

Historique de l'amélioration de la canne à sucre et état de l'art des recherches en génétique d'association pour le rendement.

M. Gouy

eRcane, 40, Route Gabriel Macé, BP 315 97494 Sainte-Clotilde, La Réunion.

gouy@ercane.re

Résumé

La sélection de la canne à sucre est récente, elle commence lors de la création des premiers hybrides obtenus à Java au début du siècle dernier. La nobilisation, une méthode de croisements interspécifiques, permet l'obtention de variétés nettement plus performantes et résistantes aux principaux pathogènes de la canne. Depuis, les centres croisent des variétés élites et la sélection se fait à partir du phénotypage des descendances. Utiliser l'information moléculaire pour la sélection d'élites serait une réelle avancée pour le sélectionneur. Bien que de nombreuses études en génétique d'association soient réalisées, aucun marqueur n'est aujourd'hui utilisé dans les schémas de sélection de la canne à sucre. Les effets des marqueurs ne sont pas estimés de façon assez précise et doivent être validés dans des populations indépendantes. L'association marqueurs-caractères est aujourd'hui complétée par de nouvelles approches telles que la sélection génomique et l'utilisation des modèles écophysiologiques dans la prédiction du rendement.

Mots clefs: génétique d'association, sélection génomique, modèles écophysiologiques.

I) L'évolution du rendement de la canne à sucre

I) 1) Les débuts de la sélection de la canne

Les programmes de sélection des années 1920 ont eu pour but d'élargir la base génétique des variétés pour améliorer le rendement et apporter des résistances aux principaux pathogènes. Une méthode, appelée « nobilisation », permis un réel gain de rendement en sucre à l'hectare et la création de variétés à fort potentiel, variétés que l'on retrouva par la suite dans de nombreux schémas de sélection (POJ 100, POJ 2878, NC310, etc...). La variété POJ 2878 fut un véritable succès puisqu'elle occupa en 1928 près de 90% de la sole cannière de Java. Cette variété présentait un gain de productivité en sucre de 35% par rapport aux clones cultivés de l'époque (Hoarau *et al.* 2001). Le principe de nobilisation (Figure. 1) consiste à croiser un clone de *Saccharum officinarum* (canne « noble ») avec un clone d'une espèce apparentée (*Saccharum spontaneum* dans la plupart des cas), puis à rétrocroiser l'hybride obtenu avec un clone « noble » de façon à retrouver les caractères de richesse de cette espèce. Lors du croisement interspécifique, *S. officinarum* transmet la totalité de son génome à travers gamètes non-réduits alors que *S. Spontaneum* donne des gamètes haploïdes. Ce n'est qu'à partir de la troisième nobilisation que *S. officinarum* transmet la moitié de son stock chromosomique ($n=40$ chromosomes). Aujourd'hui les centres de sélection réalisent moins de nobilisation et croisent essentiellement les variétés élites entre elles. Le génome de ces variétés élites se compose à 80% de chromosomes *S. officinarum*, de 10% de recombinants *S. officinarum*-*S. Spontaneum* et de 10% de chromosomes de *S. spontaneum* (Grivet and Arruda 2001).

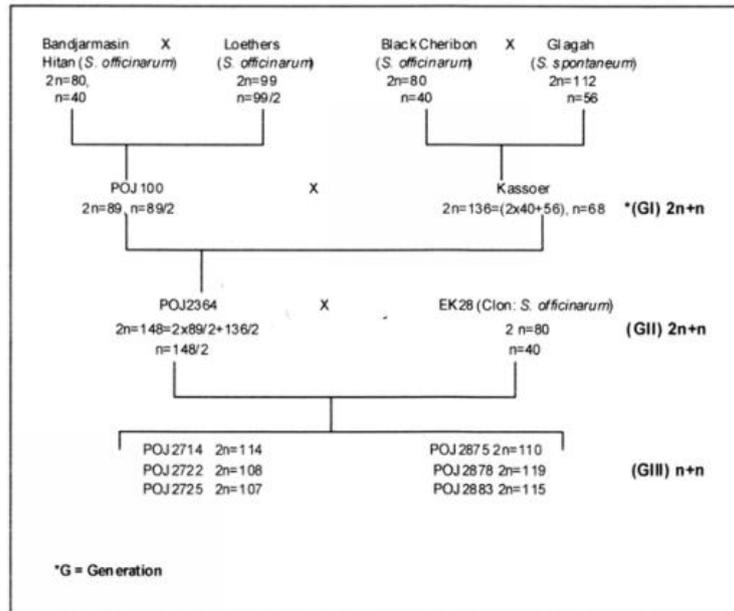


Figure1. Principe de la nobilisation; exemple des premiers hybrides créés (Campo Zabala and Pérez Orama 2010).

II) 2) Le progrès génétique du rendement

Le progrès génétique est la différence positive entre :

la moyenne de descendants issus de reproducteurs sélectionnés ;

et la moyenne de descendants de reproducteurs choisis au hasard.

Le progrès (R), encore appelé gain génétique, dépend de l'intensité de sélection (i), de l'héritabilité du caractère sélectionné (h^2) et de l'écart-type phénotypique du caractère (σ_p); il peut alors être calculé de la façon suivante (Falconer 1974):

$$R = i * h^2 * \sigma_p$$

Si l'intervalle entre génération de sélection est t, le progrès génétique annuel s'écrit:

$$\Delta G = \frac{i * h^2 *}{t} * \sigma_p$$

Le progrès génétique annuel se définit alors comme le rapport entre le progrès génétique par génération (dans toute la population) et l'intervalle de génération moyen.

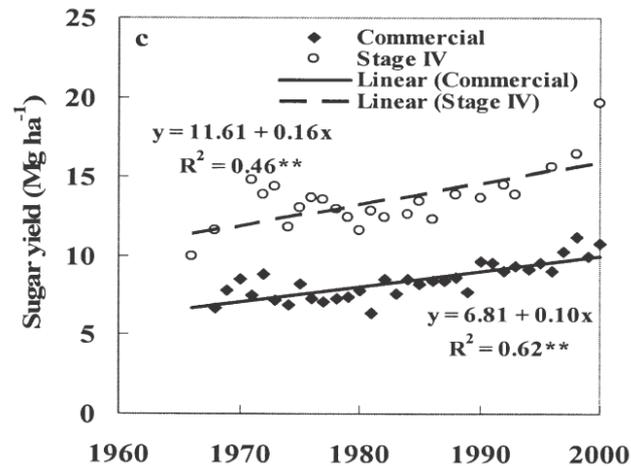
La FAO enregistre un rendement moyen mondial de la canne à sucre à 50,3 tonnes à l'hectare en 1961, et à 70,9 tonnes à l'hectare en 2009 (FAOSTAT 2011). D'après ces données, les rendements ont donc connu une augmentation de 41 % sur près de 50 ans, soit une moyenne de 0,82% de gain annuel. Ces augmentations sont dues à la fois à l'amélioration des pratiques agricoles et aux efforts de sélection. Un gain génétique moyen annuel de 0,64% a été observé à Barbarde entre 1940 et 1975 (Simmonds, 1979). Hogarth (Hogarth 1971) estima à 1% l'augmentation annuelle moyenne du rendement au Queensland (Australie). Edmé (Edmé *et al.* 2005) entreprit une évaluation du gain génétique sur 33 années d'expérimentations et estime qu'environ 70% du gain enregistré s'expliquerait par les efforts de sélection. Son étude montre également que les rendements en canne et en sucre n'ont pas encore atteint de plateau (Figure n°2).

En comparant des cultivars de différentes générations, Jackson (Jackson 2005) observe que les gains de rendements sont principalement dus à une augmentation de la biomasse plutôt

qu'à une augmentation de la richesse saccharine, ceci étant plus prononcé à travers les cycles de culture. Il en donne notamment les explications suivantes:

il n'y a pas assez de pression de sélection sur le choix des géniteurs ainsi que sur leur descendance pour le caractère de richesse saccharine ;

la diversité allélique pour ce caractère est étroite dans le germplasm cultivé. En effet, le nombre croisements fondateurs est limité (environ une trentaine de parents communs) et les élites actuels sont principalement croisés entre eux.



**Figure 2. Evolution du rendement en saccharose des variétés commerciales et en évaluation, des années 1968 à 2000 en Floride. D'après (Edmé et al. 2005).
** significatif à une probabilité <0.01.**

La sélection de la canne à sucre a permis une augmentation des rendements en sucre. Un plateau ne semble pas avoir été atteint pour le rendement en canne (Edme *et al.* 2005; Jackson 2005) laissant penser que des améliorations sont encore possibles. Des connaissances fines dans l'élaboration du rendement et les relations existantes entre ses composantes doivent être entreprises en vue d'améliorer la sélection de ce caractère.

II) Les recherches sur la génétique du rendement de la canne

II) 1) Les études en génétique quantitative du rendement

La génétique quantitative permet d'étudier la variabilité de caractères dans des populations et de connaître la part transmissible à la descendance. Jusqu'à aujourd'hui, les études de génétique quantitative sur le rendement de la canne ont concernées principalement des variables telles que la biomasse, le tonnage de sucre à l'hectare, la hauteur de tiges leur diamètre et le tallage (Kang *et al.* 1989; Milligan *et al.* 1990; Sunil and Lawrence 1996). L'étude de Brown (Brown *et al.* 1968), permet de donner un aperçu des héritabilités au sens strict, obtenues à partir de 47 croisements, pour 24 caractères d'intérêt agronomiques. Ces héritabilités restent faibles à moyennes, allant de 0,02 à 0,67. Jackson (Jackson 1994) étudia les composantes morphologiques et technologiques du rendement (nombre de talles au m², poids des talles, teneur en fibre...) sur 141 F1 et F2 issues de 32 croisements interspécifiques entre *S. officinarum* et *S. spontaneum*. Ces caractères présentent des héritabilités (au sens large) moyennes à fortes (de 0,42 à 0,75). Les études de génétique quantitative permettent de classer les caractères selon leur niveau d'héritabilité. Il en ressort principalement que la mesure de la richesse saccharine, notamment à travers le brix, est un des caractères phénotypique les plus héritables. Le tonnage de sucre à l'hectare présente également une héritabilité plutôt élevée par rapport aux autres variables. A l'inverse, le tallage et le

rendement en canne sont deux caractères à faibles héritabilités. Les corrélations génétiques obtenues pour les différentes études sont parfois contradictoires. Les résultats de Jackson montrent que d'un cycle à un autre, les corrélations génétiques peuvent s'inverser entre la richesse (CCS) et le rendement en canne. A l'inverse, une corrélation positive entre le tallage et le rendement en canne, se maintient entre les différentes repousses. Cette corrélation positive est également retrouvée dans l'étude de Sills (Sills et al. 1995), qui travailla sur 44 descendants d'un croisement *S. officinarum* x *S. robustum*. Jackson (Jackson 2005) précise dans son étude que dans l'ensemble des recherches effectuées, peu de corrélations sont observées.

II) 2) Les études de génétiques d'association

La littérature scientifique recense 14 études de recherche de QTL (Locus d'un caractère quantitatif) du rendement et/ou de ses composantes agronomiques. Sills (Sills et al. 1995) détecta 18 marqueurs associés à 7 variables agronomiques sur la descendance d'un croisement entre *S. officinarum* et *S. robustum*. Cette étude constitua une première approche exploratoire de détection de QTL pour la canne à sucre. D'autres études utilisèrent d'autres espèces du genre *Saccharum* (Alwala et al. 2009; Ming et al. 2002a; Ming et al. 2001; Ming et al. 2002b). Ming (Ming et al., 2001) étudia la teneur en sucre en mesurant le Brix et le Pol sur deux populations biparentales interspécifique (*S. officinarum* et *S. spontaneum*) d'environ 250 individus chacune. Un total de 36 QTL ont été détectés. Ming (Ming et al. 2002a) poursuivit ses recherches en mesurant, sur la même population, le poids des talles, leur nombre, le pourcentage de fibre et de cendre. 102 QTL ont été détectés dont 61 sont cartographiés. D'autres études plus récentes sont basées sur des populations issues de variétés modernes (Aitken et al. 2008; Aitken et al. 2006; Da Silva and Bressiani 2005; Hoarau et al. 2002; Jordan et al. 2004; Pastina et al. 2010; Pinto et al. 2011; Piperidis et al. 2008; Reffay et al. 2005). Toutes ces analyses font ressortir, pour ce type de caractère, un grand nombre de QTL à effets faibles. Les méthodes statistiques sont souvent les mêmes, principalement de la détection par analyses de variances marqueur par marqueur, réalisées sur des populations biparentales exagérant très certainement l'effet du marqueur. De plus, ces études portent sur des populations biparentales, populations qui ne révèlent pas toute la richesse allélique et phénotypique de l'espèce pouvant être exploitée. Il est donc difficile de juger de la légitimité des marqueurs détectés. Aujourd'hui, seule l'étude de Wei (Wei et al. 2010) porte sur une population multiparentale et utilise les méthodes statistiques d'*Association Mapping*. Ses marqueurs significatifs doivent cependant être validés dans une population de sélection. Pour les raisons évoquées précédemment, la sélection assistée par marqueur n'est pas une méthode actuellement utilisée en routine dans les centres de sélection et d'amélioration de la canne à sucre bien qu'elle soit fortement sollicitée par la communauté scientifique et certains centre de sélection d'espèces animales. Il est cependant important de rappeler que des marqueurs moléculaires (comme les marqueurs flanquant le gène de résistance à la rouille *Bru1*) peuvent être utilisés en diagnostique.

II) 3) La sélection génomique, une nouvelle approche d'association marqueurs-caractères

Récemment une nouvelle stratégie de sélection assistée par marqueur, nommée la Sélection Génomique, connaît un véritable essor. La sélection génomique utilise tous les marqueurs moléculaires simultanément afin de créer un modèle prédictif multivarié qui capture un maximum de variance du caractère étudié (Heffner et al. 2009; Meuwissen et al. 2001; Xu 2003). Chaque marqueur devient alors un prédicteur. La sélection génomique nécessite une population d'apprentissage génotypée et phénotypée. La prédiction du phénotype d'une population candidate, indépendante à la première est alors effectué juste à partir des informations de génotypage et du modèle précédemment calibré. Des premiers résultats se

sont montrés encourageants (Meuwissen *et al.* 2001; Xu 2003). Cette méthode ne cherche pas à identifier les locus responsables de l'expression de caractère mais simplement à prédire un phénotype. La sélection génomique représente une alternative intéressante du fait de la baisse continue des coûts de génotypage alors que le prix du phénotypage se maintient. La population d'apprentissage à utiliser ne doit cependant pas être trop éloignée de la ou les populations candidates (Jannink *et al.* 2010).

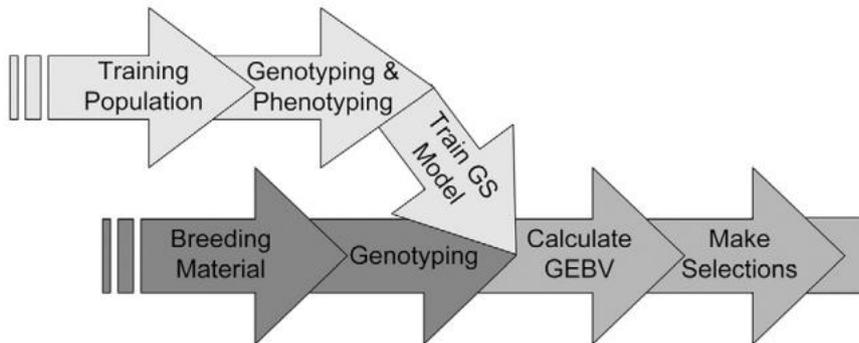


Figure 3. Principe général de la Sélection Génomique; tiré de (Heffner *et al.* 2009). Il est important de noter que la population d'apprentissage peut être enrichie par de nouveaux individus au fil du temps, améliorant ainsi la prédiction.

Plusieurs méthodes statistiques peuvent être utilisées, couplant dans tous les cas l'information génotypique aux informations de phénotypage. Certaines méthodes sont plus adaptées à la création de modèles prédisant plusieurs variables à la fois (comme la régression par les moindres carrés partiels et la régression en composantes principales). Certaines encore sont paramétriques (comme la Ridge-Regression ou le BLUP). Enfin, certaines méthodes utilisent des algorithmes d'optimisation comme les méthodes des machines learning (Support Vector Machine, Random Forest). Ces dernières ont été utilisées avec succès pour des données ayant peu d'individus mais beaucoup de variables et semblerait bien adaptées pour prédire des caractères influencés par des interactions épistatiques. La précision des méthodes peut s'évaluer à travers le coefficient de corrélation de la variable prédite versus celle observée. Le coefficient de régression peut également servir d'indicateur. Meuwissen (Meuwissen *et al.* 2001) obtenu, à travers des simulations, un coefficient de corrélation de 0,66 avec la régression Ridge et de 0,85 avec une méthode bayésienne (Bayes-A). L'équipe de Crossa obtenue des précisions de 0,48 à 0,61 pour des paramètres de rendement mesurés sur 599 lignées de blé.

Ces méthodes peuvent représenter une alternative intéressante en sélection assistée par marqueur mais doivent encore être améliorées.

II) 4) L'utilisation des modèles écophysiologiques pour les recherches d'associations

Les modèles écophysiologiques décomposent en processus élémentaires des caractères complexes comme le rendement. De ces processus, se dégagent des paramètres, moins dépendants de l'environnement que les variables mesurées, et propres à chaque génotype. Ces paramètres peuvent constituer des variables intéressantes à exploiter en sélection.

Coupler un modèle écophysiologique à de l'information moléculaire pourrait permettre de :

- détecter des QTLs plus stables, liés à des processus plus élémentaires ;
- de prédire le caractère étudié quelques soient le génotype et l'environnement.

Cette approche appelée 'Gene-to-phenotype' a montré des résultats encourageants sur le maïs, la tomate et la pêche (Chenu *et al.* 2009; Hammer *et al.* 2004; Prudent *et al.* 2011; Quilot *et*

al. 2005). Reymond (Reymond *et al.* 2003) entreprit une recherche de QTLs pour le taux d'élongation des feuilles de maïs via des paramètres d'un modèle écophysologique. Il obtenu un coefficient de détermination de 0,74 pour la prédiction de ce taux sur 13 lignées n'ayant pas été utilisée dans la calibration du modèle mais appartenant à la même population. Ce type d'approche pourrait être utilisé dans la prédiction du rendement de la canne ou de la richesse des cultivars et ainsi permettre une meilleure prise en compte de l'interaction genotype x environnement.

Conclusion

L'amélioration génétique serait responsable de la moitié des augmentations de rendement pour la plupart des espèces cultivées. Le rendement en canne à sucre a connu une augmentation de près de 50% durant la seconde moitié du 20^{ième} siècle et ne semble pas présenter aujourd'hui de plateau. Ces améliorations seraient principalement dues à une augmentation de la biomasse plutôt qu'à une augmentation de la richesse saccharine. Des études comme celle de Jackson (Jackson 2005) encouragent les sélectionneurs à améliorer le caractère sucrier au travers notamment d'un élargissement de la base génétique.

L'apport des marqueurs moléculaires en génétique a permis notamment de détecter les zones du génome intervenant dans l'expression de nombreux caractères et d'en définir l'architecture génétique. Pour la canne à sucre, il est difficile d'établir une cartographie des loci impliqués dans des caractères complexes, soumis à de nombreux gènes, comme le rendement ou encore ses composantes. Les résultats des recherches dans ce domaine pour cette espèce ne peuvent aujourd'hui être utilisés en sélection en vue d'améliorer le rendement. La sélection génomique, méthode qui consiste à utiliser tous les marqueurs de façon simultanée à travers un modèle de prédiction, a été validée sur des espèces agronomiques comme le maïs ou encore le blé et semble être prometteuse pour la canne à sucre ; elle pourrait de ce fait devenir un outil précieux pour le sélectionneur.

Références bibliographiques

- Aitken K, Hermann S, Karno K, Bonnett G, McIntyre L, Jackson P (2008) Genetic control of yield related stalk traits in sugarcane. *Theoretical and Applied Genetics* 117:1191-1203
- Aitken K, Jackson P, McIntyre C (2006) Quantitative trait loci identified for sugar related traits in a sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar × *Saccharum officinarum* population. *Theoretical and Applied Genetics* 112:1306-1317
- Alwala S, Kimbeng C, Veremis J, Gravois K (2009) Identification of molecular markers associated with sugar-related traits in a *Saccharum* interspecific cross. *Euphytica* 167:127-142
- Brown A, Daniels J, Latter B, Krishnamurthi M (1968) Quantitative genetics of sugarcane. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 39:79-87
- Campo Zabala RR, Pérez Orama SG (2010) A new nobilisation system in sugarcane (*Saccharum* spp.). *Proc Int Soc Sugar Cane Technol* 27:1-4
- Chenu K, Chapman SC, Tardieu F, McLean G, Welcker C, Hammer GL (2009) Simulating the yield impacts of organ-level quantitative trait loci associated with drought response in maize: a 'gene-to-phenotype' modeling approach. *Genetics* 183:1507-1523
- Da Silva JA, Bressiani JA (2005) Sucrose synthase molecular marker associated with sugar content in elite sugarcane progeny. *Genetics and Molecular Biology* 28:294-298

- Edmé SJ, Comstock JC, Miller JD, Tai PYP (2005) DETERMINATION OF DNA CONTENT AND GENOME SIZE IN SUGARCANE. *Journal American Society Sugar Cane Technologists* 25
- Edme SJ, Miller JD, Glaz B, Tai PYP, Comstock JC (2005) Genetic contribution to yield gains in the Florida sugarcane industry across 33 years. *Crop science* 45:92-97
- Falconer DS (ed) (1974) *Introduction à la génétique quantitative*, Paris
- FAOSTAT (2011) Sugarcane yield. *Food and agricultural commodities production*
- Grivet L, Arruda P (2001) Sugarcane genomics: depicting the complex genome of an important tropical crop. *Current Opinion in Plant Biology* 5:122-127
- Hammer G, Chapman S, Van Oosterom E, Podlich D (2004) Trait physiology and crop modelling to link phenotypic complexity to underlying genetic systems. *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress "New directions for a diverse planet" 26 Sep – 1 Oct 2004, Brisbane, Australia:1-15*
- Heffner EL, Sorrells ME, Jannink JL (2009) Genomic Selection for Crop Improvement. *Crop Science* 49:1-12
- Hoarau JY, Offmann B, D'Hont A, Risterucci AM, Roques D, Glaszmann JC, Grivet L (2001) Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.). I. Genome mapping with AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* 103:84-97
- Hoarau JYH, Grivet LG, Offmann BO, Raboin LMR, Diorflar JPD, Payet JP, Hellmann MH, D'Hont ADH, Glaszmann JCG (2002) Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.).II. Detection of QTLs for yield components. *Theoretical and Applied Genetics* 105:1027-1037
- Hogarth D (1971) Quantitative inheritance studies in sugar-cane: II. Correlations and predicted responses to selection. *Aust J Agric Res* 22:103-109
- Jackson P (1994) Genetic relationships between attributes in sugarcane clones closely related to *Saccharum spontaneum*. *Euphytica* 79:101-108
- Jackson PA (2005) Breeding for improved sugar content in sugarcane. *Field Crops Research* 92:277-290
- Jannink JL, Lorenz AJ, Iwata H (2010) Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics* 9:166-177
- Jordan DR, Casu RE, Besse P, Carroll BC, Berding N, McIntyre CL (2004) Markers associated with stalk number and suckering in sugarcane colocate with tillering and rhizomatousness QTLs in sorghum. *Genome* 47:988-993
- Kang M, Sosa O, Miller J (1989) Path analysis for percent fiber and cane and sugar yield in sugarcane. *Crop Sci* 29:1481-1483
- Meuwissen T, Hayes B, Goddard M (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157:1819-1829
- Milligan S, Gravois K, Bischoff K, Martin F (1990) Crop effects on genetic relationships among sugarcane traits. *Crop Science* 30:927-931
- Ming R, Del Monte TA, Hernandez E, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2002a) Comparative analysis of QTLs affecting plant height and flowering among closely-related diploid and polyploid genomes. *Genome* 45:794-803

- Ming R, Liu S-C, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2001) QTL Analysis in a Complex Autopolyploid: Genetic Control of Sugar Content in Sugarcane. *Genome Research* 11:2075-2084
- Ming R, Liu SC, Bowers JE, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2002b) Construction of a *Saccharum* consensus genetic map from two interspecific crosses
- Pastina M, Pinto L, Oliveira K, Souza A, Garcia A (2010) Molecular mapping of complex traits. In: Henry R, Chittaranjan K (eds) *Genetics, genomics and breeding of sugarcane*. CRC Press, Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp 117-148
- Pinto L, Leite D, Fajvero T, Pastina M, Garcia A, Perecin D, Gonçalves B, Creste S, Xavier M, Bidia M (2011) Identification of microsatellites markers associated with yield components and quality parameters in sugarcane. *International sugar journal* 113:140-144
- Piperidis N, Jackson P, D'Hont A, Besse P, Hoarau J-Y, Courtois B, Aitken K, McIntyre C (2008) Comparative genetics in sugarcane enables structured map enhancement and validation of marker-trait associations. *Molecular Breeding* 21:233-247
- Prudent M, Lecomte A, Bouchet JP, Bertin N, Causse M, Génard M (2011) Combining ecophysiological modelling and quantitative trait locus analysis to identify key elementary processes underlying tomato fruit sugar concentration. *Journal of Experimental Botany* 62:907-919
- Quilot B, Kervella J, Génard M, Lescouret F (2005) Analysing the genetic control of peach fruit quality through an ecophysiological model combined with a QTL approach. *Journal of experimental botany* 56:3083-3092
- Reffay N, Jackson PA, Aitken KS, Hoarau JY, D'Hont A, Besse P, McIntyre CL (2005) Characterisation of genome regions incorporated from an important wild relative into Australian sugarcane. *Molecular Breeding* 15:367-381
- Reymond M, Muller B, Leonardi A, Charcosset A, Tardieu F (2003) Combining Quantitative Trait Loci Analysis and an Ecophysiological Model to Analyze the Genetic Variability of the Responses of Maize Leaf Growth to Temperature and Water Deficit. *Plant Physiology* 131:664-675
- Sills GR, Bridges W, Al-Janabi SM, Sobral BWS (1995) Genetic analysis of agronomic traits in a cross between sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) and its presumed progenitor (*S. robustum* Brandes & Jesw. ex Grassl). *Molecular Breeding* 1:355-363
- Sunil H, Lawrence M (1996) Quantitative genetics of sugarcane. I. A large-scale evaluation of *Saccharum* germplasm. *Sugar Cane (United Kingdom)*
- Wei X, Jackson PA, Hermann S, Kilian A, Heller-Uszynska K, Deomano E (2010) Simultaneously accounting for population structure, genotype by environment interaction, and spatial variation in marker-trait associations in sugarcane. *Genome* 53:973-981
- Xu S (2003) Estimating Polygenic Effects Using Markers of the Entire Genome. *Genetics* 163:789-801

ANNEXES

Tableau 1 : Synthèses des recherches de QTL liées aux composantes du rendement. Description du plan d'expérimentation, des méthodes de détection et résultats

Population	Taille de la population	Marqueur	Nbre de marqueurs	Nbre de lieux	Nbre d'années	Méthodes statistiques	et Caractères	QTLs détectés à travers les expérimentations	R ² individuel		Références	
									Min	Max		
Croisements interspécifiques												
La Purple (S. off) x Mol 5829 (S. rob)	44	RAP D	83	1	1(cp)	SM (marker wise p value <0.)	Tallage Diamètre des talles Pol % de fibres Biomasse	2 3 4 4 2	- - - - -	- - - - -	Sills et al. (1995)	
Green German (S. off) x IND81-146 (S. spont)	264	RFL P	475	1	1(cp)	SM (suggestive level# marker wise p value <0.003) (LOD >2.5)	Richesse % fibres Tallage Rendement en sucre Pol Rendement en canne Hauteur des talles	14 19 2 3 2 10 3	0.04 0.06 0.05 0.05 0.05 0.05 0.05	0.13 0.13 0.15 0.11 0.09 0.13 0.08	Ming et al. 2001 Ming et al. 2002b Ming et al. 2002a	
PIN84-1 (S. spont) x Muntok Java (S. off)	239	RFL P	260	1	1(cp)	SM (suggestive level#, marker wise p value <0.003)	Richesse % de fibres Tallage	22 1 1	0.05 0.07 0.06	0.21 0.07 0.06	Ming et al. 2001 Ming et al. 2002b	

					(LOD >2.5)	score	Rendement en 7 sucre	0.05	0.15		
							Pol	12	0.04	0.15	
							Rendement en 25 canne	25	0.05	0.16	
							Hauteur des tallels	53	0.05	0.23	
										Ming et al. 2002a	
'Louisiana Striped' (S.off) x 'SES 147B' (S. spont)	100	AFL P, SRA P et TRA P	650	1	2(cp,r1) 1(cp) 1(r1) 1(cp)	IM and CIM (LOD >3.01); Non-Parametric Discriminant Analysis	Brix précoce Brix tardif Pol précoce Pol tardif	8 6 8 3	0.03 0.04 0.08 0.09	0.34 0.27 0.15 0.10	Alwala et al. (2009)
Croisements impliquant des variétés modernes											
Autofécondation de R570	295	AFL P	1180	1	2(cp, r1)	SM (marker wise p value < 0.005)	Brix Hauteur des tallels Diamètre des tallels Tallage	2 1 2 1	0.03 0.03 0.03 0.07	0.04 0.03 0.05 0.07	Hoarau et al. (2002)
Q117 x 74C42	108	RFL P et RAFs	258	2	2(cp; r1)	SM (marker wise p value <0.01)	Tallage Nombre de gourmands	16 14	- -	- -	Jordan et al. (2004)
Q117 x MQ77-340	232	AFL P et SSR	400	1	2(cp, r1) 1(cp)	SM (marker wise p value <0.01) SM (marker wise p value <0.01)	Rendement sucre précoce Brix précoce Pol précoce Rendement sucre tardif Brix tardif	2 1 1 5 5	0.03 0.03 0.03 0.03 0.03	0.04 0.03 0.03 0.07 0.06	Reffay et al. (2005)

						Pol tardif	5	0.03	0.07		
						% de fibre	2	0.02	0.03		
						Poids de talles	8	0.02	0.07		
						Rendement en canne	3	0.02	0.03		
						Rendement en sucre	3	0.02	0.03		
	>1000	1		2(cp, r1)	SM (marker wise p value <0.01)	Rendement sucre précoce	8	0.03	0.06		
						Brix précoce	6	0.03	0.07		
						Pol précoce	5	0.03	0.07	Piperidis et	
				1(cp)		Rendement sucre tardif	14	0.03	0.07	al. (2008)	
						Brix tardif	15	0.03	0.07		
						Pol tardif	14	0.03	0.06		
IJ76-514 (S. off) x Q165	230	AFL P et SSR	2238	2	2(cp; cp)	SM (suggestive level# marker wise p value <0.003) (Analysis with combined data)	Brix précoce (%)	9	0.04	0.05	
						Brix en milieu de campagne (%)	11	0.04	0.07		
						Pol précoce (%)	5	0.04	0.05	Aitken et al. (2006)	
						Pol en milieu de campagne (%)	10	0.04	0.06		
				1	2(cp; r2)	SM (suggestive level# marker wise p value <0.003)	Rendement en canne	2	0.04	0.06	
						Hauteur des talles	1	0.05	0.05	Aitken et al. (2008)	
						Diamètre des talles	4	0.03	0.08		
						Tallage	2	0.04	0.06		

		2	3 (cp; cp; r2)	Poids des talles	1	0.05	0.10		
SP80-180 x 108	EST 16	1	1(cp)	SM (marker wise p value <0.01)	Pol 1	0.24		Da Silva et Bressiani (2005)	
SP80-4966 deux accessions pré-commerciales	RFL P	222	1	2(cp,r1)	SM (marker wise p value <0.05)	Pol 7	0.04		
	RFL P	741	2	3(cp, r1,r2)	Interval Mapping and SM marker wise p value <0.01), mixed models	% fibres 7	0.04	0.11	
	RFL P, EST-RFL P, EST-SSR					Rendement en canne 7	0.04	0.18	Pinto et al. (2010)
						Rendement en sucre 5	0.04	0.20	
						Rendement en canne 13	-	-	
						Rendement en sucre 14	-	-	Pastina et al. (2012)
						% fibres 11	-	-	
						Richesse 8	-	-	
Panel de variétés modernes									
Descendance issues de 31 croisements de clones modernes et panel de diversité.	DAr Ts	1531 (discrets) 15360 (continus)	3	1(cp)	SM (marker wise p value <0.01) Several mixed models	Rendement en sucre 42 (discrets) 377(continus)	-	-	Wei et al. (2010)
						Rendement en canne 47 (discrets) 352 (continus)	-	-	

^a cp: plant cane; r1: first ratoon; r2: second ratoon

^b SM: single marker analysis; IM: interval mapping; CIM: composite interval mapping



#: suggestive level according to Lander and Kruglyak (1995)

References bibliographiques

- Aitken K, Hermann S, Karno K, Bonnett G, McIntyre L, Jackson P (2008) Genetic control of yield related stalk traits in sugarcane. *Theoretical and Applied Genetics* 117:1191-1203
- Aitken K, Jackson P, McIntyre C (2006) Quantitative trait loci identified for sugar related traits in a sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar × *Saccharum officinarum* population. *Theoretical and Applied Genetics* 112:1306-1317
- Alwala S, Kimbeng C, Veremis J, Gravois K (2009) Identification of molecular markers associated with sugar-related traits in a *Saccharum* interspecific cross. *Euphytica* 167:127-142
- Brown A, Daniels J, Latter B, Krishnamurthi M (1968) Quantitative genetics of sugarcane. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 39:79-87
- Campo Zabala RR, Pérez Orama SG (2010) A new nobilisation system in sugarcane (*Saccharum* spp.). *Proc Int Soc Sugar Cane Technol* 27:1-4
- Chenu K, Chapman SC, Tardieu F, McLean G, Welcker C, Hammer GL (2009) Simulating the yield impacts of organ-level quantitative trait loci associated with drought response in maize: a 'gene-to-phenotype' modeling approach. *Genetics* 183:1507-1523
- Da Silva JA, Bressiani JA (2005) Sucrose synthase molecular marker associated with sugar content in elite sugarcane progeny. *Genetics and Molecular Biology* 28:294-298
- Edmé SJ, Comstock JC, Miller JD, Tai PYP (2005) DETERMINATION OF DNA CONTENT AND GENOME SIZE IN SUGARCANE. *Journal American Society Sugar Cane Technologists* 25
- Edme SJ, Miller JD, Glaz B, Tai PYP, Comstock JC (2005) Genetic contribution to yield gains in the Florida sugarcane industry across 33 years. *Crop science* 45:92-97
- Falconer DS (ed) (1974) *Introduction à la génétique quantitative*, Paris
- FAOSTAT (2011) *Sugarcane yield. Food and agricultural commodities production*
- Grivet L, Arruda P (2001) Sugarcane genomics: depicting the complex genome of an important tropical crop. *Current Opinion in Plant Biology* 5:122-127
- Hammer G, Chapman S, Van Oosterom E, Podlich D (2004) Trait physiology and crop modelling to link phenotypic complexity to underlying genetic systems. *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress "New directions for a diverse planet" 26 Sep – 1 Oct 2004, Brisbane, Australia:1-15*
- Heffner EL, Sorrells ME, Jannink JL (2009) Genomic Selection for Crop Improvement. *Crop Science* 49:1-12
- Hoarau JY, Offmann B, D'Hont A, Risterucci AM, Roques D, Glaszmann JC, Grivet L (2001) Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.). I. Genome mapping with AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* 103:84-97
- Hoarau JYH, Grivet LG, Offmann BO, Raboin LMR, Diorflar JPD, Payet JP, Hellmann MH, D'Hont ADH, Glaszmann JCG (2002) Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.).II. Detection of QTLs for yield components. *Theoretical and Applied Genetics* 105:1027-1037
- Hogarth D (1971) Quantitative inheritance studies in sugar-cane: II. Correlations and predicted responses to selection. *Aust J Agric Res* 22:103-109

- Jackson P (1994) Genetic relationships between attributes in sugarcane clones closely related to *Saccharum spontaneum*. *Euphytica* 79:101-108
- Jackson PA (2005) Breeding for improved sugar content in sugarcane. *Field Crops Research* 92:277-290
- Jannink JL, Lorenz AJ, Iwata H (2010) Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics* 9:166-177
- Jordan DR, Casu RE, Besse P, Carroll BC, Berding N, McIntyre CL (2004) Markers associated with stalk number and suckering in sugarcane colocalize with tillering and rhizomatousness QTLs in sorghum. *Genome* 47:988-993
- Kang M, Sosa O, Miller J (1989) Path analysis for percent fiber and cane and sugar yield in sugarcane. *Crop Sci* 29:1481-1483
- Meuwissen T, Hayes B, Goddard M (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157:1819-1829
- Milligan S, Gravois K, Bischoff K, Martin F (1990) Crop effects on genetic relationships among sugarcane traits. *Crop Science* 30:927-931
- Ming R, Del Monte TA, Hernandez E, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2002a) Comparative analysis of QTLs affecting plant height and flowering among closely-related diploid and polyploid genomes. *Genome* 45:794-803
- Ming R, Liu S-C, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2001) QTL Analysis in a Complex Autopolyploid: Genetic Control of Sugar Content in Sugarcane. *Genome Research* 11:2075-2084
- Ming R, Liu SC, Bowers JE, Moore PH, Irvine JE, Paterson AH (2002b) Construction of a *Saccharum* consensus genetic map from two interspecific crosses
- Pastina M, Pinto L, Oliveira K, Souza A, Garcia A (2010) Molecular mapping of complex traits. In: Henry R, Chittaranjan K (eds) *Genetics, genomics and breeding of sugarcane*. CRC Press, Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp 117-148
- Pinto L, Leite D, Fajardo T, Pastina M, Garcia A, Perecin D, Gonçalves B, Creste S, Xavier M, Bidia M (2011) Identification of microsatellites markers associated with yield components and quality parameters in sugarcane. *International sugar journal* 113:140-144
- Piperidis N, Jackson P, D'Hont A, Besse P, Hoarau J-Y, Courtois B, Aitken K, McIntyre C (2008) Comparative genetics in sugarcane enables structured map enhancement and validation of marker-trait associations. *Molecular Breeding* 21:233-247
- Prudent M, Lecomte A, Bouchet JP, Bertin N, Causse M, Génard M (2011) Combining ecophysiological modelling and quantitative trait locus analysis to identify key elementary processes underlying tomato fruit sugar concentration. *Journal of Experimental Botany* 62:907-919
- Quilot B, Kervella J, Génard M, Lescouret F (2005) Analysing the genetic control of peach fruit quality through an ecophysiological model combined with a QTL approach. *Journal of experimental botany* 56:3083-3092
- Reffay N, Jackson PA, Aitken KS, Hoarau JY, D'Hont A, Besse P, McIntyre CL (2005) Characterisation of genome regions incorporated from an important wild relative into Australian sugarcane. *Molecular Breeding* 15:367-381

Reymond M, Muller B, Leonardi A, Charcosset A, Tardieu F (2003) Combining Quantitative Trait Loci Analysis and an Ecophysiological Model to Analyze the Genetic Variability of the Responses of Maize Leaf Growth to Temperature and Water Deficit. *Plant Physiology* 131:664-675

Sills GR, Bridges W, Al-Janabi SM, Sobral BWS (1995) Genetic analysis of agronomic traits in a cross between sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) and its presumed progenitor (*S. robustum* Brandes & Jesw. ex Grassl). *Molecular Breeding* 1:355-363

Sunil H, Lawrence M (1996) Quantitative genetics of sugarcane. I. A large-scale evaluation of *Saccharum* germplasm. *Sugar Cane (United Kingdom)*

Wei X, Jackson PA, Hermann S, Kilian A, Heller-Uszynska K, Deomano E (2010) Simultaneously accounting for population structure, genotype by environment interaction, and spatial variation in marker-trait associations in sugarcane. *Genome* 53:973-981

Xu S (2003) Estimating Polygenic Effects Using Markers of the Entire Genome. *Genetics* 163:789-801