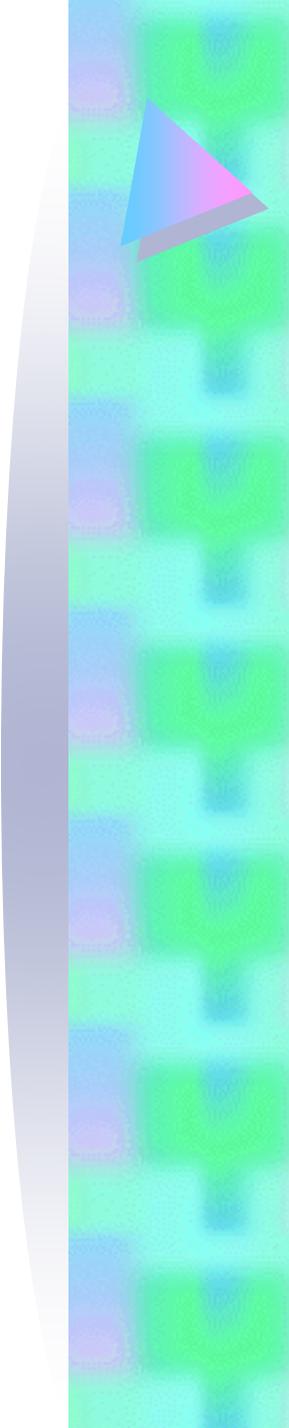
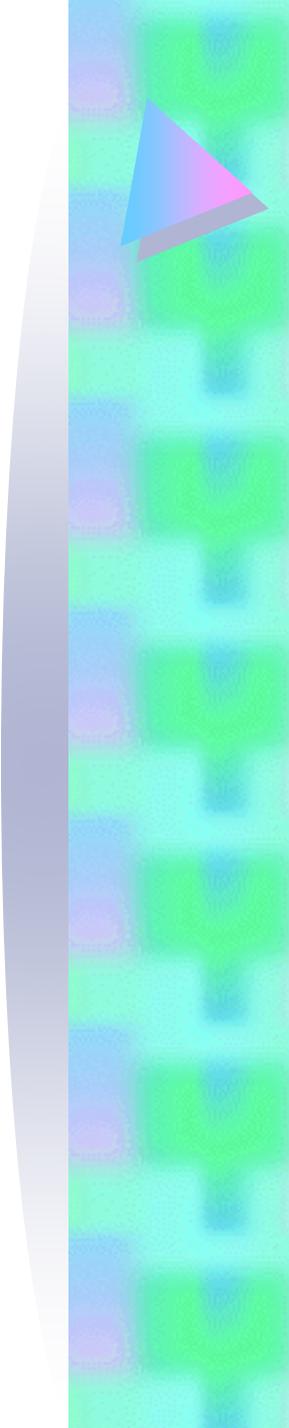


Introduction à la *G*énéti*q*ue quantitative



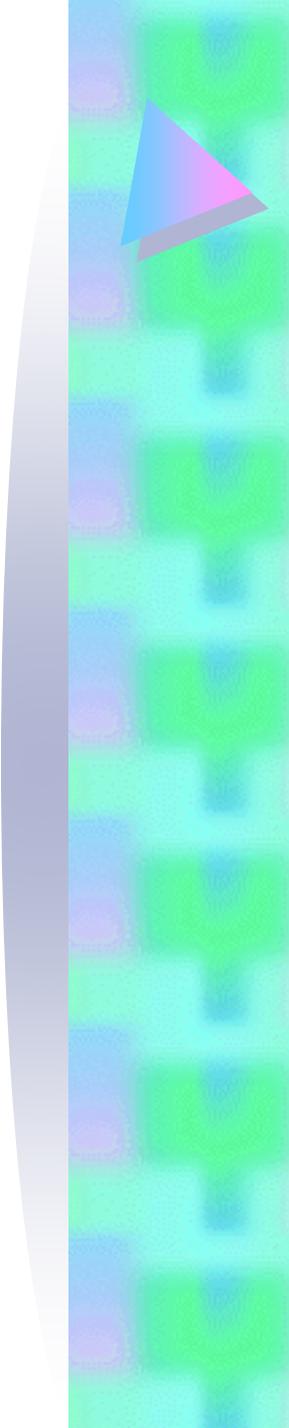
Introduction

- *Pourquoi les êtres vivants sont-ils variables en taille*
 - *Bactéries, herbes, arbres, insectes, éléphants, baleines ?*
- *Pourquoi de telles variations de fécondité*
 - *Pucerons / oiseaux ; grenouilles / lézards, etc. ?*
- *Pourquoi de telles variations de longévité*
 - *De quelques heures à plusieurs siècles ?*



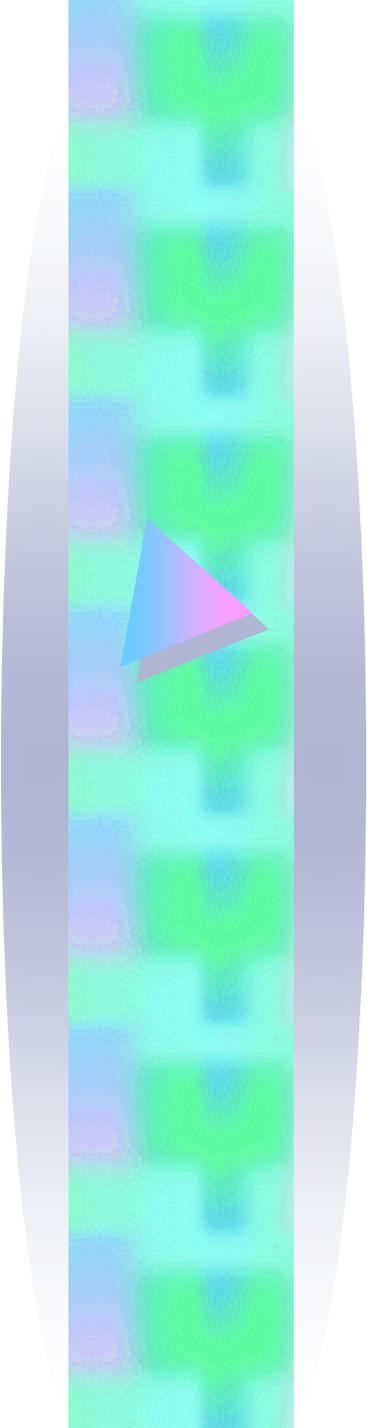
Traits d'histoire de vie ou traits de vie

- Ces caractères (traits) sont dits : traits de vie ou traits d'histoire de vie (life-history traits).
- Ils sont impliqués dans l'adaptation au milieu
- Et donc façonnés par la sélection naturelle.
- Comment ? Comment évoluent-ils ?

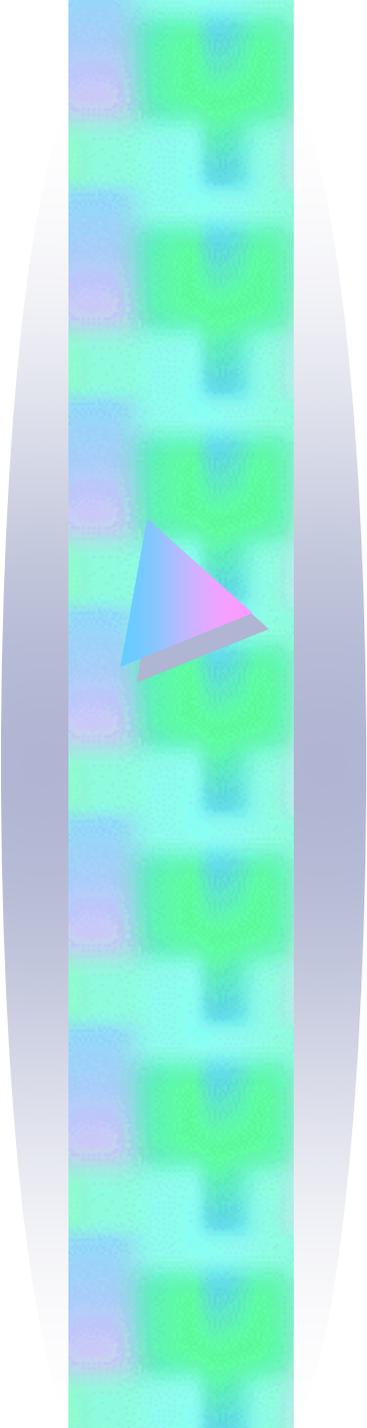


Plan du cours

- 1. Introduction
 - 1.1. Généralités
 - 1.2. Génétique quantitative et mendélienne
 - 1.3. Le modèle additif théorique
- 2. Les effets génétiques
 - 2.1. Modèle génétique additif
 - 2.2. modèle génétique interactif
- 3. Interaction génétique-environnement
 - 3.1. Effets génétiques et environnementaux additifs
 - 3.2. Les interactions génotype-environnement
 - 3.3. La norme de réaction
- 4. L'héritabilité
- 5. L'évolution de la Fitness
- 6. A la recherche des QTL
- 7. Conclusion

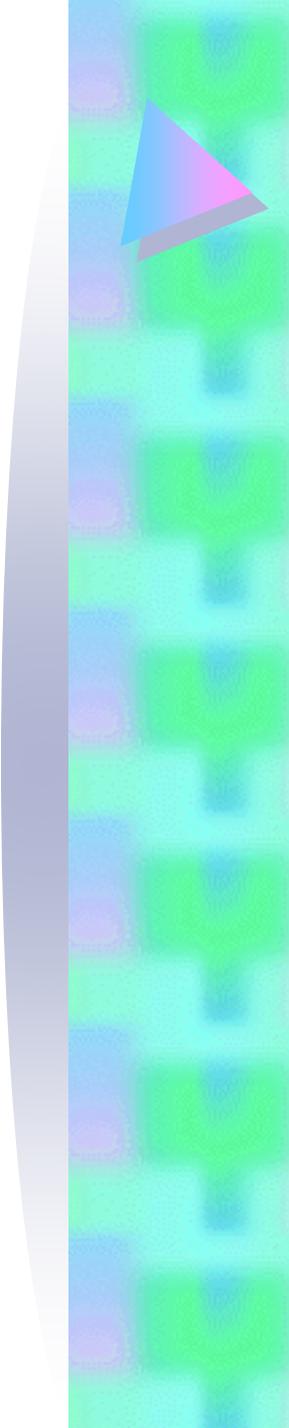


1. Introduction



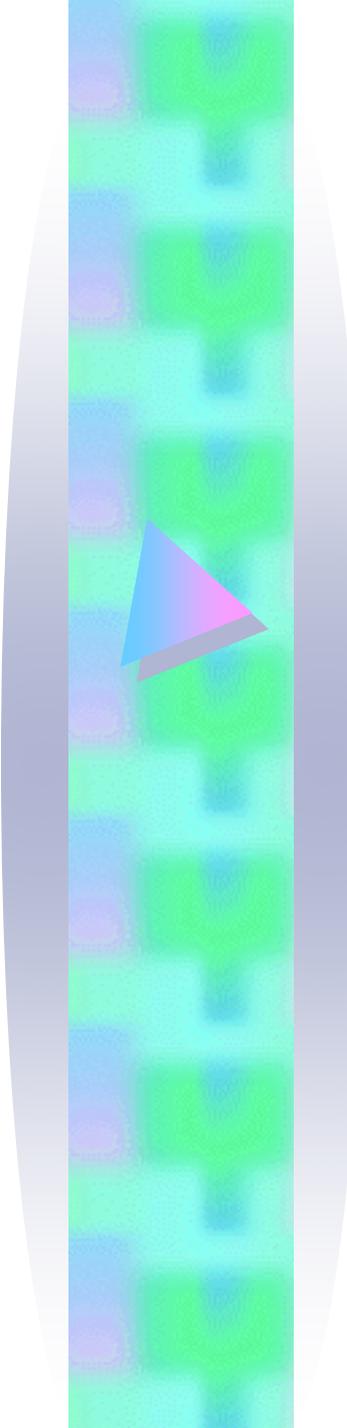
1.1. Généralités

Qu'est-ce que la génétique
quantitative ?

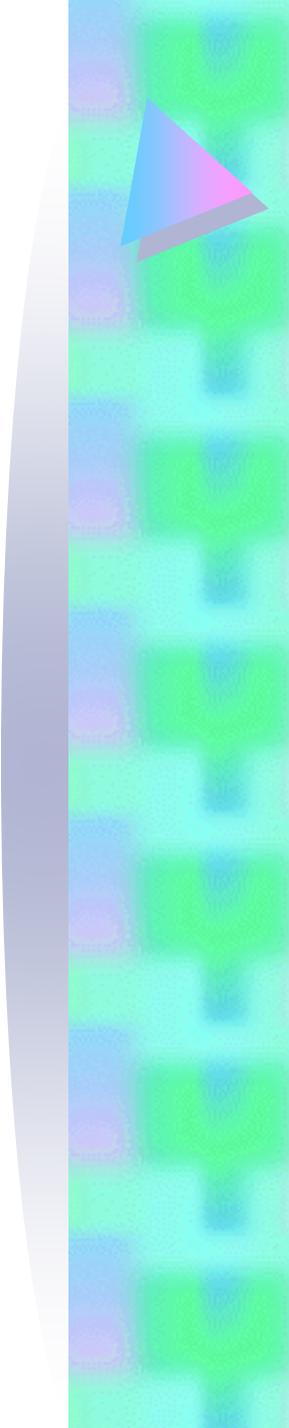


1.1. Généralités

- *La génétique quantitative s'intéresse aux caractères quantitatifs (à variation continue)*
- *C'est la base de la sélection artificielle raisonnée (amélioration des plantes et des races animales)*
- *Les traits de vie et la fitness sont des caractères quantitatifs.*
- *La génétique quantitative permet donc aussi de comprendre la sélection naturelle*



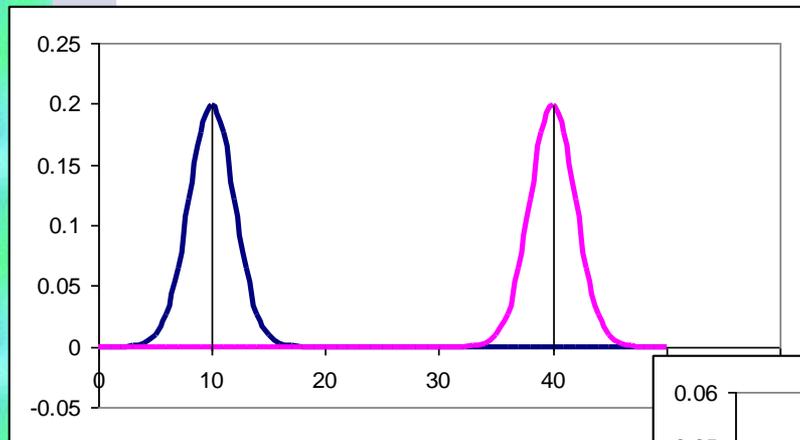
1.2. Génétique quantitative et mendélienne



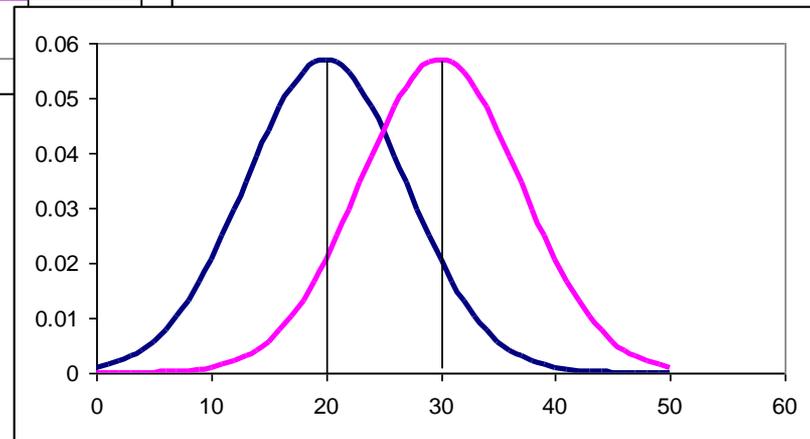
Génétique quantitative et mendélienne

- La génétique quantitative s'oppose (comme concept) à la génétique mendélienne :
 - La génétique mendélienne traite de caractères nettement distincts (couleur des yeux, forme des appendices...)
 - La génétique quantitative traite de loci dont les effets sur le phénotype sont petits

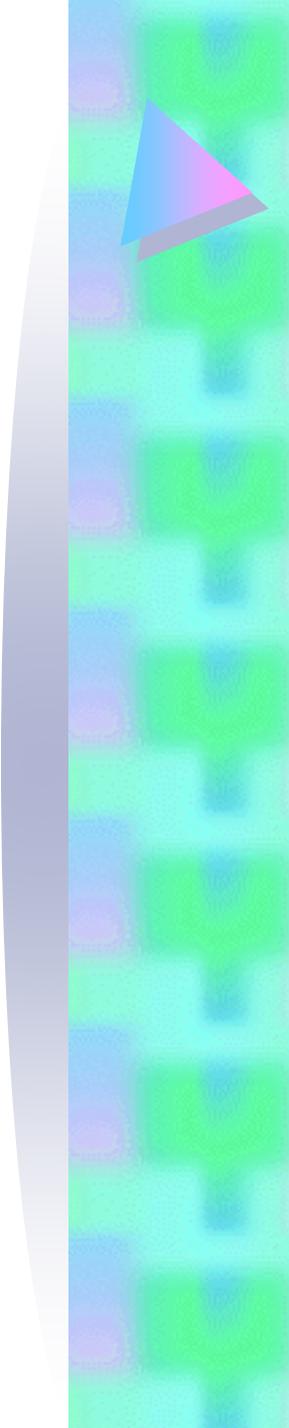
Traits mendéliens, traits quantitatifs



Trait mendélien

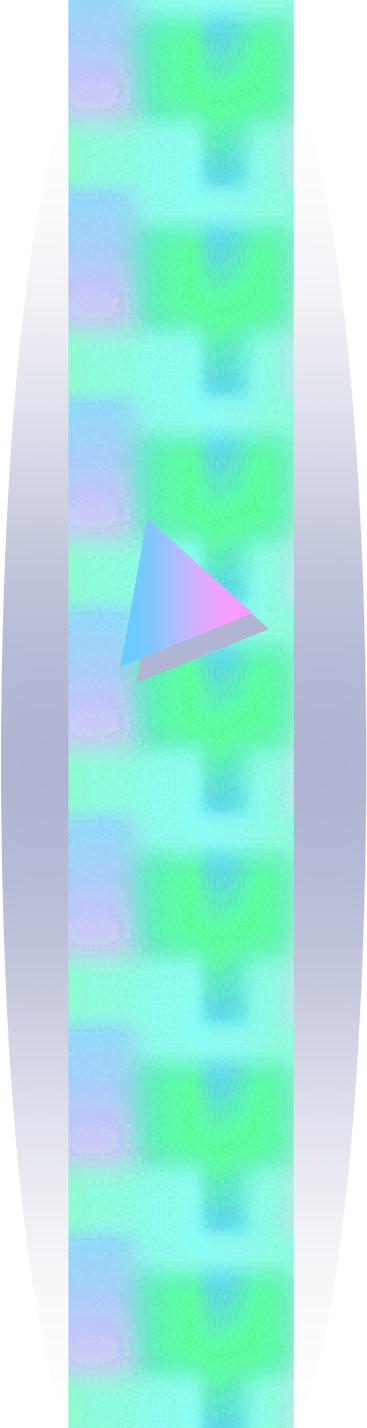


Trait quantitatif



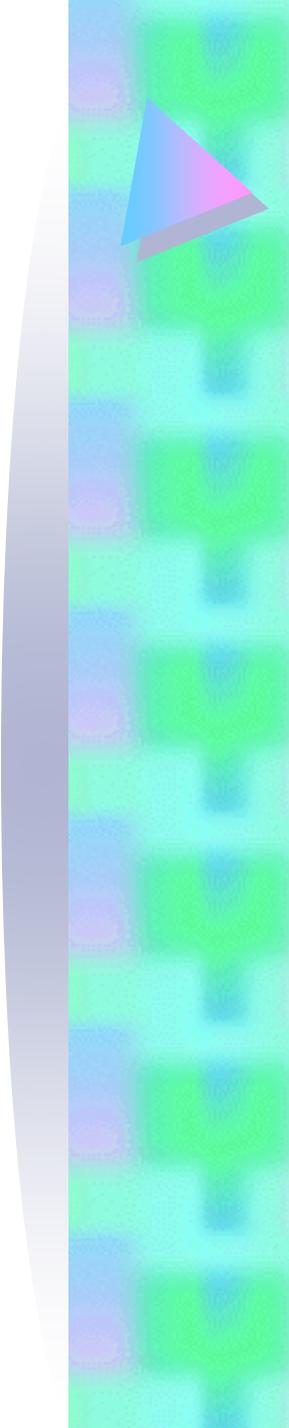
Un développement récent

- L'application récente de la génétique quantitative à la biologie évolutive des organismes non domestiques marque un retour à l'analogie que faisait Darwin (1859) entre **sélection naturelle et artificielle**
- L'étude simultanée de la génétique quantitative et de la démographie, permet de se demander
 - comment elles sont connectées
 - et si ces connexions (telle la **norme de réaction**) sont une partie essentielle de la biologie évolutive.
- La réponse est **OUI** (Stearns, 1989)



1.3. Le modèle additif théorique

Les causes génétiques et
environnementales sont
présentes simultanément

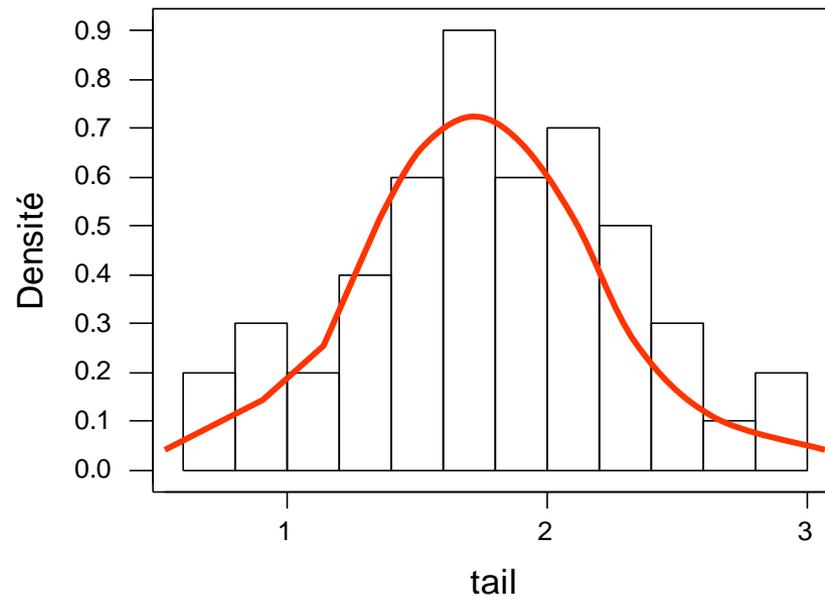


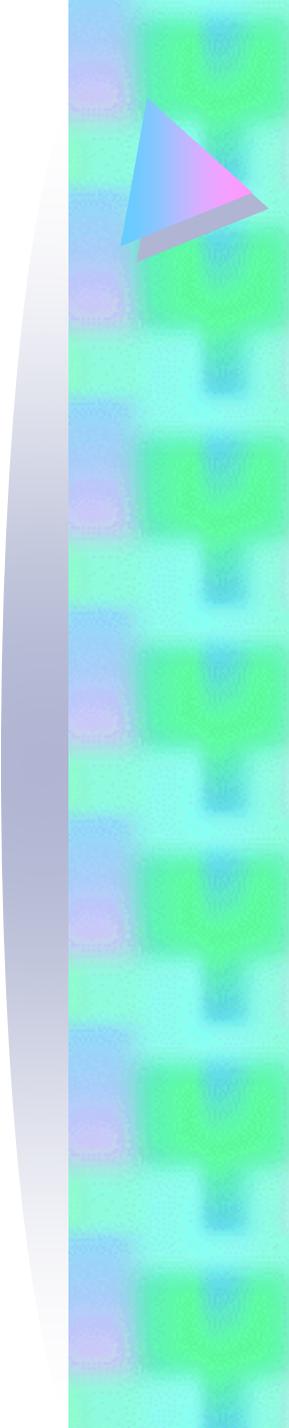
La variabilité phénotypique

- Nous avons à définir la variabilité phénotypique.
- On la mesurera par la variance du trait considéré

Variance phénotypique

- Exemple : considérons la taille en mm d'un échantillon de femelles de l'hyménoptère parasitoïde *Leptomastyx dactylopi*





Mesure de la variation phénotypique

- Par la variance totale:
 - Empirique :

$$V_P = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$$

- - de la population

$$V_P = E(x_i - \mu)^2$$

$$V_P = E(x_i)^2 - \mu^2$$

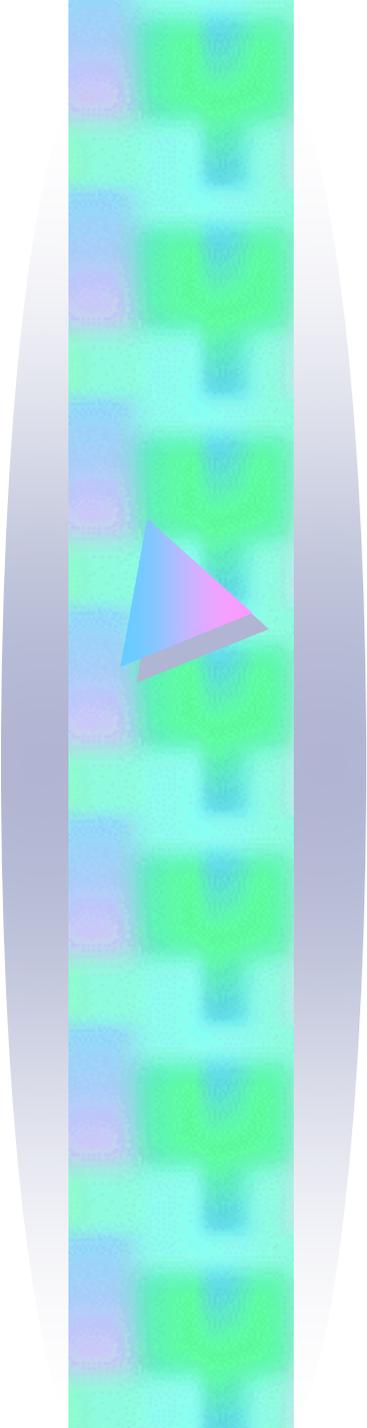
$$V_P = E(x_i)^2 - E^2(x_i)$$



Rappel

- L'espérance mathématique d'une variable aléatoire est sa moyenne **théorique**
- **Exemple** :
 - Soit une population Ω d'effectif N et de moyenne μ pour une caractéristique x mesurée sur les individus
 - Pour tout individu on a $E(x) = \mu$
 - Pour tout échantillon de taille n tiré au hasard dans la population on a

$$E(\bar{x}) = \mu$$



Première idée

Essayer de dissocier les causes
génétiques et environnementales

Décomposition de la variation phénotypique

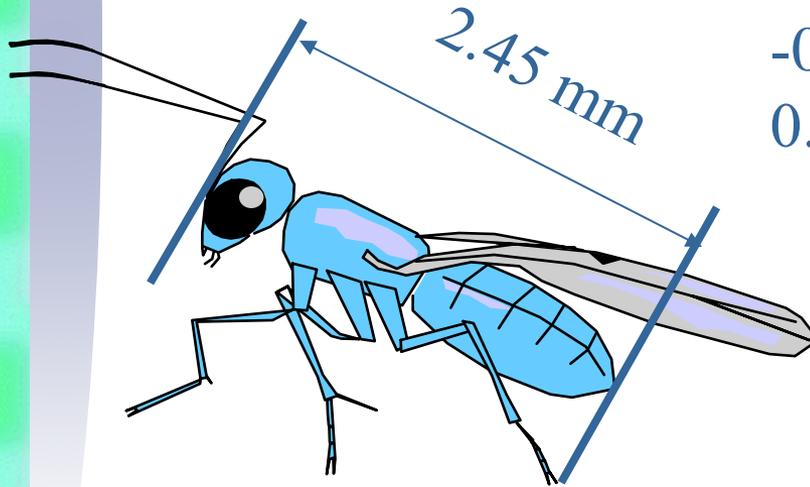
Une décomposition hypothétique :

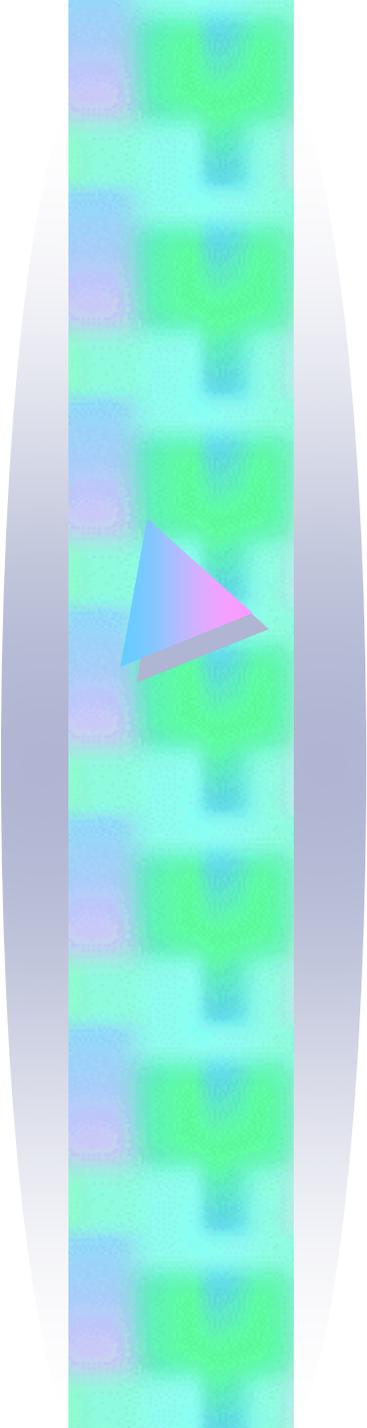
$$2.45 \text{ mm} = 2.78 - 0.50 + 0.17$$

2.78 : moyenne de la population

-0.50 : effet des parents

0.17 : effet de l'environnement

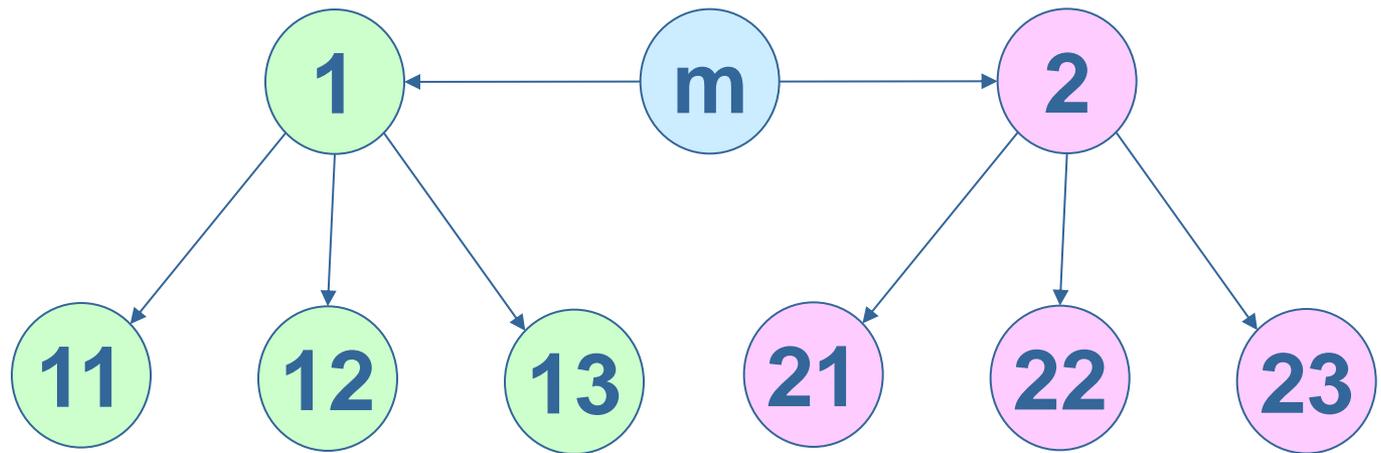


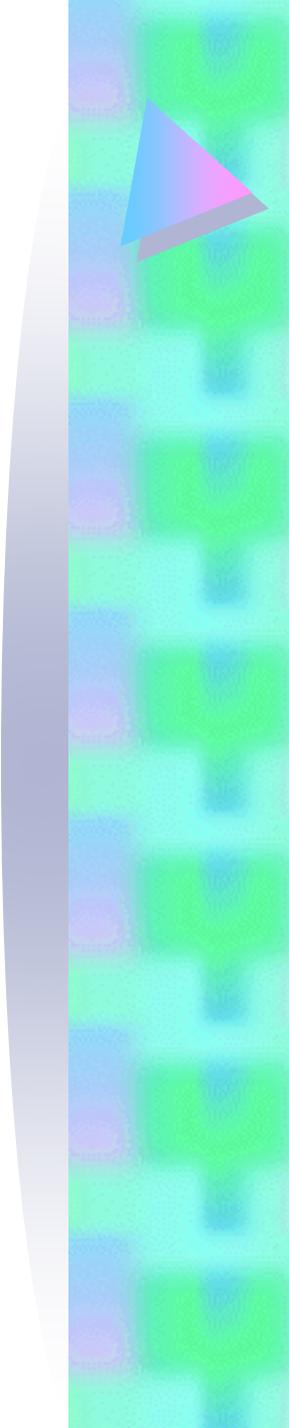


Comment faire ?

Première technique : lignées
isoparentales

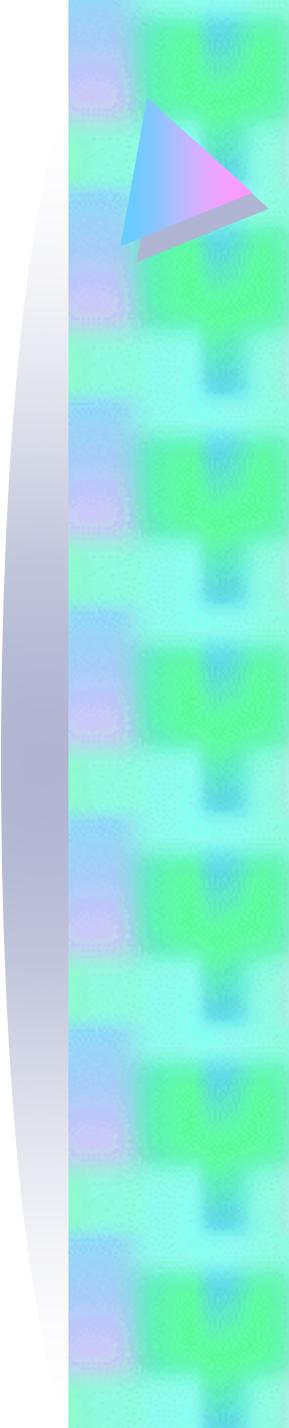
Plan d'expérience : lignée isofemelles protocole mère





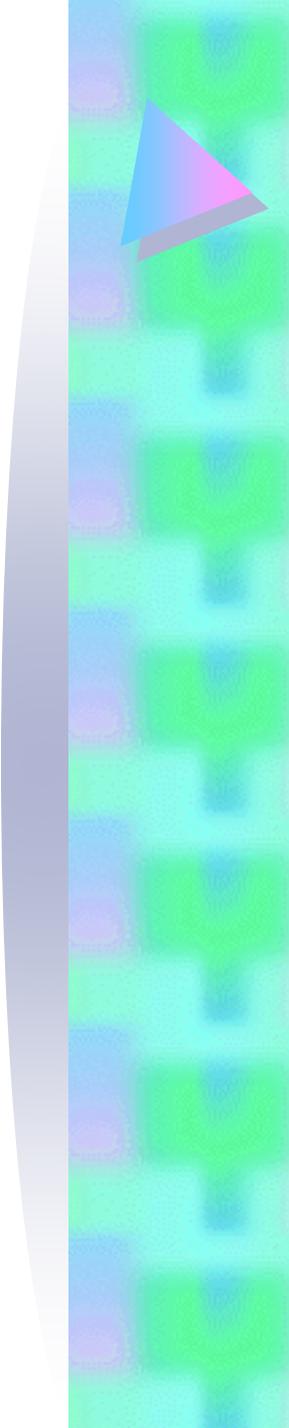
Données résultantes

| Femelle | filles | taille | Moyenne par femelle | moyenne générale |
|---------|--------|--------|---------------------|------------------|
| 1 | 1 | 1.68 | 1.70 | 1.65 |
| 1 | 2 | 1.70 | 1.70 | 1.65 |
| 1 | 3 | 1.72 | 1.70 | 1.65 |
| 2 | 1 | 1.58 | 1.60 | 1.65 |
| 2 | 2 | 1.60 | 1.60 | 1.65 |
| 2 | 3 | 1.62 | 1.60 | 1.65 |



Calcul des « effets »

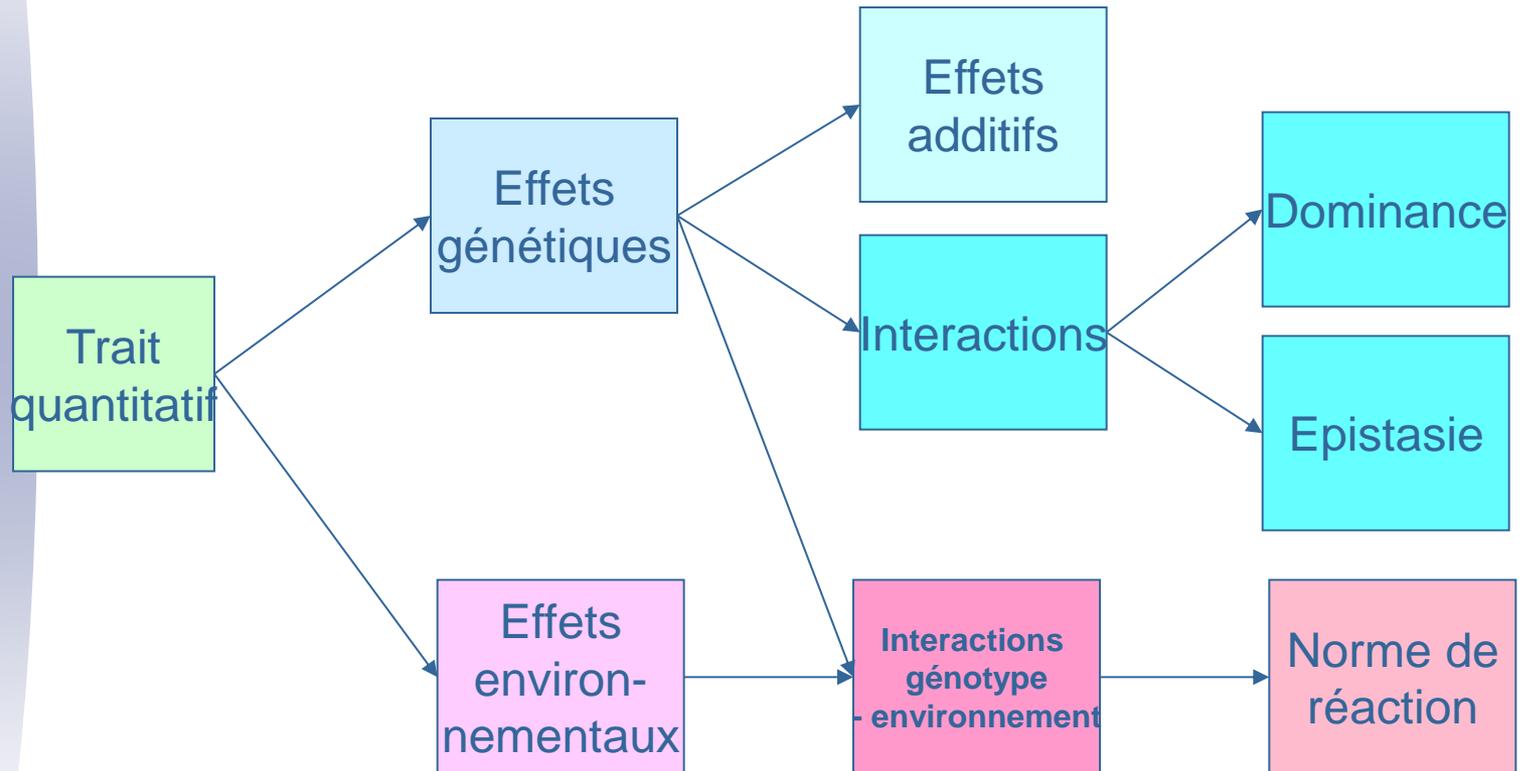
- « effet moyen » : 1.65
- Effet des femelles :
 - Femelle 1 : +0.05
 - Femelle 2 : -0.05
- Effets environnementaux (ou résidus)
 - 3ème fille de la femelle 1 :
 - $1.72 - (1.65 + 0.05) = 1.72 - 1.70 = +0.02$
 - 1ère fille de la femelle 2 :
 - $1.58 - (1.65 - 0.05) = 1.58 - 1.60 = -0.02$

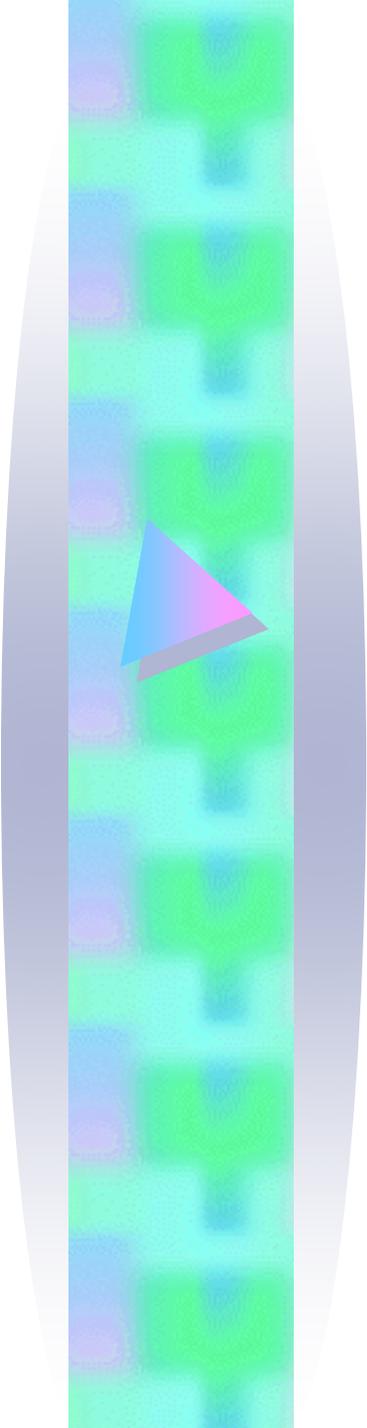


Variance génétique, variance environnementale

- L'estimation de la variance des effets environnementaux sera nommée : Variance environnementale
- L'estimation de la variance des effets conjoints maternels et paternels sera nommée : variance génétique
- Attention :
 - Le modèle sous-jacent admet l'indépendance des effets génétiques et environnementaux

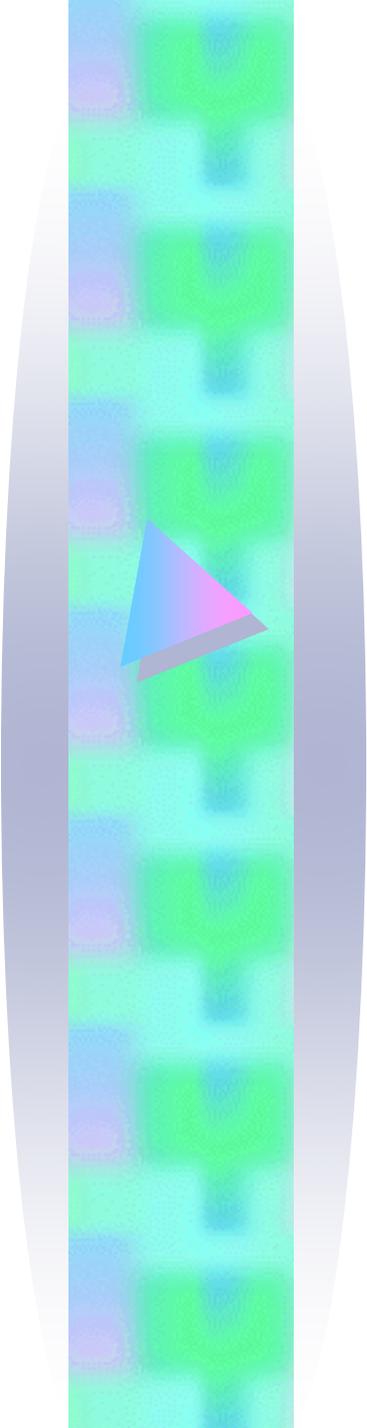
Démarche d'ensemble





2. Les effets génétiques

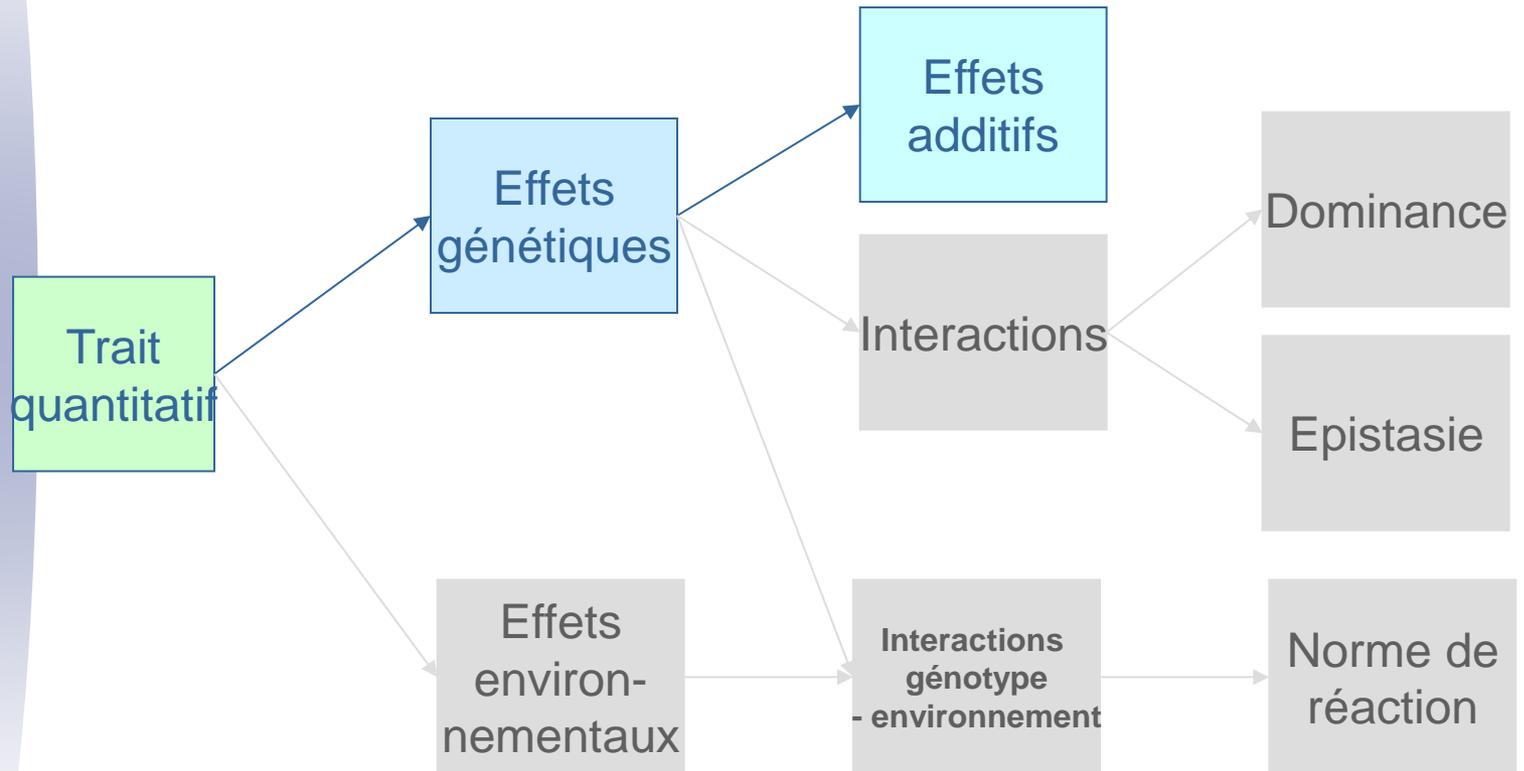
On « oublie » l'environnement
Tout est déterminé par les
gènes

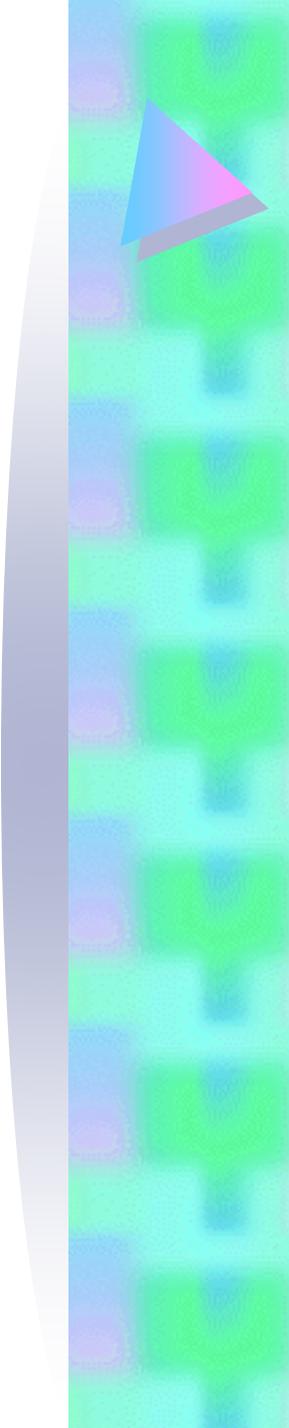


2. Les effets génétiques

On « oublie » l'environnement
Tout est déterminé par les
gènes

Les effets génétiques





Le Modèle additif

- Additivité : deux parties
 - Additivité intra locus (= codominance)

$$AA \rightarrow x_1$$

$$aa \rightarrow x_2$$

$$Aa \rightarrow \frac{x_1 + x_2}{2}$$

- Additivité inter - locus :

- $A \rightarrow \alpha_1$

- $a \rightarrow \alpha_2$

- $B \rightarrow \beta_1$

- $b \rightarrow \beta_2$

- $AB \rightarrow \alpha_1 + \beta_1$

- $Ab \rightarrow \alpha_1 + \beta_2$

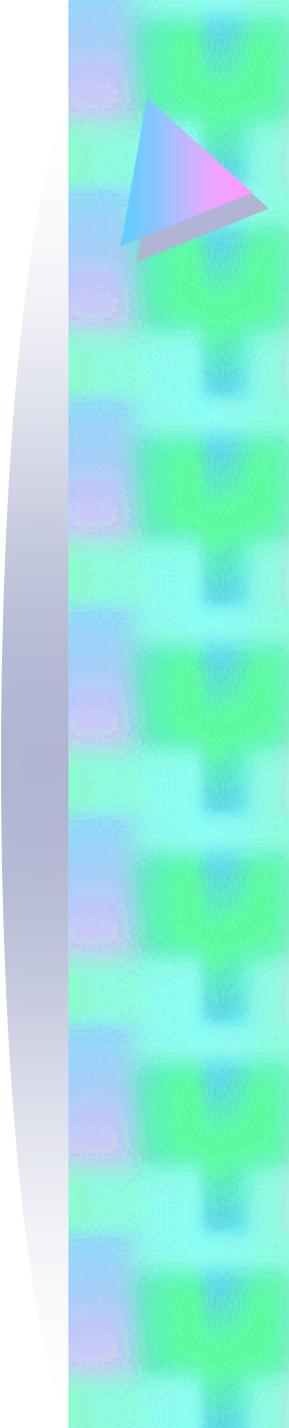
- $aB \rightarrow \alpha_2 + \beta_1$

- $ab \rightarrow \alpha_2 + \beta_2$

Les effets génétiques

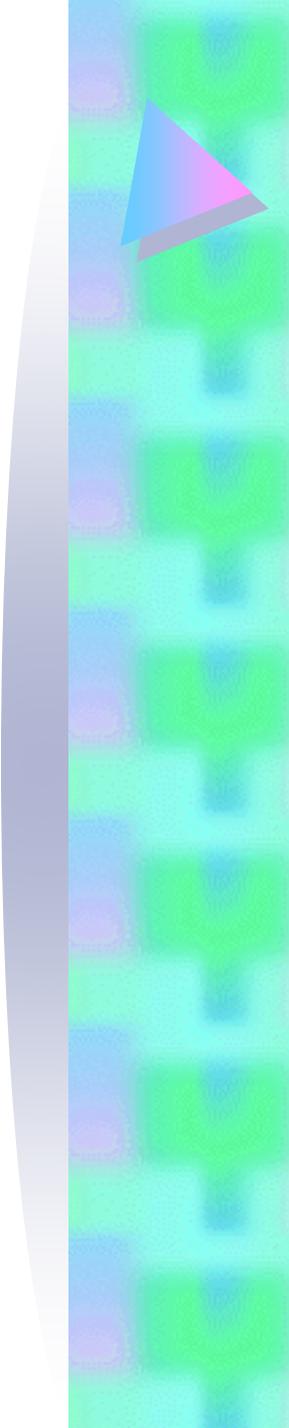
- Considérons le modèle additif intra-locus
 - Par rapport à la moyenne, l'effet de A est α , l'effet de a - α

| | | | | | |
|------|---|-----------------------|------|---|---------------------------|
| AA | Ⓜ | x_1 | AA | Ⓜ | $x_1 = m + 2a$ |
| aa | Ⓜ | x_2 | aa | Ⓜ | $x_2 = m - 2a$ |
| Aa | Ⓜ | $\frac{x_1 + x_2}{2}$ | Aa | Ⓜ | $\frac{x_1 + x_2}{2} = m$ |



Comment estimer les effets génétiques ?

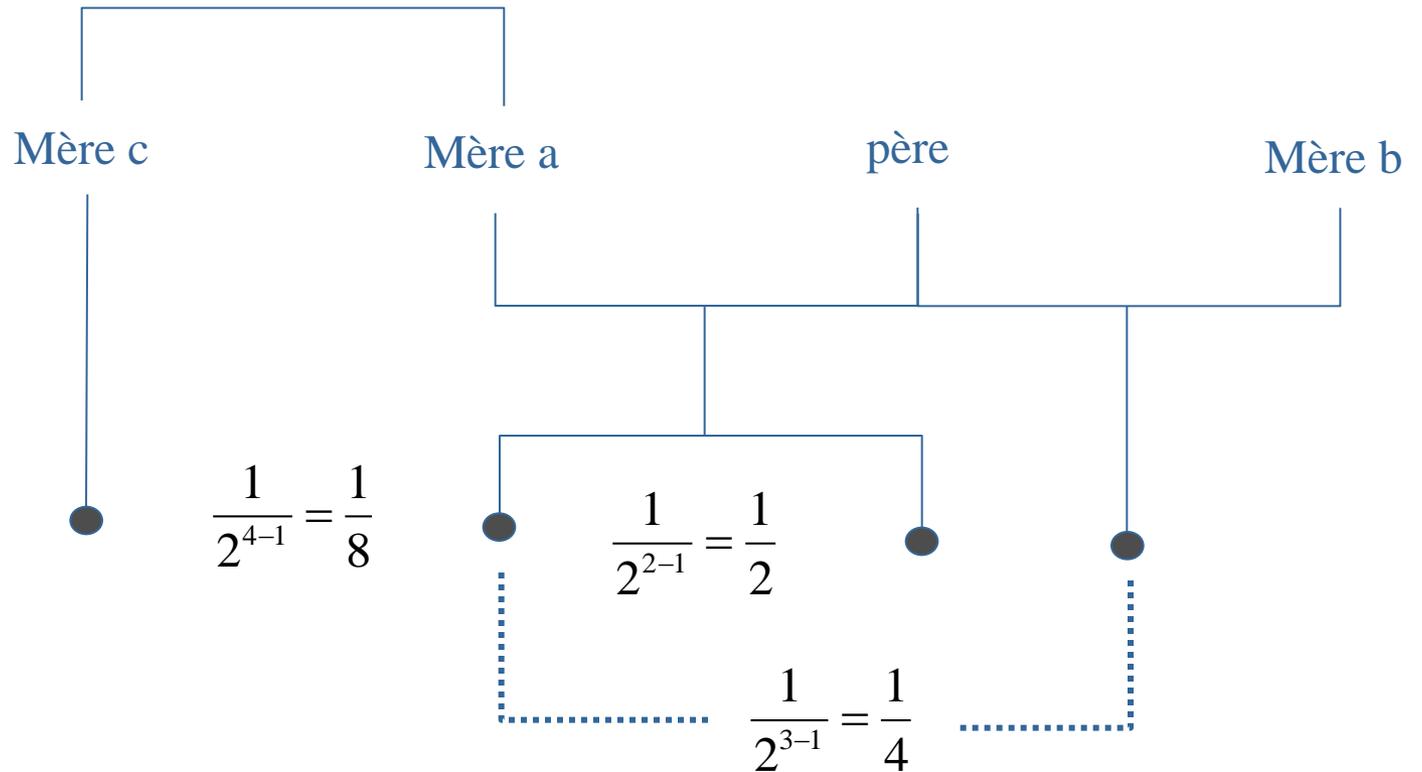
- Nous avons besoin maintenant d'estimer les effets génétiques. Comment faire ?
- Deux grandes méthodes
 - La corrélation des traits entre parents et enfants
 - L'analyse de variance entre familles
- Nous allons d'abord nous appuyer sur la ressemblance entre apparentés

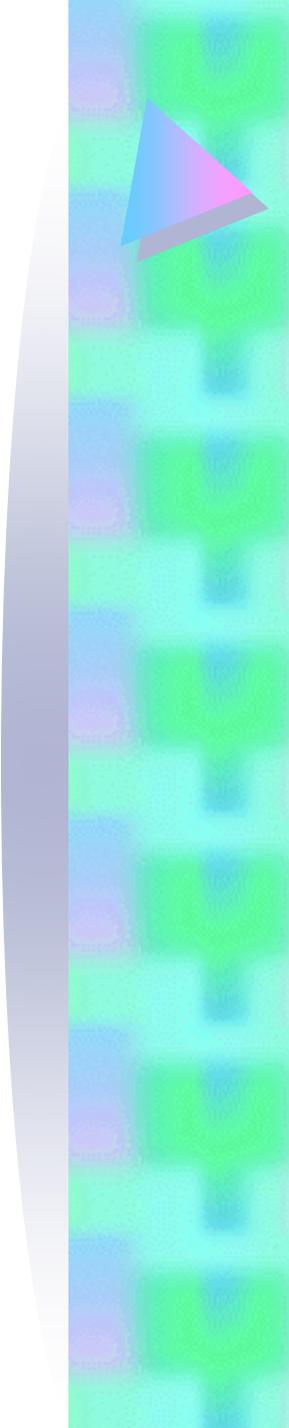


La ressemblance entre apparentés

- Sous l'hypothèse du modèle additif, quelle similitude peut-on attendre entre des apparentés
- En première approche, cela devrait avoir quelque chose à voir avec la proportion de gènes identiques
- Entre
 - Parents et enfants : $1/2$
 - Pleins frères : $1/2$
 - Demi frères : $1/4$
 - Cousins germains : $1/8$

Calcul sur une généalogie





Coefficient de corrélation parents - enfants

- Soit un trait quantitatif déterminé par un couple d'allèles A et a à effets purement additifs ($a = 0, A=1$)
 - $AA = 2$
 - $Aa = 1$
 - $aa = 0$
- La fréquence de l'allèle a est p
- On va devoir faire un peu de génétique des populations

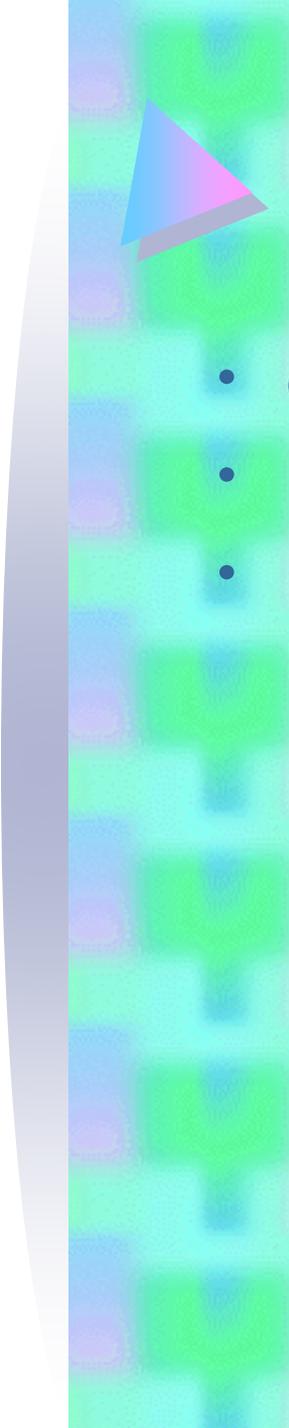
Le tableau de croisement populationnel

| | Père | | Fils | | | Phénotype |
|----------|-----------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|
| Genotype | Fréquence | Phénotype | aa | Aa | AA | moyen |
| | | Valeurs | 0 | 1 | 2 | des fils |
| aa | p^2 | 0 | p | q | - | q |
| Aa | $2pq$ | 1 | $p/2$ | $p/2+q/2$ | $q/2$ | $1/2 + q$ |
| AA | q^2 | 2 | - | p | q | $1 + q$ |

- On peut en déduire un tableau de correspondance entre la valeur génétique des pères et la valeur moyenne de leurs fils

Tableau de correspondance pères - fils

| père | fréquence | Valeur | fils | Valeur | Fréquence conditionnelle | Fréquence de la paire | Contribution à la variance des fils |
|------|-----------|--------|------|--------|--------------------------|-----------------------|-------------------------------------|
| aa | p^2 | 0 | aa | 0 | p | p^3 | 0 |
| | | | aA | 1 | q | p^2q | p^2q |
| Aa | $2pq$ | 1 | aa | 0 | $p/2$ | p^2q | 0 |
| | | | aA | 1 | $\frac{1}{2}$ | pq | pq |
| | | | AA | 2 | $q/2$ | pq^2 | $4 pq^2$ |
| AA | q^2 | 2 | Aa | 1 | p | pq^2 | pq^2 |
| | | | AA | 2 | q | q^3 | $4 q^3$ |



Rappels

- Calcul de la variance
- Deux formules équivalentes :
- 1. Moyenne des carrés des écarts à la moyenne

$$s^2 = \sum_{i=1}^m p_i (x_i - m)^2$$

Moyenne des carrés moins carré de la moyenne

$$s^2 = \sum p_i x_i^2 - m^2$$

Et maintenant, quelques calculs pénibles...

- Variance des pères $\sum p_i x_i^2 - \bar{x}_i^2 = 0 + 2pq + 4q^2 - 4q^2$
 - Soit : $2pq$
- Variance des fils :

$$\begin{aligned} & \sum p_i y_i^2 - \bar{y}_i^2 \\ &= p^2 q + pq + 4pq^2 + pq^2 + 4q^3 - 4q^2 \\ &= pq[p + q + 1] + 4q^2(p + q - 1) \end{aligned}$$

- Soit :

$$2pq$$

Et la covariance...

- Covariance pères - fils

$$\hat{\sigma}_{p_i x_i y_i} - \bar{x}_i \bar{y}_i = 0qp^2 + 2pq(1/2 + q) + q^2 2(1 + q) - 4q^2 =$$

$$\cancel{pq} + \cancel{pq} + \cancel{2q^2} + \cancel{2q^3} - 4q^2 =$$

$$2q^2(p + q) + pq + 2q^2 - 4q^2 = 4q^2 + pq - 4q^2$$

- Soit : \boxed{pq}

D'où le coefficient de corrélation...

- Coefficient de corrélation parents - enfants

- Par définition :

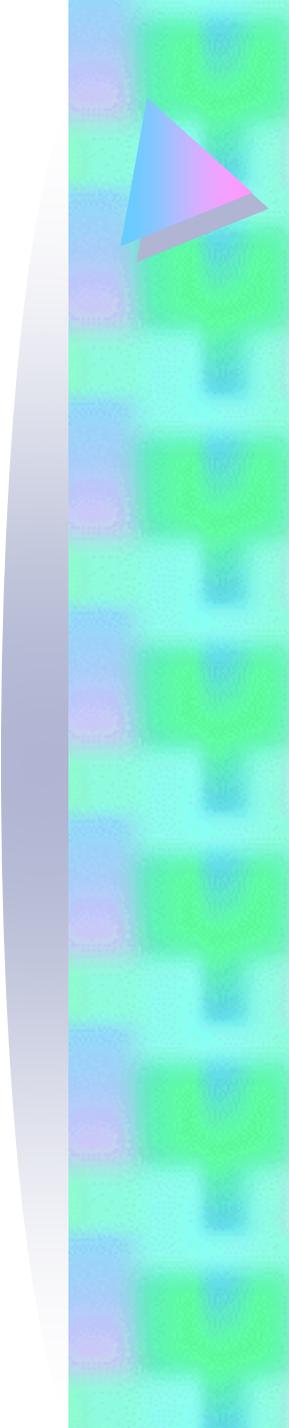
$$\rho_{xy} = \frac{\text{Cov}(x, y)}{\sqrt{\text{Var}(x)\text{Var}(y)}} = \frac{pq}{\sqrt{4p^2q^2}}$$

- Soit : 1/2
- C'est à dire justement la proportion de gènes identiques
- On peut montrer que ce résultat ne dépend pas des valeurs particulières affectées aux allèles a et A



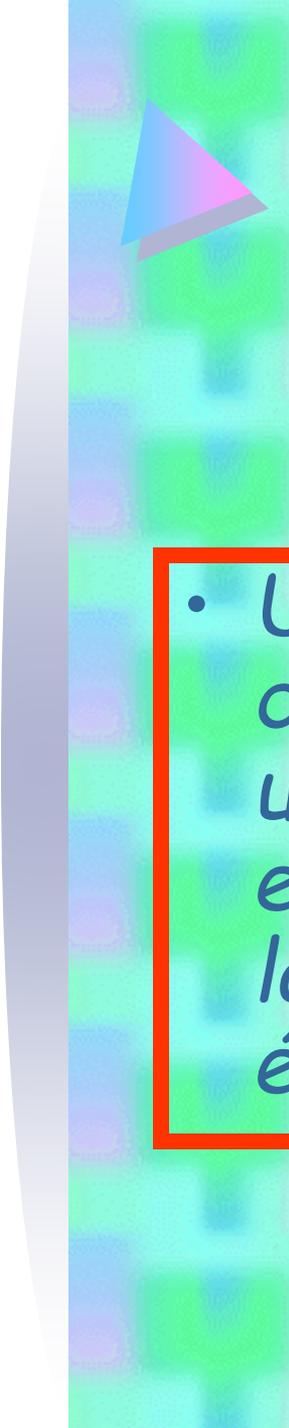
Autre résultat important :

- Le coefficient de corrélation entre apparentés est une mesure de la variance commune aux deux membres de la paire par rapport à la variance totale.
- On fera la démonstration au tableau



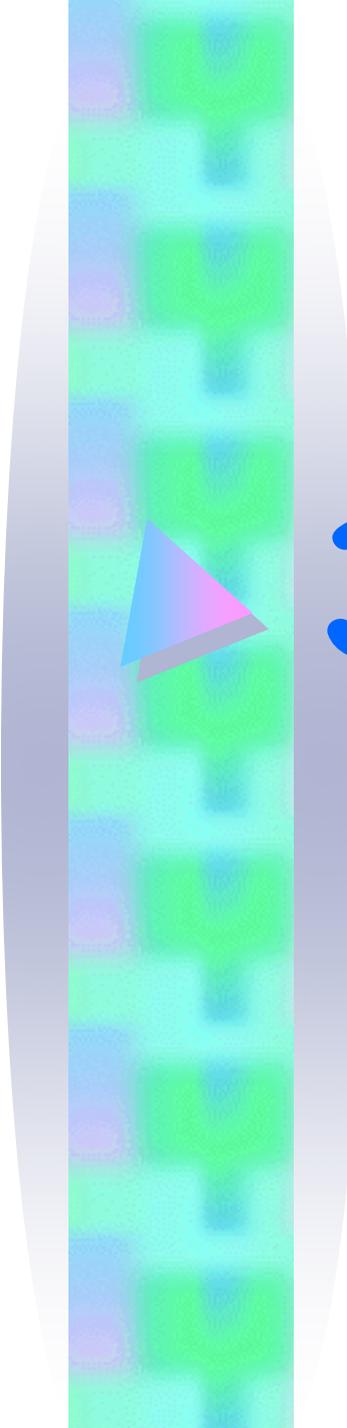
Attention aux conclusions fausses

- La constatation d'un coefficient de corrélation de $\frac{1}{2}$ entre frères et soeurs prouve-t-il que le modèle additif est correct ?
- Non car :
 - Dans beaucoup d'espèces frères et sœurs partagent le même environnement. La cause peut être environnementale
 - Les gènes peuvent avoir une action non additive et cela peut induire des corrélations entre frères et sœurs mais pas entre parents et enfants. Exemple : « surdominance »
 $AA \rightarrow 0 ; Aa \rightarrow 2 ; aa \rightarrow 0$



Règle générale

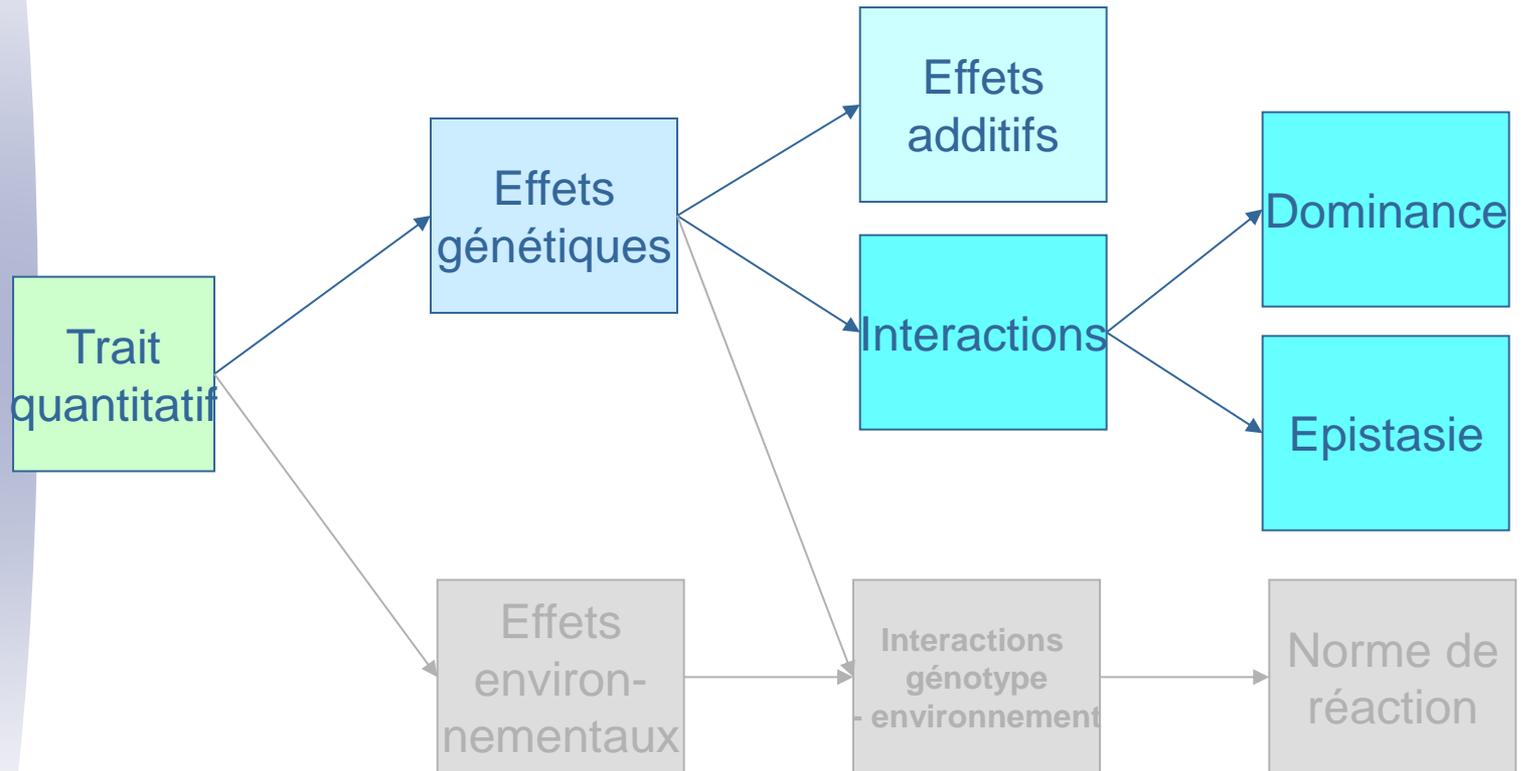
- *Une corrélation entre frères de 0.5 démontre peu de choses. Par contre une corrélation de 0.5 entre parents et enfants donne une forte indication de la validité du modèle si l'on peut éliminer les causes environnementales*



3. L'Héritabilité

Le concept le plus important de la
génétique quantitative

Interactions génétiques



b. Modèle complet (additif et interactif)

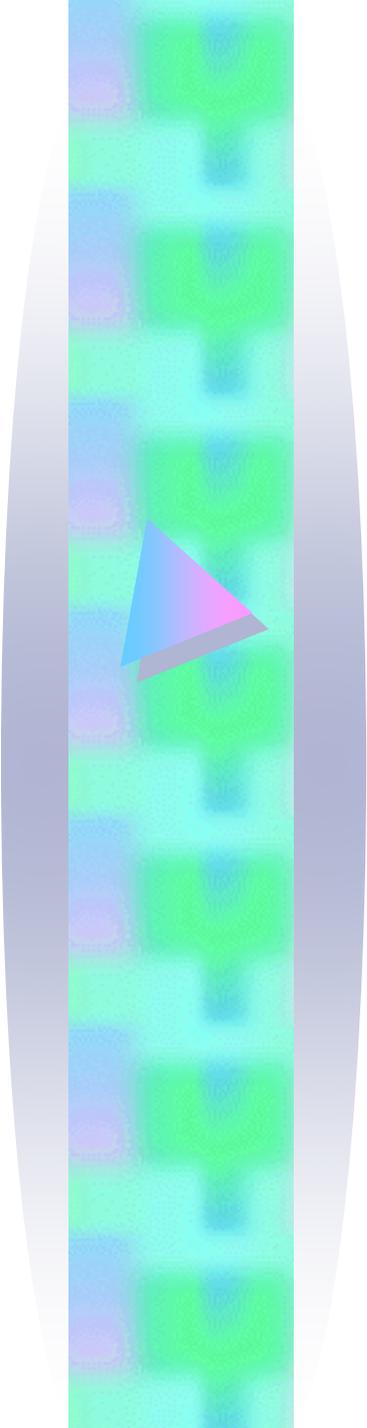
- Alternatives à l'additivité :
 - Intra - locus : dominance
 - Inter - locus : épistasie

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

variance variance variance de variance
génétique additive dominance d'épistasie

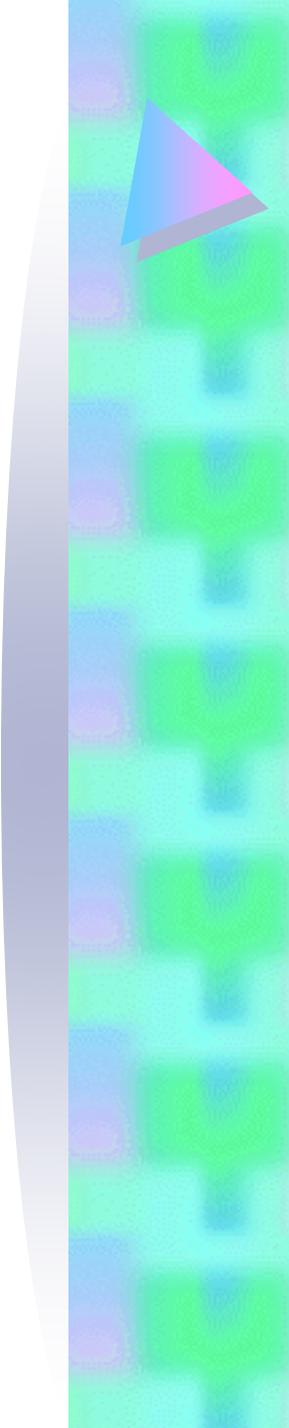
Pourquoi cette distinction ?

Parce que la **variance additive** est la part de la variance totale
Qui **répond à la sélection**



Effets de la sélection dirigée

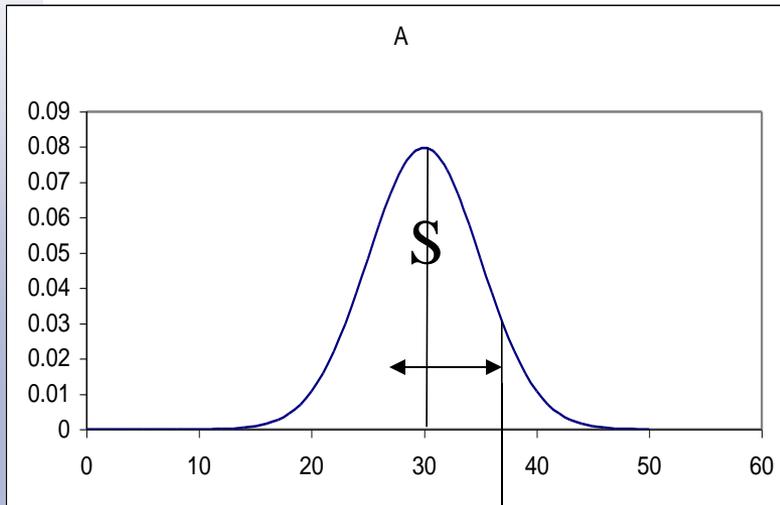
S,R,I, Héritabilité



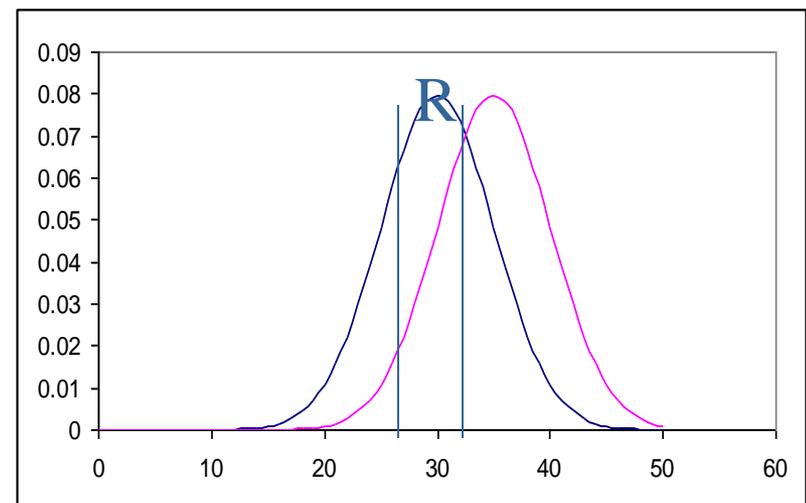
Effets de la sélection dirigée

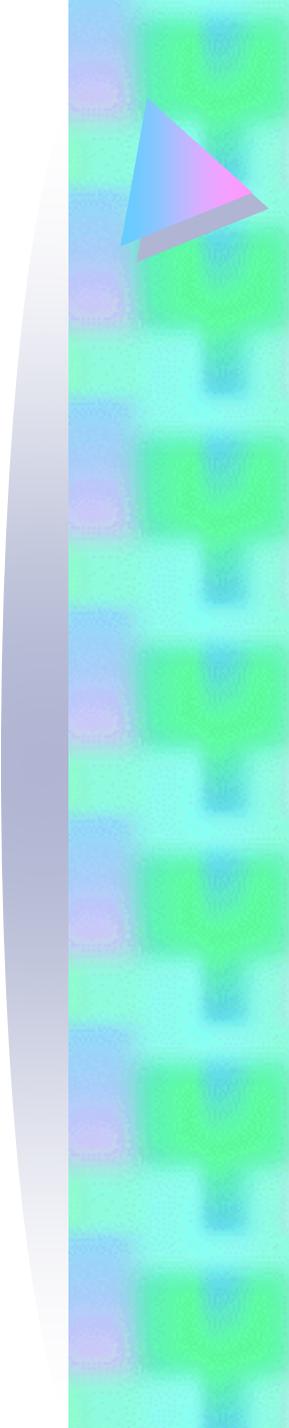
- Trois concepts clés : S, R, I
 - S : Différentiel de sélection
 - Moyenne des parents sélectionnés - moyenne de la population
 - R : Réponse à la sélection
 - Moyenne des descendants - moyenne de la population de la génération précédente
 - I : Intensité de la sélection
 - Différentiel de sélection/ écart type phénotypique de la population des parents

a. Illustration graphique



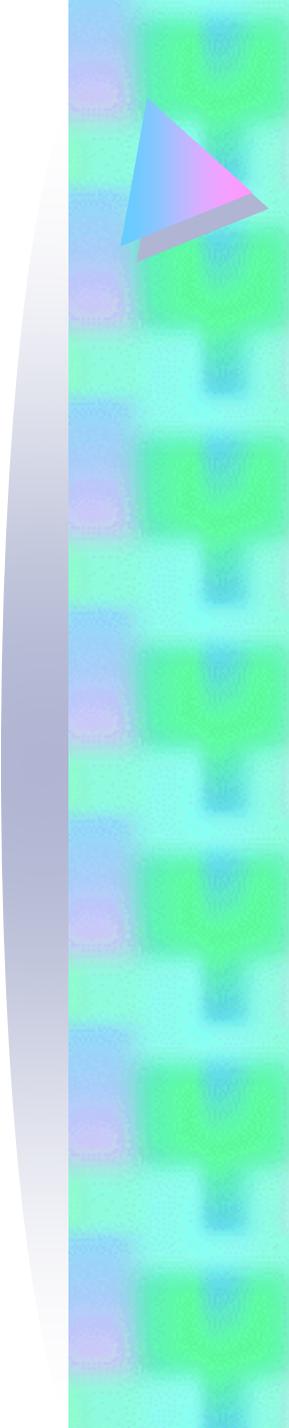
Mais si le modèle est additif,
On devrait avoir $R = S$





Résumé des prédictions du modèle

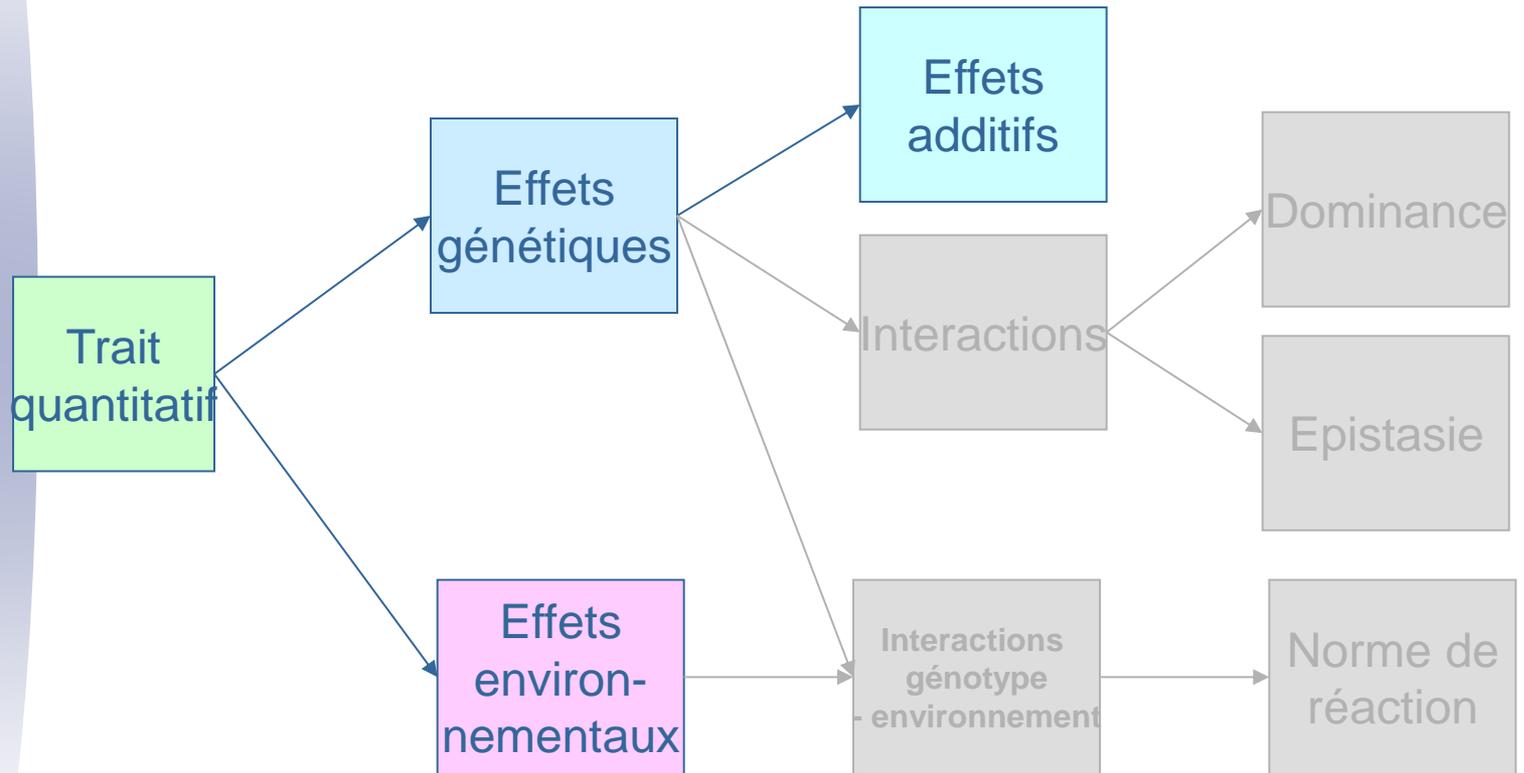
- 1. Les distributions phénotypiques sont normales
- 2. Le coefficient de corrélation phénotypique entre apparenté est égal à la proportion de gènes identiques par descendance
- 3. La consanguinité produira une population génotypiquement et phénotypiquement homogène
- 4. La réponse à la sélection R devrait être égale au différentiel de sélection S
 - Il y a déjà des faits qui ne cadrent pas avec le modèle → Recherche d'un modèle plus réaliste. Notamment $R < S$

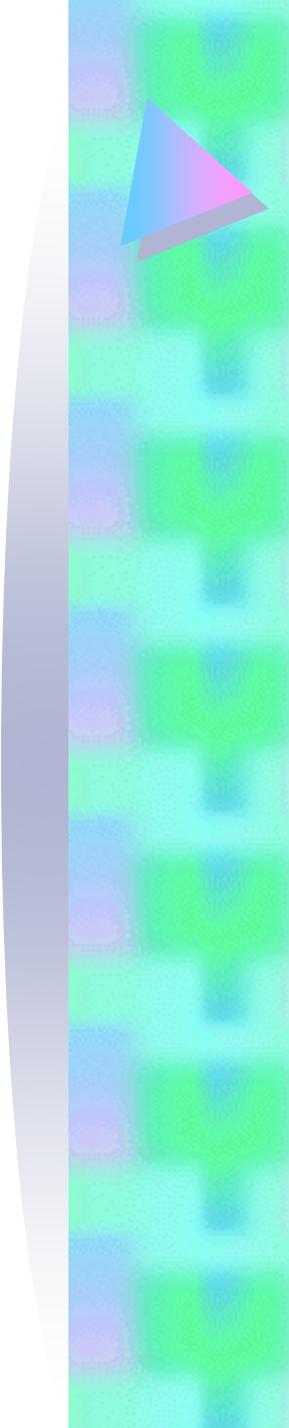


Relation entre R et S (2)

- On prend en compte l'environnement :
 - $Y = \mu + G + E$
 - $V = V_G + V_E$
- Explique que les lignées consanguines restent variables : V_G disparaît mais V_E demeure
 - Mais n'explique pas que parfois la variance des lignées consanguines peut être supérieure à celles de lignées hétérogames (il faudra prendre en compte la non additivité)

Réponse à la sélection dirigée



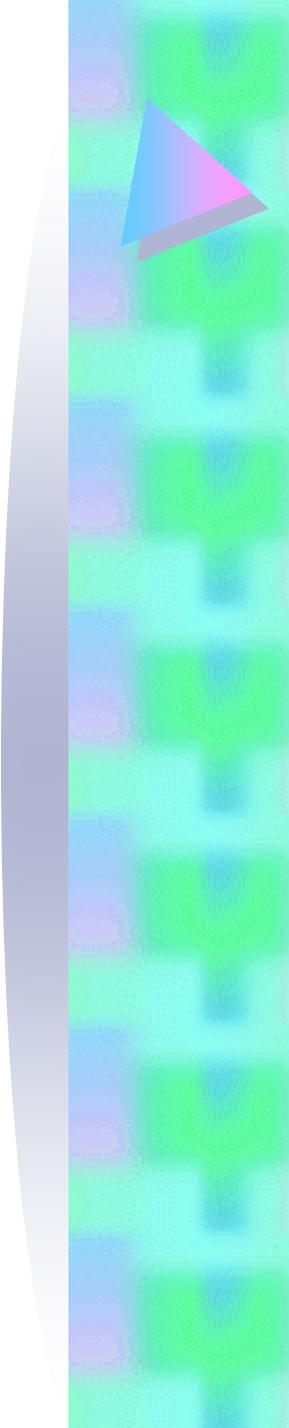


Relation entre R et S (2)

- La relation est :

$$R = h^2 S$$

- h^2 est l'*héritabilité* comprise entre 0 et 1
- H^2 est un rapport de variances



H2 rapport de variance: Démonstration

- Soit y la valeur du trait considéré
- Opérons le centrage suivant :

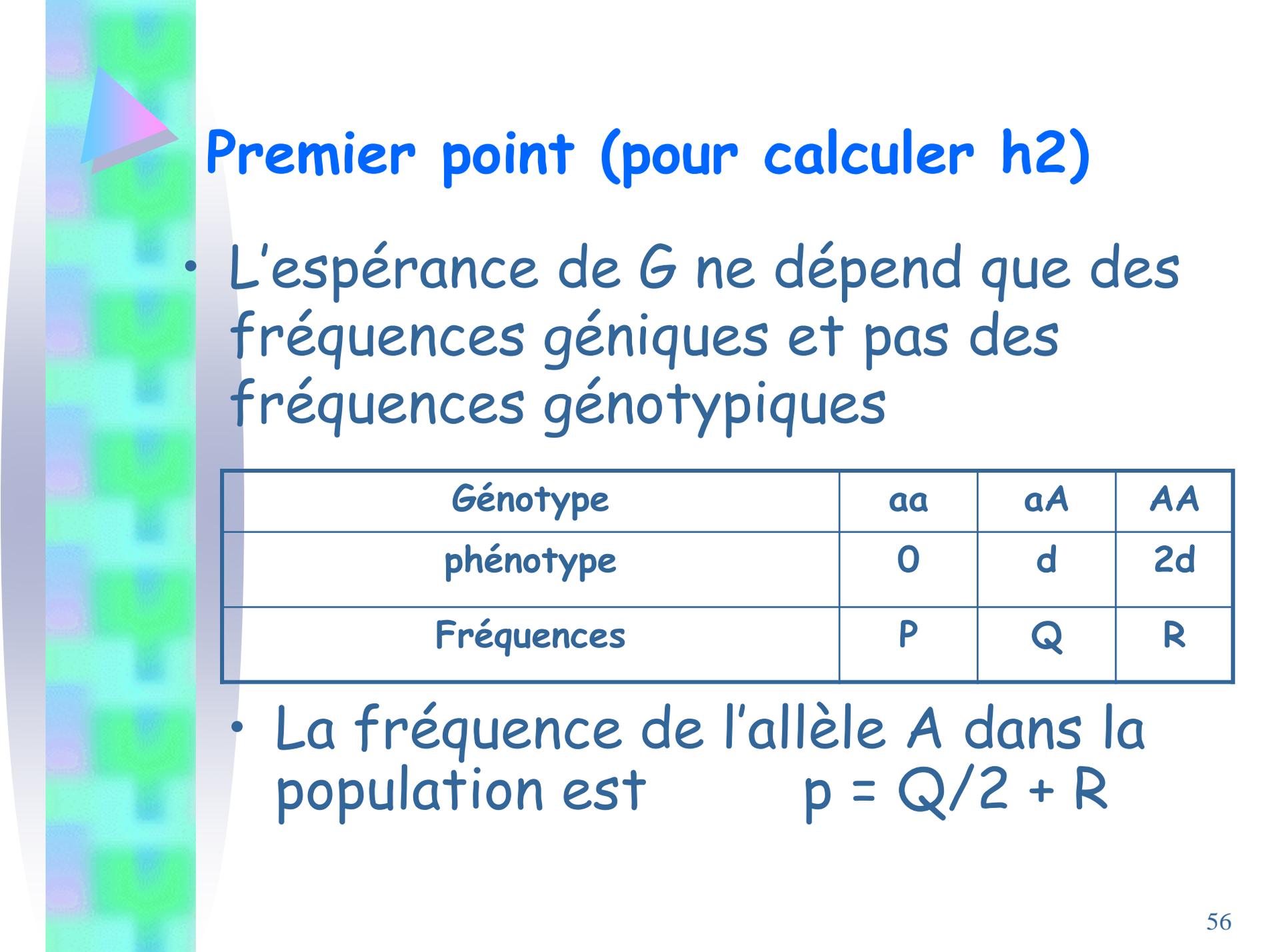
$$Y = y - \mu$$

- Nous raisonnons désormais sur Y variable centrée (de moyenne nulle)

Démonstration

$$\begin{array}{rcccl} Y & = & G & + & E \\ \text{écart de l'individu} & & & & \\ \text{à la moyenne de la} & = & \text{contribution} & + & \text{contribution} \\ \text{population} & & \text{génétique} & & \text{environnementale} \end{array}$$

- Sélection : on sélectionne un ensemble de parents de moyenne \bar{Y}_P et on obtient une génération fille de moyenne \bar{Y}_O . Il est clair que $\bar{Y}_P = S$ et $\bar{Y}_O = R$

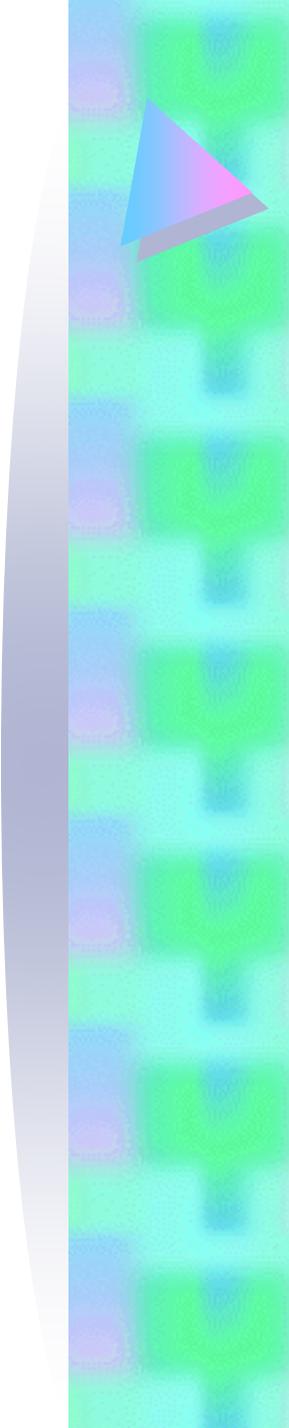


Premier point (pour calculer h^2)

- L'espérance de G ne dépend que des fréquences géniques et pas des fréquences génotypiques

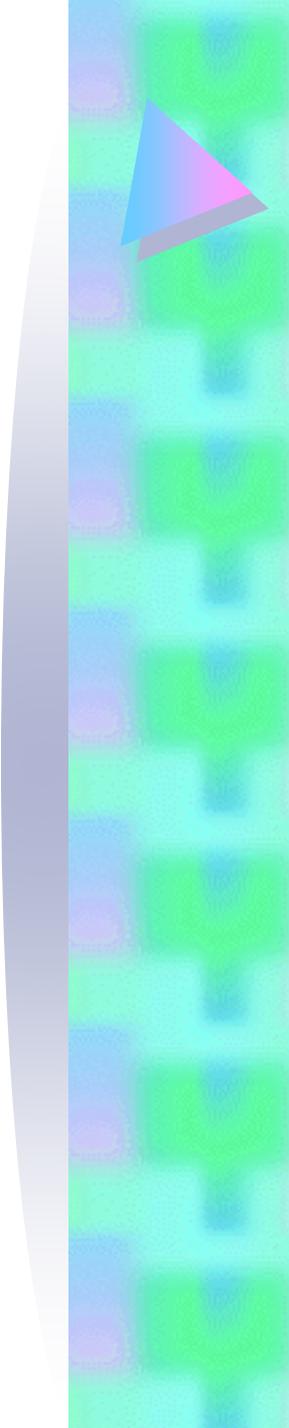
| | | | |
|------------|----|----|----|
| Génotype | aa | aA | AA |
| phénotype | 0 | d | 2d |
| Fréquences | P | Q | R |

- La fréquence de l'allèle A dans la population est $p = Q/2 + R$



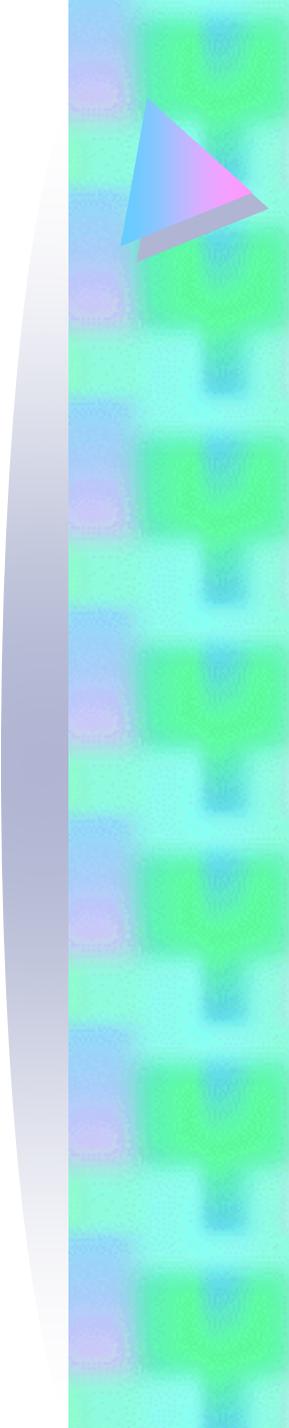
Démonstration

- La contribution du locus à la valeur génétique G est :
- $0.P + d.Q + 2d.R = d(Q+2R) = 2dp$
- Valeur qui dépend uniquement de p
- Si les loci se combinent additivement (en l'absence d'épistasie) G dépend seulement des fréquences géniques
CQFD



Second point

- Si un ensemble d'individus s'accouplent entre eux pour produire des descendants, la valeur moyenne de G dans la descendance est la même que chez les parents
- C'est un corollaire du point précédent : chez les enfants, les fréquences géniques sont les mêmes que chez les parents



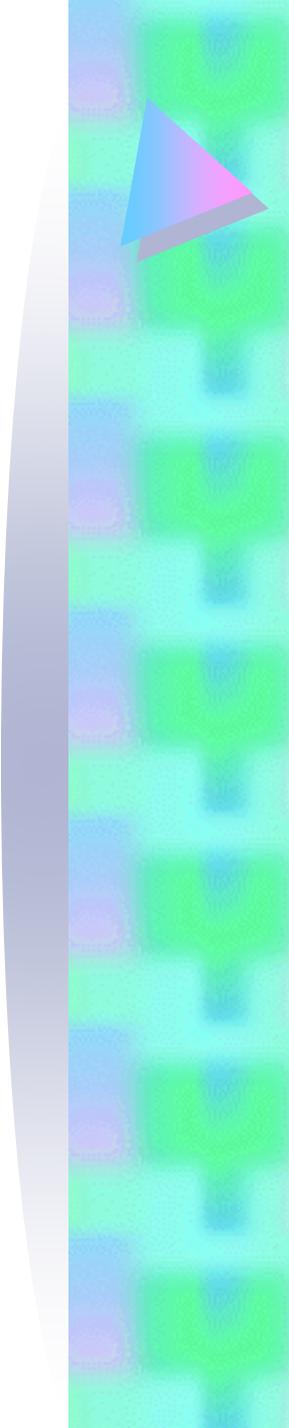
Traitement du problème

- Quel est le phénotype moyen après une génération de sélection ?

$$\bar{Y}_P = \bar{G} + \bar{E}$$

$$\bar{Y}_O = \bar{G}$$

- (moyenne nulle dans l'environnement initial)
- On en déduit : $\bar{G} = h^2 \bar{Y}_P$
- h^2 est donc le coefficient de régression de \bar{G} sur \bar{Y}_P

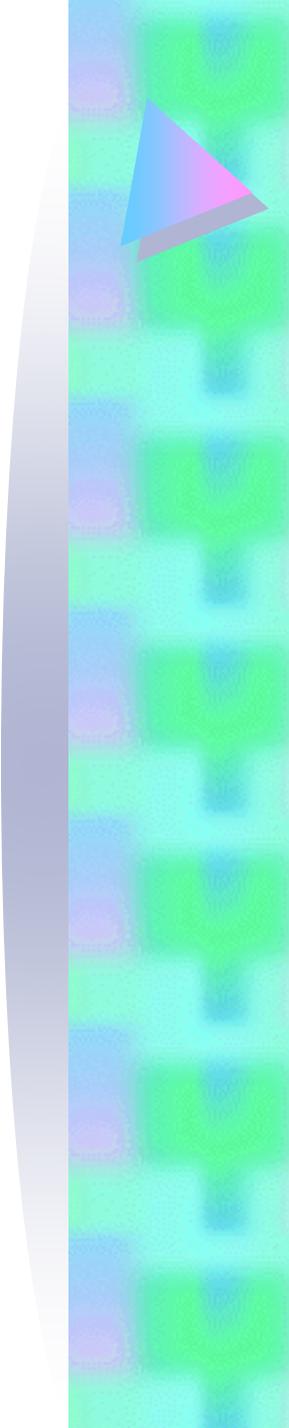


h^2 : un rapport de variances

- Par définition du coefficient de régression :

$$\begin{aligned} h^2 &= \frac{\text{Cov}(G, Y_p)}{\text{Var}(Y_p)} = \frac{\hat{a} \text{ } G Y_p}{V_Y} \\ &= \frac{\hat{a} \text{ } G (G + E)}{V_Y} = \frac{\hat{a} \text{ } G^2}{V_Y} = \frac{V_G}{V_Y} \end{aligned}$$

- D'où : $R = h^2 S$ et $h^2 = V_G / V_Y$
- h^2 est un rapport de variances. C'est la part de la variance génétique additive sur la variance totale
- C'est aussi la fraction du différentiel de sélection qui est transmis à la descendance



Sens large, sens restreint

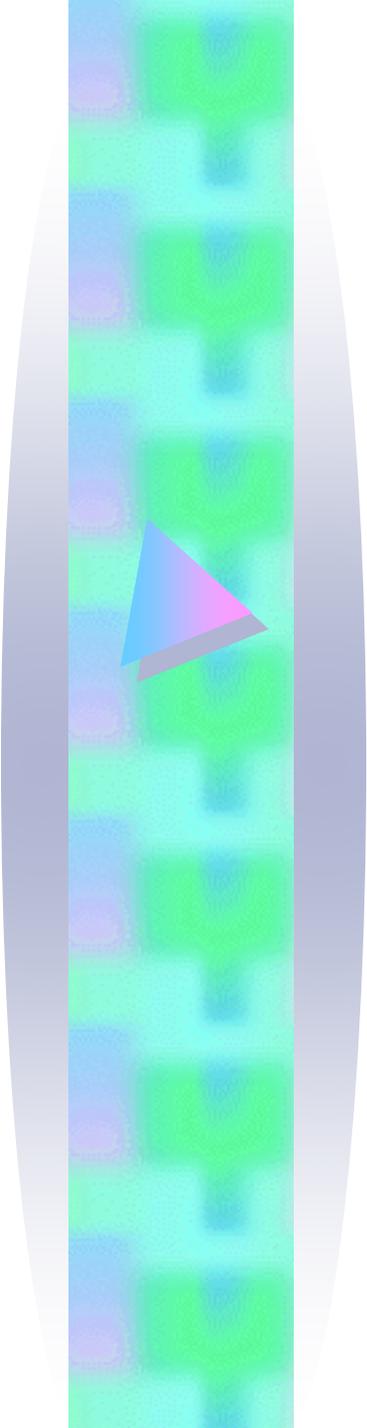
- Nous venons de définir l'héritabilité au sens LARGE.
- Mais l'hypothèse additive est essentielle
- Si le modèle n'est pas additif (dominance, épistasie), il peut y avoir variance génétique mais non corrélation entre parents et enfants et par conséquent pas de réponse à la sélection
- On va donc définir l'héritabilité au sens

RESTREINT :

$$h^2 = \frac{V_{GA}}{V}$$

Estimation de l'héritabilité

- 1. Par sélection sur une seule génération : c'est l'héritabilité REALISEE $\hat{h}^2 = R/S$
- 2. Par étude de la corrélation entre apparentés. Exemple : parents - enfants
$$\rho = \frac{V_{GA}}{2V} = \frac{h^2}{2} \Rightarrow$$
$$h^2 = 2\rho$$
- 3. Par analyse de variance sur des lignées isoparentales

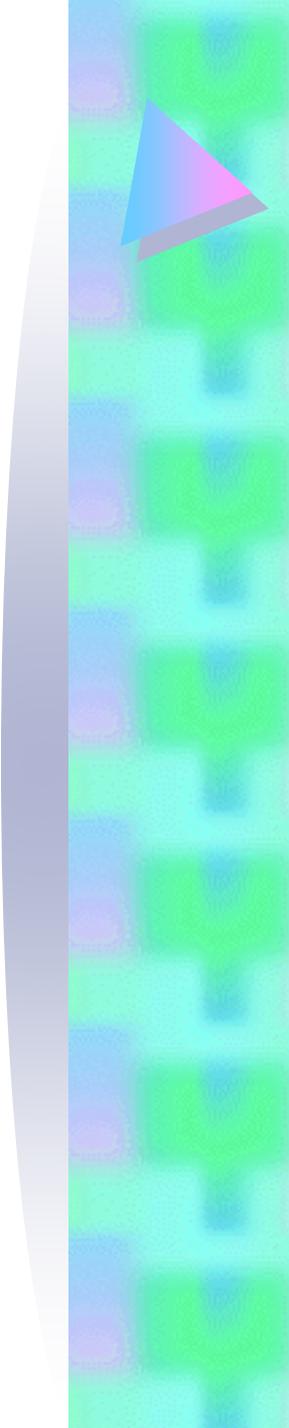
A vertical decorative bar on the left side of the slide. It features a heatmap pattern with various colors including green, cyan, blue, and purple. A 3D arrow with a blue and purple gradient points to the right, overlapping the heatmap.

Rôle des interactions génétiques

Des composantes ne contribuent pas à la sélection

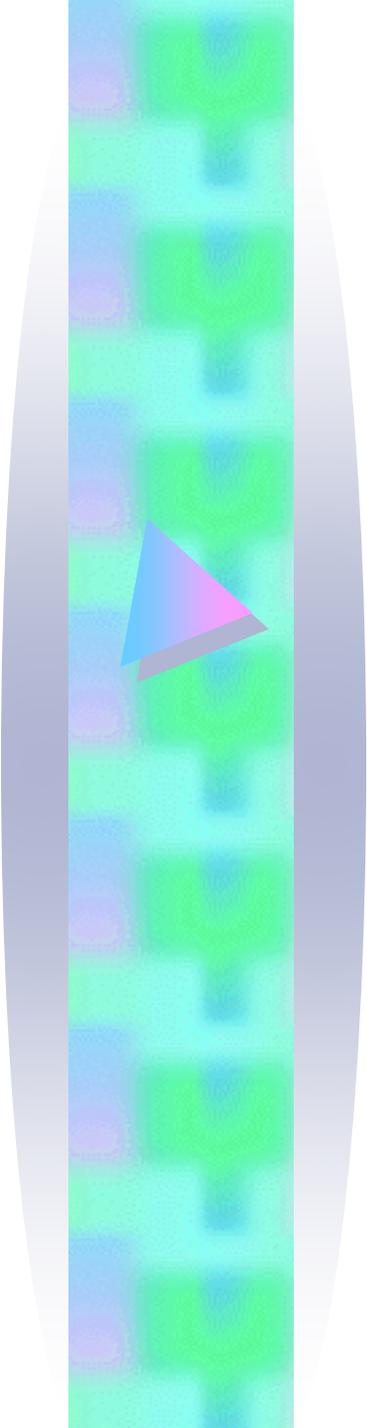
- 2. Interactions de dominance
 - Les pères (et mères) ont une probabilité identique de donner naissance à un descendant de valeur 0 ou 2 donc pas de corrélation parents - enfants
 - MAIS dans certaines familles la corrélation est absolue !

| parents | | fréquences x 16 | phénotypes | | Descendance combinée de chaque type de père | |
|---------|----------|-----------------|------------|-----|---|---|
| mâles | femelles | | AA ou aa | Aa | | |
| | | | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | AA | 1 | 1 | 0 | | |
| AA | Aa | 2 | 1/2 | 1/2 | 2 | 2 |
| | aa | 1 | 0 | 1 | | |
| | AA | 2 | 1/2 | 1/2 | | |
| Aa | Aa | 4 | 1/2 | 1/2 | 4 | 4 |
| | aa | 2 | 1/2 | 1/2 | | |
| | AA | 1 | 0 | 1 | | |
| aa | Aa | 2 | 1/2 | 1/2 | 2 | 2 |
| | aa | 1 | 1 | 0 | | |



Interactions épistatiques

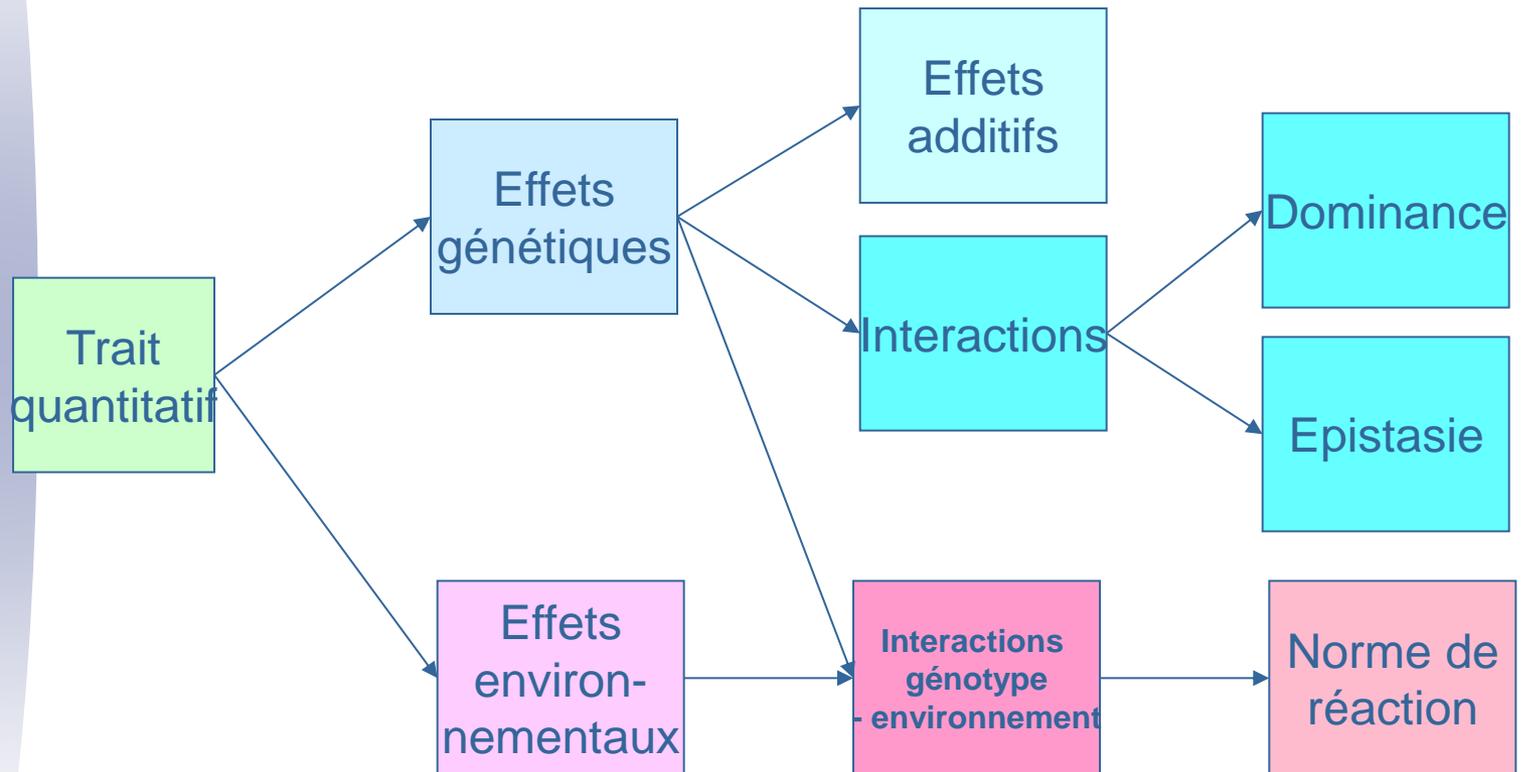
- Exemple extrême :
 - Les parentaux
 - AB
 - Absont sélectionnés (conservés)
 - Les recombinés
 - Ab
 - aBsont contre sélectionnés (éliminés)
- Au delà de la première génération il n'y a plus de progrès alors qu'il reste de la variance génétique (les fréquences restent stables à 50% de AB et 50% de ab)



Interactions génome- environnement

épigenèse

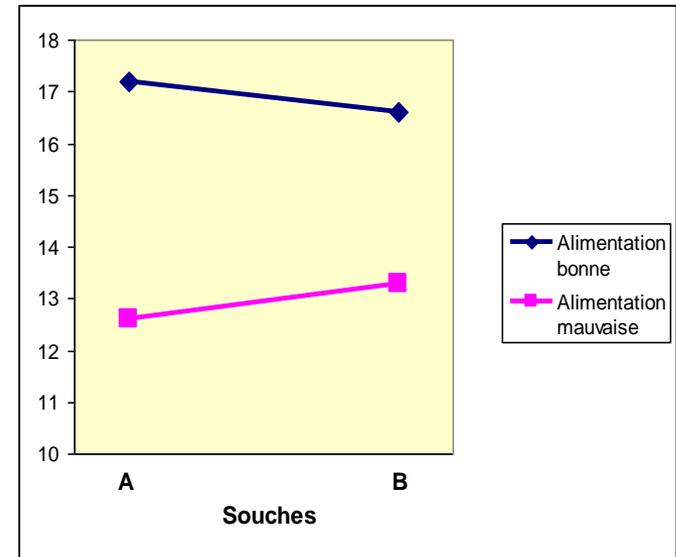
Démarche d'ensemble

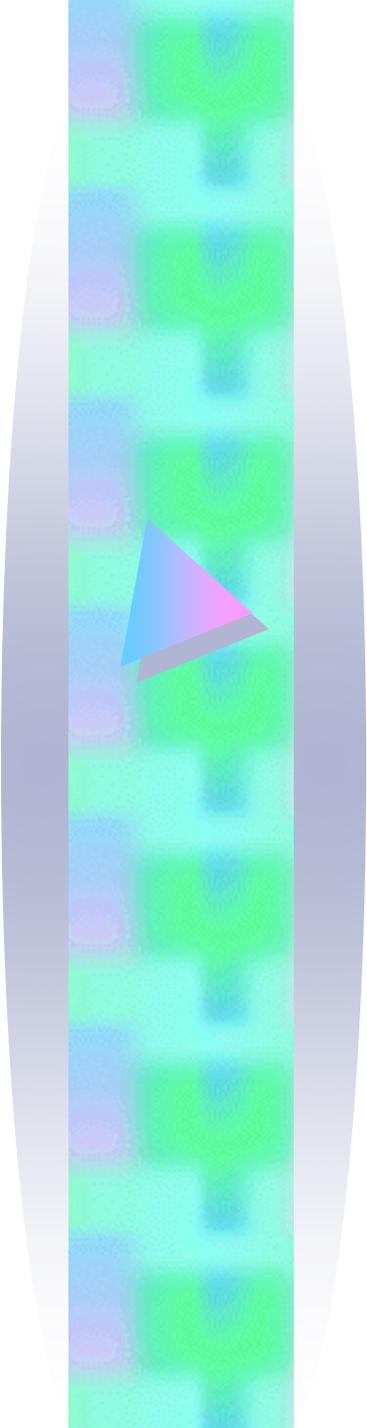


Interactions génome - environnement (épigenèse)

- Falconer (1982) croissance (en grammes) de deux souches de souris entre 3 et 6 mois. Selon l'environnement on sélectionne A ou B

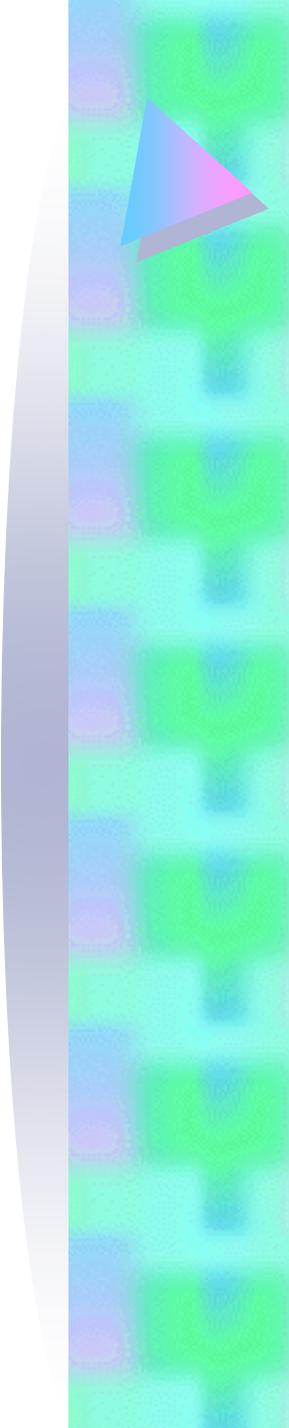
| | <i>Alimentation</i> | |
|----------|---------------------|-----------------|
| | <i>bonne</i> | <i>mauvaise</i> |
| souche A | 17.2 | 12.6 |
| souche B | 16.6 | 13.3 |





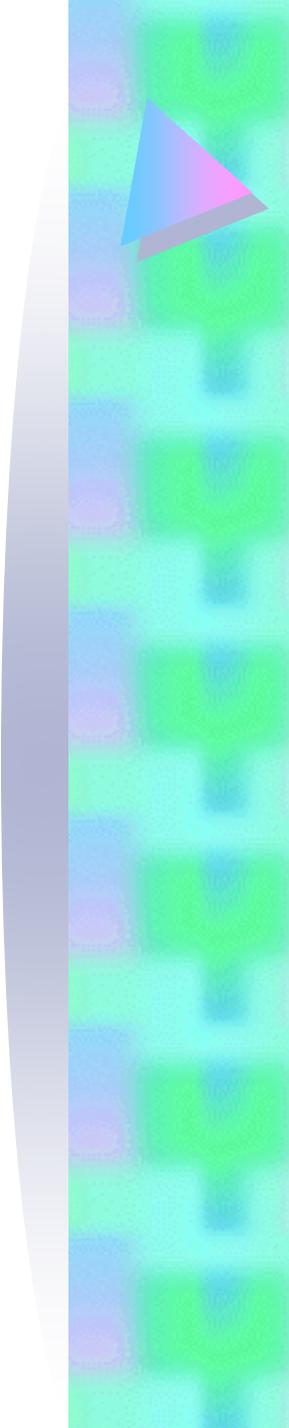
4. Evolution de la Fitness

Autrement dit : sélection naturelle



La fitness : un trait quantitatif

- On s'intéresse à un trait particulier : la **fitness** ou **valeur adaptative** (« aptitude »)
- C'est l'espérance (donc quantité) du **nombre de descendants viables et reproducteurs**
- C'est le trait qui oriente la **sélection naturelle**



Fitness et sélection naturelle

- Considérons une population avant sélection :

| | | | | |
|-------------------|-----------|-----------|------------|-----------|
| <i>génotypes</i> | <i>G1</i> | <i>G2</i> | <i>...</i> | <i>Gi</i> |
| <i>fréquences</i> | <i>p1</i> | <i>p2</i> | <i>...</i> | <i>pi</i> |
| <i>fitness</i> | <i>w1</i> | <i>w2</i> | <i>...</i> | <i>wi</i> |

Calcul du différentiel de sélection naturelle (2)

- Fitness moyenne : $\bar{w} = \sum p_i w_i$
- Après sélection la fréquence du génotype i est : $p_i' = \frac{p_i w_i}{\sum p_i w_i} = \frac{p_i w_i}{\bar{w}}$
- La fitness moyenne des parents sélectionnés est donc :

$$\bar{w}' = \sum p_i' w_i = \sum \frac{p_i w_i}{\bar{w}} w_i = \sum \frac{p_i w_i^2}{\bar{w}}$$

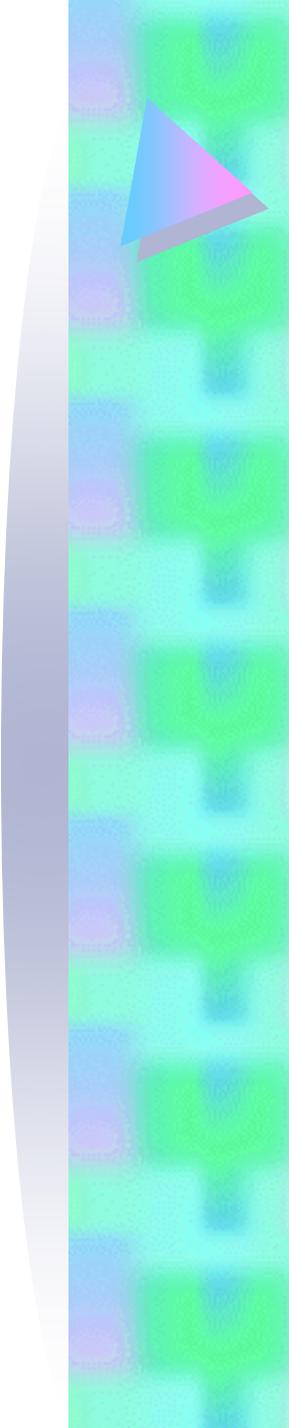
Calcul du différentiel de sélection naturelle (2)

- Et le différentiel de sélection :

$$\begin{aligned}
 S &= \bar{w}' - \bar{w} = \dot{\bar{a}} \frac{p_i w_i^2}{\bar{w}} - \dot{\bar{a}} p_i w_i \\
 &= \frac{1}{\bar{w}} \dot{\bar{a}} p_i w_i^2 - \bar{w}^2 \dot{\bar{a}}
 \end{aligned}$$

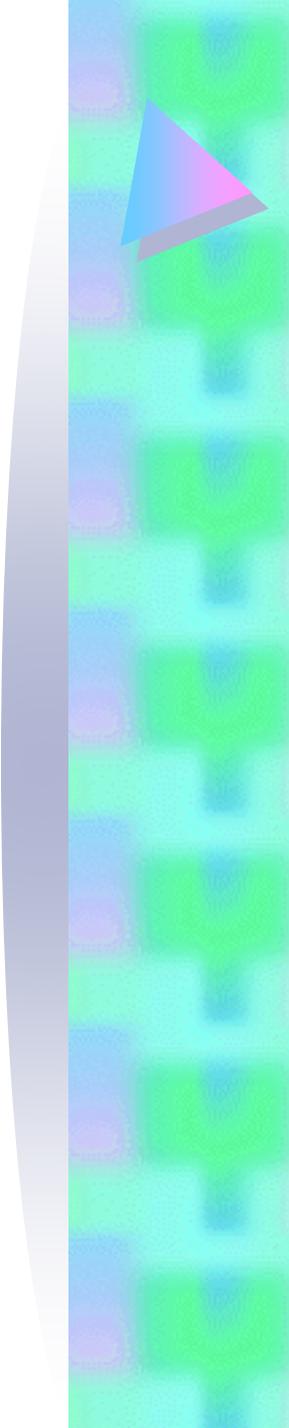
- Sans perte de généralité on peut poser $\bar{w} = 1$ (on mesure toutes les fitness avec comme unité la fitness moyenne)
- Alors :

$$S = Var(w) = V_w$$



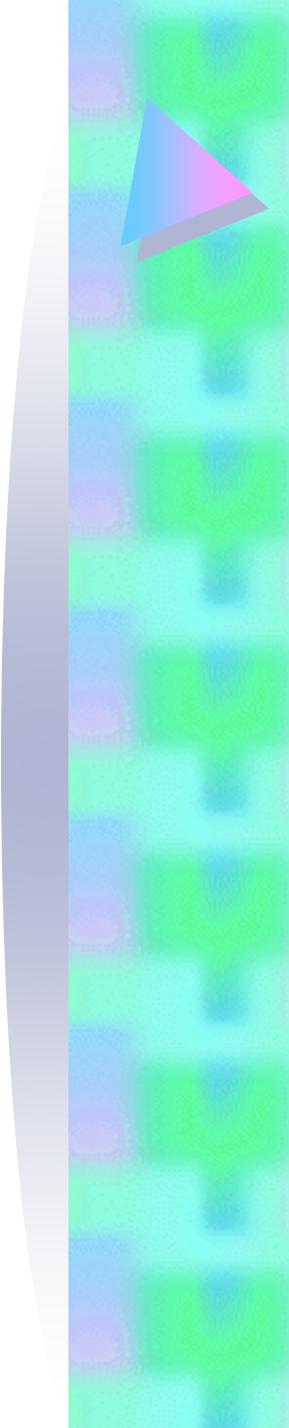
Réponse à la sélection naturelle et hérédité :

- $S = V_w$
 - $h^2 = V_A / V_w$
 - $R = h^2 S$
 - $R = \Delta W = V_A$
-
- C'est le **théorème fondamental de la sélection naturelle (Fisher 1930)**



Théorème fondamental de la sélection naturelle

- *Le taux d'accroissement de la fitness à tout instant et pour toute population est égal à sa variance génétique à cet instant (Fisher 1930)*
- ◆ *La variance additive de la fitness – qui résulte elle même de la variance additive des traits de vie est le carburant de la sélection naturelle !*



Conclusion :

- *Le théorème fondamental de la sélection naturelle de Fisher constitue le lien entre la génétique quantitative et la théorie de l'évolution des traits d'histoire de vie*
- *A noter cependant que son application à plusieurs traits est difficile (corrélations génétiques, trade-offs)*