).

La production d'hybrides chez le maïs nécessite différentes étapes à savoir :

1. Le développement des inbreds ;
2. Le test de ces inbreds pour l'aptitude à la combinaison ;

3. Leur croisement pour le développement d'hybrides simple (croisement de 2 inbreds), d'hybrides trois voies (croisement d'un hybride simple avec un inbred) ou d'hybrides doubles (croisement de hybrides simples) ;
4. Le test puis le choix des meilleurs hybrides.

#### **4.2.2.1. Développement des inbreds**

A partir d'une population source hétérozygote (généralement une population améliorée par la sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison ou par la sélection récurrente réciproque) des plantes S<sub>0</sub> sont choisies et autofécondées. Les S<sub>1</sub> sont semées épi par ligne et une sélection est pratiquée parmi les familles S<sub>1</sub> et dans chacune. Les plantes choisies (1 à 3 par famille S<sub>1</sub> sélectionnée) sont autofécondées et le processus est répété jusqu'à ce qu'il y ait uniformité à l'intérieur de chaque famille (généralement S<sub>5</sub> à S<sub>7</sub>). A ce stade, chaque famille constitue une lignée consanguine homozygote ou inbred. Parfois, des essais de rendement sont effectués à des générations précoces (S<sub>2</sub> ou S<sub>3</sub>) pour garder seulement les lignées supérieures. Durant le processus d'autofécondation et de sélection, il peut être intéressant d'exposer les lignées en cours de développement à des conditions sévères de maladies, de température, de sécheresse, etc. par cette méthode, il est possible de développer des inbreds qui minimisent les interactions G x E.

#### **4.2.2.2. Test des inbreds pour l'aptitude à la combinaison**

Si le but est la production des hybrides simples, les inbreds doivent être testés pour l'ASC. Tous les inbreds sont alors croisés avec un testeur à base génétiquement étroite (un inbred par exemple) et ceux présentant les meilleures ASC sont retenus. Si l'objectif est de produire des hybrides trois voies ou des hybrides doubles, les inbreds sont testés pour l'AGC et sont croisés avec un testeur à base génétique large (une population hétérozygote par exemple). Ceux présentant les meilleurs AGC sont retenus.

#### **4.2.2.3. Développement des hybrides simples**

Les croisements dans différentes combinaisons sont faits entre les inbreds retenus (un croisement diallèle où tous les inbreds A, B, C et D par exemple sont : Ax<sub>B</sub>, Ax<sub>C</sub>, Ax<sub>D</sub>, Bx<sub>C</sub>, Bx<sub>D</sub> et Cx<sub>D</sub>, soient six hybrides. Le nombre d'hybrides simples possibles à partir de n inbreds est donné par  $n(n-1)/2$ . Les hybrides simples ainsi développés subissent des essais préliminaires de rendement dans un à quatre environnements. Les meilleurs passent alors au niveau des essais avancés, réalisés généralement dans quatre à dix environnements. Seuls les hybrides susceptibles de donner de nouvelles variétés sont retenus et passent aux essais finaux (dans plusieurs environnements) avant la commercialisation.

#### 4.2.2.4. Développement des hybrides trois voies et doubles

Les inbreds retenus après les tests pour l'AGC sont croisés dans différentes combinaisons pour produire des hybrides simples qui seront testés dans deux à six environnements. Le but de ces croisements est d'essayer de prédire la performance des hybrides trois voies et des hybrides doubles. La prédiction de la performance d'un hybride trois voies, par exemple (AxB)xC, faite sur la base de la performance des hybrides simples AxC et BxC. Pour prédire la performance de l'hybride double (AxB)x(CxD), on utilise la performance moyenne des hybrides simples suivants : AxC, AxD, BxC et BxD. On calcule le nombre d'inbreds car s'il est grand, il est impossible de produire et d'évaluer tous les hybrides trois voies et hybrides doubles que l'on peut obtenir à partir de ces inbreds. A partir de n inbreds, il est possible de produire :

$n(n-1)(n-2)/2$  hybrides trois voie ;

$n(n-1)(n-2)(n-3)/8$  hybrides doubles.

Si on a par exemple 10 inbreds, on a la possibilité de produire :

45 hybrides simples ;

360 hybrides trois voies ;

630 hybrides doubles.

D'après la prédiction de la performance des hybrides trois voies et/ou des hybrides doubles, les meilleurs hybrides sont alors produits. Ceux-ci sont testés dans plusieurs environnements. Seuls les meilleurs sont retenus pour les essais finaux.

#### 4.2.3. Variétés synthétiques

Une variété synthétique est une population (ou variété) artificielle, synthétisée par le sélectionneur à partir d'un certain nombre de composantes (parents). C'est une variété développée à partir de croisements entre des génotypes sélectionnés à cette fin. Ces génotypes peuvent être des inbreds, des clones, des populations ou autres. Les génotypes utilisés pour la production des variétés synthétiques doivent avoir une bonne AGC. La procédure générale du développement des variétés synthétiques est la suivante :

1. Choix des parents potentiels ;
2. Test des parents pour l'AGC ;
3. Prédiction de la performance des synthétiques ;
4. Formation et test des variétés synthétiques prometteuses.

#### **4.2.3.1. Estimation de la performance des variétés synthétiques**

Pour le développement des variétés synthétiques, les composantes (S0) sont croisées dans différentes combinaisons pour produire la S1. Les plantes de la S1 sont alors cultivées dans une parcelle isolée pour produire la S2. La S1 est équivalente à la F1 et la S2 à la F2 (produite par pollinisation libre).

WRIGHT a développé une formule pour prédire la performance de la deuxième génération (S2) :

$$F2 = F1 - (F1 - P)/n$$

Où F1 représente la performance moyenne de tous les croisements simples possibles à partir des parents, P la performance moyenne de tous les parents et n le nombre des parents. Cette formule est applicable seulement dans le cas des espèces ayant un comportement diploïde, s'il n'y a pas d'épistasie et si les croisements se font au hasard pour passer de la F1 à la F2. La quantité  $(F1 - P)/n$  est la perte due à la dépression de consanguinité. Cette perte diminue avec l'augmentation du nombre de parent qui varie généralement entre cinq et dix. A partir d'un nombre n de parents,  $2n - (n+1)$  variétés synthétiques différentes sont possibles. Par exemple, à partir de quatre parents, 11 variétés synthétiques sont possibles.

## **Chapitre 5 : Méthodes d'amélioration des plantes à multiplication végétative**

Les espèces à multiplication végétative, désignées également espèces clonales, peuvent être divisées en trois grands groupes selon leur durée de vie (cycle végétatif) :

1. Espèces annuelles (exemple manioc, patate douce, pomme de terre) ;
2. Espèces pérennes dont la durée de vie peut s'étendre sur plusieurs dizaines d'années et dont la plupart n'entrent en production qu'après plusieurs années (arbres fruitiers par exemple) ;
3. Espèces vivant quelques années seulement (exemple ananas, bananier, canne à sucre).

Une division supplémentaire de ces espèces clonales en un groupe cultivé essentiellement pour sa partie végétative (exemple, pomme de terre) et un groupe cultivé pour ses fruits (exemple, pommier) est nécessaire pour le sélectionneur. Chez le premier groupe, la floraison est généralement réduite ou même nulle, probablement comme conséquence indirecte d'une sélection pour la partie végétative. Ces espèces sont également caractérisées par la présence de hauts degrés de stérilités et de polyploïdie.

Pour le deuxième groupe, la floraison ne pose aucun problème mais la stérilité est aussi importante que chez le premier groupe (stérilité du pollen, stérilité de la graine –avortement de l'embryon-).

Toutes les espèces clonales, qu'elles soient cultivées pour leurs parties végétatives ou leurs fruits, présentent des problèmes de floraison et de stérilité. Ceci pose d'énormes difficultés aux sélectionneurs dans la mesure où certains croisements ne peuvent pas être réalisés. Pour ces raisons, les méthodes de sélection des espèces clonales sont complètement différentes de celle utilisées pour la sélection des plantes à reproduction sexuée.

## **5.1. Sélection clonale**

Toutes les plantes issues d'un clone sont hétérozygotes et génétiquement identiques. Cette similarité est due au fait qu'elles proviennent d'un seul parent par mitose. Toute variation entre les membres d'un clone est d'origine environnementale. Eventuellement, une variation génétique à l'intérieur d'un clone peut apparaître suite à des mutations qui sont d'ailleurs assez rare.

### **5.1.1. Sélection dans une population hétérogène**

La sélection clonale peut être appliquée à une population formée d'un mélange de clones. L'unité de sélection dépend de l'espèce en question (tubercule pour la pomme de terre, bulbes pour l'ail, greffon pour l'oranger, etc.). La sélection clonale se limite à l'isolement des génotypes supérieurs déjà existants dans la population.

### **5.1.2. Sélection clonale après hybridation**

Elle commence par le choix des clones à croiser. Puisque les parents sont hétérozygotes, la ségrégation se produit dès la génération F1. Chaque plante F1 constitue alors une source

potentielle pour un clone nouveau. Pour produire des F2, les plantes sont végétativement multipliées pour former des clones.

Parfois des parents non adaptés (non cultivés) sont croisés avec des parents adaptés pour introduire certaines caractéristiques (en particulier la résistance aux maladies) chez ces derniers. Les F1 issues de ces parents sont généralement moins productives que les parents cultivés du fait de la présence des gènes non désirables apportés par les parents « non adapté ». Dans ce cas, des Backcross avec les parents adaptés sont nécessaires.

### **5.1.3. Sélection clonale après mutation**

L'objectif de la mutagenèse chez les espèces clonales est la production de modifications spécifiques chez les clones existants. Parfois, c'est le seul moyen de création de génotypes nouveaux. La première étape dans la sélection après traitement des jeunes bourgeons par des agents mutagènes, est la culture de plusieurs générations clonales en sélectionnant chaque fois pour les caractères mutés désirables. Cela n'est parfois atteint qu'après plusieurs générations clonales.

## **Chapitre 6 : La sélection assistée par marqueurs**

On peut avoir des méthodes complémentaires pour la sélection des plantes c'est *la sélection assistée par marqueurs moléculaires* (les marqueurs sont des fragments d'ADN qui permettent aux sélectionneurs de choisir la plante qui porte le gène recherché. La SAM présente encore un

grand intérêt dans les programmes d'introgression destinés à modifier de manière ciblée un matériel génétique existant, en remplaçant un segment chromosomique initial par un segment porteur de caractéristiques favorables provenant d'un autre matériel (**fig. 12**) (Langridge et *al* 2001).

La S.A.M est non destructive, elle nécessite peu de tissu végétal et elle n'est pas influencée par des facteurs environnementaux. Ce type de sélection est particulièrement avantageux lorsque le caractère étudié est difficile, coûteux à évaluer ou influencé par les conditions climatiques ou pédologiques (résistance au stress hydrique, tolérance à l'aluminium, résistance à la germination sur pied, etc.).

Le sélectionneur doit fréquemment anticiper les problèmes, par exemple en améliorant la résistance contre des maladies dans des régions où le pathogène n'existe pas encore. Pour un sélectionneur, il est important de connaître l'aspect purement génétique du caractère étudié, indépendamment de son expression. A cet effet, de nombreux marqueurs biochimiques ou moléculaires ont été développés pour le blé depuis une vingtaine d'années. Cependant, un saut technologique est nécessaire pour valoriser les acquis sur les connaissances individuelles des gènes lors de leur intégration dans les schémas de sélection.

Dans un temps passé la sélection des céréales l'utilisation des marqueurs moléculaires étaient limitée mais plusieurs projets cherchent à développer une méthodologie de sélection assistée par marqueurs adaptée aux programmes d'amélioration des plantes (Moulet et *al.*, 2009).

En dehors de l'introgression, qui est l'application la plus couramment répandue, il est possible d'utiliser la technique SAM pour la construction de génotypes. Dans cette approche, on ne s'intéresse pas à des caractères majeurs, mais à des QTL (Quantitative Trait Locus). La présence de ces gènes permet d'avoir une bonne idée de la valeur génétique d'individus sans avoir à appliquer de schémas de sélection coûteux en temps et en argent. La SAM est une méthode rapide (trois jours de test au lieu d'un mois d'expérimentation), fiable (plus les marqueurs sont proches du gène d'intérêt, plus la SAM est fiable), peu onéreuse (n'est pas coûteuse), précise (le marqueur est présent ou pas, pas d'erreur possible contrairement aux tests expérimentaux) et souple (besoin de peu de matériel, pas d'utilisation de pathogènes de quarantaine...). La SAM permet donc une sélection plus efficace, une description des variétés plus rapide et une combinaison défavorable entre caractères limitée.

## **6.1. Principe et étape de la SAM**

Les généticiens croisent une variété populaire de riz avec une autre dotée d'un caractère recherché. Ensuite, les chercheurs testent la descendance des deux variétés au champ pour confirmer qu'elle possède le caractère recherché. Lorsqu'ils commencent à procéder au rétrocroisement de la descendance avec la variété favorite, l'astuce consiste à garder la plus grande quantité possible de matériel génétique issue de la variété favorite, et uniquement les gènes d'intérêts de l'autre variété. Trouver des marqueurs qui sont génétiquement liés à un caractère peut aider à identifier rapidement des plantes supérieures. L'ADN peut être extrait des plantes de riz très jeunes et le diagnostic de marqueurs peut être fait longtemps avant que la plante n'exprime les caractères réels. La SAM contribue à développer de nouvelles variétés prometteuses en quelques générations, évitant des années de sélection des plantes.

La SAM repose sur l'utilisation de marqueurs moléculaires pour marquer des régions chromosomiques et suivre leur transmission dans la population. Cela permet donc de distinguer les descendants entre eux selon qu'ils ont reçu des copies plus ou moins favorables de l'information génétique de leurs parents. En effet, pour chaque région chromosomique (QTL), il existe plusieurs versions (allèles) de l'information génétique dans la population. Le but est donc de mesurer l'effet de différents allèles au QTL dans la population en connectant au maximum les parents entre eux et en suivant la transmission des allèles d'une génération à l'autre. La SAM repose donc sur deux principes essentiels :

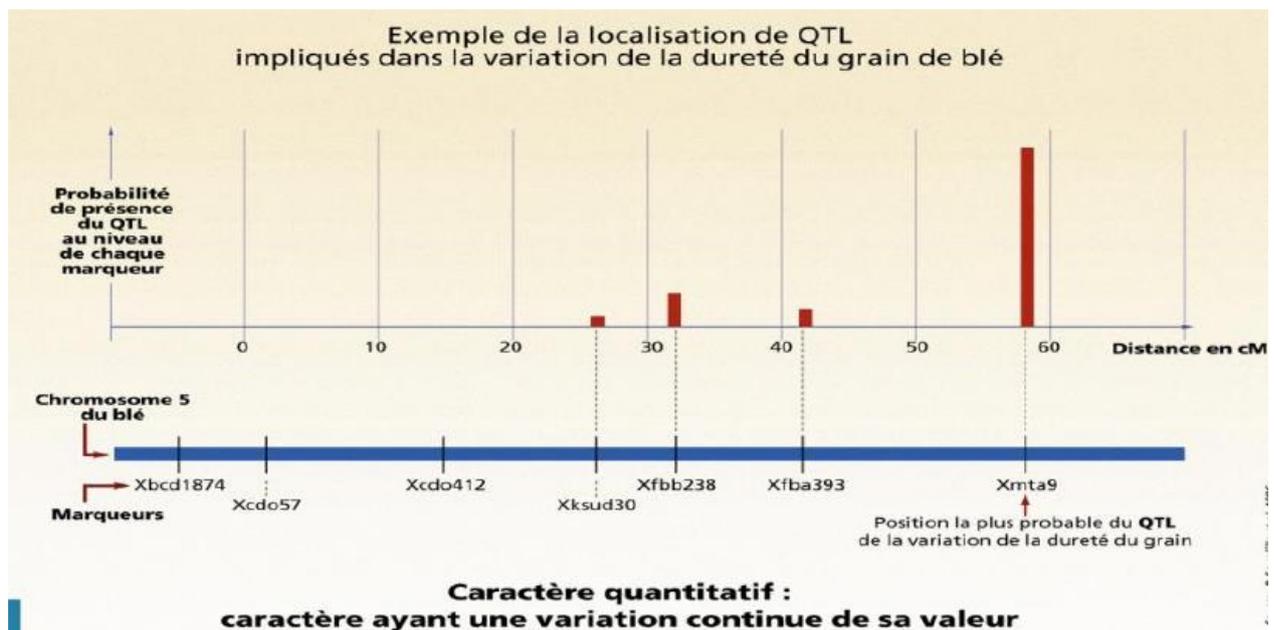
1. Le suivi de la transmission des QTL à l'aide de marqueurs génétiques ;
2. L'estimation des effets des différents allèles au QTL.

Tout d'abord, pour le suivi de la transmission à l'aide de marqueurs, il faut que ceux-ci soient placés le plus près possible du QTL d'intérêt afin d'éviter toute dissociation du lien entre le marqueur et le QTL.

Il faut également que les marqueurs soient polymorphes, c'est-à-dire qu'ils aient un maximum de différents allèles. En effet, si un père a sur chaque chromosome la même version du marqueur, ce dernier ne présente aucune utilité pour tracer la transmission de la région chromosomique. Dans cette optique, le typage des mères augmente les chances de pouvoir déterminer quel allèle-marqueur vient du père. Enfin, une fois que l'on a estimé les effets des allèles au QTL dans plusieurs familles, grâce aux connexions dans la population et au suivi de la transmission des QTL, il est possible de déterminer les effets dans d'autres familles avec moins d'informations ou chez les mères. Le développement considérable des marqueurs moléculaires au cours de la dernière décennie a permis une meilleure compréhension du génome des céréales et la cartographie de plusieurs dizaines de locus liés à divers gènes ou QTL d'intérêt agronomique.

## **6.2. QTL et marqueurs moléculaires**

Les facteurs génétiques peuvent être individuellement localisés et quantifiés et sont nommés QTL. Un QTL locus polymorphe ayant une influence sur la valeur quantitative du caractère étudié. Ce dernier est caractérisé par sa position sur le génome (ou l'intervalle de confiance de sa position), la part de variance génétique du caractère qu'il explique et, dans les cas les plus simples, le nombre d'allèles et leurs effets. La caractérisation des QTL repose sur la détection des marqueurs moléculaires génétiquement liés au gène à effet quantitatif. Par des études de croisement, on regarde s'il y a co-ségrégation du marqueur et du caractère quantitatif. Ce marqueur peut par exemple être un microsatellite. Tout ne connaissant pas la fonction du QTL, on peut ainsi le localiser dans un génome à l'aide d'un tel marqueur que l'on a préalablement cartographié. La (fig 13) nous montre un exemple de la localisation de QTL impliqués dans la variation de la dureté du grain de blé.



**Figure 13 :** La localisation du QTL impliqués dans la variation de la dureté du grain de blé.

(<https://www.gnis-pedagogie.org/photos/biotech-53---selection-assistee-par-marqueurs.jpg>).

Un des facteurs affectant la qualité boulangère des blés cultivés est la dureté des grains. L'établissement de cartes génétiques sur le blé a permis d'identifier plusieurs QTL impliqués dans la variation de la dureté du grain. Un des QTL majeurs est situé sur le chromosome 5. La figure représente une carte génétique d'une partie du chromosome 5. En abscisse sont données les distances entre les marqueurs RFLP le long de ce bras de chromosome. A la taille des barres est associé un test de présence du QTL : la barre la plus grande correspond à la position statistique la plus probable du QTL. Ainsi, un QTL de la dureté du grain a été trouvé à proximité du marqueur Xmta9. C'est un marqueur du QTL.

### 6.3. Les apports à la sélection

Avec les QTL, il devient possible pour chaque individu d'associer une valeur à un segment chromosomique sur la base de la valeur génétique du QTL. Ainsi, une des premières applications est donc de prédire la valeur génétique d'une descendance, d'un croisement, grâce à la corrélation entre les marqueurs et le caractère quantitatif. On évalue donc plus précisément la valeur des individus candidats à la sélection.

Une autre application repose sur la mise en évidence d'allèles favorables au QTL. Il est alors possible de cumuler ces allèles dans un individu par rétrocroisement notamment. On parle alors de construction de génotypes.

#### **6.4. Localisation d'un QTL**

Prenons l'exemple où l'on croise deux individus différents pour la taille et considérons un marqueur quelconque présentant un polymorphisme chez ces deux parents. Dans la génération F2, il existe trois génotypes pour ce marqueur : un quart de chaque homozygote et la moitié de plantes hétérozygotes.

L'idée est de réaliser trois classes d'individus sur la base du génotype à ce marqueur, et de comparer les moyennes des tailles des individus de ces trois classes. Si les moyennes sont déclarées significativement différentes, cela signifie que, sur la base du génotype au marqueur, il est possible de différencier trois classes d'individus pour le QTL. Ainsi est mise en évidence la présence d'un QTL (Schachermayer et *al.*, 1994)..

#### **6.5. Les marqueurs**

L'évaluation de la diversité génétique des ressources naturelles est un préalable indispensable à la définition des stratégies de leur gestion ou leur amélioration génétique. La diversité génétique est liée au polymorphisme montré par les espèces.

Les informations obtenues au niveau phénotypique sont souvent difficiles à interpréter, car, il s'agit de variations continues où de nombreux gènes peuvent y être impliqués. Les marqueurs génétiques de types protéique, enzymatique ou nucléiques, dont l'expression est indépendante de l'environnement peuvent être utilisés pour caractériser les populations et évaluer leur diversité génétique aux niveaux intra- et inter-populations. Un marqueur biochimique et moléculaire est une protéine ou une séquence d'ADN facilement détectable et transmissible génétiquement. Il résulte d'un polymorphisme pouvant être utilisé dans l'étude de la diversité génétique.

Le marqueur génétique est un gène ou une séquence polymorphe d'ADN aisément détectable grâce à un emplacement connu sur un chromosome. On peut l'utiliser en cartographie génétique pour « baliser » le génome et identifier des individus ou des espèces. Les marqueurs génétiques sont par définition des caractères héréditaires.

Jusqu'en 1980, les marqueurs génétiques étaient morphologiques car basés uniquement sur des gènes polymorphes cartographiés à partir de l'analyse des phénotypes. Les nouvelles

biotechnologies (PCR...) permettent une analyse directe du polymorphisme des séquences d'ADN pour dresser une carte génétique (marqueurs moléculaires -directement l'ADN - ou biochimiques).

## **6.5.2. Types de marqueurs**

### **6.5.2.1. Marqueurs morphologiques**

La morphométrie repose sur l'analyse des variations de formes et de leur covariation avec d'autres variables.

On distingue aujourd'hui la morphométrie dite traditionnelle, qui se base sur des mesures de distances entre points plus ou moins homologues sur des organismes ou leurs parties, de la morphométrie géométrique, qui considère la forme de façon indépendante de la taille en tant que conformation géométrique. La forme est donc l'aspect physique d'un objet dans l'espace. Elle est composée de deux éléments : la taille, c'est-à-dire l'échelle de l'objet, et la conformation, l'information spatiale hors échelle intrinsèque à l'objet. L'un des avantages de la morphométrie géométrique sur la morphométrie traditionnelle est qu'elle capture complètement la géométrie d'un objet en minimisant le nombre de variables qui décrivent cette forme. En effet, la représentation exhaustive d'un objet en termes de distances est souvent moins parcimonieuse que sa représentation par les coordonnées des points mesurés.

Ainsi, quand le nombre de points augmente, à cause de la complexité de la forme ou simplement pour en affiner la description, le nombre de mesures de distances nécessaires pour appréhender cette même géométrie augmente de façon exponentielle alors que le nombre de variables géométriques, les coordonnées de ces points-repères, augmente de façon linéaire.

### **6.5.2.2. Marqueurs protéiques (biochimiques)**

Basés sur les propriétés de migration des protéines, qui permet leur séparation par électrophorèse et détectés par des dosages biochimiques spécifiques

Pour dépasser la limite du nombre de caractères morphologiques, d'autres marqueurs ont été développés aussi bien au niveau protéique (phénotype) qu'au niveau ADN (génotype). Les marqueurs protéiques sont généralement appelés « marqueurs biochimiques », ces derniers (protéines de réserve des graines et isozymes) sont générés par électrophorèse, utilisant l'avantage des propriétés de migration des protéines et enzymes, et révélés par la coloration spécifique des enzymes qui sont analysées.

Détecter des polymorphismes - des différences visibles à un marqueur donné entre individus - est une technique qui partage certains des avantages des marqueurs morphologiques. Cependant, les marqueurs protéiques sont aussi limités car ils peuvent être influencés par l'environnement et

des modifications au cours des différents stades de développement. Malgré tout, les isozymes constituent un complément robuste à la simple analyse morphométrique de la variation.

### **6.5.2.3. Les marqueurs ADN (moléculaires)**

Polymorphismes détectés dans la séquence de l'ADN du noyau ou des organites

Les polymorphismes ADN peuvent être détectés dans l'ADN nucléaire et l'ADN d'organites, trouvé dans les mitochondries et les chloroplastes. Les marqueurs moléculaires concernent la molécule d'ADN elle-même, et, comme tels, sont considérés comme des mesures objectives de la variation. Ils ne sont pas soumis aux influences de l'environnement; des tests peuvent être réalisés tout au long du développement de la plante, et, mieux encore, ils ont le potentiel d'exister en nombre illimité, couvrant le génome entier

### **6.5.3. Propriétés recherchées des marqueurs génétiques**

*Un bon marqueur est:*

- Polymorphe : c'est à dire variable entre individus. Le degré de polymorphisme détecté dépend de la technologie utilisée pour le mesurer.
- Reproductible : dans toute expérience de laboratoire, aussi bien entre expériences dans le même laboratoire qu'entre différents laboratoires réalisant des expériences identiques.
- Codominant : Selon le type d'application, la technique choisie doit être en mesure de détecter les différentes formes du marqueur, en distinguant homozygotes et hétérozygotes (hérédité codominante). Un individu hétérozygote montre simultanément le génotype combiné des deux parents homozygotes
- Distribué régulièrement le long du génome : Plus la couverture du génome est dense et bien répartie, meilleure sera l'évaluation du polymorphisme.
- Discriminant, c'est à dire capable de détecter des différences entre individus proches apparentés.
- Non sujet aux influences environnementales : La révélation du génotype d'un marqueur doit être indépendante de l'environnement dans lequel l'individu vit son stade de développement.
- Neutre : L'allèle présent au locus marqueur est indépendant d'effet sur la pression de sélection exercée sur l'individu. Ceci est généralement une supposition, car généralement aucune donnée n'est disponible pour confirmer ou infirmer cette propriété.
- Economique, Facile, rapide et peu coûteuse pour sa détection sur un grand nombre d'individus. Si possible, l'équipement doit être à usage multiple dans l'expérience.

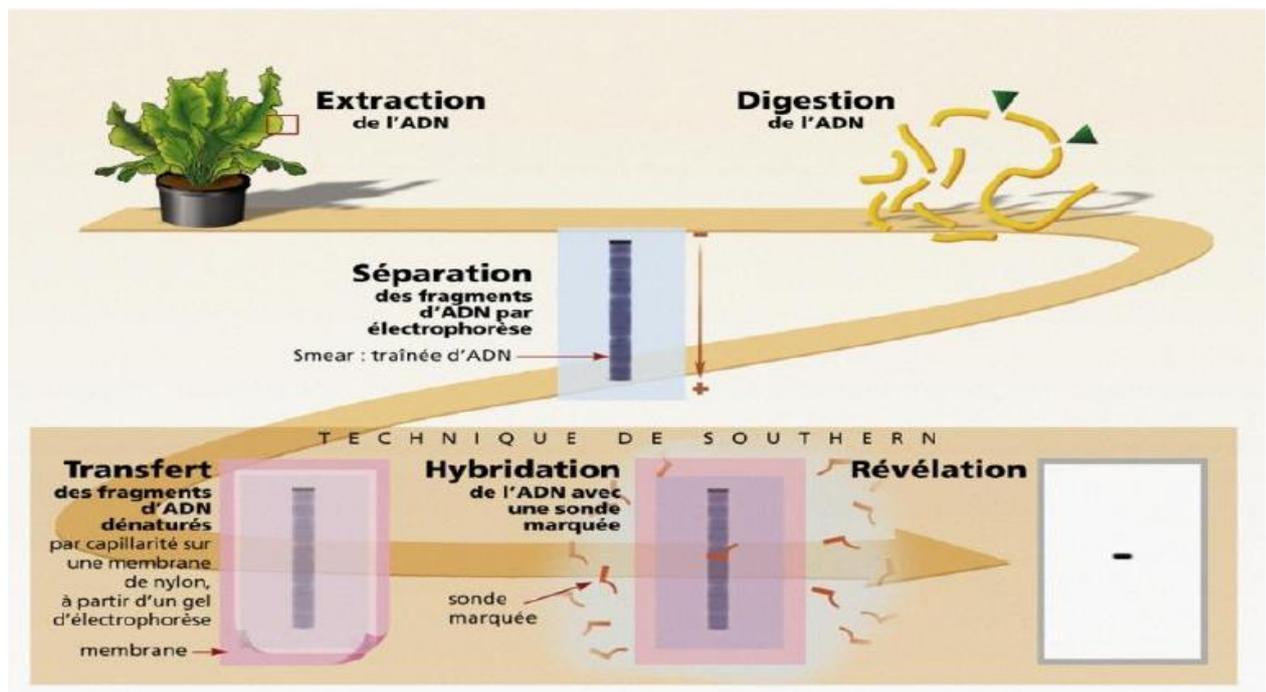
### **6.5.4.2. Marqueurs microsatellites**

Différentes techniques ont été développées pour permettre l'étude du polymorphisme de l'ADN. Le séquençage systématique de fragments d'ADN est possible et de plus en plus

automatisé. Une telle pratique donne accès à l'ensemble de l'information de la région étudiée et permet ainsi de mettre en évidence toute variation de séquences nucléotidiques entre deux individus. Cependant cette technique reste coûteuse, en particulier, lorsqu'on veut étudier un grand nombre d'individus et/ou de locus. On peut alors avoir recours à des méthodes indirectes, fondées sur la détection de différences du nombre d'unités de répétitions, de sites de restriction, de conformation, de stabilité et de sites de reconnaissance d'amorces nucléotidiques. Ces techniques reposent sur la PCR.

#### 6.5.4.2. Marqueurs microsatellites

La méthode mettant en évidence les marqueurs RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) combine l'utilisation d'enzymes de restriction et de sondes génétiques. Cette méthode, sous sa forme initiale ou méthode de Southern, est laborieuse et ne permet pas de traiter aisément un grand nombre d'individus. Cependant le couplage de cette approche avec la PCR a permis d'étudier le polymorphisme de restriction de nombreux gènes. Ces marqueurs sont toujours utilisés, ils estiment que 17% des études utilisent ces marqueurs pour la caractérisation de races domestiques.



**Figure 14** : La technique RFLP.

Les étapes de la technique RFLP :

1. L'ADN de la plante est extrait.

2. Il est soumis à une digestion par une ou plusieurs enzymes de restriction. La taille des fragments obtenus est dépendante des enzymes utilisées.
3. Les fragments sont ensuite séparés selon leur taille par électrophorèse. Lors de la digestion de l'ADN génomique, on visualise sur le gel une traînée appelée « smear », car il y a un grand nombre de fragments impossibles à séparer.
4. L'ADN est transféré par capillarité sous forme dénaturée (simple brin) sur une membrane de nylon. Cette technique de transfert permet de conserver la position relative des fragments d'ADN.
5. Cette membrane est mise en contact avec une solution contenant une sonde marquée soit par la radioactivité, soit chimiquement. Cette sonde s'hybride alors avec le ou les fragments d'ADN avec lesquels elle présente une homologie.
6. La position de l'hybridation est révélée en plaçant la membrane au contact d'un film sensible, ou en réalisant une réaction enzymatique colorée (selon le type de sonde utilisé).

Ces trois dernières étapes de transfert, d'hybridation et de révélation correspondent à la technique de Southern.

#### **6.5.4.2. Marqueurs microsatellites**

L'une des principales méthodes utilisée aujourd'hui est celle mettant en évidence le polymorphisme des locus microsatellites ou STR (Simple Tandem Repeats). Ces derniers sont des séquences d'ADN constituées de répétition en tandem d'un motif de 1 à 6 pb. Grâce à leurs caractéristiques, aussi bien biologiques que techniques, ces locus sont des marqueurs de choix pour l'analyse de la diversité entre races. En effet chez les eucaryotes, les microsatellites sont très abondants (50 à 100 000 suivant les espèces) et sont bien distribués dans le génome. Les microsatellites de type (TG) sont les plus abondants, leur fréquence varie en fonction de l'espèce considérée. Le polymorphisme de ces séquences est un polymorphisme de longueur qui est dû à la variation du nombre de répétitions du motif de base. Les microsatellites présentent une répartition homogène sur le génome, sont codominants, multialléliques et à priori neutres vis-à-vis du processus de sélection. En plus de ces caractéristiques, ces marqueurs sont très polymorphes du fait d'un taux de mutation très élevé car en moyenne, on peut considérer que ce taux est d'environ  $10^{-4}$  mutations par locus, par gamète et par génération. Ces mutations peuvent être générées par deux mécanismes, les recombinaisons inégales constituant le premier mécanisme. En effet, les erreurs d'appariement sont fréquentes dans les régions de répétitions en tandem, compte tenu de la forte homologie de séquences entre les répétitions.

Tout crossing-over intervenant lors de ces mauvais appariements produit une augmentation du nombre de répétitions sur l'une des chromatides et une diminution d'un nombre équivalent de répétitions sur l'autre. Le deuxième mécanisme susceptible de générer des mutations est le glissement intra-chromatidien (slippage). Lors de l'analyse de la transmission d'allèles de

microsatellites dans des études de familles, il y a apparition de nouveaux allèles. Ces derniers ne diffèrent des allèles d'origine que par une seule unité répétée. L'augmentation de taille observée semble résulter d'un glissement de la polymérase consécutif à un misappariement. Ce phénomène serait ainsi la reproduction *in vivo* du phénomène observé *in vitro* lors de la PCR, au cours duquel la Taq polymérase s'avère incapable de reproduire fidèlement le nombre de répétitions d'origine et génère par glissement des bandes multiples, au lieu de la bande unique attendue. Mis à part leurs propriétés génétiques, les microsatellites présentent des intérêts techniques considérables. En effet, le génotypage des microsatellites est basé sur l'utilisation de la technique PCR, procédure relativement simple et rapide, suivie d'une migration des fragments amplifiés sur gel d'acrylamide. Plusieurs locus peuvent être étudiés simultanément quand les amorces utilisées sont marquées par des fluorophores de couleurs différentes (PCR multiplex). Ces caractéristiques techniques favorisent ainsi la réalisation d'études de populations à grande échelle à l'aide des microsatellites.

L'utilisation des microsatellites pour l'étude des populations est très récente. Les microsatellites ont été en premier lieu utilisés dans l'étude des populations humaines puis dans les races domestiques pour évaluer la variabilité génétique intra-race et inter-races. En effet, les potentialités des microsatellites, en tant que marqueurs pour mesurer la variabilité génétique des populations semblent considérables. Le nombre élevé et croissant d'études de variabilité génétique basées sur les microsatellites et concernant différentes espèces montre que, parmi les systèmes disponibles à l'heure actuelle, les microsatellites sont très efficaces pour la caractérisation et l'étude des relations phylogénétiques entre les populations. Ils sont utilisés du fait de leur stabilité biologique, leur taux de mutation assez élevé et leur dispersion dans le génome. Ces marqueurs sont largement utilisés dans les études de caractérisation d'animaux domestiques. On estime que 90% de ces études utilisent ces marqueurs.

Actuellement, chez la plupart des espèces d'animaux domestiques, une liste de références de locus microsatellites a été publiée par la FAO, afin de permettre la comparaison entre des analyses obtenues pour différentes espèces animales et par plusieurs équipes de recherche dans le monde. Par ailleurs, l'une des applications les plus développées, à l'heure actuelle, des microsatellites, chez les animaux d'élevage, est la détection des principaux gènes ou groupes de gènes impliqués dans le déterminisme des caractères d'intérêt économique QTL tels que la production de viande, la production de lait, la résistance aux maladies, la croissance, ...etc.

## Références bibliographique

- Bouharmont, J. 1994.** Agronomie moderne ; Partie IV Bases agronomiques de la production végétale, Chapitre 13 Création variétale et choix du génotype. p.313-518.
- Branlart, G., J.C. Autran. 1987.** L'amélioration génétique de la qualité technologique du blé tendre. Culture Technique, 15 ; p. 132-144.
- Hartl, D.L. 1994.** Génétique des populations. Editeur LAVOISIER MSP, collection Sciences et histoire, isbn 9782257150240.
- Hedrick, P.W. 2009.** Génétique des populations. Jones and Bartlett Publishers, Bosto.
- Henry, J.P, Gouyon, P.H. 2003.** Précis de génétique des populations (Cours exercices et problèmes résolus). Dunod, Paris, 2003 ISBN 2100073680.
- Klug, W.S., M.R. Cummings, C.A. Spencer. 2006.** Génétique 8ème édition. Edition Pearson ISBN 978-2-7440-7152-2.
- Laberche J.C., 1999.** Biologie végétale. Dunod, Paris. ISBN 978-2-10-054840-8. p 316.
- Lafon J. P., Tharaud- Prayer C. et Lévy G., 1996.** Tome 1, Organisation- physiologie de la nutrition. Lavoisier TEC &DOC. ISBN : 2-7430-02596-X. p 145 ;
- Minvielle F., 1990.**Principes d'amélioration des animaux domestiques. Les presses de l'université Laval.p 239
- Langridge, P., E.S. Lagudah, T.A. Holton, R. Appels, P.J. Sharp, K.J. Chalmers. 2001.** Trends in genetic and genome analyses in wheat: a review. Aust. J. Agric. Res., 52: 1043-1077.
- Maciejewski, J. 1991.** Semences et plants, p : 35, 37,58.
- Moulet, O., D. Fossati, F. Mascher, A. Schori. 2009.** Les marqueurs moléculaires comme outils dans la sélection des céréales. Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW. p.38-47.
- Picard, E. 1988.** Sélection du blé : l'intégration des biotechnologies. Biofutur : p. 48-58.
- Serre, J.L. 2006.** Génétique des Populations. Dunod, Paris. ISBN 2 10 049620 4. 265 p.
- Verrier, E., Ph. Brabant, A. Gallais. 2011.** Faits et concepts de base en génétique quantitative. Institut National Agronomique Paris-Grignon. 133p.
- Zahour A., 1992.** Eléments d'amélioration génétique des plantes. Manuels scientifiques et techniques. Editions Actes. 629/1992. p 221.

