

Méthode d'analyse d'un croisement diallèle à l'aide d'une calculatrice programmable

B. HAU* et MERDINOGLU*

RÉSUMÉ

Cette note a pour but de faciliter l'étude d'un croisement diallèle pour les sélectionneurs ne pouvant accéder à l'outil informatique. Les calculs essentiels de l'analyse de GRIFFING (modèle I, méthode I) y sont présentés, accompagnés de quelques éléments d'interprétation. Des exemples de programmes sur la calculatrice HP 41CV sont proposés avec leur listing et leur mode d'emploi.

Mots clés : diallèle, aptitude à la combinaison, hétérosis, hérabilité, programmation.

INTRODUCTION

Le croisement diallèle est un puissant outil de travail à la disposition du sélectionneur. Il lui permet d'étudier l'hérédité des caractères quantitatifs d'un matériel en essai, tant du point de vue descriptif que prospectif.

De nombreuses critiques ont été émises quant à l'imprécision des analyses diallèles, et ceci essentiellement pour les deux modèles les plus courants proposés par HAYMAN (1954, a et b) et GRIFFING (1956). En effet, la difficulté à contrôler ou à respecter les hypothèses posées pour chaque analyse peut conduire à des résultats d'une validité douteuse, notamment pour les modèles aléatoires (NASSAR, 1965 ; FRYT, 1976).

Néanmoins, les modèles à effets fixes peuvent, d'un point de vue pratique, aider efficacement le sélectionneur dans ses décisions. Mais le traitement des données d'un croisement diallèle nécessite très souvent le recours à l'outil informatique.

Cette étape peut constituer un obstacle majeur pour nombre de sélectionneurs travaillant dans des conditions où il ne leur est pas possible d'accéder à l'utilisation d'un ordinateur.

Les performances des nouvelles calculatrices programmables permettent en partie de lever cette barrière. C'est dans l'optique de faciliter l'accès à l'étude d'un croisement diallèle que nous avons rédigé cette note. Nous présenterons ici un exemple de programme réalisé avec une calculatrice HP 41 CV pour analyser le modèle à effets fixes de GRIFFING dans le schéma comprenant les parents et les croisements réciproques.

Dans un premier temps, nous nous bornerons à présenter un rappel, se limitant à l'essentiel, du modèle utilisé. Nous n'exposerons donc pas le support théorique de l'analyse, ni les critiques que l'on peut formuler sur la validité des informations ainsi obtenues.

Puis nous apporterons quelques éléments d'utilisation et d'interprétation des résultats recueillis.

Dans une troisième partie, nous donnerons le mode d'emploi et le listing des programmes servant aux calculs.

ANALYSE PAR LA MÉTHODE DE GRIFFING

Le schéma diallèle utilisé (GRIFFING, modèle I, méthode I) comprend n parents et les $n(n-1)$ croisements réciproques. On appelle b le nombre de répétitions utilisées dans le dispositif expérimental.

Les résultats peuvent être présentés dans des tableaux à n lignes et n colonnes ou matrices diallèles

(fig. 1). On appelle x_{ijk} le résultat d'une parcelle élémentaire, où i est le numéro de la ligne, j le numéro de la colonne et k le numéro de la répétition.

Nous utiliserons les notations suivantes :

$$\begin{aligned} X_{ij\cdot} &= \sum_k x_{ijk}; \\ X_{\cdot\cdot k} &= \sum_{ij} x_{ijk}; \\ X_{\dots} &= \sum_{ijk} x_{ijk}. \end{aligned}$$

* Laboratoire de Cytogénétique, I.R.C.T., B.P. 604, Bouaké (Côte-d'Ivoire).

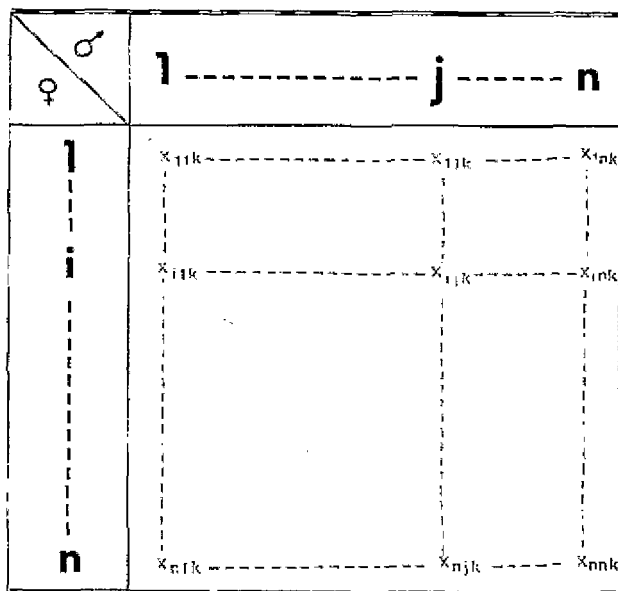


Fig. 1. — Résultats du k^e bloc.

Ce modèle permet, si l'on a mis en évidence des différences significatives entre les génotypes, de calculer pour chaque parent les aptitudes générales à la combinaison (AGC) et, pour les croisements, les aptitudes spécifiques à la combinaison (ASC) et les effets réciproques (ERC). De plus, il donne les intervalles de signification et les variances qui leur sont liées.

Rappelons que l'AGC se définit comme étant l'apport gamétique moyen d'un parent: c'est une caractéristique du niveau haploïde. Elle est la conséquence

des balances internes. Par contre, l'ASC est liée à un croisement (niveau diploïde). Elle représente l'écart dans un croisement aux AGC et est la résultante des balances de relation (SPRAGUE et TATUM, 1942; DEMARLY, 1972). Les ERC rendent compte des relations noyau/cytoplasme.

Analyse des effets génotypiques

La première étape consiste à comparer les n² génotypes en présence. On utilise pour cela un modèle simple d'analyse :

$$x_{ijk} = m + c_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

où c_{ij} est l'effet de croisement (génotype) et b_k l'effet bloc. Le tableau 1 donne la décomposition des variances. On ne poursuivra les calculs qu'en présence de différences significatives entre les génotypes, c'est-à-dire si $Mc/Me \geq F [n^2 - 1, (n^2 - 1) (k - 1)]$.

Analyse de variances des effets génétiques et de réciprocité

La deuxième étape est constituée par l'analyse des variances des effets AGC, ASC et ERC. Elle s'effectue sur un « bloc-moyenne » où le contenu de la case ij

est $x_{ij} = \frac{1}{k} \sum_k x_{ijk}$. Le modèle utilisé est le suivant :

$$x_{ij} = m + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \frac{1}{b} \sum_k e_{ijk}$$

où g_i et g_j représentent respectivement les effets d'AGC des parents i et j, s_{ij} l'ASC relative au croisement de i par j et r_{ij} les effets de réciprocité. Les variances des différents effets sont décomposées dans le tableau 2.

Tableau 1. — Analyse de la variance de l'effet génotypique

Sources de variation	Sommes des carrés* des écarts	Degrés de liberté	Carrés moyens	Espérances des carrés moyens
Génotypes	$Sc = \frac{\sum_{ij} X_{ij}^2}{b_2} - FC$	$n^2 - 1$	$Mc = \frac{Sc}{n^2 - 1}$	$\sigma^2 + \frac{b}{n^2 - 1} \sum c_{ij}^2$
Blocs	$Sb = \frac{\sum_k X_{..k}^2}{n^2} - FC$	$b - 1$	$Mb = \frac{Sb}{b - 1}$	$\sigma^2 + \frac{n^2}{b - 1} \sum b_k^2$
Erreur	$Se = \sum_{ijk} x_{ijk}^2 - FC - Sc - Sb$	$(n^2 - 1) (b - 1)$	$Me = \frac{Se}{(n^2 - 1) (b - 1)}$	σ^2

* où $FC = \frac{(\sum_{ijk} x_{ijk})^2}{n^2 b}$

Tableau 2. — Analyse des variances AGC, ASC et effets réciproques

Sources de variation	Sommes * des carrés	Degré de liberté	Carrés moyens	Espérances des carrés moyens
AGC	Sg	n-1	VAGC = Mg = $\frac{Sg}{n-1}$	$\sigma^2 + 2n \left(\frac{1}{n-1}\right) \sum g_i^2$
ASC	Ss	n(n-1)/2	VASC = Ms = $\frac{Ss}{n(n-1)/2}$	$\sigma^2 + \frac{2}{n(n-1)} \sum \sum s_{ij}^2$
ERC	Sr	n(n-1)/2	VERC = Mr = $\frac{Sr}{n(n-1)/2}$	$\sigma^2 + 2 \left(\frac{2}{n(n-1)}\right) \sum \sum r_{ij}^2$ i < j
Erreur	Sé	(n²-1)(k-1)	Me = $\frac{Me}{b}$	σ^2

$$\text{où } Sg = \frac{1}{2n} \sum_i (Xi. + X.i)^2 - \frac{2}{n^2} X..^2; (Xi. = \sum_i x_{ij});$$

$$Ss = \frac{1}{2} \sum_i \sum_j x_{ij} (x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{2n} \sum_i (Xi. + X.i)^2 + \frac{1}{p^2} X..^2;$$

$$Sr = \frac{1}{2} \sum_{i < j} \sum (x_{ij} - x_{ji})^2.$$

Trois tests F peuvent être mis en place afin de déterminer s'il existe globalement des effets attribuables aux AGC, ASC ou à la réciprocité, en comparant :

pour les AGC : Mg/Me à F [n-1; (n²-1)(k-1)];

pour les ASC : Ms/Me à F [n(n-1)/2; (n²-1)(k-1)];

pour les ERC : Mr/Me à F [n(n-1)/2; (n²-1)(k-1)].

— ERC propre aux croisements *ixj* et *jxi* :

$$\widehat{r}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} - x_{ji}).$$

Le terme ASC parentale peut paraître impropre. Mais il a l'avantage de rendre compte d'une analogie biologique avec l'ASC d'un croisement. Il représente, en effet, la qualité des interactions alléliques au sein du génome d'un parent.

Nous pouvons ensuite évaluer les variances des estimateurs des différents effets :

$$\text{— Var } (\widehat{g}_i) = \frac{n-1}{2n^2} Me';$$

$$\text{— Var } (\widehat{s}_{ij}) = \frac{1}{2n^2} (p^2 - 2p + 2) Me';$$

$$\text{— Var } (\widehat{s}_{ii}) = \frac{(n-1)^2}{n^2} Me';$$

$$\text{— Var } (\widehat{r}_{ij}) = \frac{1}{2} Me'.$$

Ces valeurs nous permettent de tester la signification des divers effets liés à chaque parent ou à

Estimation des effets

Les différents effets sont estimés de la manière suivante :

— AGC propre à un parent *i* :

$$\widehat{g}_i = \frac{1}{2n} (Xi. + X.i) - \frac{1}{n^2} X..;$$

— ASC propre aux croisements *ixj* et *jxi* :

$$\text{pour } i \neq j \quad \widehat{s}_{ij} = \frac{1}{2} (x_{ij} + x_{ji}) - \frac{1}{2n} (Xi. + X.i + Xj. + X.j) + \frac{1}{n^2} X..;$$

— ASC « parentale » :

$$\widehat{s}_{ii} = x_{ii} - \frac{1}{n} (Xi. + X.i) + \frac{1}{n^2} X..;$$

chaque croisement. Autrement dit, la valeur zéro ne doit pas être comprise dans les intervalles ainsi définis :

— pour les AGC :

$$\widehat{g}_i \pm \alpha \sqrt{\text{Var}(\widehat{g}_i)}$$

— pour les ASC des croisements :

$$\widehat{s}_{ij} \pm \alpha \sqrt{\text{Var}(\widehat{s}_{ij})}$$

— pour les ASC parentales :

$$\widehat{s}_{ii} \pm \alpha \sqrt{\text{Var}(\widehat{s}_{ii})}$$

— pour les ERC :

$$\widehat{r}_{ij} \pm \alpha \sqrt{\text{Var}(\widehat{r}_{ij})}$$

où $\alpha = 1,96$ au seuil $\alpha = 0,05$

et $\alpha = 2,57$ au seuil $\alpha = 0,01$.

Des précisions sur ce modèle pourront être obtenues dans GRIFFING (1956).

ÉLÉMENTS D'UTILISATION ET D'INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Plusieurs types d'informations complémentaires peuvent être tirés des résultats de l'analyse diallèle.

Comparaison des variances des effets

L'analyse des variances des effets d'AGC, d'ASC et des effets réciproques permet, dans un premier temps, de déterminer si chacun d'eux est significatif. Mais l'examen des rapports des variances prises deux à deux nous donne des informations plus intéressantes pour la stratégie d'amélioration d'un caractère.

Il est possible de comparer les trois effets simultanément grâce à une représentation graphique. Il suffit pour cela de reporter la valeur des variances de chaque effet, calculées en % de leur somme, sur les trois côtés d'un triangle. Chaque caractère étudié est ainsi visualisé par un point résultant des trois valeurs. Nous pouvons, bien entendu, y superposer des zones de signification, calculée grâce à un test de Fisher.

L'examen de ce triangle, pour un ensemble de caractères, peut être déterminant pour le choix de la stratégie d'amélioration à employer (HAU et MERDINOGLU, 1982).

Par exemple, le rapport VAGC/VASC indique si la part prise dans la variation par les effets principaux (additivité) est supérieure à celle des effets d'interaction (dominance, épistasie). Il y a, certes, dans cette comparaison une certaine imprécision, car dans l'AGC est incluse une partie des interactions additive x additive. Cependant, sous l'hypothèse d'absence d'épistasie, l'AGC et l'ASC représentent respectivement les effets additifs et les effets de dominance, de manière stricte. Donc, pour une valeur élevée de ce rapport correspondant à une prédominance des effets additifs, il est préférable de s'orienter vers la recherche de meilleures balances internes, autrement dit, faire un choix rigoureux des meilleurs géniteurs avant la phase d'hybridation. Dans le cas contraire, on réalisera en priorité un grand nombre de croisements valorisant au mieux les balances de relation, avant d'effectuer un choix (DEMARLY, 1977).

Hétérosis

L'hétérosis représente l'écart relatif des performances entre les structures hybrides et les parents.

Il peut se définir, d'une manière globale, pour un caractère :

$$H = \frac{\frac{2}{n(n-1)} \sum_{i \neq j} x_{ij} - \frac{1}{n} \sum x_{ii}}{\frac{1}{n} \sum x_{ii}} \times 100.$$

Il détermine, ainsi, si un caractère est plus ou moins hétérotique. L'hétérosis se définit aussi pour un croisement :

$$H_{ij} = \frac{(x_{ij} + x_{ji}) - (x_{ii} + x_{jj})}{x_{ii} + x_{jj}} \times 100.$$

On peut penser que le calcul de cette quantité ne se justifie que dans le cas où l'on cherche à recueillir les meilleures structures hybrides F1. Mais cet écart se conserve partiellement au cours de cycles ultérieurs d'autofécondation. Dès la F2, il se stabilise à la quantité 1/2 H_{ij} (OLLIVIER, 1981). Ce qui signifie que, par exemple en sélection généalogique, il est possible de conserver une performance supérieure à la moyenne des géniteurs, tout en s'acheminant vers une structure homozygote.

Héritabilité

L'héritabilité au sens large représente la part de la variance génotypique σ^2_G dans la variance phénotypique σ^2_P . On la calcule par le rapport σ^2_G/σ^2_P .

En d'autres termes, pour un caractère observé sur un matériel donné, une valeur élevée de l'héritabilité permet d'entrevoir une amélioration par voie génétique. Par contre, pour une valeur faible, l'amélioration génétique sera difficile, la variance phénotypique étant essentiellement attribuable à l'environnement. Il faudra alors envisager d'autres voies d'amélioration agronomique.

L'héritabilité au sens strict peut, dans un schéma diallèle, être calculée de manière simple. C'est le rapport de la variance additive sur la variance phénotypique σ^2_A/σ^2_P . La variance additive est obtenue à partir de la variance des aptitudes générales à la combinaison par la formule $\sigma^2_{AGC} = [(1 + F)/4] \sigma^2_A$,

approximativement, sous l'hypothèse que les interactions additive \times additive sont négligeables. F représentant le coefficient de consanguinité, il est nécessaire qu'il soit identique chez tous les parents.

L'héritabilité d'un caractère en F1 n'apporte pas d'information réellement nouvelle par rapport aux aptitudes à la combinaison. Néanmoins, elle permet de repérer les régimes de reproduction à éviter pour l'amélioration d'un caractère. En effet, les régimes d'autofécondation stricte (sélection massale, sélection généalogique) vont conduire à une diminution de la variance additive, qui sera d'autant plus néfaste pour la qualité des choix ultérieurs que l'héritabilité initiale sera faible. Son estimation au cours des cycles

de sélection permettra de prévoir le progrès génétique que l'on peut espérer après un choix.

Corrélations

Le calcul du coefficient de corrélation entre les valeurs phénotypiques parentales et les aptitudes générales à la combinaison, R (Fo, AGC), facilite le choix des meilleurs géniteurs dans le cas de caractères additifs.

En outre, la connaissance des coefficients de corrélations simples entre les caractères est indispensable pour repérer les liaisons existant dans le matériel étudié.

BIBLIOGRAPHIE

1. DEMARLY Y., 1972. — Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 2, 187-200.
2. DEMARLY Y., 1977. — Génétique et amélioration des plantes. Collection *Sciences agronomiques*. Masson édit.
3. FEYT H., 1976. — Etude critique de l'analyse des croisements dialèles au moyen de la simulation. *Ann. Amélior. Plantes*, 26, 2, 173-193.
4. GRIFFING B., 1956. — Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.*, 9, 463-493.
5. HAU B. et D. MERDINOGLU, 1982. — Etudes de huit lignées de *G. hirsutum* dans un croisement dialèle. *Cot. Fib. trop.* (à paraître).
6. HAYMAN B.I., a. 1954. — The theory and analysis of diallel cross. *Genetics*, 42, 336-355.
b. 1954. — The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10, 235-244.
7. NASSAR R.F., 1965. — Effect of correlated gene distribution due to sampling model on the diallel analysis. *Genetics*, 52, 1, 9-20.
8. OLLIVIER L., 1981. — Eléments de génétique quantitative. *Actualités scientifiques et agronomiques*, 5. I.N.R.A. Masson édit.
9. SPRAGUE and TATUM, 1942. — General and specific combining ability in single cross of corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, 34, 923-932.

SUMMARY

The object of this note is to facilitate the study of a diallel cross by breeders not having access to data processing facilities. The basic Griffing Analysis

calculations (Model I, Method 1) are given, accompanied by some interpretation data.

RESUMEN

La finalidad de esta nota es facilitar el estudio de un cruzamiento dialélico para los seleccionadores que no puedan acceder a la tecnología informática. Los

cálculos esenciales del análisis de Griffing (modelo 1, método 1) son presentados, acompañados por algunos elementos de interpretación.