

## **SELECTION Etude de l'efficacité de la sélection assistée par marqueurs par rapport à la sélection classique**

### **Selection Efficiency of marker-assisted selection compared with conventional selection**

Oléagineux, Corps Gras, Lipides. Volume 8, Numéro 5, 496-501, Septembre - Octobre 2001, Dossier : Aspects des filières semencières Nord/Sud

**Auteur(s)** : Laurence MOREAU, Alain CHARCOSSET, André GALLAIS, Inra-UPS-Ina-PG, Station de génétique végétale, Ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette, France.

**Résumé** : Après avoir fait une rapide revue des résultats disponibles à ce jour sur l'utilisation des marqueurs dans les expériences de rétro-croisement, nous nous intéresserons à l'efficacité de la SAM pour la prédiction des valeurs génétiques en nous appuyant notamment sur les résultats préliminaires d'une expérience de SAM en cours à la station de génétique végétale du Moulon.

**Summary** : Marker-assisted selection (MAS) has received extensive attention in the past ten years. Two main strategies of MAS have been proposed: the use of markers to control the introgression of gene or QTL (quantitative trait locus), and the use of markers to predict breeding values in a population under selection. Theoretical and experimental results published on the interest of these two strategies are presented, focusing on the preliminary results of a MAS experiment performed on a maize population. From these results it appears that markers can be very efficient to quickly fix favorable alleles at target genes. Nevertheless, potential interactions between QTL (or genes) and environmental conditions or genetic background can reduce the efficiency of MAS. Further work is needed to optimize the use of markers in selection.

**Keywords** : marker-assisted selection, introgression, breeding programme, quantitative trait loci.

ARTICLE

### **Efficacité de la sélection assistée par marqueurs dans les schémas de rétro-croisement**

L'utilisation des marqueurs dans des schémas de rétro-croisement est certainement la forme de SAM la plus utilisée actuellement en amélioration des plantes. L'objectif de ce type de schéma est de transférer un ou plusieurs allèles favorables provenant d'un individu dit « donneur » (souvent, par ailleurs, de mauvaise valeur agronomique) dans le fond génétique d'un individu dit « receveur » (souvent une lignée élite).

Le principe général est de croiser durant plusieurs générations les descendants de l'hybride entre les deux parents avec le parent « receveur », de façon à réduire à chaque génération la proportion de génome « donneur » en dehors des zones cibles. À chaque cycle de rétro-croisement, les marqueurs peuvent être utilisés pour :

- sélectionner les individus qui possèdent les allèles « donneurs » que l'on souhaite transférer ;
- accélérer le retour au fond génétique « receveur » en sélectionnant les individus de génotype « receveur » à l'extérieur des zones chromosomiques cibles (*figure 1*).

Dans le cas simple où l'on cherche à transférer un gène ayant un effet majeur sur les performances, il est en général facile d'identifier les individus qui portent l'allèle « donneur » à ce gène. Les marqueurs peuvent néanmoins être intéressants, notamment lorsque l'effet de cet allèle est masqué à l'état hétérozygote par l'allèle « receveur » (c'est-à-dire s'il est récessif par rapport à l'allèle « receveur »). Dans le cas de QTL, il est quasiment impossible d'identifier avec certitude les individus qui possèdent les allèles « donneurs » sur la base de leurs performances car l'effet individuel des QTL est souvent trop faible pour générer une différence marquée entre individus. Dans ces conditions, l'intérêt des marqueurs est évident puisque la sélection sur performances est généralement impossible.

Néanmoins, pour que l'introggression assistée par marqueurs soit efficace, il faut que les marqueurs soient très proches des gènes cibles (l'idéal étant que les marqueurs soient situés sur les gènes d'intérêt). Dans le cas contraire, les allèles d'intérêt peuvent être perdus au cours des générations si des recombinaisons se produisent lors de la formation des gamètes et cassent les associations entre les allèles « donneurs » des marqueurs et les allèles « donneurs » des gènes. Pour limiter ce risque, il est préférable d'utiliser plusieurs marqueurs situés de part et d'autre de la position du gène cible. De plus, dans le cas de QTL, la position exacte est en général inconnue. Elle est souvent estimée avec une précision de l'ordre d'une dizaine de centimorgans. Pour être sûr de retenir l'allèle favorable d'un QTL, il est nécessaire de transférer toute la zone chromosomique correspondant à son intervalle de confiance en utilisant plusieurs marqueurs situés dans cet intervalle [3, 4]. Plus la position d'un QTL est incertaine et plus il faut génotyper d'individus à chaque génération pour en trouver au moins un qui soit « donneur » pour tous les marqueurs qui contrôlent ce QTL. Les calculs théoriques montrent que la taille de population nécessaire pour transférer simultanément plus de trois ou quatre QTL devient beaucoup trop importante [3]. En ce qui concerne le retour au parent receveur, l'utilisation de marqueurs à l'extérieur des zones que l'on souhaite transférer permet de réduire la taille du fragment « donneur » et limite ainsi le risque de retenir par entraînement des allèles « donneurs » défavorables qui seraient liés aux zones cibles [5]. Plusieurs auteurs ont montré par des études théoriques que les marqueurs permettaient d'accélérer le retour au parent « receveur » par rapport à un schéma classique et qu'on pouvait espérer un gain de l'ordre de deux ou trois générations de rétro-croisement [3, 5-8]. Des résultats expérimentaux d'introggression d'un gène majeur assistée par marqueurs confirment l'efficacité de cette méthode (voir pour exemples [9, 10]). Il existe encore assez peu de résultats expérimentaux d'introggression d'un ou de plusieurs QTL. Certaines études mettent en évidence un gain génétique significatif [11-14]. D'autres études aboutissent à des conclusions plus mitigées, notamment pour des caractères complexes comme le rendement [15, 16], vraisemblablement à cause du manque de stabilité des effets de certains QTL détectés vis-vis de l'environnement ou du fond génétique.

Ainsi, grâce aux marqueurs, il est désormais possible de transférer des QTL impliqués dans des caractères complexes, ce qui est impossible avec la sélection classique. Cependant, une telle approche semble surtout intéressante pour le transfert d'un faible nombre de gènes ou QTL bien identifiés et ayant de forts effets.

## **Efficacité des marqueurs pour la prédiction des valeurs génétiques de candidats à la sélection**

### ***Principe de la méthode et résultats théoriques***

La deuxième stratégie de SAM qui a été proposée est plus adaptée pour les caractères quantitatifs complexes. Elle consiste à utiliser les marqueurs moléculaires pour prédire la valeur génétique des individus candidats à la sélection dans l'objectif soit de repérer ceux qui, après autofécondation, donneront les meilleures lignées, soit d'intercroiser les meilleurs afin de former une nouvelle population améliorée. À titre d'exemple, dans une population issue du croisement entre deux lignées, la valeur génétique d'un individu associée à un QTL d'effet additif (c'est-à-dire pour lequel les effets des allèles s'additionnent) peut être obtenue par le produit de l'effet d'un allèle au marqueur multiplié par le nombre de « copies » de cet allèle que possède l'individu (0, 1 ou 2). En supposant qu'il n'y pas d'interaction entre les différents QTL, la valeur globale associée aux marqueurs est égale à la somme des valeurs individuelles des différents marqueurs. En sélectionnant les individus sur leur valeur génétique associée aux marqueurs, on peut espérer retenir les individus porteurs du plus grand nombre d'allèles favorables aux QTL (*figure 2*). Certains auteurs ont proposé de prendre également en compte les complémentarités entre individus sélectionnés au niveau des QTL [17-19]. En général, dans une expérience de recherche de QTL, seuls les QTL d'effet fort peuvent être détectés. Il reste donc généralement une part importante de la variabilité génétique qui n'est pas associée aux marqueurs. C'est pourquoi, lorsque la population sélectionnée a été évaluée agronomiquement (ce qui est le cas lors de l'étape de détection des QTL), il est plus efficace d'utiliser l'ensemble de l'information disponible en sélectionnant les individus sur un index qui combine leur valeur associée aux marqueurs et leur performance agronomique. Dans cet index, le poids donné à chacun des termes dépend de l'information relative qu'ils apportent : part de la variance des performances d'origine génétique (appelée héritabilité) et part de la variance des performances expliquée par les marqueurs [20].

Plusieurs études théoriques fondées soit sur des calculs analytiques, soit sur des simulations ont permis d'évaluer l'intérêt relatif de la SAM sur marqueurs seuls (notée par la suite M) ou combinant marqueurs et performances (notée C) par rapport à la sélection classique sur performances (notée P). Dans les premières études théoriques publiées, les effets des QTL utilisés dans le modèle de prédiction étaient supposés connus sans erreur [20, 21]. Sous cette hypothèse favorable, on peut montrer que, au premier cycle, la sélection M est plus efficace que la sélection P si la part de variance génétique expliquée par les marqueurs est supérieure à l'héritabilité du caractère [22]. La sélection C, quant à elle, est toujours la méthode la plus efficace et son intérêt relatif par rapport à la sélection conventionnelle est d'autant plus fort que l'héritabilité du caractère est faible (c'est-à-dire lorsque les performances reflètent mal les valeurs génétiques des individus) et que la part de variance expliquée par les marqueurs est élevée. Ces résultats laissent entrevoir que la sélection C pouvait être jusqu'à cinq fois plus efficace que la sélection conventionnelle. En fait, la position des QTL est rarement connue *a priori*. L'étape de détection des QTL est nécessaire et les effets utilisés dans le modèle de prédiction dépendent du résultat de cette détection. Comme nous l'avons déjà mentionné, de

nombreux paramètres jouent sur la détection de QTL, notamment la taille de la population (qui conditionne fortement la puissance des tests statistiques et la précision des estimations), l'héritabilité du caractère (la puissance de détection diminue quand l'héritabilité est faible) et le seuil de détection utilisé. Des calculs analytiques [23] et des résultats obtenus par simulation [24-26] montrent que la prise en compte des aléas de la détection des QTL diminue très fortement l'efficacité relative de la SAM par rapport à la sélection classique. Ce résultat est encore accentué si on considère le coût d'un programme de SAM par rapport au coût d'un programme de sélection conventionnelle. À coût expérimental constant, la sélection conventionnelle, qui ne nécessite pas de marquage, permet d'évaluer une population de plus grande taille et d'augmenter la pression de sélection ou d'évaluer mieux les performances des individus en augmentant, par exemple, le nombre de lieux d'essais. Les résultats théoriques montrent que, au premier cycle de sélection, la sélection C est plus efficace économiquement que la sélection conventionnelle lorsque l'héritabilité des caractères est faible ( $< 0,3-0,4$ ), que le coût du marquage est modéré par rapport au coût de l'évaluation agronomique et les moyens expérimentaux disponibles suffisants pour évaluer les performances et les génotypes aux marqueurs d'une population de grande taille (au moins 200 individus) [27]. Ainsi, l'intérêt de la SAM (C ou M) apparaît relativement limité au premier cycle. Des travaux théoriques ont montré qu'il diminuait encore aux cycles suivants et pouvait même s'annuler [25, 26]. En effet, au fil des générations, des recombinaisons génétiques peuvent se produire entre les QTL et les marqueurs, ce qui réduit l'intérêt prédictif des marqueurs. Des résultats obtenus par simulation ont montré qu'une stratégie intéressante était d'alterner des cycles de sélection M après un cycle de sélection C [26] (*figure 3*). Une fois que les effets des QTL ont été estimés au cours d'une génération, ils peuvent être utilisés dans les générations suivantes sans être réévalués. Même si, du fait des recombinaisons, la valeur prédictive des marqueurs diminue, les cycles de sélection M ne nécessitent aucune évaluation agronomique mais imposent seulement de caractériser les candidats à la sélection pour les marqueurs proches des QTL détectés (ce qui correspond en général à une dizaine de marqueurs). Pour certaines espèces comme le maïs, où l'évaluation agronomique se fait non sur les performances des individus eux-mêmes mais sur celles de leurs descendants, l'utilisation de cycles de sélection M après un cycle de sélection C permet d'augmenter le nombre de générations de sélection par unité de temps, ce qui correspond à un gain d'efficacité très important.

### **Résultats expérimentaux**

Il existe encore assez peu de résultats expérimentaux publiés comparant l'efficacité de la SAM avec la sélection conventionnelle. La plupart des études portent sur la comparaison d'un cycle de sélection sur marqueurs seuls (M) par rapport à la sélection classique [28-33]. Seules deux études ont considéré le cas de la SAM combinant marqueurs et performances agronomiques [34, 35]. Dans l'ensemble, les résultats de ces études confirment que la SAM est surtout efficace lorsque l'héritabilité des caractères est faible par rapport à la part de variance expliquée par les marqueurs. À notre connaissance, aucun résultat expérimental n'a été publié sur la comparaison entre la sélection classique et la SAM sur plusieurs cycles et, en particulier, sur l'intérêt d'alterner des cycles de sélection sur marqueurs seuls (M) après un cycle de sélection combinant marqueurs et phénotype (C).

Une expérience de sélection a été lancée à la station de génétique végétale du Moulon dans le cadre d'une collaboration avec l'Inra et l'association PROMAIS qui regroupe les établissements privés de sélection du maïs en France. L'objectif de ce programme (présenté dans la *figure 4*) est de comparer

expérimentalement l'efficacité de trois stratégies de sélection :

- deux cycles de sélection classique (P) ;
- deux cycles de SAM sur un index combinant les marqueurs et les performances (C) ;
- la stratégie consistant à alterner deux cycles de sélection sur marqueurs seuls (M) après un cycle de sélection sur index combiné (C).

Une population de 300 familles  $F_4$  a été obtenue à partir de trois générations d'autofécondation d'un hybride entre deux lignées de maïs précoces (les lignées F2 et F252). En 1995, la valeur hybride de cette population en croisement avec la lignée MBS847 a été évaluée pour les caractères de rendement sec et d'humidité des grains dans un réseau multilocal comprenant 14 essais répartis au nord de la France. En 1996, six essais ont été reconduits. Parallèlement, la population a été génotypée pour 93 marqueurs moléculaires répartis sur l'ensemble du génome. Sur la base des résultats des essais de 1995, une détection de QTL a été réalisée pour le rendement sec en grain et l'humidité des grains à la récolte. Pour chacun des deux caractères, trois valeurs génétiques ont été dérivées pour chacune des familles  $F_4$  :

- une valeur fondée uniquement sur les performances agronomiques ;
- une valeur fondée uniquement sur les effets des QTL détectés ;
- une valeur combinant ces deux types d'informations.

Les valeurs génétiques prédites des deux caractères ont ensuite été combinées dans un index en donnant un poids de - 1,2 à l'humidité des grains de façon à progresser sur le rendement sans augmenter l'humidité des grains à la récolte. Pour chacune des méthodes de sélection, les individus ont été classés sur leur valeur d'index et les 17 meilleurs ont été retenus et intercroisés pour former les générations suivantes. Deux cycles de sélection sur marqueurs seuls (M), fondés sur les effets des QTL détectés à partir des performances de la population initiale dans les essais de 1995 et 1996, ont ensuite été réalisés sur la population issue du premier cycle de sélection C. Parallèlement à cette sélection sur marqueurs seuls, les populations issues du premier cycle de sélection P et C ont été évaluées pour leur valeur hybride dans un réseau de neuf essais assez proche de celui mis en place au premier cycle. Les 17 meilleurs individus de la population issue de sélection P ont été retenus sur la base de leurs performances et intercroisés pour former une nouvelle population (notée P + P). La population C a été caractérisée pour l'ensemble des marqueurs du génome et une nouvelle détection de QTL a été effectuée. Les 17 meilleurs individus ont été sélectionnés sur un index combinant marqueurs et performances et ont été intercroisés pour former une nouvelle population (notée C + C). Pour chacune des populations issues des différents cycles, un échantillon d'individus a été croisé à la lignée MBS847 pour évaluer la valeur hybride moyenne des populations et comparer les progrès réalisés par les différentes méthodes de sélection. Les essais ont été réalisés en 2000 et 2001. Dans chaque essai, 10 répétitions de chacune des populations et des lignées parentales ont été semées. Seuls les résultats de quatre essais implantés en 2000 ont pu être analysés.

Les résultats préliminaires de progrès génétique sont présentés sur la *figure 5*. Quelle que soit la méthode de sélection utilisée, le progrès est très significatif sur l'index de sélection. Conformément à l'objectif de sélection, la performance de rendement sec a beaucoup augmenté tandis que l'humidité

des grains à la récolte est restée relativement stable. La comparaison des méthodes montre qu'il n'y a pas de différence significative entre le progrès génétique réalisé par la sélection classique et celui obtenu par la SAM combinant marqueurs et performances. Ce résultat n'est pas surprenant. En effet, pour chacun des deux cycles de sélection, les populations ont été évaluées dans un grand nombre d'essais (14 en 1995 et 9 en 1998). De ce fait, les performances moyennes des individus étaient très précises (l'héritabilité des caractères était de l'ordre de 0,8-0,9). Dans de telles conditions, les performances moyennes permettent d'estimer précisément la valeur génétique des individus et les marqueurs apportent peu d'information supplémentaire. Au premier cycle de sélection, les deux méthodes ont d'ailleurs sélectionné sensiblement les mêmes individus (11 individus sur 17 sélectionnés étaient communs aux deux méthodes). L'intérêt de la sélection C aurait sans doute été plus net pour un nombre plus limité d'essais [36]. L'objectif de cet important dispositif expérimental était essentiellement de permettre une estimation aussi précise que possible des effets des QTL qui seraient utilisés pour les cycles de sélection M. L'évolution des fréquences alléliques montre que les cycles M ont été très efficaces pour fixer les allèles favorables des QTL détectés sur la population initiale. Malgré cela, la *figure 5* montre que les cycles de sélection M n'ont permis qu'un léger progrès. Plusieurs explications sont possibles. Tout d'abord, l'important progrès génétique réalisé au premier cycle s'est accompagné d'une forte augmentation de la fréquence des allèles favorables pour les QTL détectés qui avaient les effets les plus importants (dans certains cas, l'allèle favorable était presque fixé dès le premier cycle). Dès lors, les cycles de sélection M après C ont essentiellement porté sur des QTL d'effets plus faibles, sans doute moins bien estimés et peut-être également plus sensibles aux interactions avec le milieu. Par ailleurs, alors que, dans tous les essais des cycles précédents (1995, 1996, 1998), on avait observé un avantage de la lignée F2 par rapport à la lignée F252, on observe le contraire dans les essais 2000. Les allèles favorables des QTL détectés sur la population initiale provenaient le plus souvent du parent F2. L'inversion de classement des lignées parentales dans les conditions de l'année 2000 peut donc expliquer que la sélection préférentielle d'allèles F2 au cours des cycles M n'ait pas permis d'obtenir les progrès attendus. Il sera particulièrement intéressant de comparer ces résultats avec ceux des essais 2001. La comparaison de l'évolution des fréquences alléliques dans les différentes populations sélectionnées (analyses en cours) permettra de voir si les différentes méthodes de sélection ont agi sur les mêmes portions du génome. Ces résultats seront mis en relation avec la diversité génétique résiduelle dans ces populations qui est en cours d'évaluation (essais en 2001 et 2002).

## CONCLUSION

Ainsi, même si la SAM offre indéniablement des perspectives très intéressantes pour l'amélioration des caractères d'intérêt agronomique, il est nécessaire de bien réfléchir à l'utilisation des marqueurs dans les programmes de sélection, notamment pour les caractères complexes. Peu de résultats expérimentaux de SAM ont été publiés à ce jour. La principale limite actuelle de la SAM semble venir en grande partie de notre manque de compréhension du déterminisme génétique des caractères complexes et, en particulier, des bases génétiques des interactions génotype x environnement et des interactions avec le fond génétique. De très nombreuses expériences de recherche de QTL ont déjà été publiées ou sont en cours chez de nombreuses espèces. De plus en plus de programmes pluridisciplinaires se développent en collaboration avec des sélectionneurs, des physiologistes, des agronomes et des généticiens, notamment dans le cadre de programmes de génomique. L'ensemble des résultats permettra très certainement, à terme, d'aboutir à une meilleure compréhension du déterminisme génétique des caractères et à l'identification d'une partie des gènes en cause. La

connaissance des gènes renforcera fortement l'intérêt de la SAM. Elle permettra de s'affranchir d'une partie des problèmes de détection de QTL et également du risque de recombinaison entre les marqueurs et les gènes puisque la sélection pourra se faire directement sur les gènes. De nouveaux schémas de sélection intégrant de façon optimale l'ensemble des informations disponibles (performances, gènes connus, QTL non identifiés) doivent être développés.

#### REFERENCES

1. SAX K (1923). The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics*, 8 : 552-60.
2. DE VIENNE D, SANTONI S (1998). Les principales sources de marqueurs moléculaires. In : *Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales*. Paris : Inra : 15-48.
3. HOSPITAL F, CHARCOSSET A (1997). Marker-assisted introgression of quantitative trait loci. *Genetics*, 147 : 1469-85.
4. VISSCHER PM, HALEY CS, THOMPSON R (1996). Marker-assisted introgression in backcross breeding programs. *Genetics*, 144 : 1923-32.
5. HOSPITAL F (2001). Size of donor chromosome segments around introgressed loci and reduction of linkage drag in marker-assisted backcross programs. *Genetics*, 158 : 1363-79.
6. HILLEL J, SCHAPP T, HABERFELD A, *et al.* (1990). DNA fingerprint applied to gene introgression breeding programs. *Genetics*, 124 : 783-9.
7. HILLEL J, VERRINDER-GIBBINS AM, ETCHES RJ, SHAVER DMCQ (1993). Strategies for the rapid introgression of a specific gene modification into a commercial poultry flock from a single carrier. *Poultry Sci*, 72 : 1197-211.
8. SERVIN B, HOSPITAL F (2001). Optimal position of markers to control genetic background in marker-assisted backcrossing. *J Heredity* (à paraître).
9. RAGOT M, BIASIOLLI M, DELBUT MF, DELL'ORCO A, MALGARINI L (1995). Marker-assisted backcrossing, a practical exemple. In : *Techniques et utilisation des marqueurs moleculaires*. Les colloques, 72. Paris : Inra : 45-6.
10. CHATELAT RT, DE VARNA JW, BENNETT AB (1995). Introgression into Tomato (*Lycopersicon esculentum*) of the *L. chimielewskii* sucrose accumulator gene (*sucr*) controlling fruit sugar composition. *Theor Appl Genet* 91 : 327-33.
11. STUBER C, SISCO P (1991). Marker-facilitated transfert of QTLs alleles between elite inbred lines and responses in hybrids. *Proc. 46th Annual corn and sorghum research conference, ASTA*, 46 : 104-13.
12. STUBER C (1997). 25 years of searching and manipulating QTLs in maize. *Proc. 27th Conference on genetics, biotechnology and breeding of maize and sorghum*, AS Tsiftaris, Aristotelian University of Thessaloniki, Greece : 43-51.

13. SHEN L, COURTOIS R, MCNALLY KL, ROBIN S, LI Z (2001). Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection. *Theor Appl Genet*, 103 : 75-83.
14. TOOJINDA T, BAIRD E, BOOTH A, *et al.* (1998). Introgression of quantitative trait loci (QTLs) determining stripe rust resistance in barley: an exemple of marker-assisted line development. *Theor Appl Genet*, 96 : 123-31.
15. REYNA N, SNELLER CH (2001). Evaluation of marker-assisted introgression of yield QTL alleles into adapted soybean. *Crop Sci*, 41 : 1317-21.
16. BOUCHEZ A, CHARCOSSET A, HOSPITAL F, GALLAIS A (2001). Marker-assisted introgression of favorables alleles at quantitative trait loci between Maize inbred lines. (Soumis).
17. VAN BERLOO R, STAM P (1998). Marker-assisted selection in autogamous RIL populations: a simulation study. *Theor Appl Genet*, 96 : 147-54.
18. CHARMET G, ROBERT N, PERRETANT MR, *et al.* (1999). Marker-assisted recurrent selection for cumulating additive and interactive QTLs in recombinant inbred lines. *Theor Appl Genet*, 99 : 1143-8.
19. HOSPITAL F, GOLDRINGER I, OPENSHAW S (2000). Efficient marker-based recurrent selection for multiple quantitative trait loci. *Genet Research Camb*, 71 : 357-68.
20. LANDE R, THOMPSON R (1990). Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics*, 124 : 743-56.
21. EDWARD MD, PAGE NJ (1994). Evaluation of marker assisted selection through computer simulation. *Theor Appl Genet*, 88 : 376-82.
22. SMITH C (1967). Improvement of metric traits through specific genetic loci. *Anim Prod*, 9 : 349-58.
23. MOREAU L, CHARCOSSET A, HOSPITAL F, GALLAIS A (1998). Marker-assisted selection efficiency in populations of finite size. *Genetics*, 148 : 1353-65.
24. ZHANG W, SMITH C (1993). Computer simulation of marker-assisted selection utilizing linkage disequilibrium. *Theor Appl Genet*, 96 : 147-54.
25. GIMELFARB A, LANDE R (1995). Simulation of marker-assisted selection in hybrid populations. *Genetical Res*, 63 : 39-47.
26. HOSPITAL F, MOREAU L, LACOUDRE F, CHARCOSSET A, GALLAIS A (1997). More on the efficiency of marker-assisted selection. *Theor Appl Genet*, 95 : 1181-9.
27. MOREAU L, LEMARIE S, CHARCOSSET A, GALLAIS A (2000). Economic efficiency of marker-assisted selection. *Crop Sci*, 40 : 329-37.



28. STUBER CW, EDWARDS MD (1986). Genotypic selection for improvement of quantitative traits using molecular marker loci. *Proc. 41th Annual corn and sorghum research conference, ASTA*, 46 : 104-13.
29. PATERSON AH, DAMON S, HEWITT JD, *et al.* (1991). Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations and environments. *Genetics*, 127 : 181-97.
30. STROMBERG LD, DUDLEY JW, RUFENER GK (1994). Comparing conventional early generation selection with molecular marker assisted selection in maize. *Crop Sci*, 34 : 1221-5.
31. VAN BERLOO R, STAM P (1999). Comparison between marker-assisted selection and phenotypical selection in a set of *Arabidopsis thaliana* recombinant inbred lines. *Theor Appl Genet*, 98 : 113-8.
32. ZHU H, BRICENO G, DOVEL R, *et al.* (1999). Molecular breeding for grain yield in barley: an evaluation of QTL effects in a spring barley cross. *Theor Appl Genet*, 98 : 772-9.
33. YOUSEF GG, JUVIK JA (2001). Comparison of phenotypic and marker-assisted selection for quantitative traits in sweet corn. *Crop Sci*, 41 : 645-55.
34. EATHINGTON SR, DUDLEY JW, RUFENER GK (1997). Usefulness of marker-QTL associations in early generation selection. *Crop Sci*, 37 : 1686-93.
35. ROMAGOSA I, HAN F, ULLRICH SE, HAYES PM, WESENBERG DM (1999). Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross. *Molecular Breeding*, 5 : 143-52.
36. MOREAU L (1998). *Contribution méthodologique et expérimentale à l'étude de la sélection assistée par marqueurs. Application au maïs*. Thèse de doctorat Ina-PG : 259 p.

## Illustrations

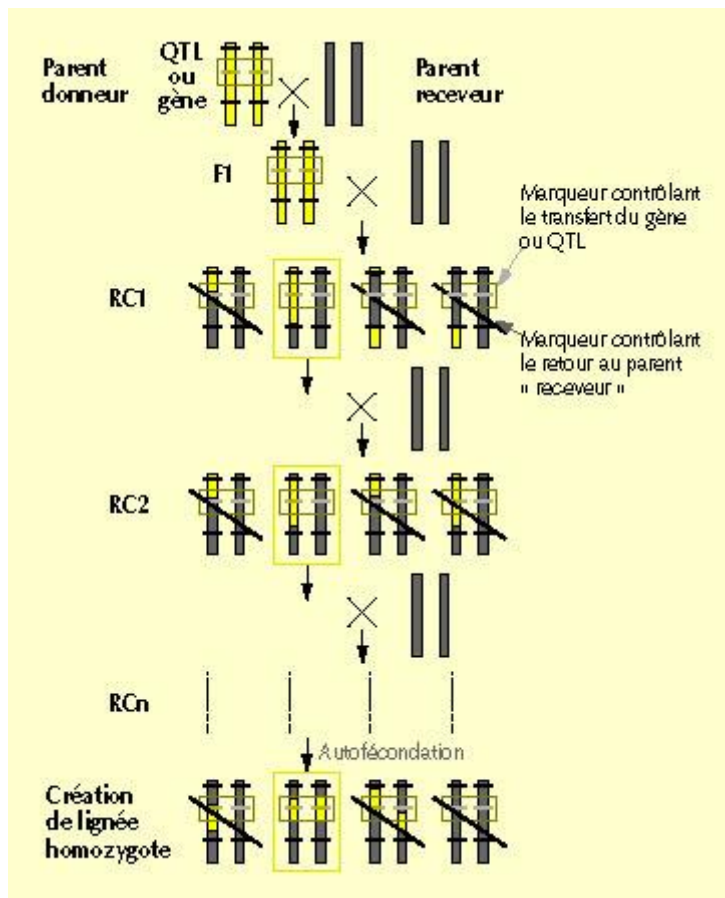


Figure 1. Schéma de transfert de gène ou QTL assisté par marqueurs. Chaque individu est symbolisé par deux barres verticales qui représentent une paire de chromosomes homologues porteurs d'un gène ou QTL que l'on souhaite transférer du parent « donneur » (en jaune) au parent receveur (en gris). Après chaque rétrocroisement (RC) avec le parent « receveur », les marqueurs peuvent être utilisés pour sélectionner les individus possédant l'allèle « donneur » que l'on souhaite transférer (grâce au marqueur représenté par un trait gris clair) et pour sélectionner parmi eux ceux qui sont les plus proches du parent « receveur » (grâce aux marqueurs représentés en noir).

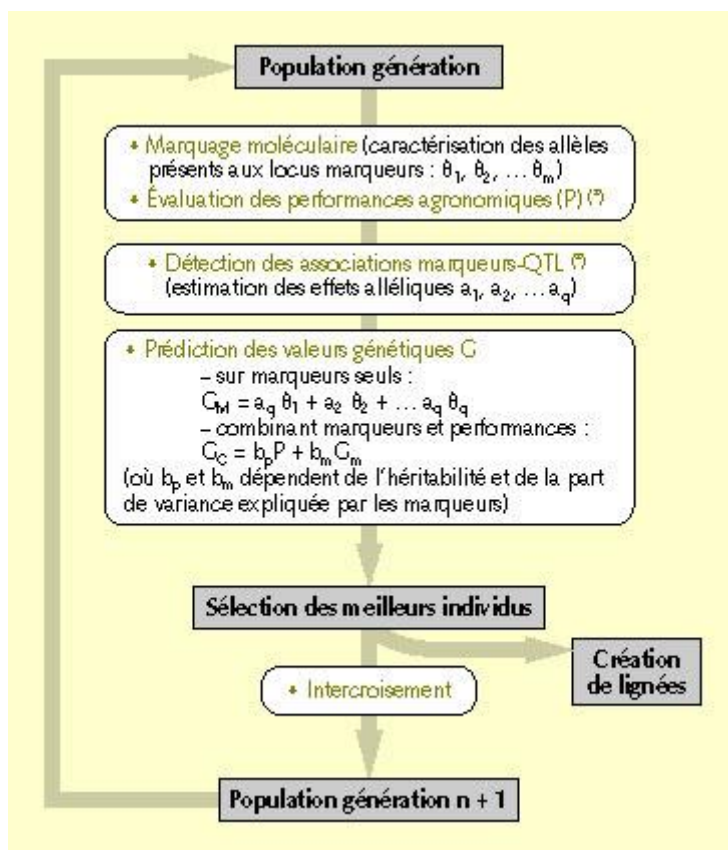


Figure 2. Schéma d'utilisation des marqueurs moléculaires pour la prédiction des valeurs génétiques dans une population en sélection. À chaque cycle, les meilleurs individus peuvent être intercroisés, pour former la génération suivante, ou servir de départ pour la création variétale. Lorsque la position et les effets des QTL sont inconnus, l'évaluation agronomique de la population et la détection des associations marqueurs-QTL (étapes indiquées avec le symbole \*) sont nécessaires au moins au premier cycle. Une fois estimés, les effets des QTL peuvent être utilisés aux cycles suivants sans être réévalués et ces étapes sont facultatives (cf. texte).

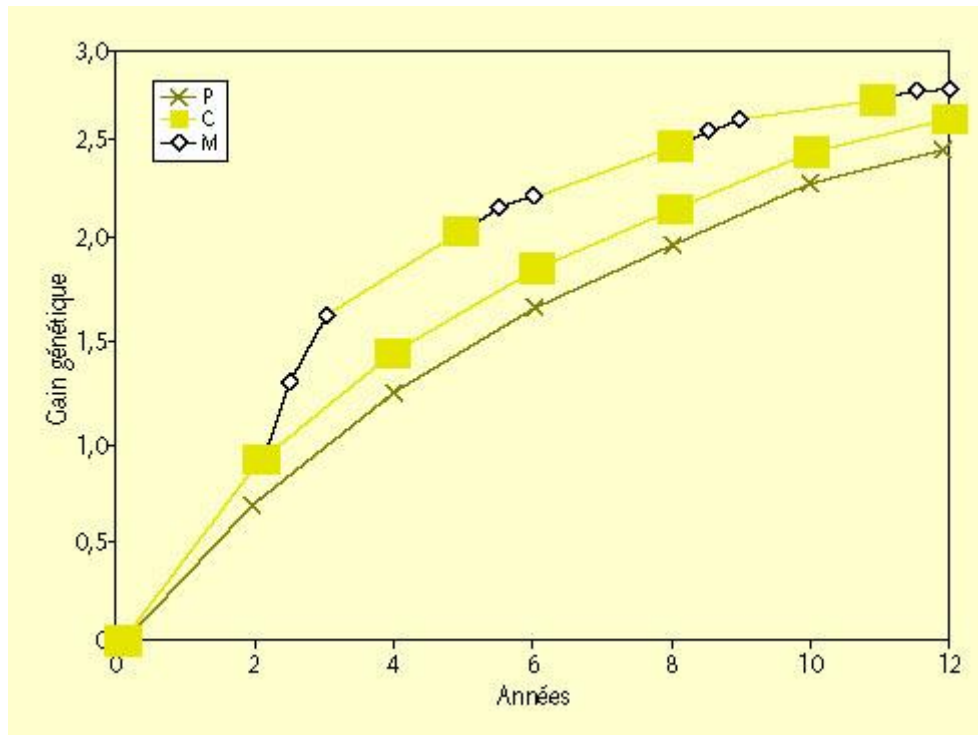


Figure 3. Progrès génétiques théoriques attendus au cours du temps pour une sélection fondée sur les performances (P), sur un index combinant l'information sur les performances et les effets des marqueurs (C) ou avec une stratégie consistant à alterner deux cycles de sélection sur marqueurs seuls (sans réévaluation des effets des marqueurs) après un cycle de sélection C. Les résultats ont été obtenus par simulation d'une population de 200 individus pour un caractère d'héritabilité égale à 0,5 en supposant que les cycles de sélection nécessitant une évaluation agronomique (P et C) étaient réalisés en deux ans alors que les cycles de sélection sur marqueurs seuls pouvaient être réalisés en six mois (d'après Hospital [26]).

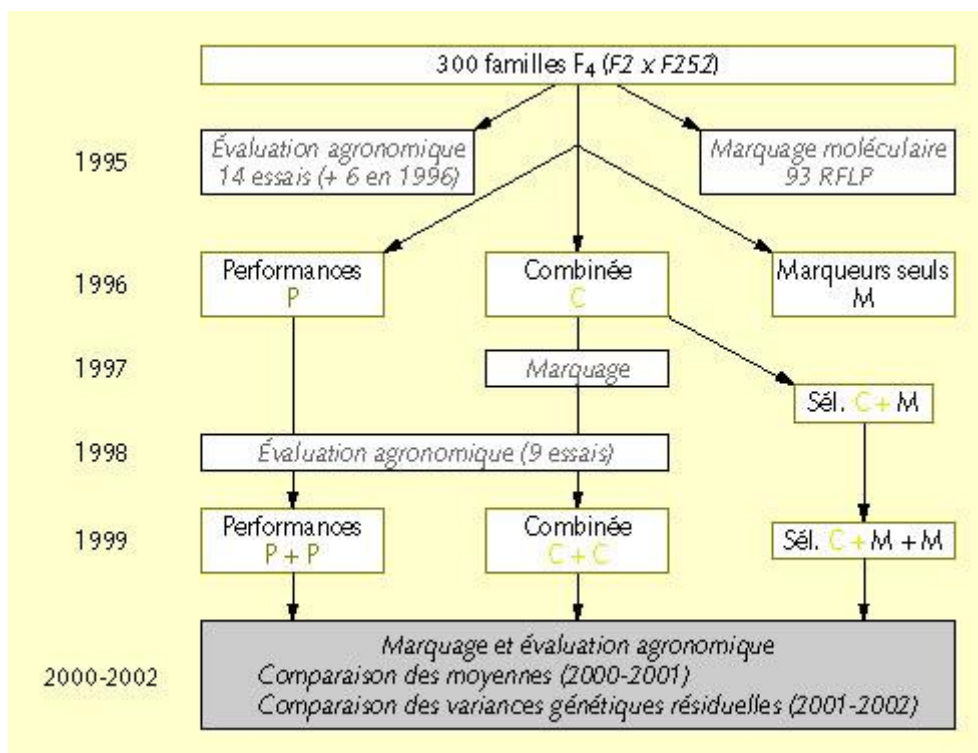


Figure 4. Présentation du calendrier du programme de sélection assistée par marqueurs Inra-PROMAIS. Trois schémas de sélection ont été appliqués sur la même population initiale issue du croisement entre les lignées de maïs F<sub>2</sub> et F<sub>252</sub> : deux cycles de sélection classique fondés sur les performances des individus (méthode P) ; deux cycles de sélection fondés sur un index combinant les performances et les effets des marqueurs (méthode C) ; deux cycles de sélection fondés sur les effets des marqueurs (M) après un cycle de sélection combinée (C).

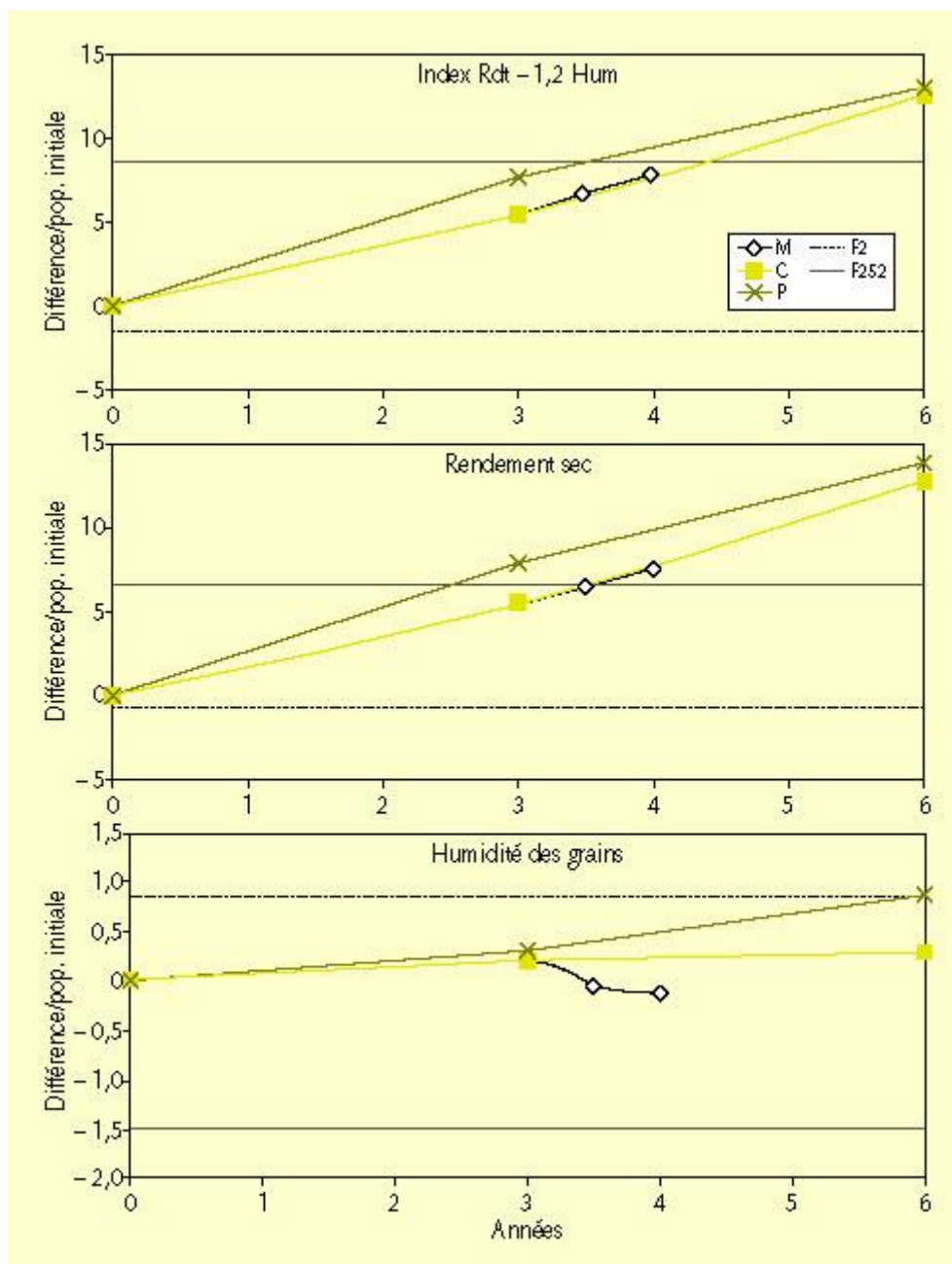


Figure 5. Progrès génétiques réalisés par les différentes méthodes de sélection (sélection classique notée P, SAM sur index combiné, notée C, et stratégie consistant à réaliser deux cycles de sélection sur marqueurs seuls, notée M, après un premier cycle C) sur l'index de sélection (rendement sec - 1,2 humidité) et sur les caractères individuels (rendement sec et humidité). Les traits horizontaux de chaque graphe représentent la valeur des lignées parentales.