

L'analyse du déterminisme génétique des caractères quantitatifs chez les végétaux

Dominique de Vienne

Société Française
de Génétique

Président

E. Moustacchi

Vice-présidents

R. Devoret

A. Bernheim

F. Grosclaude

Secrétaire général

R. Motta

*Prière d'adresser toute correspondance au
Secrétariat général de la SFG,
R. Motta, laboratoire d'immunogénétique,
centre Marcel-Délépine - Cnrs, 1,
rue Haute, 45071 Orléans Cedex 2*

Comité de rédaction

A. Bernheim

M. Fellous

J. Générmont

F. Minvielle

R. Motta

A. Nicolas

S. Sommer

D. de Vienne

Secrétaire

M.-L. Prunier

La forme d'un fruit, la surface d'une feuille, la hauteur ou la vitesse de croissance d'une plante, sont des caractères à déterminisme polygénique que la génétique formelle est impuissante à analyser. L'étude de tels caractères, dont la variation est continue et non pas discrète, relève de la génétique quantitative. Cette discipline souffre, aux yeux de la plupart des biologistes, d'un double handicap :

— pour l'énorme majorité des caractères quantitatifs, on n'a pas la moindre information sur les gènes en cause : nombre, localisation, effet, mode d'action et, *a fortiori*, lacune rédhibitoire, séquence nucléotidique ;
— sa méthodologie est lourdement statistique et l'interprétation génétique des modèles utilisés est souvent délicate ; ceux qui ont dû enseigner, par exemple, la décomposition de l'épistasie en interaction de type « additif \times dominance » [1] connaissent le problème, qui est d'ordre conceptuel bien plus que pédagogique.

Le fait que cet « art de faire de la génétique avec des gènes invisibles » (A. Gallais) ait un pouvoir prédictif remarquable, comme en témoignent les succès de la sélection animale ou

végétale, n'enlève rien à la frustration de celui qui cherche à connaître les bases génétiques, physiologiques ou moléculaires de la variation continue. De plus, une telle connaissance permettrait en retour une meilleure efficacité de la sélection en termes de coût et de temps.

L'utilisation de la mutagenèse par insertion a été proposée pour l'isolement de séquences affectant des caractères quantitatifs [2, 3], mais à notre connaissance n'a encore donné lieu à aucune application, sans doute en raison de la lourdeur des protocoles requis. Parallèlement à ces approches moléculaires qui, dans des cas ponctuels, devraient fournir une voie d'accès aux mécanismes moléculaires en cause, la question du déterminisme génétique des caractères continus peut désormais faire l'objet d'une méthodologie s'appuyant sur l'utilisation de marqueurs.

Professeur à l'université Paris-Sud, station de génétique végétale, Inra-université Paris-Sud, La Ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette, France.

Le marquage des loci affectant les caractères quantitatifs, ou QTL (quantitative trait loci)

Dès 1923, Sax [4] proposait de repérer et de sélectionner les gènes « mineurs » par leur liaison avec des gènes « majeurs » qui seraient manipulés plus facilement. Cette idée a ensuite été souvent reprise et, en 1971, Mather et Jinks [5] soulignaient que l'utilisation de gènes marqueurs devait permettre de « disséquer l'architecture génétique » de caractères complexes. L'électrophorèse des allozymes existait à cette époque, mais le faible nombre de marqueurs disponibles n'a permis qu'une exploitation confidentielle de cette idée. L'apparition de la technique de RFLP (*restriction fragment length polymorphism*), au début des années 80, a changé la situation, puisque pour la première fois une technique, qui permettait de révéler le polymorphisme au niveau même de l'ADN, fournissait des marqueurs en quantité suffisante pour « saturer » le génome.

• Les cartes de liaison génétique « saturées »

Chez les végétaux, la construction de cartes de liaison génétique à l'aide de marqueurs moléculaires est facilitée par la possibilité d'obtenir relativement rapidement des individus homozygotes et des descendance de grand effectif. Un croisement initial entre deux génotypes homozygotes génétiquement différents permet d'obtenir diverses descendance en ségrégation :

- F_2 (par autofécondation de l'hybride simple F_1) ;
- *back-cross* (par rétrocroisement de l'hybride F_1 par un parent) ;
- lignées « recombinantes » (par autofécondations successives à partir des individus F_2) ;
- lignées haploïdes doublées (par androgenèse ou gynogenèse dans les espèces où l'on sait induire ces phénomènes).

Pour un ensemble de sondes moléculaires révélant du polymorphisme entre les parents, la détermination du génotype RFLP des individus de la descendance permet, par un calcul de distance de recombinaison, de localiser les loci marqueurs les uns par rapport aux autres.

Combien faut-il utiliser de sondes, tirées aléatoirement dans une banque, pour que les loci marqueurs soient liés génétiquement de proche en proche sur l'ensemble du génome, définissant autant de groupes de liaison que de chromosomes ? Ce nombre, qui dépend naturellement de l'espèce considérée, n'est pas astronomique. En centiMorgan (cM), la carte d'*Arabidopsis** mesure environ 500 [6], celle de *Brassica*** 820 [7], du piment et de la pomme de terre entre 600 et 700 [8, 9, 10], de la tomate entre 850 et 1 100 [11], de la lentille autour de 1 000 [12], du maïs 1 400 [13], du riz sans doute un peu plus de 1 400 [14], enfin de la laitue moins de 1 600 [15]. Si l'on désire un marqueur tous les 20 cM en moyenne, 25 à 80 sondes simple copie suffisent donc. Il faudra dans la pratique en prendre davantage, car bien des applications des cartes (voir plus loin) imposent un nombre de marqueurs beaucoup plus élevé.

Les marqueurs RFLP semblent mieux distribués sur l'ensemble du génome que les gènes à effet morphologique cartographiés auparavant. Chez *Arabidopsis* la répartition est clairement aléatoire, ce qui indique que l'augmentation du nombre de marqueurs devrait progressivement combler les « vides ». Si chez le maïs ou le riz quelques régions restent anormalement pauvres en marqueurs, il n'en reste pas moins que, par rapport aux cartes classiques, la corrélation entre longueur des chromosomes et nombre de marqueurs est meilleure, et que la plus forte densité de gènes au voisinage du centromère ne semble pas se retrouver. Une meilleure connaissance de la nature des sondes utilisées permettra sans doute d'éclaircir ces points. Enfin, l'utilisation des marqueurs RFLP a confirmé un phénomène suspecté : la longueur du génome (en cM) est plus faible lorsque la descendance étudiée est issue d'un croisement interspécifique plutôt que d'un croisement intraspécifique.

* petite crucifère largement utilisée comme espèce modèle pour la biologie moléculaire végétale.

** genre auquel appartiennent entre autres le chou et le colza.

C'est le cas par exemple chez la pomme de terre [9, 10], et chez le riz où la différence atteint 30 % (M. Causse, com. pers.). La diminution du taux de recombinaison dans les croisements interspécifiques est sans doute due à la moins bonne homologie des séquences d'ADN.

• Principe de la mise en évidence des gènes à effets quantitatifs

Dans son principe, la détection de locus affectant les caractères quantitatifs, ou QTL (*quantitative trait loci*) est simple. Les individus de la descendance caractérisée par RFLP ou toute autre technique de marquage sont mesurés pour le caractère quantitatif étudié, puis des liaisons statistiques sont recherchées entre les marqueurs et le caractère. Par exemple, dans le cas d'une descendance F_2 , on fera, pour chaque marqueur, une partition de la descendance en trois groupes génotypiques A_1A_1 , A_1A_2 et A_2A_2 , et on recherchera si les trois moyennes du caractère sont statistiquement égales. Si ce n'est pas le cas, on conclura qu'un QTL en ségrégation se trouve au voisinage du marqueur considéré, c'est-à-dire qu'une des formes alléliques du QTL est liée à A_1 , l'autre à A_2 (pour le détail de l'estimation des effets des formes alléliques des QTL et de leurs interactions dans le cas général, voir [16]). La possibilité de détecter un QTL dépend donc de l'effectif de la descendance, de l'effet du QTL et de sa distance au marqueur, puisque la recombinaison va diminuer la valeur de la corrélation.

Une autre méthode de mise en évidence des QTL est fondée sur le maximum de vraisemblance [17]. Elle permet de calculer la position la plus probable du QTL dans l'intervalle entre deux marqueurs. Les avantages respectifs des deux méthodes doivent s'estomper dès que la densité de marqueurs est suffisante [18]. Dans les deux cas des tests appropriés permettent de révéler dominance et épistasie*.

Bilan de la recherche de QTL

• Quelques exemples

Les exemples de QTL mis en évi-

dence à l'aide de marqueurs RFLP ou isoenzymatiques sont déjà nombreux chez les végétaux, et ce pour des caractères très divers : rendement en grain, hauteur totale, hauteur à l'épi, précocité mâle et femelle, pourcentage d'humidité du grain, caractéristiques de l'épi, tolérance à des contraintes de l'environnement chez le maïs [19] ; masse du fruit, pH du fruit, teneur en sucres solubles [11], résistance aux insectes [20], efficacité d'utilisation de l'eau [21] chez la tomate ; caractéristiques de la panicule et du grain, fertilité, hauteur, nombre de talles, précocité de floraison chez le riz [22], etc. Dans la plupart des cas, l'effectif des descendance était inférieur à 250 individus. Sous l'hypothèse classique de caractères déterminés par de très nombreux gènes à effet faible, de tels effectifs n'auraient pas dû permettre la mise en évidence de QTL. Ils sont pourtant systématiquement détectés, et en faible nombre, quel que soit le caractère. Par exemple, dans un *back-cross* interspécifique chez la tomate, Paterson *et al.* [11] ont trouvé 6 QTL contrôlant la masse du fruit, 5 le pH du fruit et 4 le contenu en sucres solubles.

Ces résultats n'excluent pas qu'il y ait beaucoup d'autres gènes dont la variation affecte les caractères, mais dont les effets seraient non détectables avec les effectifs utilisés. Les travaux du groupe de Stuber [19], utilisant des marqueurs enzymatiques, vont dans ce sens. Ces auteurs ont analysé chez le maïs deux descendance F_2 de 1 776 et 1 930 individus, pour 82 caractères agromorphologiques. Grâce à ces grands effectifs, ils ont trouvé que 60 % des associations marqueur-caractère étaient significatives et que, pour un caractère donné, les deux tiers des marqueurs révélaient un effet significatif. Chez la tomate, des dispositifs de croisement sophistiqués ont également permis la mise en évidence de QTL à effet faible précédemment non décelés [23]. La vision, déjà évoquée auparavant, qui émerge de ces résultats est celle d'une distribution en

« L » des effets : peu de gènes à effet fort, beaucoup de gènes à effet faible [24]. En termes de facteurs limitants, ce résultat pourrait être conforme au fait que si quelques étapes du métabolisme sont critiques, cela entraîne automatiquement que les autres ne peuvent pas l'être [25].

• **Relations entre le nombre de QTL détectés et le nombre de gènes affectant un caractère**

Parce que la confusion est souvent faite, il faut rappeler que le nombre de QTL trouvé dans une descendance, pour un caractère donné, ne renseigne en rien sur le nombre de gènes

contrôlant ce caractère. Cela resterait vrai, même si le nombre d'individus de la descendance était infini. La matière première du généticien est la variation : seuls les QTL dont le polymorphisme affecte la variance du caractère sont détectés. C'est une des raisons pour lesquelles, pour un caractère donné, on peut ne pas détecter les mêmes QTL d'une descendance à l'autre [26]. L'analyse de descendance aussi diverses que possible est donc un moyen de répertorier les QTL intéressants au sein d'une espèce.

• **L'épistasie**

Une autre cause de la spécificité des QTL selon la descendance peut être l'épistasie. Les données sur les QTL dont on dispose aujourd'hui sur le maïs ou la tomate ne semblent pas révéler un rôle majeur de ce phénomène [11, 23, 27]. C'est une bonne nouvelle pour le sélectionneur qui désire guider le transfert de gènes à l'aide de marqueurs (cf. plus loin).

• **L'effet du milieu**

Tout écologiste ou sélectionneur sait que, selon le milieu, le classement des génotypes peut différer. Il est donc trivial de prédire qu'une descendance implantée dans deux milieux contrastés conduira à détecter des jeux de QTL plus ou moins différents. A ma connaissance, aucun résultat n'est encore publié sur ce point.

• **Le choix des caractères**

Un aspect rarement souligné est celui de la signification biologique des caractères quantitatifs considérés. Par exemple, chez les espèces cultivées, un rendement donné en matière fraîche peut être obtenu avec des architectures de plante très différentes. Les QTL impliqués peuvent affecter la hauteur, le nombre d'entre-nœuds, la surface foliaire, etc. Certes tout caractère, si on l'observe à un niveau suffisamment fin, est composite, et les QTL contribueront certainement à décortiquer les éléments en cause. Mais, au niveau macroscopique, l'analyse génétique de la variation continue sera simplifiée par la prise en compte de variables pertinentes en termes de construction de la plante, plutôt que de caractères

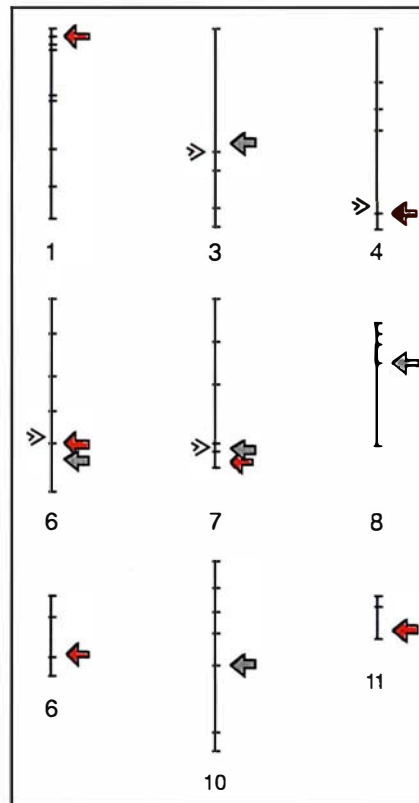


Figure 1. **Localisation chromosomique de QTL contrôlant la masse du fruit (←), le pH du fruit (→) et la teneur en sucres solubles (>>) chez la tomate.** Les différences de position entre QTL proches ne sont pas significatives (chromosomes 3, 4, 6 et 7). Les traits sur les chromosomes indiquent la position des marqueurs RFLP. Aucun QTL n'a été localisé sur les chromosomes 2, 5 et 12. (D'après Paterson *et al.* [11].)

* Interaction entre deux gènes non alléliques dont l'un empêche l'autre de s'exprimer.

dont l'intérêt est essentiellement économique.

Un exemple particulièrement frappant est celui de la forme du fruit chez le piment (cité dans [28]). Une F_2 entre le type allongé et le type sphérique révèle une variation continue entre ces deux types. Cependant il existe une relation allométrique entre la longueur et le diamètre de l'ovaire : si l'on porte, au cours du développement, le logarithme de la longueur en fonction du logarithme du diamètre, le type sphérique présente une relation linéaire de pente 1. Pour le type allongé, la même relation est obtenue avant la fécondation, mais une rupture de pente intervient à ce stade, traduisant le fait que l'accroissement de longueur va relativement beaucoup plus vite que l'accroissement du diamètre. Le fait remarquable est que l'existence de cette rupture de pente est monogénique. La distribution continue de la forme ne fait que révéler des différences de durée de croissance, qui masquent la variation discrète sous-jacente. Cet exemple extrême illustre certainement une situation assez générale, qui doit inciter le chercheur de QTL à faire la part, dans le choix des caractères, entre ce qui peut relever du contrôle spécifique d'une forme et ce qui relève plutôt d'un contrôle plus général de la taille ou de la vitesse de développement.

Que faire des QTL ?

La sélection assistée par marqueurs est une application évidente des QTL. Aux recombinaisons près, on a accès, *via* les marqueurs, à la valeur génétique additive réelle. La construction, en se fondant sur ces marqueurs, de génotypes cumulant les « bonnes » formes alléliques des QTL est donc en principe possible. Sur ces aspects, des résultats théoriques [18] et expérimentaux [19] ont déjà été obtenus. Dans le domaine des ressources génétiques, les QTL peuvent représenter un complément très utile aux marqueurs classiques, qui, en raison de leur quasi-neutralité sélective et phénotypique, ne renseignent que sur

« l'histoire génétique » du matériel. Les QTL, en revanche, permettraient une gestion des ressources génétiques fondée sur un polymorphisme ayant une signification phénotypique réelle. Sur un plan plus fondamental, les QTL peuvent permettre de préciser, en termes génétiques, les relations entre caractères. Des caractères en apparence non corrélés peuvent avoir des QTL communs (c'est le cas du pH et de la masse du fruit chez la tomate) et, inversement, des caractères corrélés peuvent se révéler sous contrôle génétique en partie indépendant (croissance de la tige et de la racine dans la jeune plantule de maïs). Plus généralement, pour la génétique du développement, toutes les relations de type hiérarchique ou pléiotropique dans les contrôles des caractères seront mises en évidence.

Un marqueur RFLP peut aussi servir de point de départ à une « marche » sur le chromosome, afin d'isoler le QTL marqué. Deux problèmes se posent. Ce que l'on appelle QTL est, en réalité, un segment chromosomique susceptible de porter plusieurs gènes liés en déséquilibre de liaison affectant le caractère. Un marquage beaucoup plus fin du génome est donc nécessaire pour repérer ces situations. Ainsi récemment chez la tomate, ce qui apparaissait comme un seul QTL à effet pléiotropique s'est révélé correspondre à une région chromosomique hétérogène [23]. Par ailleurs, la distance à parcourir entre le marqueur et le QTL peut être considérable en nombre de paires de bases. Pour *Ara-bidopsis*, un cM représente en moyenne 140 kb (rapport de la taille du génome en kb, 70 000, à la taille du génome en cM, 500). Dans l'état actuel de la carte (90 marqueurs), la longueur moyenne de marche pour atteindre l'un quelconque des gènes est d'environ 200 kb, et il s'agit là d'une espèce favorable. Chez la tomate, un cM équivaut à 550 kb, chez le maïs à 2 500 kb... et pour ces deux espèces une résolution de l'ordre du centiMorgan est potentiellement atteinte, puisque, tous laboratoires confondus, plus de 1 000 marqueurs RFLP existent déjà. On en est loin pour les autres espèces.

Perspectives

Que révélera le clonage de QTL ? Il est possible que le résultat soit trivial : séquence codant pour telle enzyme, telle protéine membranaire, telle séquence « amont », etc., déjà connues par ailleurs, car il n'y a pas de raison de supposer que les QTL constituent une classe particulière de *locus*. Il pourrait cependant exister des biais dans les types de séquences trouvés. La quasi-neutralité des variations alloenzymatiques est aujourd'hui admise, sur la base d'arguments tant génétiques [29] que biochimiques [30]. Peu de gènes codant pour des enzymes devraient donc être trouvés. En revanche, des régions jouant un rôle important dans la régulation de l'expression du génome au cours du développement devraient — logiquement — être mises en évidence. Des résultats obtenus dans notre laboratoire vont dans ce sens : nous avons montré que la variabilité génétique des facteurs contrôlant les quantités de protéines individuelles chez le maïs était très bien corrélée à la variation morphologique, alors que celle des gènes de structure de ces mêmes protéines ne l'était pas [31, 32]. Enfin, on pourrait proposer d'utiliser comme sondes RFLP des séquences dont le rôle phénotypique est discuté (séquences répétées de diverses sortes, ADN_r...), et rechercher si, sur la carte, elles sont localisées au même endroit que des QTL déjà marqués.

La variation génétique continue ne concerne pas seulement les caractères macroscopiques. Aux niveaux physiologique, métabolique ou moléculaire, le déterminisme génétique de nombreux processus contrôlés de façon complexe peut faire l'objet de la même approche. Cela permettrait, comme pour les caractères morphologiques, de trouver des relations fonctionnelles non suspectées, et pourrait donc représenter un complément utile aux analyses moléculaires fines, nécessairement plus focalisées, de ces processus ■

Références

1. Falconer DS. *Introduction to Quantitative Genetics*. Harlow : Longman Scientific and Technical, 1989 : 157.
2. Robertson DS. A possible technique for isolating genic DNA for quantitative traits in plants. *J Theor Biol* 1985 ; 117 : 1-10.
3. Soller M, Beckmann JS. Cloning quantitative trait loci by insertional mutagenesis. *Theor Appl Genet* 1987 ; 74 : 369-78.
4. Sax K. The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* 1923 ; 8 : 552-60.
5. Mather K, Jinks JL. *Biometrical Genetics*. Londres : Chapman et Hall Ltd, 1971.
6. Chang C, Bowman JL, DeJohn AW, Lander ES, Meyerowitz EM. Restriction fragment length polymorphism linkage map for *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* 1988 ; 85 : 6856-60.
7. Slocum MK, Figdore SS, Kennard WC, Suzuki JY, Osborn TC. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism loci in *Brassica oleracea*. *Theor Appl Genet* 1990 ; 80 : 57-64.
8. Tanksley SD, Bernatzky R, Lapitan NL, Prince JP. Conservation of gene repertoire but not gene order in pepper and tomato. *Proc Natl Acad Sci USA* 1988 ; 85 : 6419-23.
9. Bonierbale MW, Plaisted RL, Tanksley SD. RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 1988 ; 120 : 1095-103.
10. Gebhardt C, Ritter E, Debener T, et al. RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theor Appl Genet* 1989 ; 78 : 65-75.
11. Paterson AH, Lander ES, Hewitt JD, Peterson S, Lincoln SE, Tanksley SD. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors, using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 1988 ; 335 : 721-6.
12. Havey MJ, Muehlbauer FJ. Linkages between restriction fragment length, isozyme, and morphological markers in lentil. *Theor Appl Genet* 1989 ; 77 : 395-401.
13. Murray M, Cramer J, Ma Y, et al. Agrigenetics maize RFLP linkage map. *Maize Genet Coop Newsl* 1988 ; 62 : 89-91.
14. McCouch SR, Kochert G, Yu ZH, et al. Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor Appl Genet* 1988 ; 76 : 815-29.
15. Landry BS, Kesseli RV, Farrara B, Michelmore RW. A genetic map of lettuce (*Lactuca sativa* L.) with restriction fragment length polymorphism, isozyme, disease resistance and morphological markers. *Genetics* 1987 ; 116 : 331-7.
16. de Vienne D, Rodolphe F. Biochemical and genetic properties of oligomeric structures : a general approach. *J Theor Biol* 1985 ; 116 : 527-68.
17. Lander ES, Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 1989 ; 121 : 185-99.
18. Lande R, Thompson R. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics* 1990 ; 124 : 743-56.
19. Stuber CW. Marker-based selection for quantitative traits. In : *Science for Plant Breeding, Proc. XII Congress of EUCARPIA, Göttingen*. Berlin et Hamburg : Paul Parey, 1989 : 31-49.
20. Nienhuis J, Helentjaris T, Slocum M, Ruggero B, Schaefer A. Restriction fragment length polymorphism analysis of loci associated with insect resistance in tomato. *Crop Sci* 1987 ; 27 : 797-803.
21. Martin B, Nienhuis J, King G, Schaefer A. Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato. *Science* 1989 ; 243 : 1725-8.
22. Pham JL. Identification of genetic markers for quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.). *CR Acad Sci Paris, série III* 1990 ; 310 : 477-83.
23. Paterson AH, DeVerna JW, Lanini B, Tanksley SD. Fine mapping of quantitative trait loci using overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato. *Genetics* 1990 ; 124 : 735-42.
24. Shrimpton AE, Robertson A. The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*. II. Distribution of third chromosome bristle effects within chromosome sections. *Genetics* 1988 ; 11 : 445-59.
25. Kacser H, Porteous JW. Control of metabolism : what do we have to measure ? *TIBS* 1987 ; 12 : 5-14.
26. Tanksley SD, Hewitt J. Use of molecular markers in breeding for soluble solids content in tomato — a re-examination. *Theor Appl Genet* 1988 ; 75 : 811-23.
27. Edwards MD, Stuber CW, Wendel JF. Molecular - marker - facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution, and type of gene action. *Genetics* 1987 ; 116 : 113-25.
28. Gottlieb LD. The genetic basis of plant form. *Phil Trans R Soc Lond B* 1986 ; 313 : 197-208.
29. Kimura M. The neutral theory as a basis for understanding the mechanism of evolution and variation at the molecular level. In : Kimura M, ed. *Molecular Evolution, Protein Polymorphism and the Neutral Theory*. Berlin : Springer-Verlag, 1982 : 3-56.
30. Kacser H, Burns JA. The molecular basis of dominance. *Genetics* 1981 ; 97 : 639-66.
31. Damerval C, Hébert Y, de Vienne D. Is the polymorphism of protein amounts related to phenotypic variability ? A comparison of two-dimensional electrophoresis data with morphological traits in maize. *Theor Appl Genet* 1987 ; 74 : 194-202.
32. Leonardi A, Damerval C, Hébert Y, Gallais A, de Vienne D. Association of protein amount polymorphism (PAP) among maize lines with performances of their hybrids (soumis).

Summary

The analysis of genetic determination of quantitative traits in plants

« Saturated » genetic linkage maps can now be obtained in plants using RFLP (restriction fragment length polymorphism) in addition to isozymes. This allows quantitative trait loci (QTL) to be detected, by computing the correlation between every marker locus and the character under study in segregating progenies. The applications of such an approach are numerous, including quantitative genetics, germplasm conservation, gene isolation by chromosome walking and marker-assisted selection.