



CHAPITRE 7 : INTRODUCTION A LA GENETIQUE QUANTITATIVE

Construction et évolution de la valeur génétique, des individus à la population

Décembre 2021, Robin NOEL – AgroBio Périgord

Préambule

Dans les chapitres précédents, nous avons vu :

- Ce qu'était l'**ADN** et par quels mécanismes il permettait le développement d'un être vivant et que la forme visible d'un individu, appelée **phénotype**, est le résultat de l'interaction entre le **génotype** (ADN) et l'**environnement**. (Chap. 1)
- Comment l'**ADN se transmettait** des parents aux enfants grâce au **tirage aléatoire des chromosomes** lors de la formation des **gamètes** et par la **fusion** des gamètes au moment de la **fécondation**. (Chap. 2)
- Comment l'information génétique se transmettait d'une génération à une autre à l'échelle, cette fois-ci, d'une population et que tout était une question de **proportion et fréquences d'allèles**. Nous avons donc compris que la sélection (naturelle ou consciente) permettait de modifier les proportions alléliques dans la population et donc la proportion des phénotypes. Les **équations de Hardy Weinberg** sont incontournables pour tenter de prédire le résultat d'une sélection (Chap. 3). Mais à ce stade-là nous n'avons travaillé que sur des caractères qualitatifs comme la couleur mais pas des caractères quantitatifs comme la hauteur de plante ou le nombre de graines par plante.
- Le chapitre 4 présente alors les **grandes forces qui viennent modifier la structure allélique des populations**. Certaines de ces forces permettent d'augmenter la diversité allélique comme les **mutations** et les **migrations** et d'autres forces peuvent réduire la diversité allélique, ou bien modifier grandement la proportion des allèles dans la population, comme le hasard qui engendre la **dérive génétique** et les **sélections** (naturelles ou conscientes).
- Nous avons alors pu comprendre que la notion de dérive génétique était aussi une question de fréquences d'allèles et que certains allèles peuvent disparaître au cours des générations si les populations se multiplient sur de faibles effectifs. C'est ce mécanisme qui provoque la consanguinité. (Chap. 5).
- Dans le chapitre 6, nous avons discuté du concept de **sélection naturelle** appliqué aux plantes domestiquées pour savoir si le paysan sélectionneur pouvait en bénéficier. Parfois la sélection naturelle engendre des effets positifs pour les communautés paysannes, parfois c'est l'inverse et les tendances d'évolutions naturelles des espèces cultivées sont alors contrecarrées par la domestication. Nous avons aussi vu dans ce chapitre ce que voulait dire « **adaptation** » et « variété adaptée » et que l'adaptation n'est pas forcément liée à la sélection naturelle.

Nous allons commencer à parler de **sélection sur des caractères quantitatifs**, c'est-à-dire tout ce qui se mesure ou se compte (hauteur de plante, taux de protéine, poids de l'épi, nombre de grains, précocité,...) soit la très grande majorité des caractères qui intéressent les paysan-ne-s. A ce titre, il existe une discipline particulière nommée « **la génétique quantitative** ».

Pourquoi lire ce chapitre ?

Dans ce chapitre nous allons comprendre, à travers le **modèle de la génétique quantitative**, les mécanismes qui permettent de modifier des caractères phénotypiques quantitatifs d'une population grâce à la sélection. A travers de nombreux exemples, nous étudierons les différents rouages qui permettent de comprendre pourquoi une sélection progresse vite au début puis atteint un palier, ce qui se cache en réalité derrière le fameux « effet d'hétérosis » des maïs hybrides,... et que tous ces éléments sont liés à l'**évolution de la structure allélique**. Le chapitre ne donne cependant pas encore des préconisations de sélection « clefs en main ». Ce contenu, plus théorique que pratique, donne des outils pour « comprendre le monde » et offrir l'opportunité au lecteur de proposer des hypothèses pour expliquer ce qu'il peut voir et expérimenter dans sa pratique de culture et de sélection. Vous découvrirez dans le présent chapitre que nous nous affranchissons pour le moment de tout effet de l'environnement sur la construction du phénotypique : nous considérons que « tout est génétique ». C'est dans le prochain chapitre que nous ajouterons cette nouvelle couche de complexité qui nous rapprochera petit à petit du monde pratique et subtile de la sélection paysanne.



Ce projet (2018-2021) bénéficie du concours du ministère de l'agriculture et de l'alimentation (CASDAR) sous convention AAP n° 5714



Avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale développement agricole et rural CASDAR

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION

Contenu du chapitre

1) Présentation de la génétique quantitative	2
2) Construction de la valeur génétique de l'individu	3
3) Valeur génétique et variance de la population	5
A. Valeur génétique moyenne de la population	6
B. Variance génétique de la population	6
a. Savoir calculer la variance (facultatif)	6
b. Ce qu'il faut bien retenir au sujet de la variance génétique	8
4) Effet d'une sélection massale sur la structure allélique	8
A. Moyenne des valeurs génétiques de la génération 0	10
B. Variance génétique de la génération 0	10
C. Sélection massale	10
D. Moyenne des valeurs génétiques de la génération 1	12
E. Variance génétique de la génération 1	12
F. Stabilisation de la structure allélique	12
G. Résumé des effets de la sélection massale sur un caractère quantitatif	14
5) Sélection massale récurrente et limites théoriques	15
A. Evolution de la Moyenne de la population	15
B. Structure phénotypique de la génération 5	15
D. Evolution de la variance des valeurs génétiques	16
E. Evolution de la structure allélique	16
F. Modification de la règle de sélection	17
G. Apporter de la diversité allélique grâce aux mélanges et aux croisements pour augmenter le potentiel d'amélioration de la population	17
7) Résumé du programme de sélection	22
8) Principales limites sur le modèle utilisé et conséquences sur la sélection	23
A. Le codage d'un caractère quantitatif est pluri-génique	23
B. Le codage d'un caractère quantitatif n'est pas qu'additif	24
C. Les pollens de maïs sont lourds et il y a de l'autofécondation	24
D. Nous n'avons pas considéré les effets de l'environnement sur le phénotype	24

1) Présentation de la génétique quantitative

La génétique quantitative est une forme de science pratique de la domestication moderne qui se situe entre la génétique, les statistiques, les probabilités et dans une bien moindre mesure, la physiologie.

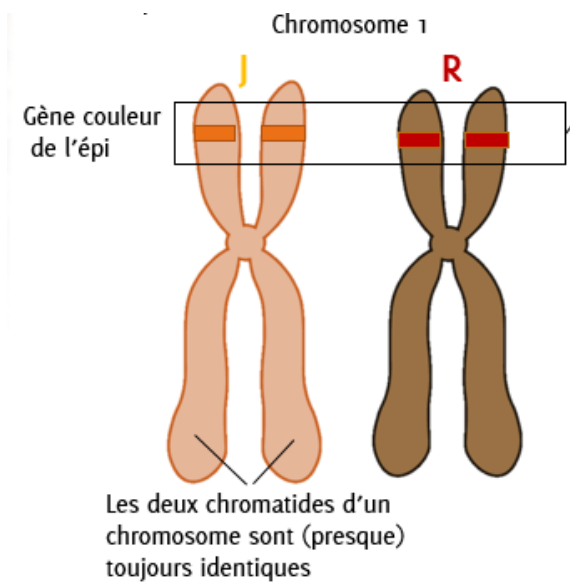
La génétique quantitative n'est en tout cas pas une « science dure » comme pourrait l'être la chimie, la physique ou la biologie mais une forme de concept intellectuel, un modèle mathématique qui ne se base pas sur des mécanismes biologiques et physiologiques mais qui permet néanmoins de prédire (et donc piloter) la sélection sur des caractères quantitatifs.

Comme tout modèle, la génétique quantitative constitue **une abstraction de la complexité du monde** pour pouvoir mener certains raisonnements logiques. C'est un modèle robuste qui a fait ses preuves depuis sa naissance dans les années 1920 (Fisher 1918, Haldane 1932, Wright 1921) et qui est utilisé dans presque tous les modèles de sélection institutionnels en génétique animale ou végétale.

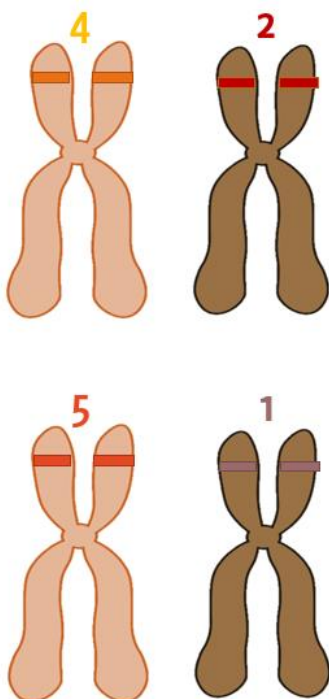
Mais la génétique quantitative a aussi ses limites et il est important de les connaître, car il est dommage de réduire sa vision du monde et sa complexité en s'obligeant à vouloir les mouliner (le monde et sa complexité) dans un modèle théorique. Par exemple, la génétique quantitative est **un modèle prédictif** (qui marche bien) mais pas explicatif (ne présente pas les mécanismes sous-jacents) : il peut répondre à des questions du type « combien ? », « dans quelle mesure ? », « quelle chance ? », « dans combien de temps ? » mais pas à des questions comme « pourquoi ? », « comment ? » (Ça c'est le champ disciplinaire de la biologie, génétique, physiologie,...).

2) Construction de la valeur génétique de l'individu

Dans ce chapitre nous allons considérer qu'il n'y a **AUCUN EFFET DE L'ENVIRONNEMENT** sur le phénotype. Nous allons, de plus, simplifier les règles calculatoires de la génétique quantitative pour faciliter la compréhension des principes de base. Nous n'aurons d'ailleurs pas besoin d'aller beaucoup plus loin que ces principes de bases pour mobiliser la génétique quantitative dans le cadre de la sélection paysanne.



Quand nous avons étudié la transmission des gènes, nous nous sommes servi d'un modèle simple sur un gène qui codait pour la couleur de l'épi. Il y avait dans ce modèle, deux versions de gène (ou allèles), un allèle « Jaune » et un allèle « Rouge ».



Imaginons désormais un caractère quantitatif quelconque, la longueur de l'épi de maïs par exemple, qui ne va être codé que par un seul gène. Ce que propose le modèle de la génétique quantitative c'est de **donner une valeur génétique quantitative, chiffrée, aux allèles**.

Dans l'exemple ci-contre, deux individus différents sont représentés, le premier est de génétique [4-2] et le second de génétique [5-1]. Il existe ici 4 versions de gène différentes pour le gène de la longueur de l'épi : les allèles [1], [2], [4] et [5].

La valeur génétique des individus correspond à **la somme de la valeur des allèles** (pas la moyenne des valeurs des allèles ! C'est comme ça). Dans cet exemple, nos deux individus ont une valeur génétique de 6 (4+2 ou 5+1). Bien qu'ayant une composition allélique différente, ces deux individus présenteront un épi de 6 cm de long (avec une longueur comme ça, ces maïs sont sûrement du pop-corn !)

Pour continuer à se familiariser avec ce principe de valeur génétique des allèles, imaginons le résultat d'un croisement forcé entre ces deux individus.

		PLANTE MATERNELLE [4-2] = 6cm	
		Allèle [4] 50%	Allèle [2] 50%
PLANTE PATERNELLE [5-1] = 6cm	Allèle [5] 50%	[4-5] = 9 cm 25%	[2-5] = 7 cm 25%
	Allèle [1] 50%	[1-4] = 5 cm 25%	[1-2] = 3 cm 25%

La descendance présentera 4 phénotypes différents :

- 25% de plantes avec un épi de 9 cm
- 25% de plantes avec un épi de 7 cm
- 25% de plantes avec un épi de 5 cm
- 25% de plante avec un épi de 3 cm

Nous avons donc différents éléments en relations les uns avec les autres :

Il y a des allèles qui codent pour des caractères phénotypiques quantitatifs, chacun de ces allèles possède une valeur génétique quantitative (un nombre) : c'est la valeur allélique. Dans notre exemple il y a 4 allèles différents : [1], [2], [4] et [5].

Quand les allèles se combinent par 2 pour former un génotype complet, la somme de la valeur allélique des deux allèles engendre la **valeur génétique additive** de l'individu (ont dit « additive » car c'est le résultat de l'addition = la somme des valeurs alléliques).

Cependant, nous allons voir juste après que, parfois, la véritable valeur génétique observée d'un individu n'est pas exactement égale à la valeur génétique additive...

Un individu avec les allèles [4] et [1] aura par exemple une valeur génétique de [6] alors que, cela la règle énoncée précédemment on aurait prédit une valeur génétique de [5]...

Cette **différence entre la prédiction du modèle additif et la valeur observée** porte un nom un peu barbare : c'est le **résidu de dominance**.

$$\text{Résidu de dominance} = \text{Valeur génétique réelle} - \text{Valeur génétique additive}$$

Dans notre exemple :

$$\text{Résidu de dominance} = 6 - (4 + 1) = 6 - 5 = +1$$

En fait le résidu de dominance est un peu comme une baguette magique qui sert à combler les lacunes du modèle de la génétique quantitative car il est **complètement imprédictible** !

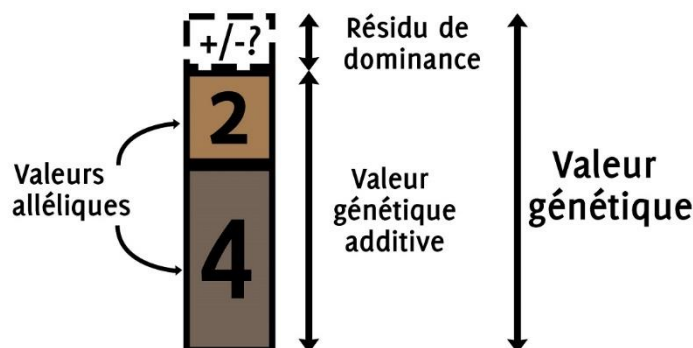
Les allèles [4] et [1] ensemble peuvent donner un individu de valeur [6] (le résidu est égal à +1) mais les allèles [4] et [2] ensemble peuvent très bien donner un individu de valeur [5] (le résidu est égal à -1) : il n'y a **aucune logique, aucune règle**. Rappelons que le modèle de la génétique quantitative ne sert pas à comprendre des mécanismes biologiques mais bien à mesurer et prédire des résultats. Il existe tout de même une **fraction imprédictible représentée par le résidu de dominance**.

Heureusement pour le modèle de la génétique quantitative, le résidu de dominance est toujours bien plus faible que la valeur additive. Dans la grande majorité des cas, il représente entre **-10% et +10% de la valeur génétique additive**. Autrement dit, le modèle de la génétique quantitative permet des prédictions de valeurs génétiques avec une erreur possible d'environ 10%.

Dans le monde des généticiens ou des sélectionneurs, ce résidu de dominance porte d'autres noms : « l'effet d'épistasie », le bien connu « effet d'hétérosis » et la bien mal nommée « vigueur hybride ».

Ainsi, on note la valeur génétique d'un individu de la manière suivante :

$$\text{Valeur génétique réelle} = \text{Valeur génétique additive} + \text{Résidu de dominance}$$



Schématisation de la construction de la valeur génétique (pour un gène codant)

Comme le résidu de dominance est faible par rapport à la valeur additive, nous allons le mettre de côté pour le moment (à des fins pédagogiques) et se concentrer uniquement sur l'aspect additif et prédictible de la valeur génétique, à savoir :

$$\text{Valeur génétique réelle} = \text{Somme de la valeur des allèles}$$

3) Valeur génétique et variance de la population

Comme dans l'exemple de la construction du phénotype de la couleur de l'épi de maïs utilisé dans les chapitres 2, 3, 4 et 5 ; le phénotype de la longueur de l'épi est codé par des allèles. Ces allèles se combinent et se recombinent de génération en génération grâce à la formation des gamètes et à la fécondation : c'est le **brassage génétique** qui permet d'engendrer des individus sans cesse différents et d'observer une diversité de phénotypes dans une population.

Dans le chapitre 3, nous avons introduit la notion de structure allélique qui décrit les proportions relatives des allèles dans une population : un pourcentage d'allèle [rouge] et un pourcentage d'allèle [jaune] qui, en fonction de leurs fréquences donnent des proportions particulières d'épis rouges [rouge-rouge], d'épis orange [rouge-jaune] et d'épis jaunes [jaune-jaune]. Le lien entre la structure allélique (fréquence des allèles) et la structure phénotypique (fréquence des couleurs d'épis) peut se faire grâce aux **équations d'Hardy-Weinberg**.

Nous pouvons appliquer exactement les mêmes équations et les mêmes raisonnements avec des allèles qui ont des valeurs quantitatives et des phénotypes quantitatifs (comme la taille de l'épi).

Pour le moment, imaginons toujours que la taille de l'épi ne soit codée que par un seul gène et que, dans notre population, il n'y ait que deux allèles différents sur ce gène. Un allèle qui porte la valeur [4] présent à 42% et un allèle qui porte la valeur [2] présent à 58%.

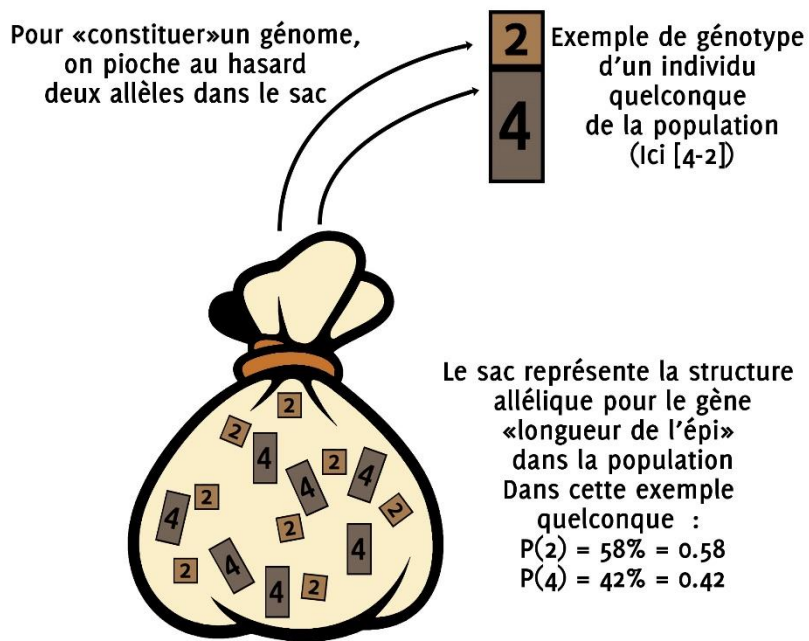
On note alors :

$p([4])$ la proportion de l'allèle [4] dans la population et $p([2])$ la proportion de l'allèle [2] dans la population.

On sait que $p([4]) = 42\%$ et $p([2]) = 58\%$

On peut alors calculer les proportions de tous les phénotypes dans cette population grâce aux équations de Hardy-Weinberg (cf. Chapitre 3).

$p([2-2]) = p([2]) \times p([2]) = 0.58 \times 0.58 = 0.34 = 34\%$	-> il y a 34% d'épis de 4 cm (2+2)
$p([4-4]) = p([4]) \times p([4]) = 0.42 \times 0.42 = 0.18 = 18\%$	-> il y a 18% d'épis de 8 cm (4+4)
$p([4-2]) = 2 \times p([4]) \times p([2]) = 2 \times 0.42 \times 0.58 = 0.48 = 48\%$	-> il y a 48% d'épis de 6 cm (4+2)



A. Valeur génétique moyenne de la population

A partir de notre connaissance de la structure phénotypique de la population sur les longueurs des épis il est possible de calculer la **valeur génétique moyenne de la population**.

Pour calculer cette moyenne, il est nécessaire de multiplier, pour chaque phénotype la valeur génétique avec sa fréquence et de faire la somme de toutes ces valeurs.

Dans notre exemple :

$$(0.34 \times 4) + (0.18 \times 8) + (0.48 \times 6) = 1.36 + 1.44 + 2.88 = 5.7 \text{ cm}$$

La moyenne de la longueur des épis de cette population est de **5.7 cm**.

B. Variance génétique de la population

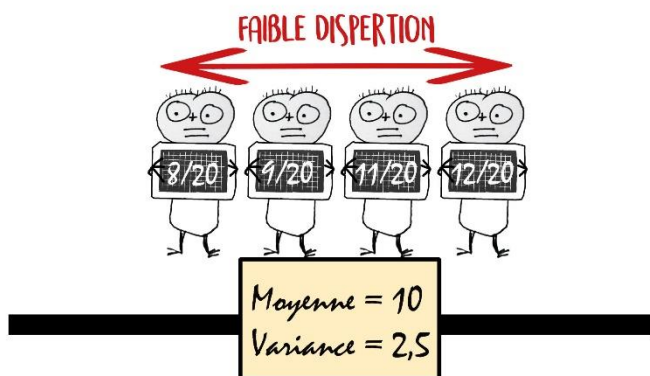
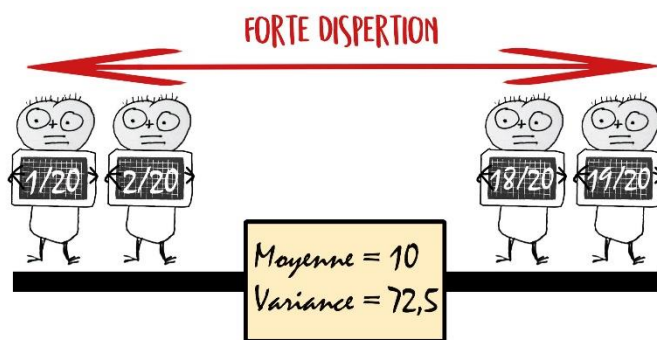
On peut aussi calculer un autre indicateur qui va se révéler crucial pour la suite : c'est la mesure de la diversité génétique de la population sur le caractère quantitatif étudié. On utilise le calcul de la **variance génétique** pour décrire la dispersion des valeurs génétiques de longueur d'épi autour de la moyenne de 6 cm.

a. Savoir calculer la variance (facultatif)

Pour les mathématiciens, la variance exprime la moyenne des carrés des écarts à la moyenne. Nous allons présenter la formule et l'utiliser dans notre exemple mais il n'est pas nécessaire de savoir faire le calcul pour comprendre la suite.

$$\text{Variance} = \frac{\sum(x - x_i)^2}{n}$$

Où x est la moyenne des valeurs et x_i la valeur d'un individu i et n le nombre d'individu.



Exemple de calcul de la variance avec Toto:

Imaginons 2 classes de 4 élèves. Les élèves sont évalués sur un devoir noté sur 20.

Dans la 1ère classe, les élèves obtiennent les notes 1, 2, 18 et 19.

Dans la 2nd classe, les élèves obtiennent les notes 8, 9, 11 et 12.

$$\text{Moyenne classe 1} = \frac{(1 + 2 + 18 + 19)}{4} = 10$$

$$\text{Moyenne classe 2} = \frac{(8 + 9 + 11 + 12)}{4} = 10$$

Dans les deux classes, **la moyenne des notes est la même : 10**. Mais **la dispersion est très différente** : il y a beaucoup plus de dispersion (aspect d'hétérogénéité, de diversité) dans la première classe. Pour mesurer cette dispersion, on calcule la variance.

$$\text{Variance classe 1} = \frac{(10 - 1)^2 + (10 - 2)^2 + (10 - 18)^2 + (10 - 19)^2}{4}$$

$$\text{Variance classe 1} = \frac{9^2 + 8^2 + (-8)^2 + (-9)^2}{4} = \frac{81 + 64 + 64 + 81}{4}$$

$$\text{Variance classe 1} = 72,5$$

$$\text{Variance classe 2} = \frac{(10 - 8)^2 + (10 - 9)^2 + (10 - 11)^2 + (10 - 12)^2}{4}$$

$$\text{Variance classe 2} = \frac{2^2 + 1^2 + (-1)^2 + (-1)^2}{4} = \frac{4 + 1 + 1 + 4}{4}$$

$$\text{Variance classe 2} = 2,5$$

Ici, pour le calcul de la variance des notes de classe, nous avons accès à chacune des notes individuelles : pour la première classe un élève avait une note de 1, un autre une autre de 2, un troisième une note de 18 et le dernier une note de 19. Ces valeurs forment une série qui est la suivante : 1, 2, 18, 19. On peut aussi résumer les résultats de la classe en les présentant d'une autre manière : 25 % des élèves ont obtenu une note de 1, 25 % une note de 2, 25 % une note de 18 et 25 % une note de 19. Les données que nous avons obtenues sur la dispersion des longueurs des épis dans notre population sont présentées de cette même façon (34 % d'épis de 4 cm, 48 % d'épis de 6 cm,...).

Pour calculer la variance génétique d'une population à partir des différentes valeurs génétiques individuelle que l'on trouve dans la population et leur proportion relative, il est nécessaire d'apporter une petite modification à la formule du calcul de la variance.

Ainsi :

$$\text{Variance génétique} = \sum (x - x_i)^2 * p(i)$$

Où p(i) est la proportion relative des individus de valeur génétique xi dans la population.

Appliquons cette formule à nos valeurs génétiques de longueur d'épi. Pour rappel, la population est composée de 34 % d'épis de 4 cm, 48 % d'épis de 6 cm et 18% d'épis de 8 cm. La moyenne des valeurs génétique de cette population est de 5.7 cm.

$$\text{Variance génétique} = (5.7 - 4)^2 * 0.34 + (5.7 - 6)^2 * 0.48 + (5.7 - 8)^2 * 0.18$$

$$\text{Variance génétique} = 2.89 * 0.34 + 0.09 * 0.48 + 5.29 * 0.18$$

$$\text{Variance génétique} = 2 \text{ cm}$$

b. Ce qu'il faut bien retenir au sujet de la variance génétique

La variance génétique mesure la dispersion des valeurs génétique sur un caractère quantitatif dans une population. D'une manière générale, plus la variance est élevée, plus la diversité génétique est élevée (diversité allélique + équilibre entre les proportions alléliques). Si la variance génétique est égale à 0, cela signifie qu'il n'y a pas de diversité allélique sur le caractère en question et donc pas de possibilité de modifier la structure allélique. Autrement dit, **sans variance génétique, l'amélioration d'un caractère quantitatif par sélection massale n'est pas possible.**

4) Effet d'une sélection massale sur la structure allélique

L'enjeu de la **sélection massale** paysanne est notamment de modifier la génétique des populations afin de la faire évoluer vers des caractéristiques phénotypiques en lien avec les objectifs de la paysanne ou du paysan. Par exemple, on cherchera, par voie de la sélection massale, à augmenter la longueur moyenne des épis d'une population.

La sélection massale est une sélection qui ne se base que sur l'observation des plantes, sur le phénotype.

Imaginons une population de maïs dont la longueur des épis est codée par un unique gène. Il existe 4 allèles différents sur ce gène dont les valeurs génétiques (en cm) sont de [1], [2], [4] et [5]. La structure allélique de cette population est la suivante :

$$P([1]) = 47 \% \quad P([2]) = 31 \% \quad P([4]) = 18 \% \quad P([5]) = 4 \%$$

Avec ces données, nous sommes en mesure de définir la **structure phénotypique** de cette population grâce aux équations d'Hardy Weinberg, c'est-à-dire la proportion relative des différentes combinaisons d'allèles. Vous pouvez vous entraîner à faire ces calculs avant de poursuivre le déroulé de cet exemple (ressources au Chap.3). On ajoute une difficulté supplémentaire ici : dans tous nos précédents exemples d'usage des équations d'Hardy-Weinberg, nous avons des modèles avec seulement 2 allèles différents par gène ([rouge] et [jaune] dans les exercices du Chap.3 ou [4] et [2] dans l'exemple précédent du calcul de la valeur génétique de la population) ; dans le présent exemple il y a maintenant 4 allèles différents sur le même gène, il faut donc explorer toutes les combinaisons possibles ([1:1], [1:2], [1:4], [1:5], [2:2], ...).

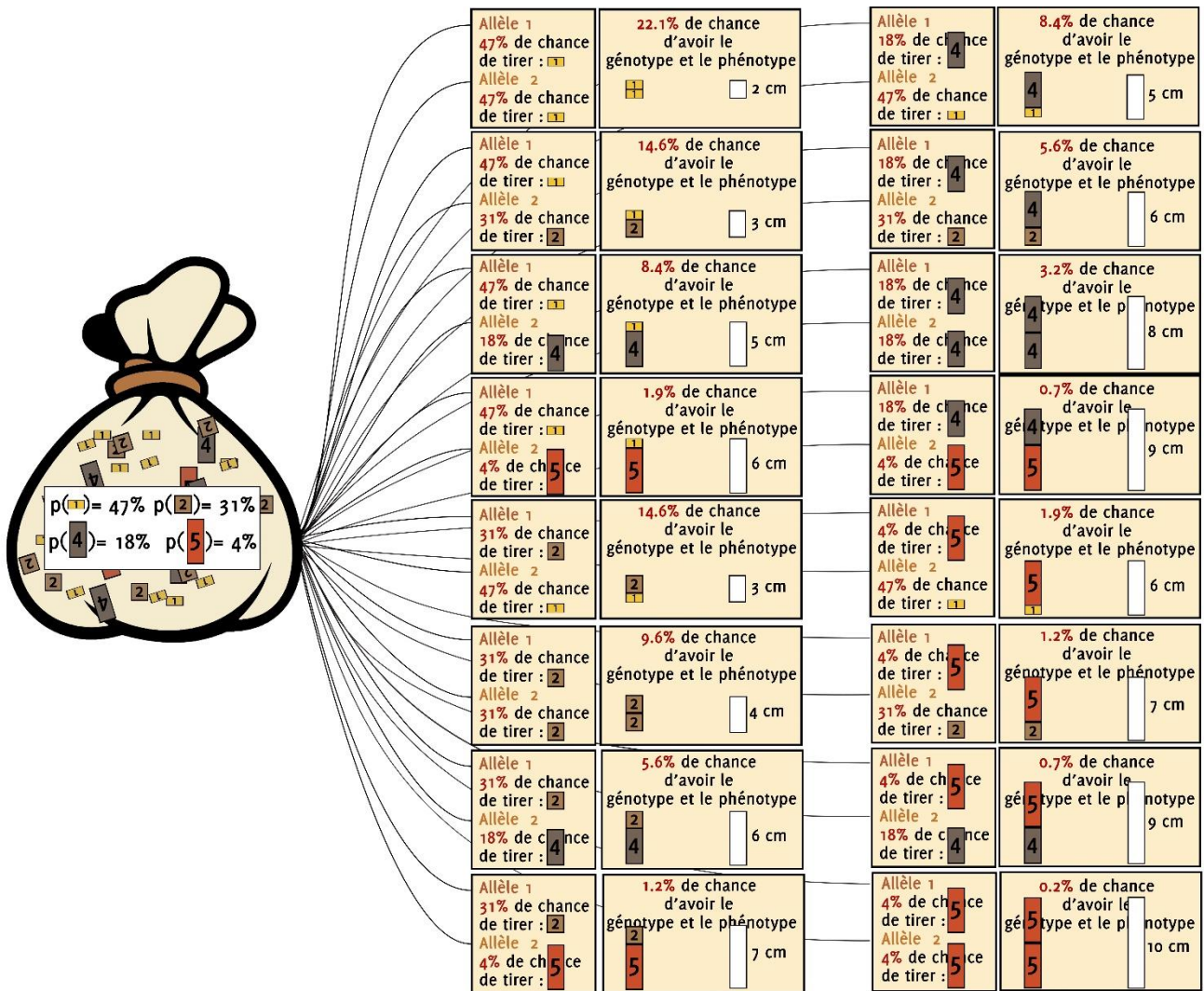
Exemple détaillé pour calculer la proportion des phénotypes [1:1] et [1:2]

$$P([1:1]) = p([1]) \times p([1]) = 0.47 \times 0.47 = 22.1 \%$$

22% des épis de la population présentent un épi d'une longueur de 2 cm (1+1)

$$P([1:2]) = 2 \times p([1]) \times p([2]) = 2 \times 0.47 \times 0.31 = 29 \%$$

29% des épis de la population présentent un épi d'une longueur de 3 cm (1+2)



Le paysan sélectionneur observera une population diversifiée sur la longueur des épis comme dans la figure ci-dessous.

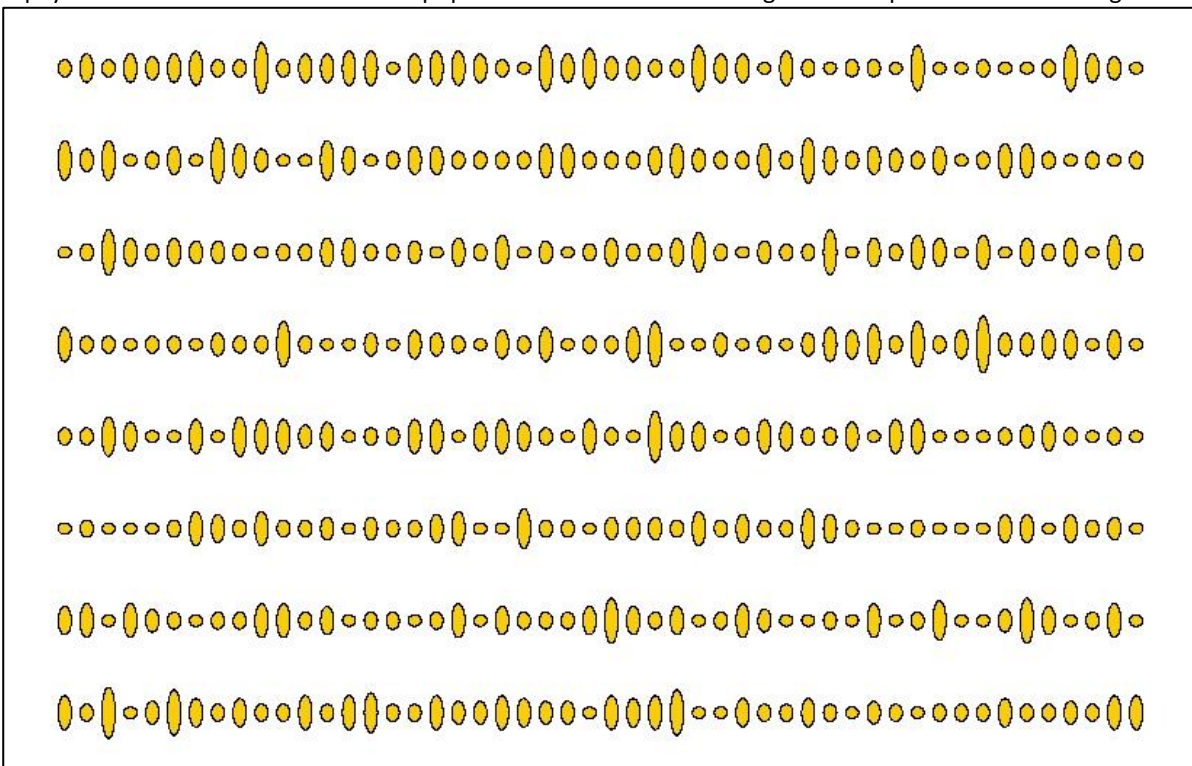


Figure représentant 400 épis d'une population diversifiée sur la longueur des épis dont la structure phénotype est induite par un unique gène et une diversité allélique de 4 allèles dont les proportions relatives sont définies arbitrairement.

On peut constater de nombreuses choses en regardant cette figure :

On voit bien la **diversité phénotypique**, on arrive à identifier grossièrement des petits épis et des longs épis. Il est impossible d'identifier sans faire des mesures puis des calculs la moyenne de la valeur génétique de la population sur ce caractère, et encore moins la variance.

Avant de présenter la figure, nous avons décrit précisément le mécanisme génétique sous-jacent qui permettait de produire cette diversité de longueur d'épi. Mais dans la réalité, le nombre d'allèles différents, leurs valeurs génétiques et leurs proportions sont parfaitement inconnus !

Enfin, rappelons que le modèle imaginé pour le moment est très simple et encore bien loin de la réalité du champ car nous n'avons pas de résidus de dominance, peu de diversité allélique, un unique gène codant, pas d'effet de l'environnement et pas d'effet d'interaction entre la génétique et l'environnement. Mais nous laissons encore tout ça de côté pour le moment et nous allons commencer par faire une petite sélection dans cette population pour augmenter la longueur des épis.

A. Moyenne des valeurs génétiques de la génération 0

Pour le moment nous n'avons pas encore sélectionné, on considère que l'état actuel de la structure allélique présentée précédemment constitue la génération 0 de notre population.

La moyenne des longueurs cette population est de 4 cm.

Voici le calcul pour arriver à cette valeur :

Pour rappel : la moyenne se calcule en faisant la **somme** des **produits** entre une **valeur génétique** et sa **proportion relative dans la population**.

Moyenne longueur génération 0

$$= 0.221 * 2 + 0.291 * 3 + 0.096 * 4 + 0.169 * 5 + 0.149 * 6 + 0.025 * 7 + 0.032 * 8 + 0.014 * 9 + 0.002 * 10 = 4 \text{ cm}$$

B. Variance génétique de la génération 0

La variance génétique de la génération 0 est de 3.1 cm, elle indique la dispersion actuelle des valeurs de longueur d'épi autour de la moyenne de 4 cm.

Voici le calcul pour arriver à cette valeur :

Pour rappel : la variance se calcule en faisant la **somme** des **produits** entre **l'écart au carré** de la **valeur génétique** à la **moyenne** et la **proportion relative de la valeur génétique**.

Variance longueur génération 0

$$= (2 - 4)^2 * 0.221 + (3 - 4)^2 * 0.291 + (4 - 4)^2 * 0.096 + (5 - 4)^2 * 0.169 + (6 - 4)^2 * 0.149 + (7 - 4)^2 * 0.025 + (8 - 4)^2 * 0.032 + (9 - 4)^2 * 0.014 + (10 - 4)^2 * 0.002$$

C. Sélection massale

Dans cette population, nous allons sélectionner les épis les plus longs : on ne garde, pour faire la semence et constituer la génération suivante, que les épis de 8, 9 ou 10 cm.

Dans cette population de 400 plantes, cela revient à prendre 24 épis.

Il y a dans cette sélection :

1 épi de 10 cm (= 400 x 0.002) -> cela correspond à 4,2% de la sélection (1/24)

7 épis de 9 cm (= 400 x 0.014) -> cela correspond 29.2 % de la sélection (7/24)

16 épis de 8 cm (= 400 x 0.032) -> cela correspond 66.6 % de la sélection (16/24)

La moyenne des valeurs génétiques sur la longueur d'épis de la sélection est de 8,4 cm.

En mobilisant nos connaissances sur la sexualité du maïs et la transmissibilité des caractères (Chapitres 2 et 3), nous pouvons prédire le résultat de cette sélection en faisant le tableau de croisement suivant.

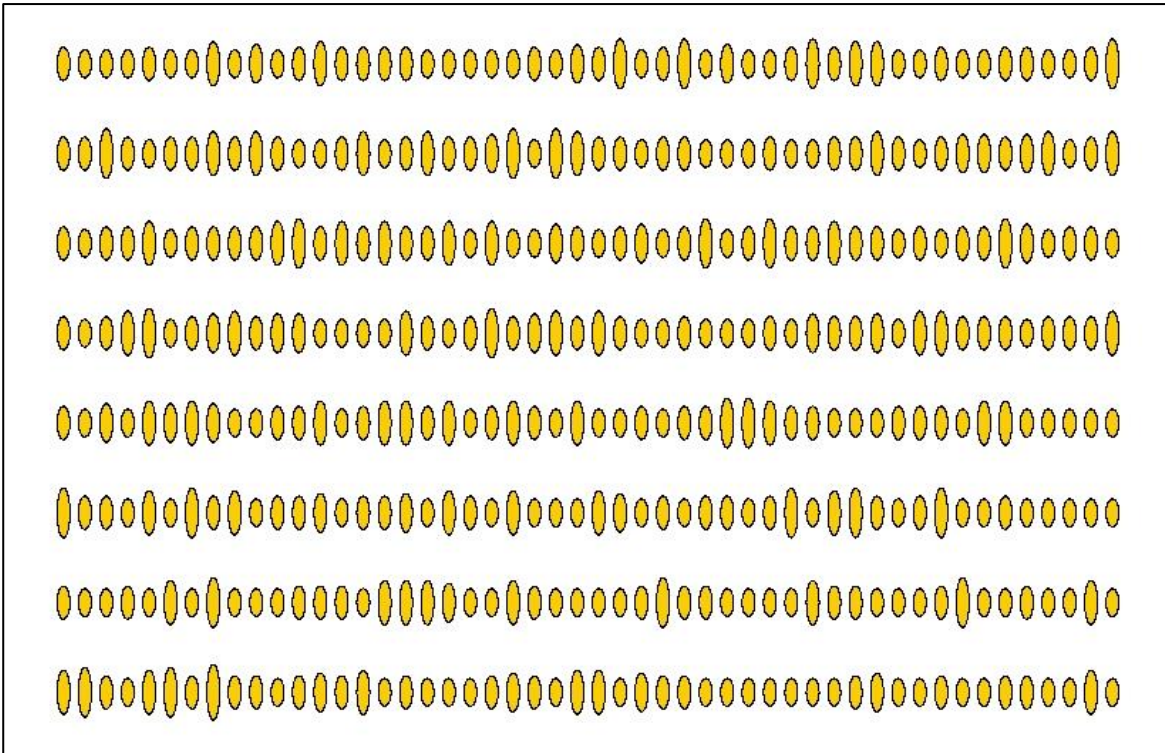
		Génétique maternelle (celle des plantes donnant les épis sélectionnés)			
Valeur génétique		10 cm	9 cm		8 cm
Proportion dans la sélection		4,2 %	29.2 %		66.6 %
Composition allélique		[5:5]	[5:4]		[4:4]
Formation des gamètes		[5] 100 %	[5] 50 %	[4] 50 %	[4] 100 %
Génétique paternelle (composition du nuage pollinique = structure allélique de la population)	[1] 47 %	[1:5] = 6 cm 2 % ^{*1}	[1:5] = 6 cm 6.9 % ^{*2}	[1:4] = 5 cm 6.9 %	[1:4] = 5 cm 31.3 %
	[2] 31 %	[2:5] = 7 cm 1.3 %	[2:5] = 7 cm 4.5 %	[2:4] = 6 cm 4.5 %	[2:4] = 6 cm 20.6 %
	[4] 18%	[4:5] = 9 cm 0.8 %	[4:5] = 9 cm 2.6 %	[4:4] = 8 cm 2.6 %	[4:4] = 8 cm 12 %
	[5] 4%	[5:5] = 10 cm 0.2 %	[5:5] = 10 cm 0.6 %	[5:4] = 9 cm 0.6 %	[5:4] = 9 cm 2.6 %

*1 $0.042 \times 1 \times 0.47 = 0.02 = 2\%$ *2 $0.292 \times 0.5 \times 0.47 = 0.069 = 6.9\%$

La composition phénotypique de la population issue du resemis de cette sélection est la suivante :

Epis de 5 cm ([1:4]) :	38.2 % (6.9 + 31.3)
Epis de 6 cm ([5:1] ou [2:4]) :	34 % (2 + 6.9 + 4.5 + 20.6)
Epis de 7 cm :	5.8 %
Epis de 8 cm :	14.6 %
Epis de 9 cm :	6.6 %
Epis de 10 cm :	0.8 %

Voici à quoi ressemble la génération 1 de la population après la sélection



C'est incroyable comment ça marche bien la sélection n'est-ce pas ?! (Retournez donc voir la population avant sélection page 9 pour vous en convaincre)

D. Moyenne des valeurs génétiques de la génération 1

La moyenne des longueurs des épis de la génération 1 est de **6.2 cm**.

Voici le calcul pour arriver à cette valeur :

$$\begin{aligned} \text{Moyenne longueur génération 1} \\ &= 5 * 0.382 + 6 * 0.34 + 7 * 0.058 + 8 * 0.146 + 9 * 0.066 + 10 * 0.008 \\ &= 6.2 \text{ cm} \end{aligned}$$

E. Variance génétique de la génération 1

La variance génétique de la génération 1 est de **1.7 cm** (nous ne présentons plus le calcul), elle indique la dispersion actuelle des valeurs de longueur d'épi autour de la moyenne de 6.2 cm.

F. Stabilisation de la structure allélique

Après une opération de sélection, la structure phénotypique de la population n'est pas stabilisée : on le sait car les équations d'Hardy Weinberg ne sont pas vérifiées.

Structure phénotypique génération 1	
Valeur génétique	Proportion
2 cm	0 %
3 cm	0 %
4 cm	0 %
5 cm	38.2 %
6 cm	34 %
7 cm	5.8 %
8 cm	14.6 %
9 cm	6.6 %
10 cm	0.8 %



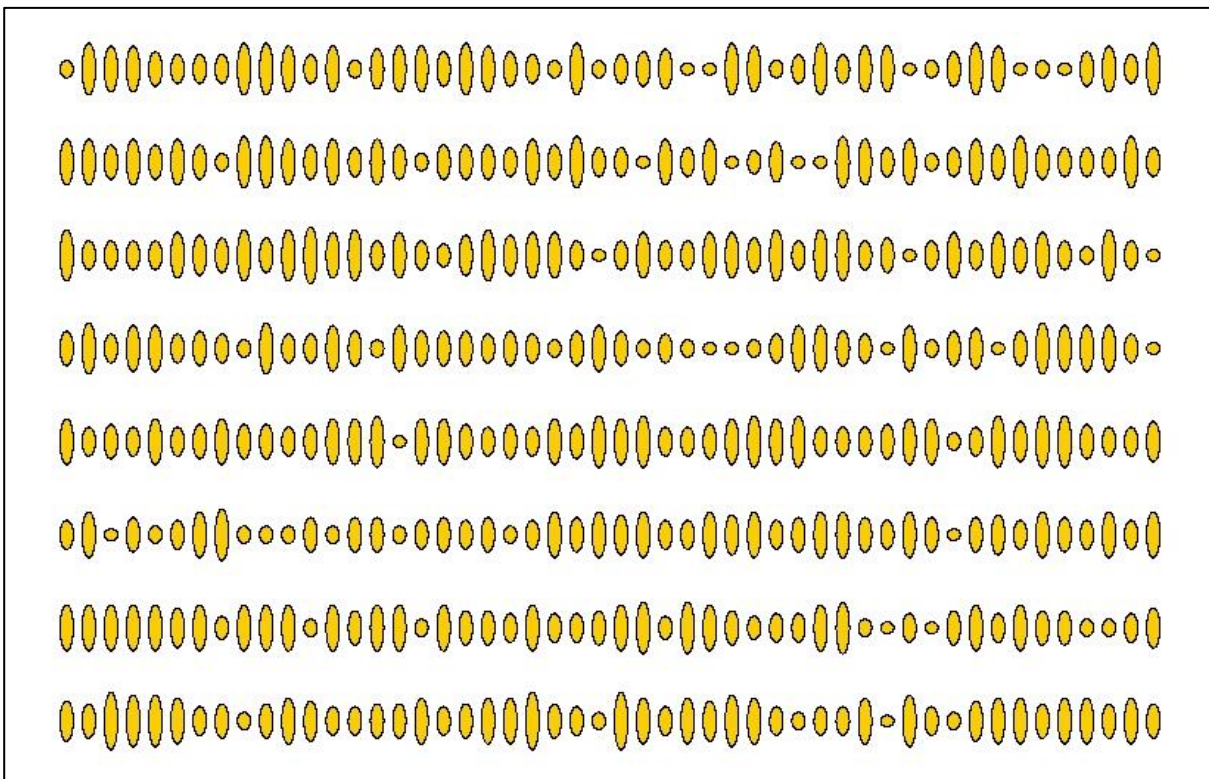
Structure allélique	
Valeur allélique	Proportion
[1]	23.55 %
[2]	15.45 %
[4]	49.55 %
[5]	11.45 %



Ce que devrait être la structure phénotypique si les équations étaient vérifiées	
Valeur génétique	Proportion
2 cm	5.5 %
3 cm	7.2 %
4 cm	2.4 %
5 cm	23.4 %
6 cm	20.7 %
7 cm	3.6 %
8 cm	24.6 %
9 cm	11.3 %
10 cm	1.3 %

(On ne détaille pas ici les calculs pour arriver aux valeurs du tableau : c'est encore et toujours l'application des équations d'Hardy Weinberg qu'il y a derrière : le raisonnement que nous menons ici est le même que nous avons mené dans l'exercice 2 du chapitre 3).

Sans opération de sélection, la population va se **stabiliser**, après plusieurs générations, autour d'une valeur génétique moyenne de longueur de l'épi de **6,2 cm** (la même valeur moyenne obtenue en génération 1, après la sélection) et une variance génétique de **4 cm**. Notons ici que la variance génétique après stabilisation est bien supérieure à la variance génétique en génération 1 (elle était de 1.7cm) mais elle est aussi supérieure à la génération 0 (elle était de 3.2 cm). D'un point de vue génétique, une population « stabilisée » n'est pas du tout synonyme d'une population « homogène ».



Structure phénotypique de la population après la stabilisation

G. Résumé des effets de la sélection massale sur un caractère quantitatif

A l'échelle des individus

Un caractère phénotypique quantitatif est codé par un ou plusieurs gènes sur lesquels il peut exister différents allèles. En génétique quantitative, on attribue une valeur numérique aux différents allèles.

La somme de la valeur génétique des allèles qui compose le génotype d'un individu lui confère sa valeur génétique (avec un degré d'imprécision qui s'appelle le résidu de dominance).

Pour le moment, comme on considère qu'il n'y a pas d'effet de l'environnement, la valeur génétique est égale à la valeur phénotypique d'un individu.

La valeur phénotypique des individus varie en fonction des différentes combinaisons alléliques possibles.

A l'échelle des populations

Pour un caractère phénotypique quantitatif donné, on peut décrire la population à partir de la structure allélique associée à ce caractère. Cette structure est définie par la nature des allèles (ici différentes valeurs) et leurs proportions relatives.

A ce stade, on peut calculer la diversité allélique (nombre d'allèles différents dans la population) et on peut aussi calculer un indice de variation allélique qui mesure l'équilibre entre les proportions alléliques (comme l'index de NEI présenté dans le chapitre 4 et illustré par les populations de sardines et de maquereaux).

En fonction des proportions relatives des allèles, il y aura plus ou moins de chance de rencontre entre différentes allèles pour engendrer des individus. La structure allélique va donc induire la structure phénotypique de la population.

Pour un caractère quantitatif donné, la structure phénotypique d'une population décrit les différentes valeurs génétiques individuelles que l'on peut trouver dans la population et leurs proportions relatives.

A partir de la structure phénotypique de la population, on peut calculer :

- La valeur génétique moyenne de la population (c'est ce que le sélectionneur cherche souvent à augmenter ou diminuer)

- La variance génétique de la population qui mesure la dispersion des valeurs génétiques autour de la moyenne (c'est l'hétérogénéité des valeurs génétiques)

Et on peut aussi calculer un indice de variation génotypique basé sur le même principe que le calcul de l'indice de variation allélique à l'aide de l'index de NEI.

Lors de la sélection

Quand on opère une sélection massale, on se base sur l'observation phénotypique des individus et leur variation (s'il n'y avait pas de variation on ne pourrait pas faire de choix, donc de sélection). Cette variation est le résultat de combinaison allélique induite par la structure allélique de la population.

En situation réelle de sélection massale, nous n'avons aucune idée d'à quoi peut ressembler la structure allélique de la population.

En venant choisir certains individus plutôt que d'autres lors de la sélection massale, on vient modifier la structure allélique de la population.

La modification de la structure allélique provoque une modification de tous les éléments qui dépendent de celle-ci, notamment la structure phénotypique et donc la valeur génétique moyenne de la prochaine génération : c'est le « progrès génétique ».

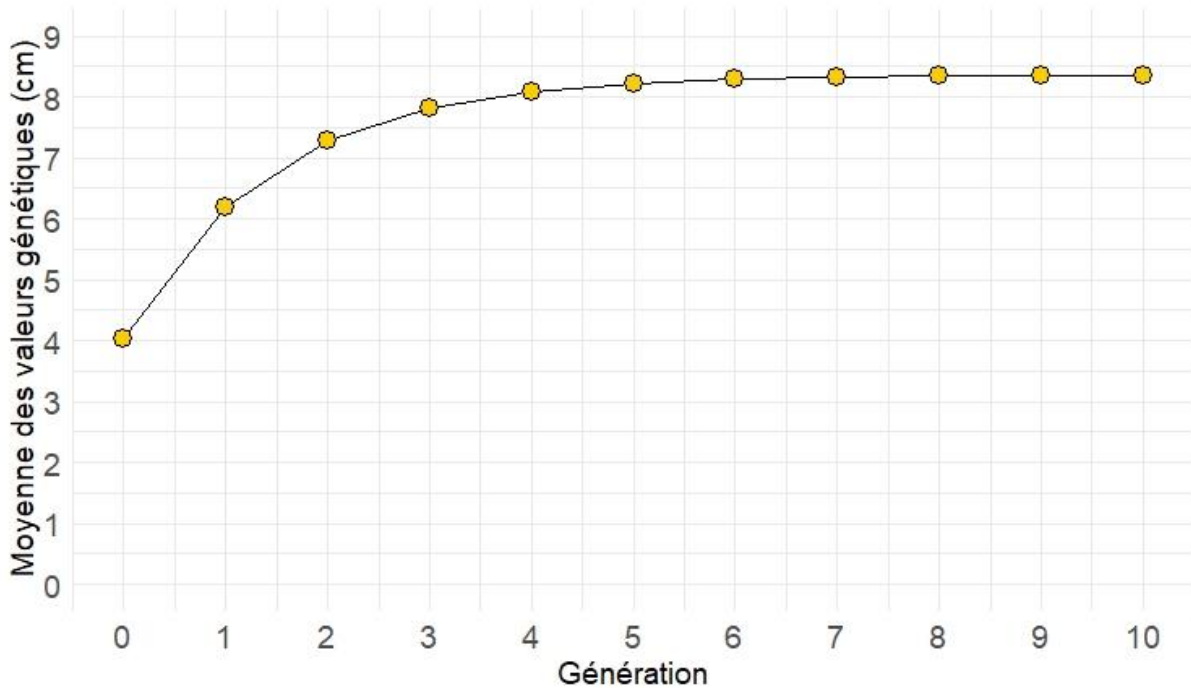
5) Sélection massale récurrente et limites théoriques

Le **progrès génétique** sur une population fermée n'est pas indéfini. Dans la pratique comme dans la théorie, une sorte de **palier** sur la valeur génétique moyenne de la population sera inéluctablement atteint après un certain temps (ce temps peut être long).

Pour comprendre ce phénomène, nous allons continuer notre exercice de sélection sur la longueur de l'épi codée par 1 gène sur lequel il existe 4 allèles différents ([1], [2], [4] et [5]). Imaginons encore une fois dans cet exemple qu'il n'existe pas d'effet de l'environnement (ce qui nous facilite grandement la tâche en sélection).

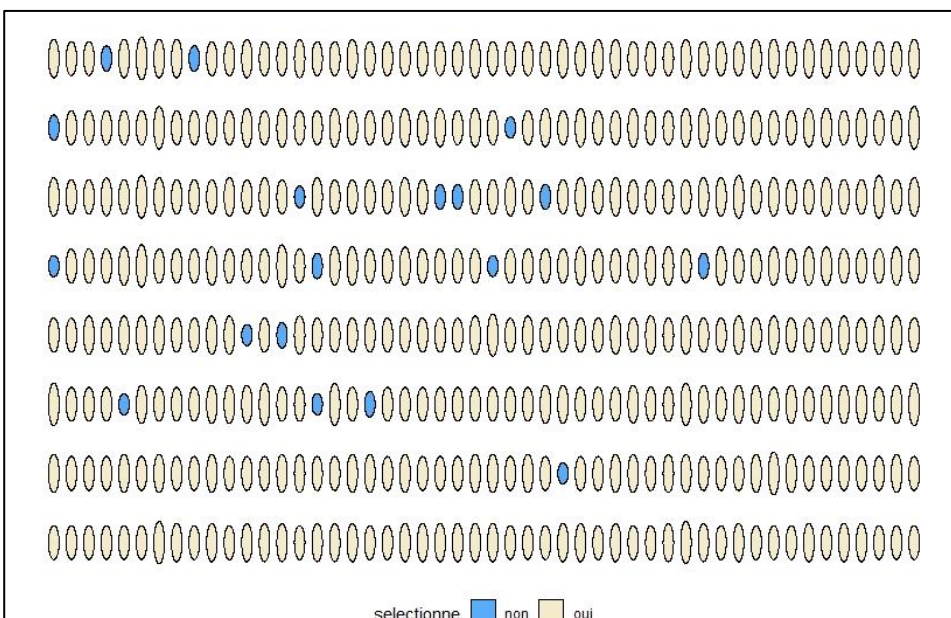
Sur plusieurs générations, nous allons appliquer, sans le détailler, exactement le même raisonnement que nous avons appliqué entre la génération 0 et la génération 1. Nous allons, aussi, toujours appliquer exactement la même règle de décision : on ne garde que les épis de 8, 9 ou 10 cm de long pour constituer la génération suivante.

A. Evolution de la Moyenne de la population



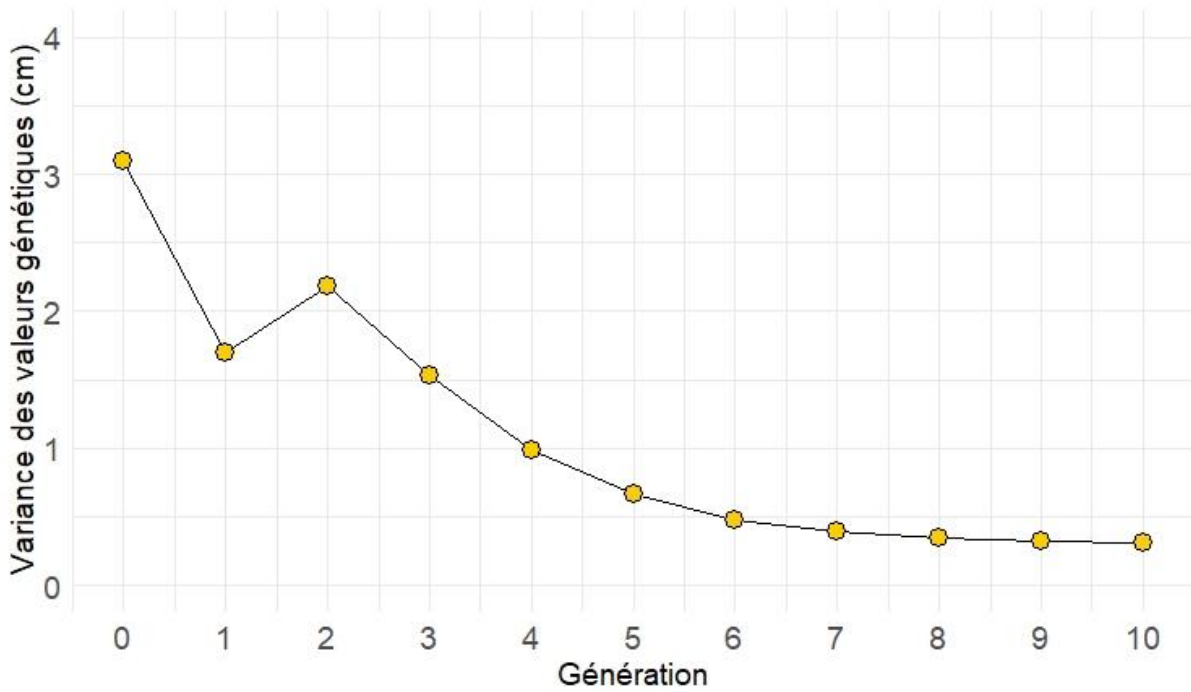
A partir de la génération 5, un palier est atteint : malgré la sélection qui continue, la population ne progresse plus sur la longueur moyenne des épis.

B. Structure phénotypique de la génération 5



La population à la génération 5 est principalement constituée d'épis de 8, 9 ou 10 cm de long. C'est finalement presque toute la population qui est conservée dans la sélection avec les règles de sélection fixées en début de programme de sélection. Dans le schéma, sont représentés en clair les épis conservés par la règle de sélection et en bleu les épis écartés par la règle de sélection.

D. Evolution de la variance des valeurs génétiques

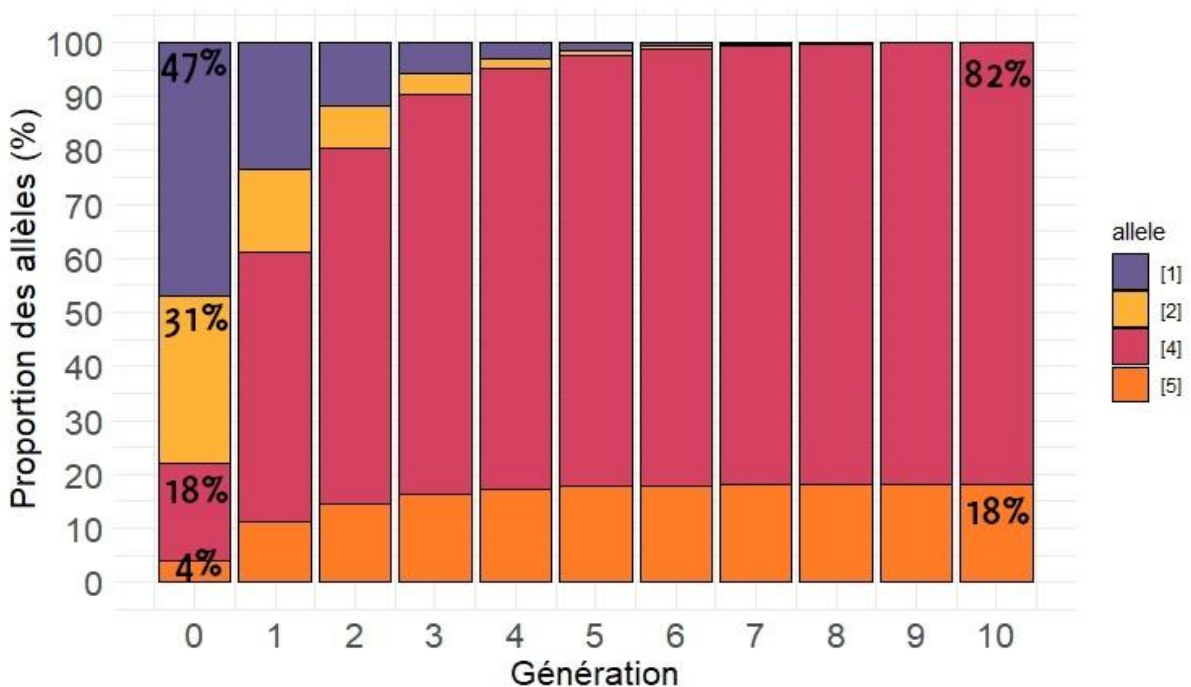


Au fur et à mesure des générations, la dispersion des valeurs des longueurs d'épis autour de la moyenne diminue. Si la variance est de 0, cela signifie qu'il n'y a plus d'hétérogénéité dans les longueurs d'épis, autrement dit, tous les épis sont de la même longueur.

A la génération 10, la variance est très faible, on ne trouve dans la population que trois longueurs différentes d'épis : des épis de 8 cm (67 %), des épis de 9 cm (30 %) et des épis de 10 cm (3 %).

A ce stade là on peut considérer que la sélection est un succès car la population est conforme à la règle de sélection qui fut appliquée de manière récurrente (conserver les épis de 8, 9 ou 10 cm).

E. Evolution de la structure allélique



Les évolutions de la moyenne des longueurs, des structures phénotypiques ou de la variance sont toutes induites par l'évolution de la structure allélique, c'est-à-dire l'évolution des proportions relatives des différents allèles qui codent pour la longueur de l'épi.

Le fait de choisir uniquement les longs épis fait que les allèles [1] et [2] ont beaucoup moins de chance que les allèles [4] et [5] d'être transmises à la génération suivante (leur unique façon de se transmettre ici est par la pollinisation).

Ainsi, les proportions des allèles [4] et [5] vont progressivement augmenter et les proportions des allèles [1] et [2] vont diminuer au point de devenir rare dès la génération 4.

Avec la règle de décision que nous avons adoptée, la structure allélique se stabilise autour d'une certaine valeur : ici 18% pour l'allèle [5], 82% pour l'allèle [4] et 0% pour les allèles [1] et [2]. Les allèles [1] et [2] sont cependant encore dans la population, mais en proportion particulièrement faible.

F. Modification de la règle de sélection

Le sélectionneur pourrait par exemple décider ici de changer sa règle de décision pour continuer à augmenter la longueur moyenne des épis en ne prenant désormais que les épis d'uniquement de 10 cm pour constituer la génération suivante.

S'il applique cette nouvelle règle, la structure allélique va de nouveau évoluer. La proportion de l'allèle [5] augmentera tandis que la proportion de l'allèle [4] diminuera. Il arrivera un moment où, après une 10aine de générations, la structure allélique de la population sera composée à 100% de l'allèle [5]. A stade là, tous les épis feront 10 cm de long, la moyenne de la population sera de 10 cm et la variance de 0. Il sera impossible de continuer à augmenter la longueur des épis, à moins de voir apparaître de nouveaux allèles dans la population (mutation ou migration).

G. Apporter de la diversité allélique grâce aux mélanges et aux croisements pour augmenter le potentiel d'amélioration de la population

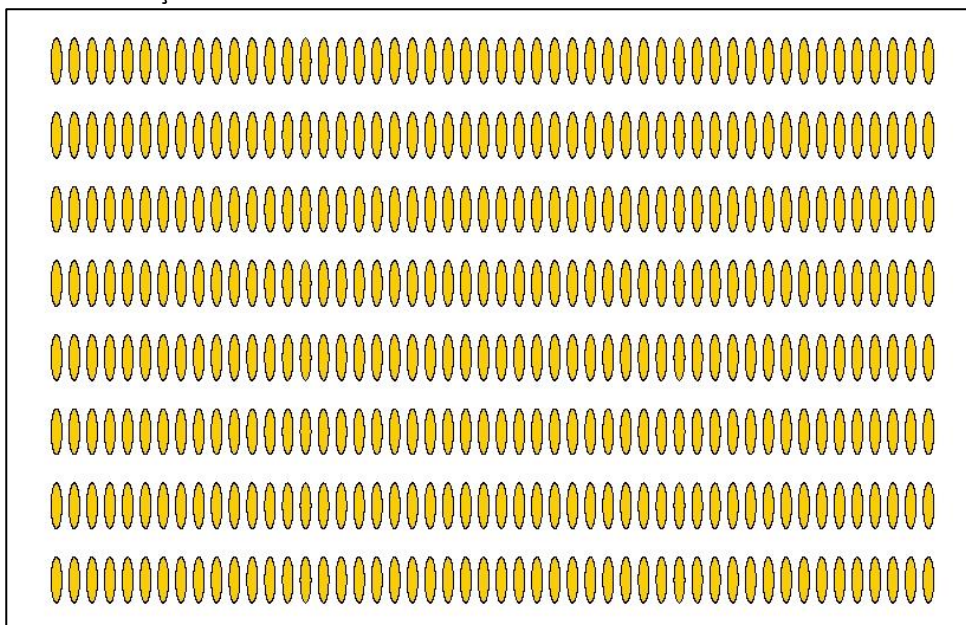
A travers l'exemple de la sélection sur la longueur de l'épi, nous avons vu que la limite du potentiel de sélection était liée à la valeur génétique du « meilleur » allèle qui existait initialement dans la structure allélique de la population. Ici le meilleur de nos allèles pour nous permettre d'atteindre une moyenne de longueur d'épi de 10 cm dans la population a une valeur de [5].

Dans l'immense diversité des maïs populations cultivés dans le monde, il est fort possible qu'il existe une bien plus grande diversité allélique que nos seuls allèles ([1], [2], [4] et [5]) que nous avons dans cette première population. Il se peut même que des allèles intéressants se trouvent dans la population de maïs du voisin.

Imaginons alors la situation suivante (il n'y a toujours pas d'effet de l'environnement) :

Notre population est arrivée à son potentiel maximum sur la longueur de l'épi: sa structure allélique est composée de 100% d'allèle [5] : tous les individus portent le génotype [5-5] sur le gène de la longueur de l'épi et présentent un phénotype avec un épi de 10 cm. Il n'y a pas d'hétérogénéité dans les longueurs d'épis.

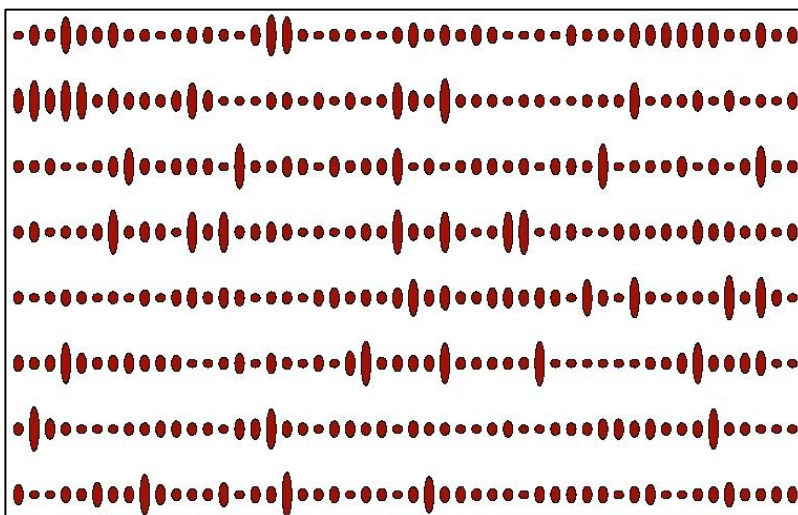
Notre population ressemble à ça :



La population du voisin présente les caractéristiques phénotypiques suivantes :

La moyenne des longueurs d'épi est de **3,9 cm** (c'est vraiment pas dingue par rapport à notre population...), la variance est de **4,2 cm** (ça montre que la population est très hétérogène sur la longueur de l'épi). De plus c'est une population qui présente uniquement des épis rouges. Et sa structure phénotypique est la suivante :

Epis de 2 cm :	22.1 %
Epis de 3 cm :	29.1 %
Epis de 4 cm :	26.5 %
Epis de 5 cm :	11.2 %
Epis de 6 cm :	3.2 %
Epis de 9 cm :	3.8 %
Epis de 10 cm :	2.5 %
Epis de 11 cm :	1.4 %
Epis de 16 cm :	0.2 %



Il est intéressant de repérer ici qu'on trouve dans la population du voisin quelques rares épis dont la longueur dépasse les 10 cm. Dans notre échantillon de 400 épis, nous avons trouvé 11 épis de 11 cm mais pas d'épi de 16 cm car ils sont très rares... Il faudrait augmenter notre champ de recherche pour en trouver dans la population : si nous avons regardé 2000 épis au lieu de 400, on en aurait certainement trouvé quelques-uns.

La présence d'épis de 11 ou 16 cm dans la population, même s'ils sont en faibles proportions, atteste de l'existence d'allèle(s) de valeur supérieure à [5] cm. Ainsi, il existe là un potentiel pour développer une nouvelle population avec une longueur moyenne d'épi supérieure à 10 cm (nous sommes bloqués sur ce palier avec notre population). Si l'objectif du sélectionneur est de continuer à progresser sur ce caractère et qu'il n'a pas froid aux yeux, il peut alors se lancer dans un nouveau programme de sélection pour une dizaine d'années. Il pourrait abandonner sa population et directement repartir de la population du voisin mais il souhaite garder une variété jaune...

Voici un exemple de méthode pour procéder à cette nouvelle sélection dont l'objectif est d'obtenir **une population jaune avec une longueur d'épi moyenne supérieure à 10 cm**.

Afin de pimenter un peu cet exemple, nous n'allons pas révéler la structure allélique qui compose la population du voisin et nous allons uniquement présenter ce que le paysan sélectionneur peut observer et mesurer. Heureusement pour lui, il n'y a toujours aucun effet de l'environnement.

Etape 1 : rechercher les phénotypes intéressants dans la population du voisin

On commence par aller arpenter le champ de maïs du voisin qui est super sympa et qui nous a donné son accord pour farfouiller dans son maïs. On y dégote 4 épis de 16 cm et 36 épis de 11 cm. On égraine et on mélange les grains de ces épis dans un sac.

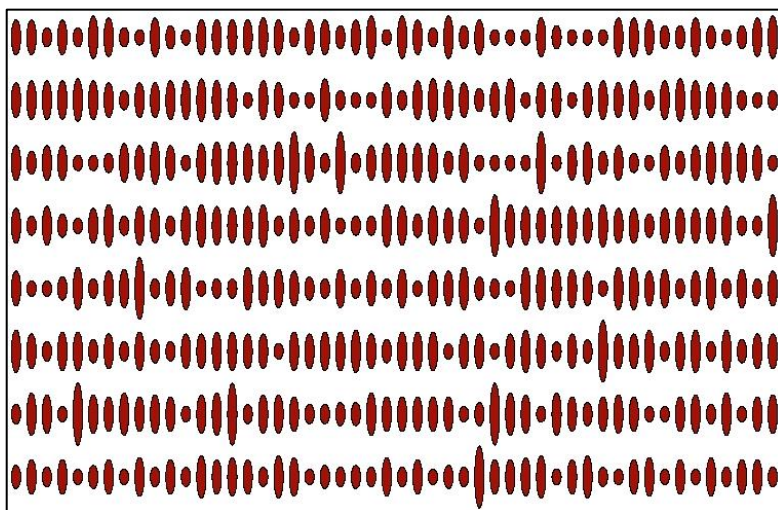
Etape 2 : le croisement dirigé

On sème une ligne de 250 m issue du sac des épis du voisin entre deux lignes de notre population. Et on va forcer le croisement entre les lignes, pour cela on va venir castrer tous les maïs qui viennent de chez le voisin : c'est-à-dire qu'on vient retirer leur fleur mâle pour être sûr que ce soit uniquement des pollens issus de notre population qui viennent féconder le maïs du voisin.

Etape 3 : la récolte sur la ligne castrée

Si on récolte tous les épis sur la ligne castrée, voici ce que l'on observe :

Epis de 2 cm :	0 %
Epis de 3 cm :	0 %
Epis de 4 cm :	21 %
Epis de 5 cm :	14 %
Epis de 6 cm :	8 %
Epis de 9 cm :	26 %
Epis de 10 cm :	17 %
Epis de 11 cm :	12 %
Epis de 16 cm :	2 %



Pour le moment on ne voit que des épis rouges, c'est normal, en fait ici on voit uniquement l'effet de la sélection réalisée dans le champ du voisin. Les effets du croisement se verront à la génération suivante.

Sur notre ligne de 250 m, on peut récolter environ 1000 épis.

Etape 4 : sélection sur la ligne castrée

Parmi ces 1000 épis, on ne va prendre que les épis de 11 cm et 16 cm. Cela revient à prendre environ 140 épis.

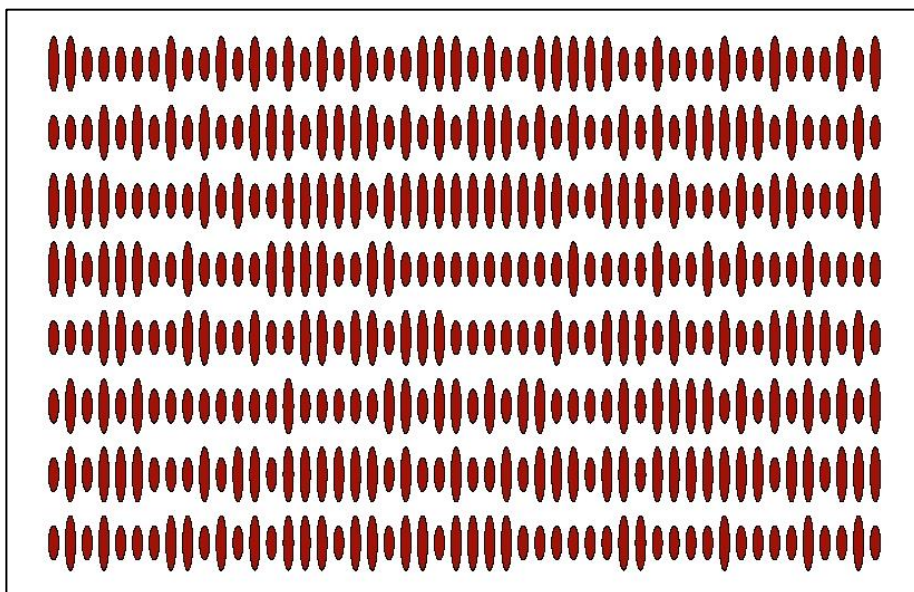
On égraine ces épis puis on les sème dans une petite parcelle l'année suivante. On entretient bien la culture, on attend que ça pousse, on travaille son impatience en attendant la récolte, ça y est ça mûrit, c'est mûr ! On va enfin pouvoir voir le résultat du croisement ! Va-t-on pouvoir trouver ce que l'on cherche ? Des épis longs et jaunes ??

Etape 5 : Sélection sur le résultat du croisement (génération F1)

Voici alors ce que l'on observe :

Epis de 8 cm : 45 %
Epis de 13 cm : 55 %

Moyenne des longueurs d'épis :
10.75 cm
Variance : 6.2 cm

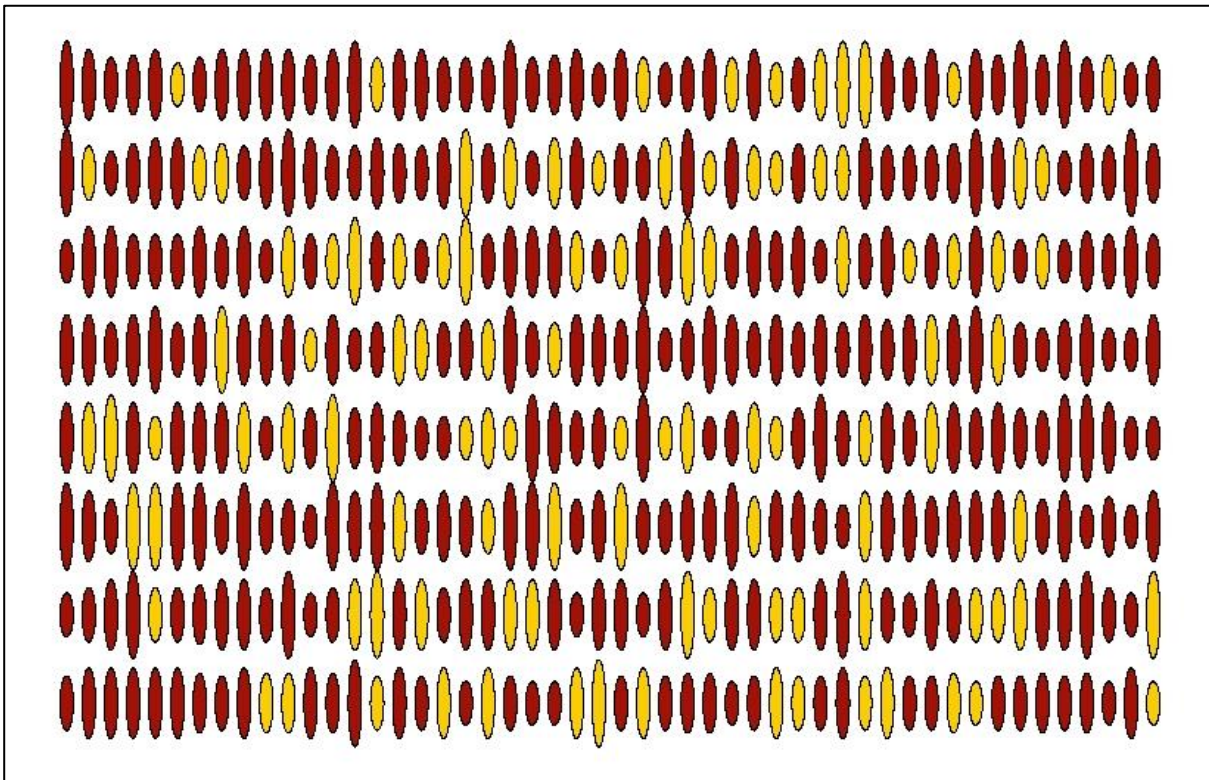


Nous sommes qu'à moitié satisfaits... certes on arrive à trouver des épis plus longs que 10 cm et la moyenne des longueurs dépasse déjà les 10 cm mais nous n'avons toujours pas d'épis jaune... Cela ne veut dire qu'une chose : c'est que le rouge est ici dominant sur le jaune. La génération qui suit un croisement (qu'on appelle F1 : et cela n'a rien d'un hybride de semencier) ne présente jamais toutes les possibilités de combinaisons alléliques. Sachant cela, nous allons encore continuer notre travail de sélection en espérant que la recombinaison allélique qui s'est opérée dans le champ cette année puisse donner des épis jaunes et longs l'année suivante...

Pour l'heure, nous allons tout de même opérer une sélection sur la longueur d'épi et ne conserver que les épis de 13 cm et délaissés les épis de 8 cm.

C'est reparti pour un tour : on égraine, on sème, on prend soin de la culture, on attend...

Etape 6 : Sélection sur la génération recombinée (F2)



Une fois la génétique recombinée, on observe véritablement la diversité des phénotypiques possibles en fonction des différents allèles que l'on trouve dans la population.

On trouve dans cette population :

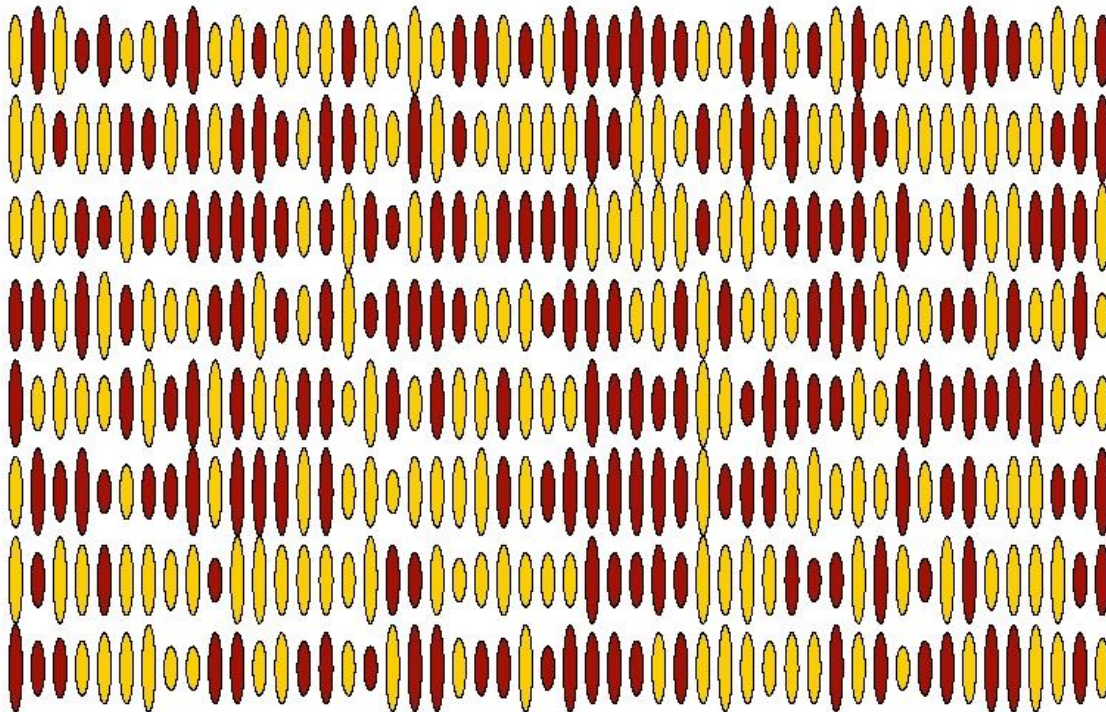
12.5 % d'épis de 8 cm	dont	25 % sont jaunes et 75 % sont rouges
25 % d'épis de 10 cm	dont	25 % sont jaunes et 75 % sont rouges
12.5 % d'épis de 11 cm	dont	25 % sont jaunes et 75 % sont rouges
37.5 % d'épis de 13 cm	dont	25 % sont jaunes et 75 % sont rouges
12.5 % d'épis de 16 cm	dont	25 % sont jaunes et 75 % sont rouges

La moyenne des longueurs d'épi est de 11.8 cm et la variance de 5.4 cm

Dans cette population, il y a donc 3 % d'épis jaunes de 16 cm ($0.125 \times 0.25 = 0.031$). Ce n'est une grande quantité et il sera nécessaire de passer beaucoup de temps au champ pour en trouver une centaine... On va alors se contenter de trouver 25 épis de 16 cm et on prendra 75 épis de 13 cm pour compléter notre sélection. On ne prend évidemment que des épis jaunes !

Etape 7 : et ainsi de suite...

La génération suivante présentera une structure phénotypique qui se rapprochera un peu plus de notre objectif.



On trouve dans cette population :

4.7 % d'épis de 8 cm	dont	50 % sont jaunes et 50 % sont rouges
18.8 % d'épis de 10 cm	dont	50 % sont jaunes et 50 % sont rouges
7.8 % d'épis de 11 cm	dont	50 % sont jaunes et 50 % sont rouges
45.3 % d'épis de 13 cm	dont	50 % sont jaunes et 50 % sont rouges
23.4 % d'épis de 16 cm	dont	50 % sont jaunes et 50 % sont rouges

La moyenne des longueurs d'épi est de **12.8 cm** et la variance de **5.2 cm**

En se concentrant désormais uniquement sur les épis jaunes de 16 cm, la population va progressivement évoluer pour devenir presque 100 % jaune (la proportion d'épis rouges diminuera désormais de moitié à chaque génération) et avec presque uniquement des épis de 16 cm au bout de 5-6 générations. A ce moment-là, un nouveau pallier sera atteint.

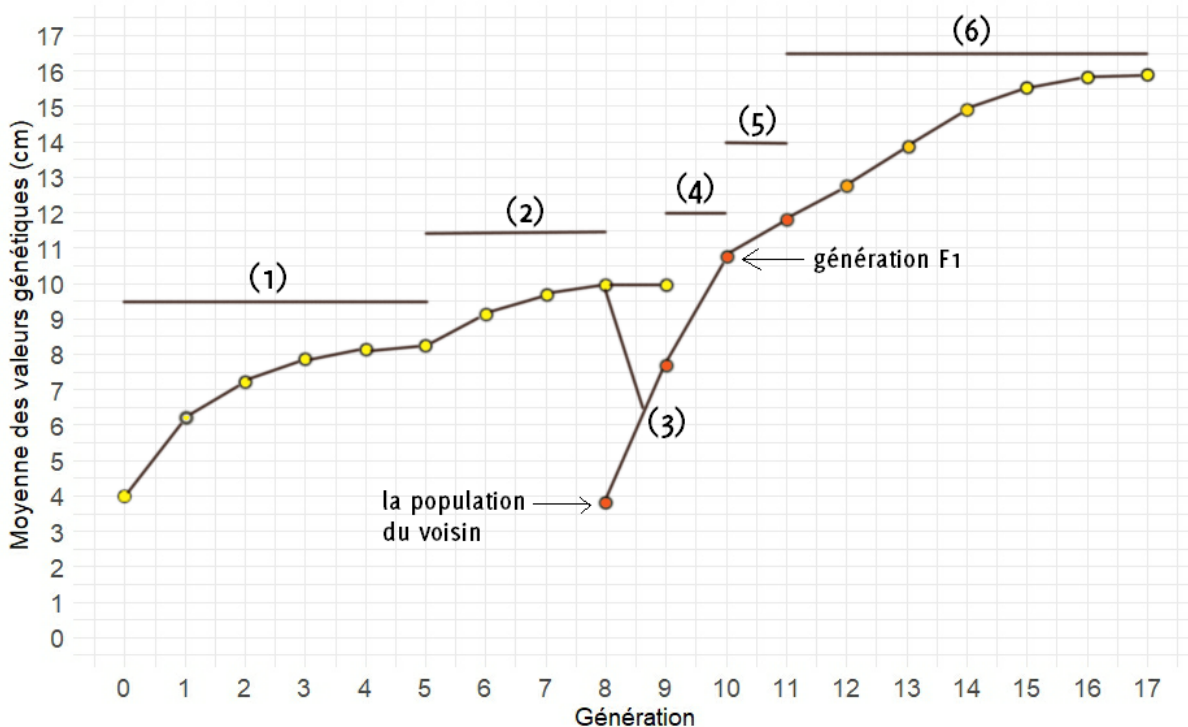
Refaire soi-même les calculs

Dans ce long exemple de sélection massale, nous avons choisi de ne pas révéler « les secrets de la génétique » qui permettraient d'obtenir les différents résultats que nous avons découverts à chaque génération : le lecteur n'était pas ici en mesure de prédire lui-même le résultat des sélections des croisements avant que ceux-ci ne lui soit révélés, c'est dans cette posture que se trouve tout paysan sélectionneur (et même tout sélectionneur avant la découverte et l'utilisation des « marqueurs génétiques » sur les caractères quantitatifs dit QTL pour Quantitative Trait Loci).

Si vous souhaitez retrouver les résultats donnés précédemment par le calcul, voici le secret de la génétique qu'il vous manquait :

La structure allélique de la population du voisin, avant toute sélection, était : $p([1]) = 47\%$, $p([2]) = 31\%$, $p([3]) = 18\%$, $p([8]) = 4\%$. La couleur de l'épi est codée par un gène sur lequel il existe deux allèles différents : [jaune] et [rouge]. Le rouge est dominant ce qui signifie qu'un individu de génétique [rouge – jaune] présentera un épi rouge.

7) Résumé du programme de sélection



Evolution de la moyenne de la longueur d'épi des populations au fil des différents exemples de sélections massales et des croisements.

- (1) Sélection massale sur les épis de 8, 9 ou 10 cm
- (2) Sélection massale uniquement sur les épis de 10 cm
- (3) Sélection massale dans la population du voisin de quelques épis de 16 cm complétés par des épis de 11 cm puis semis à côté de notre population et castration des pieds issus de la population du voisin
- (4) Sélection des épis de 11 et 16 cm sur la ligne castrée
- (5) Sélection des épis de 13 cm
- (6) Sélection des épis de 16 cm jaunes complétés par des épis de 13 cm jaunes (pour une génération) puis sélection uniquement des épis de 16 cm jaunes par la suite

Grâce à ce programme de sélection sur la longueur de l'épi puis sur la couleur nous avons appris de nombreuses choses et pouvons faire différents constats afin de généraliser cet exemple.

- Sur un caractère quantitatif donné, chaque population présente une limite d'amélioration qui est définie intrinsèquement par la diversité allélique.
- Le potentiel d'amélioration sur un caractère quantitatif est directement lié à la variance génétique, autrement dit à son hétérogénéité.
- Le progrès génétique par génération diminue au fil du temps si on applique toujours les mêmes règles de décision.
- Croiser une population avec une seconde population dont la moyenne phénotypique est plus faible, sur un caractère quantitatif donné, peut tout de même être une bonne idée car cela peut apporter une nouvelle diversité allélique et changer le potentiel d'amélioration.
- Enfin, même sur un modèle très simpliste (et donc « faux » rappelons-le), la sélection massale prend du temps : c'est un travail patient, dont les résultats ne sont pas de suite « magiques » et époustouflants (enfin tout dépend de sa capacité d'émerveillement !). C'est sûrement pour cela que la sélection massale paysanne porte aussi des valeurs liées à la projection dans l'avenir comme la durabilité, la transmissibilité ou le travail en collectif.

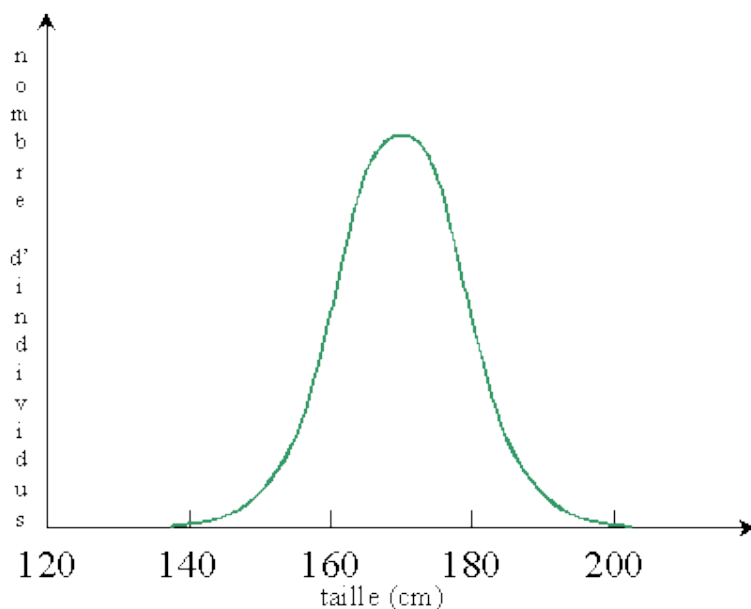
8) Principales limites sur le modèle utilisé et conséquences sur la sélection

Le modèle qui nous a servi de guide et d'objet pédagogique pour expliquer les grandes lignes de la génétique quantitative ne prend pas en compte de nombreux éléments de la réalité. Il est important de connaître les limites de ce modèle pour pouvoir justement le transposer à la réalité, et ainsi formuler des hypothèses pour tenter d'expliquer les différences entre le modèle et les observations de terrain.

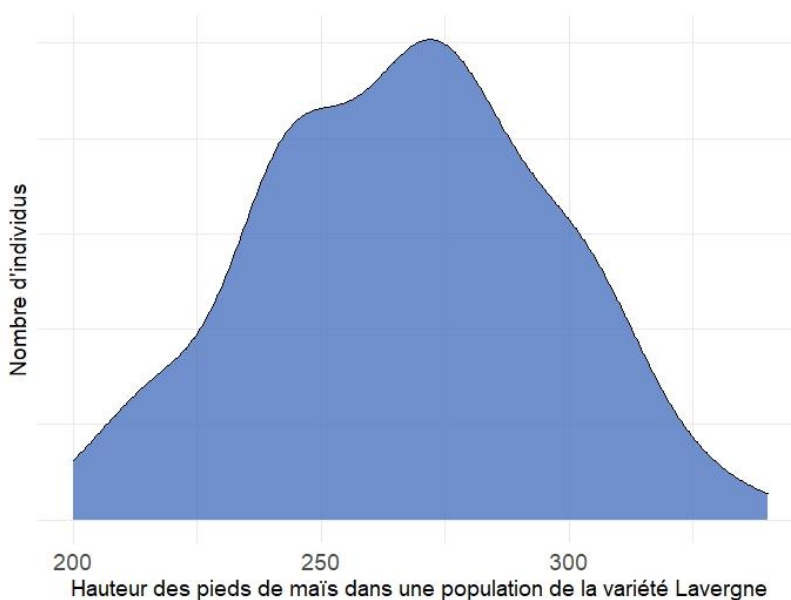
A. Le codage d'un caractère quantitatif est pluri-génique

Explication

Dans notre exemple, nous avons considéré que le caractère quantitatif était codé par un unique gène avec une diversité allélique très faible (4 allèles différents), la réalité est tout autre. **Un phénotype quantitatif est le résultat des effets d'une multitude de gènes et d'une multitude d'allèles par gène**, l'influence de chaque gène sur le caractère en question est inégale. La conséquence de ce phénomène est que **la dispersion des valeurs sur un caractère quantitatif est continue** c'est-à-dire qu'il n'y a pas des épis de 11 cm puis de 12 cm mais bien des épis de 11.1, 11.2, 11.3 cm, etc. Dans la nature (mais pas que), lorsqu'une variable quantitative est le résultat d'une longue chaîne de conséquences de sources diverses et de complexité, la diversité et l'hétérogénéité des valeurs suit ce qu'on appelle une « loi normale » ou loi de Gauss (même si ce n'est pas si marrant). On dit que la loi normale a une forme de « cloche ».



Voici par exemple la répartition des tailles dans une population humaine. Ce graphique montre qu'il y a beaucoup de personnes moyennes (autour de 170 cm) et plus on s'approche de valeurs extrêmes de taille (petite ou grande), moins il y a des personnes qui présentent ces tailles. Les personnes moyennes sont fréquentes, les personnes petites ou grandes sont moins fréquentes, les personnes naines ou géantes sont rares.



Voici une autre distribution normale avec des données de hauteur de plantes collectées sur une population de maïs de la variété Lavergne. Ici nous n'avons « que » 125 mesures, c'est pour ça que la courbe n'est pas une cloche parfaite, mais cela reste une loi Normale.

Conséquences

Dans nos exemples, nous formulions souvent notre règle de sélection de la sorte :
« On ne prend que les épis de 13 cm et de 16 cm »

Du fait de la distribution normale des valeurs, on formulera nos règles de sélection sur les caractères quantitatifs en termes de **seuils de sélection** : « On prend les épis de plus de 15 cm de long ».

B. Le codage d'un caractère quantitatif n'est pas qu'additif

Le codage d'un caractère quantitatif n'est pas uniquement un processus « additif », il n'est pas le résultat de la somme de petites valeurs alléliques : les gènes sont en interactions les uns avec les autres, il y a des gènes de régulations qui peuvent avoir des impacts forts sur les caractères quantitatifs en question (ce sont des leviers ou des boulets). La conséquence de cette complexité est que le progrès génétique ne sera pas aussi linéaire que dans nos exemples de sélection, il pourra y avoir des « sauts », puis des paliers, de nouveaux des sauts et le résultat des croisements sera moins prédictible (c'est l'effet d'hétérosis ou résidu de dominance qui peut aussi bien être « négatif » que « positif »).

C. Les pollens de maïs sont lourds et il y a de l'autofécondation

Dans nos tableaux de croisements et dans l'usage des équations des Hardy Weinberg, on présuppose que chaque pollen produit dans la population peut venir féconder avec une probabilité égale toutes les soies de la population. Autrement dit, c'est comme si on prélevait tous les pollens de la population, on les brassait joyeusement et qu'on faisait pleuvoir ce mélange de manière homogène sur toutes les fleurs femelles. C'est l'hypothèse de la **panmixie**, déjà évoquée dans le chapitre 3, qui définit une égalité des chances de reproduction pour tous les individus. La réalité est cependant bien plus complexe que ce modèle de panmixie : on sait très bien que Jean Claude Duss a moins de chance de choper que les autres de la bande...

Les pollens de maïs sont des pollens assez lourds, ils tombent en grande majorité dans les 2-3 mètres autour de la plante qui les produits. De plus, toutes les floraisons mâles et toutes les floraisons femelles ne se font pas en même temps dans une population, il y a de l'hétérogénéité dans les durées de cycle de vie des plantes. Le résultat de ces deux phénomènes (pollens lourds et hétérogénéité des dates de floraison) est qu'il y a une probabilité assez forte d'autofécondation (difficile à estimer et sûrement très variable d'une population à l'autre et d'un environnement à l'autre).

L'ajout de cette variable de part d'autofécondation dans notre modèle peut, théoriquement, engendrer différentes altérations dans nos prédictions :

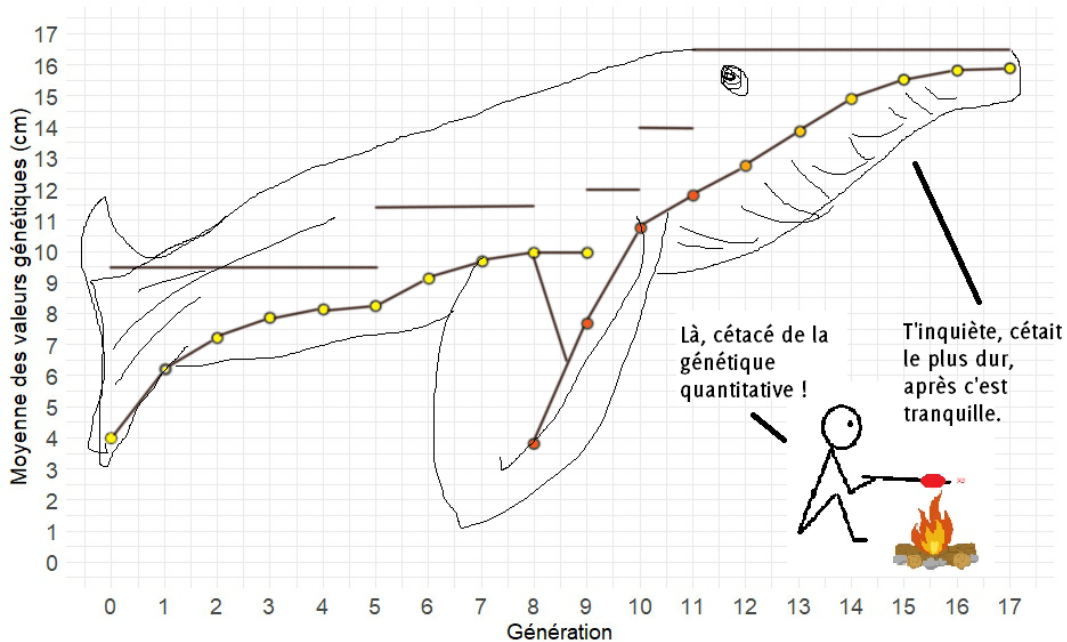
- La sélection massale serait plus rapide car on considérerait que nous ne pouvions sélectionner que sur la génétique maternelle, donc 50% du génome de la descendance. Du fait de l'autofécondation, on sélectionnera alors plus que 50% de la génétique (si l'autofécondation est de 50%, on sélectionne alors 75% de la génétique de la descendance).
- Le brassage génétique entre les individus est plus faible, ce qui entraîne une inertie dans la stabilisation des structures phénotypiques après une sélection où un croisement.

D. Nous n'avons pas considéré les effets de l'environnement sur le phénotype

Tout au long de ce chapitre, nous avons sans cesse écarté l'environnement comme source de variation du phénotype. Or le phénotype est presque toujours le résultat d'une origine génétique et d'une série d'effets de l'environnement, l'interaction entre ces deux éléments est souvent très complexe : par exemple, certains gènes viendront s'exprimer dans certains environnements mais pas dans d'autres, etc.

Considérer l'environnement dans les modèles de sélection et de prédiction des effets de la sélection est obligatoire et cela rajoute un certain niveau de complexité dans l'observation et l'évolution des populations. C'est pour cela que nous avons choisi de ne pas le présenter avant, afin d'apporter petit à petit les briques conceptuelles qui permettront d'apprécier les principes de la génétique quantitative dans son entièreté. C'est que ces principes étaient eux-mêmes une abstraction de réalités paysannes plus complexes encore.

Le prochain chapitre clôturera cette introduction au modèle de la génétique quantitative, en considérant, cette fois-ci **l'environnement comme source supplémentaire de variation du phénotype** : on s'approchera à ce moment-là de savoirs techniques opérationnels pour tenter d'atteindre les objectifs de sélection des paysannes et paysans sélectionneurs.



Document réalisé dans le cadre du projet COVALIEN

NOEL Robin (2021). Chapitre 7 : introduction à la génétique quantitative. Construction et évolution de la valeur génétique, des individus à la population. *Projet Casdar Covalience*. 25 pages.

Contact mail auteur : biodiversite@agrobioperigord.fr

<http://itab.asso.fr/programmes/re-covalience.php>