

Génétique des caractères phénotypiques



L.E. Pâques, Inra Orléans

Variabilité de la forme (rectitude du tronc) entre provenances de mélèze

La question de l'hérédité* des caractères d'intérêt pour le gestionnaire est soulevée à de multiples reprises tout au long de l'itinéraire sylvicole d'un peuplement. Elle l'est tout particulièrement lors des éclaircies et notamment lors de la coupe définitive. L'impact du choix des semenciers sur la régénération future, en termes de « qualité génétique » mais aussi de diversité génétique* (voir Pichot page 89), est d'autant plus important que les critères utilisés pour ce choix sont eux-mêmes héréditaires. Malgré les handicaps techniques liés aux contraintes biologiques des arbres, plus de quarante ans de travaux en génétique forestière

permettent aujourd'hui de répondre partiellement à cette question.

Les réponses sont surtout issues des travaux menés dans le cadre des programmes de sélection*, et plus récemment des travaux en génomique* (discipline scientifique qui étudie la séquence et la fonction des gènes et protéines d'un organisme) de ces espèces. Ils concernent principalement des caractères d'intérêt économique (croissance, rectitude et qualité du bois), mais aussi d'intérêt écologique (adaptation des espèces aux contraintes abiotiques et biotiques). L'évocation de ces caractères témoigne de leur nature composite. Le volume d'un arbre, ses capacités de réponse à un stress hydrique, la rectitu-

de de son tronc, la densité du bois résultent de l'action combinée de nombreuses autres fonctions et l'élucidation de leur contrôle génétique* se heurte donc à leur complexité et à l'approche souvent réductionniste qu'offre l'analyse génétique. Après avoir résumé les principaux travaux de recherche en cours et leurs résultats, nous évoquerons les perspectives d'application en foresterie.

Comment appréhender les effets génétiques d'un caractère complexe ?

Par définition, un caractère phénotypique* est le résultat de l'action

résumé

Cet article fait le point sur les connaissances actuelles du déterminisme et de la diversité génétique des caractères phénotypiques en distinguant les différents niveaux auxquels ces caractères peuvent être appréhendés (phénotypes et gènes). Les acquis des programmes de sélection en cours depuis une quarantaine d'années montrent que les caractères de qualité du bois et de phénologie sont souvent plus héri-

tables que les caractères de forme et de croissance. En général, tout comme pour les marqueurs neutres, les caractères phénotypiques manifestent une grande variabilité génétique intra population. En revanche et à l'opposé des marqueurs neutres, les caractères phénotypiques se caractérisent par de très fortes différences entre populations. La dissection génétique de ces caractères, c'est-à-dire l'identification du nombre et de la nature des gènes impliqués dans leur expression, est en

cours dans le cadre des projets de recherche en génomique. Les premiers résultats suggèrent qu'en général le nombre de gènes est relativement élevé, que leur expression est dépendante des conditions environnementales et de l'âge. Leur nature et fonction fait l'objet de travaux en cours. Enfin plusieurs applications de ces recherches sont envisagées dans la foresterie : appui au programme de sélection, tri de qualité des plants en pépinière, sélection de semenciers.

* Voir glossaire p 117

combinée des effets du milieu et des effets génétiques. Chacune de ces catégories d'effet peut à son tour être subdivisée en une somme de contributions. Les effets du milieu renferment les effets environnementaux, biotiques, anthropiques, etc. et les effets génétiques résultent de la somme de tous les effets des gènes* contribuant à l'expression des caractères. Notre intérêt porte sur les effets génétiques. Les méthodes utilisées par différentes disciplines en génétique permettent aujourd'hui d'appréhender les effets génétiques à deux niveaux : celui de l'expression globale des gènes et celui des effets individuels des gènes.

L'estimation des effets génétiques globaux

Quelle est la part des effets génétiques dans la variation d'un caractère phénotypique, alors même que le nombre et la nature des gènes impliqués restent inconnus ? La réponse à cette question s'appuie sur un modèle théorique d'action des gènes, qui est celui de la génétique quantitative*, dont l'hypothèse de base est qu'un caractère phénotypique dépend d'un grand nombre de gènes dont les effets individuels restent faibles. À l'effet de chacun des gènes s'ajoute, de manière indépendante et additive, un effet global de l'environnement. Dans le cadre de ce modèle très simplificateur, on peut décomposer la valeur observée d'un arbre (ou valeur phénotypique P) en :

- une valeur génétique G incluant tous les effets des gènes ;
- et une valeur de l'environnement.

Cette décomposition a donné naissance au concept d'héritabilité*, qui chiffre la part de la variation des effets génétiques dans la variabilité observée du caractère au sein d'une population*, et qui représente en quelque sorte une mesure standardisée de la diversité génétique d'un caractère phénotypique, tout comme l'hétérozygotie* est une mesure standardisée de la diversité de marqueurs.

Bien que basée sur un modèle très simplificateur du mode d'action des gènes, l'estimation de l'héritabilité s'est avérée très robuste (vis-à-vis du modèle) mais peu opérationnelle. Sa robustesse a pu être vérifiée par les résultats obtenus dans les programmes de sélection, où son estimation a été validée par l'évolution des populations au cours de générations successives de sélection. En revanche, sa valeur opérationnelle est quasi nulle. Tout d'abord, son estimation nécessite l'installation de plantations expérimentales de familles d'arbres (donc issus de croisement contrôlés) dont l'évaluation est longue et coûteuse. Ensuite ces plantations, conçues avec toutes les précautions statistiques pour contrôler les effets de milieu, fournissent sans doute une surestimation de l'héritabilité par rapport aux peuplements réels. Il est en effet fort probable que la variance des effets du milieu est bien plus importante en « conditions naturelles » que dans les plantations comparatives utilisées dans les programmes de sélection.

Il en résulte :

- que des données relatives à l'estimation de l'héritabilité ne sont

aujourd'hui disponibles que pour un nombre très limité d'espèces, principalement pour celles qui ont fait ou font encore l'objet d'un programme de sélection (pin maritime, pins noirs, épicéa, peuplier, douglas, merisier, mélèze...) ;

■ que ces estimations ne sont pas transposables en forêt. En effet, elles sont relatives au contexte expérimental dans lequel elles ont été estimées (plantations expérimentales). Les valeurs d'héritabilité en « forêt » sont sans doute inférieures à celle observées dans les plantations expérimentales.

Quelques résultats généraux émergent de revues faites sur les estimations. Toutes espèces confondues, il apparaît ainsi que les caractères de qualité du bois (notamment la densité) et phénologiques (tardiveté de débourrement, arrêt de croissance) sont nettement plus héréditaires que les caractères de forme ou de croissance.

L'estimation des effets individuels des gènes

Quels sont les gènes qui interviennent dans l'expression d'un caractère phénotypique ? Et quelle est la part prise par chacun des gènes dans cette expression ? Les progrès très importants accomplis ces deux dernières décennies dans le domaine de la biologie moléculaire permettent aujourd'hui de répondre partiellement à ces questions. Sans vouloir être exhaustif dans la diversité des approches et des méthodes utilisées, nous limiterons la description des recherches aux acquis les plus significatifs.

abstract

This paper presents the current knowledge on genetic diversity of phenotypic traits and of their underlying gene loci. Selection programs established some forty years ago show that wood quality and phenology traits often exhibit higher heritability than stem

shape and growth. Generally, neutral markers and phenotypic traits show high variability at the intra-population level. On the contrary and unlike neutral markers, differences between populations are very important for phenotypic traits. Present genomic research projects aim at identifying genes responsible for phenotypic variations of these traits. The first

results suggest that many genes are involved and that their expression is influenced by environmental conditions and age. In the end, we present concrete implementations of these investigations to forestry: upgrading of tree improvement programs, quality screening for seedlings in nursery and selection of seed trees.

Le nombre de gènes qui contrôlent un caractère

La question du nombre de gènes contrôlant un caractère est centrale pour l'étude de la diversité d'un caractère quantitatif. En effet, on conçoit aisément que plus ce nombre est élevé, plus l'effet individuel de chacun d'entre eux risque d'être dilué. Or comme les caractères phénotypiques d'intérêt sont souvent de nature complexe et composite, on peut raisonnablement évoquer l'intervention d'un grand nombre de gènes. Combien de gènes sont mis en jeu pour la croissance, la densité du bois ou la rectitude du tronc ?

Il existe aujourd'hui des méthodes qui permettent de détecter « statistiquement » le nombre de régions du génome* susceptibles de renfermer des gènes d'intérêt (figure 1) : ces régions sont encore appelées « QTL* » (Quantitative Trait Loci, pour locus de caractère quantitatif). Ces méthodes nécessitent de disposer de croisements contrôlés de grande taille (comprenant plusieurs centaines de frères/sœurs) et d'une carte génétique*. Une carte génétique (figure 2) est une représentation du génome sous forme de chromosomes*, sur lesquels ont pu être disposés des marqueurs génétiques*, jouant le rôle de balises. De telles cartes ont été construites pour les principales espèces forestières d'intérêt économique en France (pin maritime, chêne pédonculé, peuplier, douglas, mélèze, merisier).

Le polymorphisme* – c'est à dire la variabilité des formes moléculaires – aux balises, comparé à celui des caractères phénotypiques étudiés, permet de conclure ou non à la présence d'un gène entre deux balises successives sur la carte génétique. Pour qu'un tel gène puisse être détecté, il faut qu'il soit présent sous des formes différentes chez les parents du croisement. Sous cette restriction, le nombre de QTL est très variable selon les caractères et les espèces étudiés : de quelques uni-

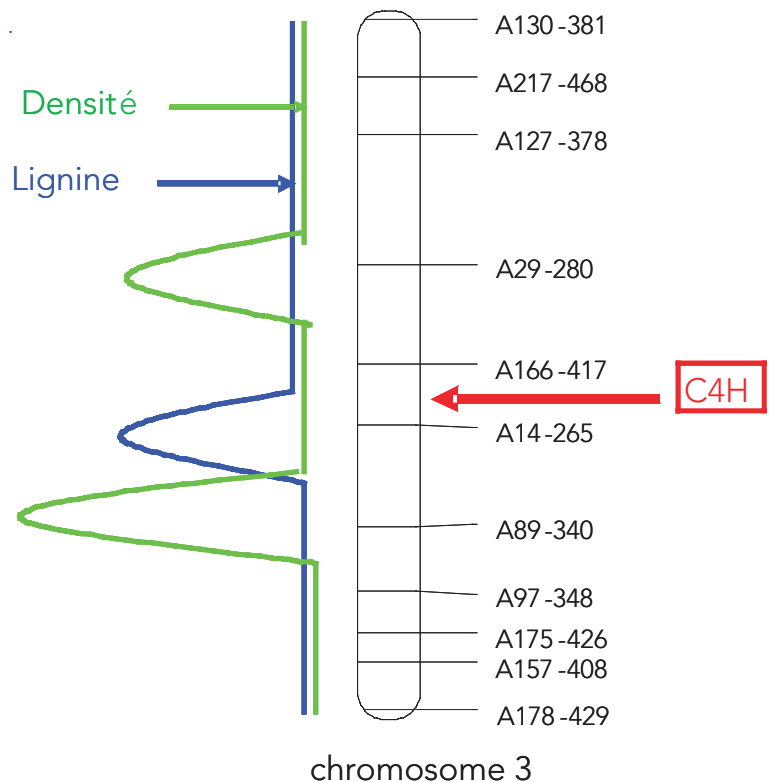


Fig. 1 : exemple de détection de QTL chez le pin maritime (Chagné et al., 2003). La figure 1 est une représentation schématique du chromosome 3 du pin maritime (bâtonnet au centre) sur lequel sont positionnés des marqueurs génétiques (commençant par une lettre A). Ces marqueurs sont purement anonymes (c'est-à-dire qu'on ne connaît pas leur séquence en acide nucléique, on ne sait pas s'ils correspondent à un gène ou à une zone non codante, leur seul rôle est d'être une balise sur le chromosome). Sur la gauche de la figure (en traits vert et bleu) figurent les valeurs des tests statistiques de liaison entre le polymorphisme au marqueur et la variabilité pour la densité du bois (trait vert) ou la teneur en lignine (trait bleu). Par exemple les arbres porteurs des différents variants x et y au marqueur A89-340 manifestent aussi des différences significatives pour la densité du bois (les arbres x ont un bois plus dense que les arbres y). Il y a donc autour du marqueur A89-340 un QTL qui contrôle la densité du bois. Sur la droite de la figure est indiquée la position du gène C4H (Trans cinnamate 4 hydroxylase), un gène codant pour une enzyme impliquée dans la biosynthèse des lignines. La colocalisation de ce gène avec un QTL impliqué dans la synthèse de la lignine, fait de C4H un gène candidat « positionnel » pour la synthèse de la lignine.

tés pour la croissance annuelle en hauteur juvénile (chêne et pin maritime) jusqu'à plus d'une dizaine pour la date de débourrement chez le chêne pédonculé ou la densité du bois chez le pin maritime. Ces tra-

vaux ont confirmé par ailleurs la nature monogénique – un seul gène impliqué – des terpènes chez le pin maritime, que suggéraient les recherches antérieures sur la présence /absence de ces terpènes dans

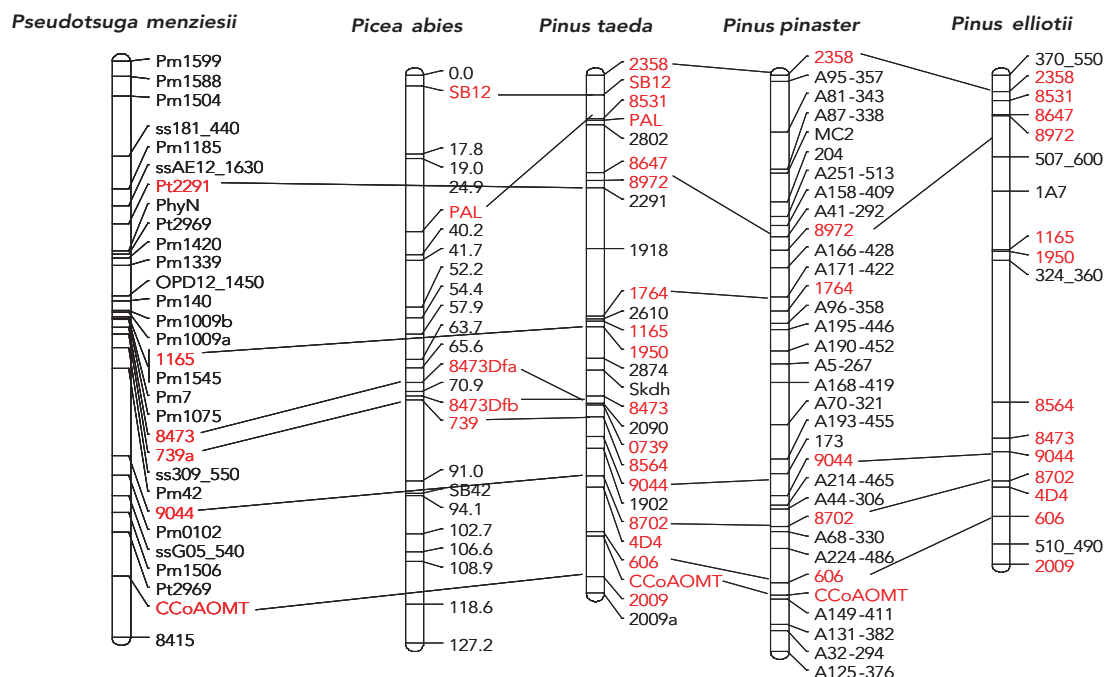


Fig. 2 : carte génétique du chromosome 6 chez le pin maritime (*Pinus pinaster*) (Chagné, 2004). Une carte génétique est une représentation schématique des chromosomes (dénommés en fait groupes de liaison) faite à l'aide de marqueurs génétiques. Ces cartes servent notamment à positionner des QTL (voir figure n° 1). On s'est très rapidement aperçu que des espèces phylogénétiquement proches (appartenant aux mêmes genres (*Pinus*) mais également à des genres proches) avaient des cartes dont l'ordonnancement des marqueurs était comparable (synténie et colinéarité des génomes). La figure 2 illustre cette synténie chez 5 espèces différentes. Des synténies ont également été observées chez les Fagacées (notamment entre le chêne et le châtaignier). L'existence de synténie permet de transférer l'information génétique entre espèces différentes, mais cependant proches

des croisements contrôlés. Ils ont également mis en évidence le caractère labile de l'expression des gènes impliqués notamment pour des caractères dont la manifestation est pluriannuelle (croissance, densité) : certains (en nombre limité) s'expriment tous les ans, d'autres ont une expression plus instable.

Ajoutons enfin que ces estimations restent pour l'instant des sous-estimations du nombre de gènes réellement impliqués, dans la mesure où la détection de QTL est généralement conduite sur un nombre limité de croisements par espèce. Dans une population de grande taille, ce qui est le cas le plus général chez les arbres, ce nombre pourrait être beaucoup plus élevé.

La nature des gènes impliqués

En plus de la détection « statistique » des régions susceptibles de comprendre un gène d'intérêt, la détection « biologique » s'est récemment développée avec l'accroissement des connaissances sur les génomes des espèces. Très prosaïquement, la question est d'identifier parmi les 30 000 à 50 000 gènes que renferment une espèce, ceux qui contribuent aux caractères d'intérêt. Les approches utilisées pour cette identification sont très empiriques et procèdent généralement en deux étapes : (1) un tri basé sur la connaissance de la fonction et de l'expression des gènes, (2) une validation du tri précédent par l'étude de l'effet du gène suspecté sur le phénotype de l'arbre.

Le tri des gènes peut être basé sur la connaissance de la fonction de ce gène acquise sur d'autres espèces, en faisant l'hypothèse du caractère « universel » de la fonction. Si aucune connaissance extérieure n'est disponible, on met en place sur l'espèce concernée une expérience au cours de laquelle on réalise un tel tri. L'exemple de la résistance au stress hydrique chez le pin maritime illustre la démarche suivie. Des semis de pins sont élevés sur une période de temps au cours de laquelle une sécheresse est appliquée. Des racines et des feuilles sont prélevées à différents moments et les gènes qui s'expriment à chaque prélèvement sont inventoriés de manière systématique (plusieurs centaines ou

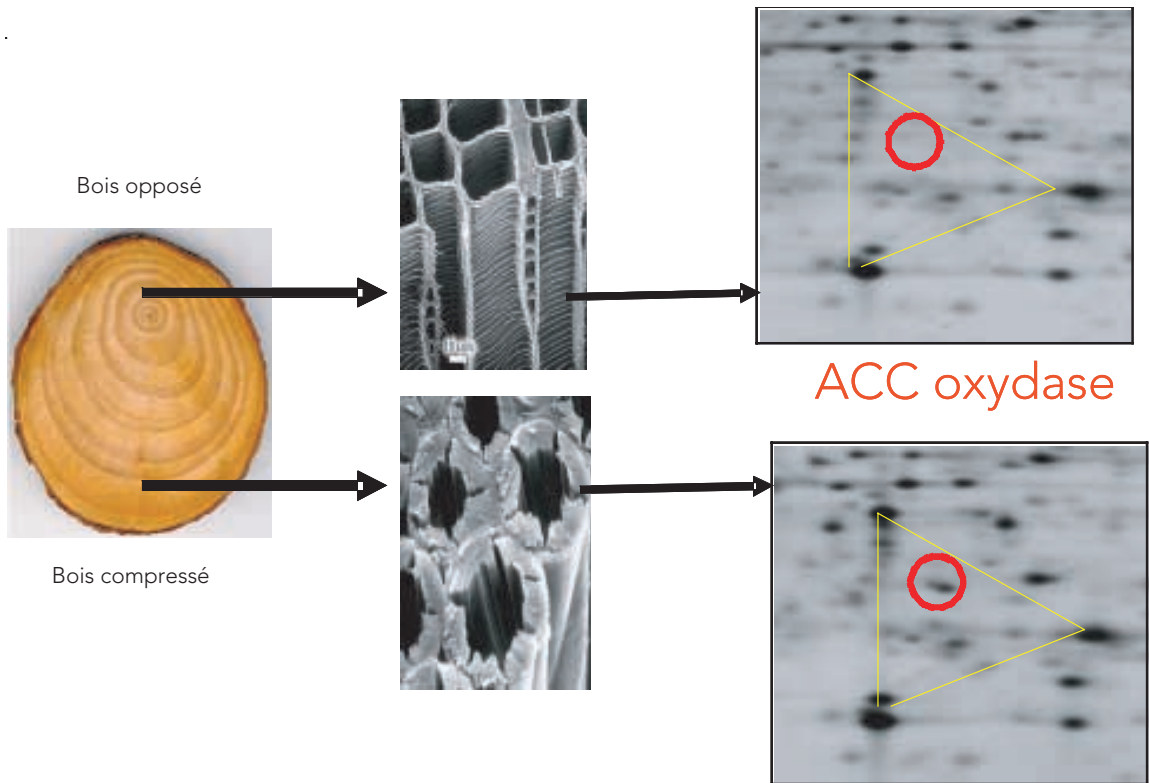


Fig. 3 : détection de gènes candidats impliqués dans la formation de bois compressé chez le pin maritime (Plomion, 2000). Des protéines ont été extraites dans le bois opposé et compressé d'un même pin maritime. Ces protéines ont été séparées par électrophorèse bidimensionnelle. Plusieurs centaines de protéines s'expriment dans les deux types de bois, elles sont matérialisées par des tâches (ou spots) représentées sur la droite de la figure. Certaines s'expriment uniquement dans un seul type de bois, comme l'ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxydase). Cette protéine fait l'objet d'analyses moléculaires complémentaires, pour vérifier si des variants des séquences de gènes codant pour cette protéine rendent compte également des variations de types de bois

milliers). La comparaison des inventaires entre plusieurs prélèvements permet de trier ceux qui s'expriment en réponse au stress. L'inventaire se fait par séquençage* partiel des gènes (ces séquences sont appelées EST*) et par construction de banques de gènes* sous forme informatique, constituées de l'ensemble de ces séquences.

Ces approches nécessitent l'apport conjugué de la bioinformatique* et du séquençage massif de l'ADN*, dont la mise en œuvre nécessite souvent l'accès à des plate-formes génomiques* bénéficiant des ressources biotechnologiques néces-

saires. À l'heure actuelle plusieurs banques d'EST ont été construites chez les espèces françaises : 20 000 séquences d'EST chez le peuplier, 30 000 chez le pin maritime, 2000 chez le chêne pédonculé et le noyer. Dans tous les cas, la connaissance de la fonction chez d'autres espèces et celle du niveau d'expression chez l'espèce étudiée ne renseignent pas sur la contribution du gène à la variabilité du caractère phénotypique d'intérêt. C'est la raison pour laquelle les gènes issus de ce tri sont qualifiés de gènes « candidats ». Dans la plupart des cas, une liste de gènes « candidats » est établie en recourant à la fois aux connaissances

bibliographiques sur d'autres espèces et aux études d'expression de gènes menées sur l'espèce cible. De telles listes sont aujourd'hui disponibles pour la formation du bois, la synthèse de la lignine, la résistance à la sécheresse et la phénologie du bourgeon apical.

La validation des gènes candidats peut être faite de plusieurs manières complémentaires. La première consiste à cartographier le gène sur la carte ayant servi à positionner les QTL ; si la position du gène se trouve dans la région occupée par un QTL pour le même caractère, alors la présomption est forte (mais pas

absolue) que la variation de structure (séquence d'acides nucléiques*) du gène est reliée à la variation phénotypique du caractère étudié. La deuxième méthode est similaire à la précédente et consiste à faire une estimation de la corrélation entre polymorphisme du gène et variabilité du caractère directement observé en forêt (étude d'association). Il faudra cependant s'assurer au préalable qu'une telle association n'ait pas pu être générée par d'autres mécanismes (hasard de l'histoire du peuplement). Enfin la dernière méthode de validation consiste à introduire ce gène (ou sa forme allélique* à effet favorable) dans l'organisme étudié par transgénèse* et d'observer le phénotype correspondant.

Comment évolue la variabilité d'un caractère phénotypique ?

La dynamique de la diversité d'un caractère phénotypique est plus complexe que celle de marqueurs neutres, non soumis à sélection. Cette complexité résulte à la fois de la nature composite du caractère – mettant en jeu plusieurs gènes – et de sa sensibilité à la sélection naturelle et anthropique. Faute d'un recul suffisant sur plusieurs générations, on ne dispose pas actuellement de résultats expérimentaux documentés sur la dynamique de la diversité génétique de caractères phénotypiques. Les quelques éléments qui suivent résultent donc essentiellement d'observations faites chez les espèces travaillées en sélection végétale, et de raisonnements théoriques.

Les résultats de tests de provenances* montrent en général des variations entre provenances parallèles à celles de gradients écologiques ou climatiques (variabilité clinale) suggérant l'action de la sélection au cours des générations écoulées depuis l'installation de ces peuplements. Une analyse très exhaustive dans le cas des chênes (voir Ducouso et al. page 33) a totalement exclu l'impact de facteurs historiques anciens sur l'organisation spatiale

le actuelle de la diversité adaptative. Ces résultats témoignent d'une évolution plus rapide des caractères phénotypiques (et adaptatifs) que des marqueurs neutres, évolution qui sera d'autant plus rapide que la diversité dans l'espèce est élevée. Les recherches théoriques sur l'évolution des caractères phénotypiques, prenant en compte les particularités biologiques des arbres, suggèrent en effet qu'une très forte différenciation entre provenances (forêt) peut se mettre en place en moins d'une dizaine de générations. À l'opposé, les marqueurs neutres, par définition non soumis à la sélection, n'évolueront que très peu et sous la seule pression des variations démographiques et des flux de gènes.

Ces conclusions sont corroborées par les observations faites sur les espèces exotiques qui ont été introduites en Europe (voir Fady et Lefèvre page 24). La plupart d'entre elles sont installées en France ou en Europe depuis moins d'une dizaine de générations et les comparaisons avec les populations sources (de l'aire naturelle) montrent à l'évidence des divergences nettes, de nature génétique. Ces observations témoignent d'une adaptation rapide des populations grâce, sans doute, à leur diversité élevée pour ces caractères. Si la rapidité de la réponse peut être déduite de la nature clinale ou non de la variabilité géographique entre provenances, alors on peut conclure à une vitesse bien plus rapide pour des caractères de phénologie et de croissance que pour des caractères de forme ou de qualité du bois. Qu'en est-il pour la variabilité des gènes impliqués dans ces caractères ? Évaluent-ils de manière parallèle aux caractères phénotypiques qu'ils contrôlent ? Peu de résultats expérimentaux permettent de documenter les réponses à ces questions, faute d'inventaire de diversité sur ces gènes. Par contre, les réflexions théoriques sur le sujet suggèrent que l'effet de la sélection est réparti sur l'ensemble des gènes, diluant en quelque sorte l'effet nettement perceptible sur le caractère lui-même.

L'observation du polymorphisme des gènes ne rend donc compte qu'imparfaitement de la variabilité du caractère.

Quels sont les acquis et les applications possibles en foresterie ?

Les acquis des recherches sur la génétique des caractères adaptatifs sont de nature cognitive et appliquée. Les programmes de recherche et de détection de gènes d'intérêt ont suscité de nombreux travaux sur la connaissance des génomes, dont les portées et l'intérêt dépassent très largement les motivations qui les ont suscités. La construction de cartes génétiques chez les principaux conifères ou feuillus s'est déjà prolongée par d'intéressantes perspectives en matière de biologie évolutive. En effet, que ce soit chez les Pinacées ou les Fagacées, les fortes similarités des cartes génétiques entre espèces proches suscitent des hypothèses sur les mécanismes chromosomiques qui ont pu contribuer à la naissance d'espèces nouvelles.

Par ailleurs, les travaux de séquençage partiel de gènes exprimés contribuent à la création de ressources génomiques d'intérêt pour d'autres disciplines scientifiques (sélection, physiologie, phylogénie, pathologie, entomologie...) qui cherchent à connaître des gènes d'intérêt.

Les applications dans la sylviculture ou la foresterie sont moins immédiates. Il y a tout d'abord la contribution à la sélection végétale, en permettant notamment de réaliser une sélection plus précise et plus précoce dans les populations d'amélioration. L'identification de gènes contrôlant certains caractères devrait logiquement conduire à sélectionner les arbres porteurs des allèles favorables pour ce gène et ceci à un âge nettement plus jeune que celui qui était nécessaire pour l'évaluation du caractère pleinement exprimé. Cette application reste cependant limitée au domaine de la recherche en sélection végétale.

Parmi les applications en foresterie, on pourrait raisonnablement espérer utiliser des marqueurs génétiques non seulement pour caractériser l'origine (voir Petit et al. page 71) des plants mais également leur qualité. À supposer que des gènes impliqués dans l'adaptation, notamment dans la reprise des plants, puissent être identifiés, la mise au point d'empreintes génétiques* indicatrices de ces propriétés pourrait être envisagée et ultérieurement mise en oeuvre en pépinière avant livraison des plants au forestier. À terme, on pourrait envisager un système de traçabilité associant origine géographique et qualité des plants.

Enfin, les résultats des travaux en génétique quantitative pourraient conduire à améliorer le choix des critères de sélection des arbres semenciers préalablement à une régénération naturelle. On peut dès aujourd'hui recommander, pour autant que l'intérêt économique et écologique y concoure, d'utiliser comme critères de choix des semenciers les caractères dont l'héritabilité est particulièrement élevée (qualité du bois, phénologie). Ces méthodes pourraient être préconisées dans des peuplements à haute valeur ajoutée et pour lesquels on utilise la régénération naturelle.

Antoine KREMER

Inra, UMR Biodiversité,
gènes et écosystèmes

Pierroton

antoine.kremer@pierroton.inra.fr

Bibliographie

CHAGNE D., 2004. Développement de marqueurs moléculaires chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) et cartographie comparée chez les conifères. Thèse, Université de Nancy 1, 166p. (<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/labo/Theses/Chagne.pdf>).

Comprend une excellente revue bibliographique sur la cartographie comparée chez les arbres forestiers et les résultats actuels chez les Pinacées.

CHAGNE D., BROWN G., LALANNE C., MADUR D., POT D., NEALE D., PLOMION C., 2003. Comparative genome and QTL mapping between maritime and loblolly pines. *Molecular Breeding* 12: 185-195

PLOMION C., 2000. La sélection assistée par marqueurs chez les arbres forestiers. *Biofutur* 199 :26-27 *Apports potentiels et limites d'utilisation des marqueurs génétiques pour la sélection des arbres forestiers.*

Pour en savoir plus...

BIOFUTUR, 2004. Dossier : Le peuplier à l'ère génomique, pp. 19-59 *Description des acquis les plus récents sur le déterminisme génétique et moléculaire de caractères complexes, obtenus sur l'arbre « modèle » en génomique : le peuplier.*

Revue Forestière Française, 1986. Numéro spécial : amélioration génétique des arbres forestiers. 288 p. *Numéro spécial entièrement consacré aux méthodes et stratégies de sélection utilisées chez les arbres forestiers.*

DE VIENNE D., 1998. Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. 2^e éd. Coll. « Mieux comprendre ». Paris : INRA. 200 p. *Description des principales méthodes de marquage moléculaire et de leur application pour la cartographie génétique, la détection de QTL et la sélection.*

KREMER A., 1994. Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genetics Selection Évolution*, vol. 26, suppl. 1, pp. S105-S123 *Revue de synthèse sur le niveau et la distribution de la variabilité génétique (héritabilité notamment) de caractères phénotypiques chez les arbres forestiers*

MOROT-GAUDRY J.F., BRIAT J.F. coord., 2004. La génomique en biologie végétale. Paris : INRA. 582 p. *État actuel des recherches en cours en génomique végétale*

PLOMION C., 2004. Cartographie génétique chez les végétaux et utilisation des cartes de liaison. <http://www.pierroton.inra.fr/genetics/cartoqtl> *Description des principes et méthodes utilisées pour la cartographie génétique chez les plantes*