

Valorisation des ressources génétiques chez le ray-grass anglais

G. Charmet¹, F. Balfourier¹, C. Ravel¹,
D. Leconte², B. Debote¹, J.C. Vezine¹,
C. Astier¹, G. Leau²

L'amélioration génétique des graminées est relativement récente. Les formes "cultivées" ne sont pas encore très différenciées des formes "sauvages" et, réciproquement, ces dernières constituent un réservoir de variabilité génétique de toute première importance. Après la collecte française et l'évaluation réalisées dans un premier temps, la phase de sélection laisse entrevoir des progrès génétiques sensibles.

RÉSUMÉ

A partir de populations sources créées par polycross dans des classes de populations naturelles préalablement évaluées par des caractères agronomiques, on cherche à améliorer simultanément un ensemble de caractères portant sur la productivité et la tolérance aux stress, ainsi que la stabilité ou adaptation générale. Pour cela, un schéma de sélection récurrente multilocale est mis en place. La sélection est faite par étapes, d'abord sur les caractères mesurés en parcelles denses, puis sur les observations de plantes isolées, à l'aide des outils les plus modernes de la génétique quantitative. Les calculs théoriques laissent espérer une réponse à la sélection variant de 5% à 60% selon les caractères. La valeur potentielle du matériel génétique et la pertinence des méthodes proposées doivent toutefois être confirmées par une expérience réelle de sélection.

MOTS CLÉS

France, ray-grass anglais, sélection variétale.

KEY-WORDS

Cultivar breeding, France, perennial ryegrass.

AUTEURS

1 : INRA, Station d'amélioration des plantes, F-63039 Clermont-Ferrand cedex.

2 : INRA, Domaine expérimental fourrager, F-61310 Le Pin-au-Haras.

Le but ultime du sélectionneur est de créer des variétés "améliorées", c'est à dire présentant des avantages significatifs, pour tel ou tel caractère intéressant l'utilisateur, par rapport au matériel existant. Dans le cas du ray-grass, ce sera donc par rapport au matériel sauvage, aux populations naturelles, ou encore par rapport aux variétés commerciales actuelles. La valeur des populations naturelles en tant que ressources génétiques tient donc certes à leur richesse en allèles ou combinaisons d'allèles originaux, mais aussi à leur aptitude à répondre favorablement aux méthodes d'amélioration génétique, en particulier pour les caractères à déterminisme complexe. C'est la génétique quantitative qui fournit les outils pour choisir les familles ou individus à intercroiser et qui permet de prédire le progrès théorique attendu.

Paramètres génétiques et réponse à la sélection

■ Déroulement de la sélection

A partir des populations naturelles françaises décrites dans l'article précédent, plusieurs populations d'amélioration (*breeding populations*) ont été créées par polycross : il s'agit d'un intercroisement le plus

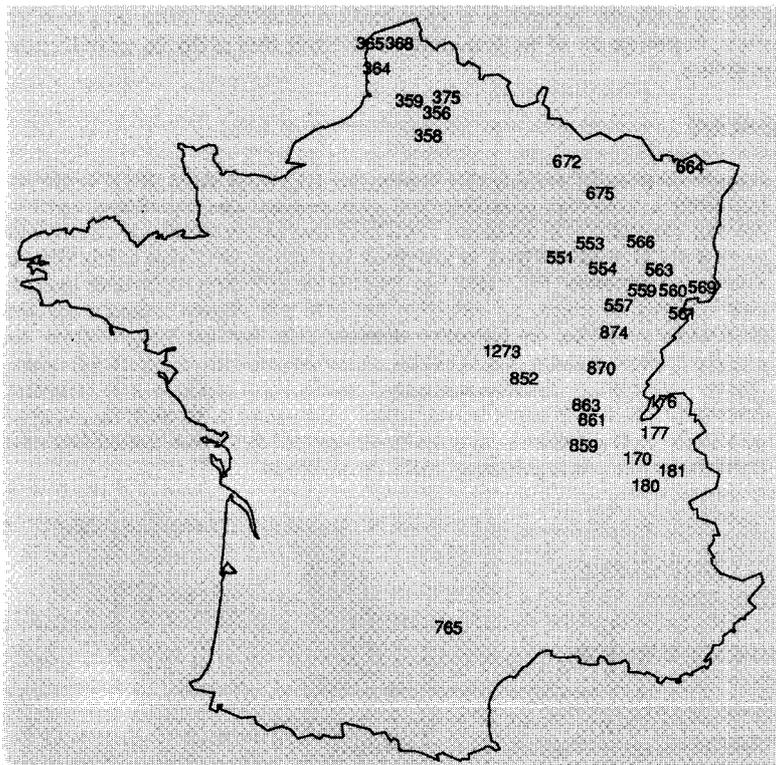


FIGURE 1 : Carte des sites d'origine des populations de la "population d'amélioration" C90.

FIGURE 1 : Map of the sites of origin of populations constituting the C90 "improved population".

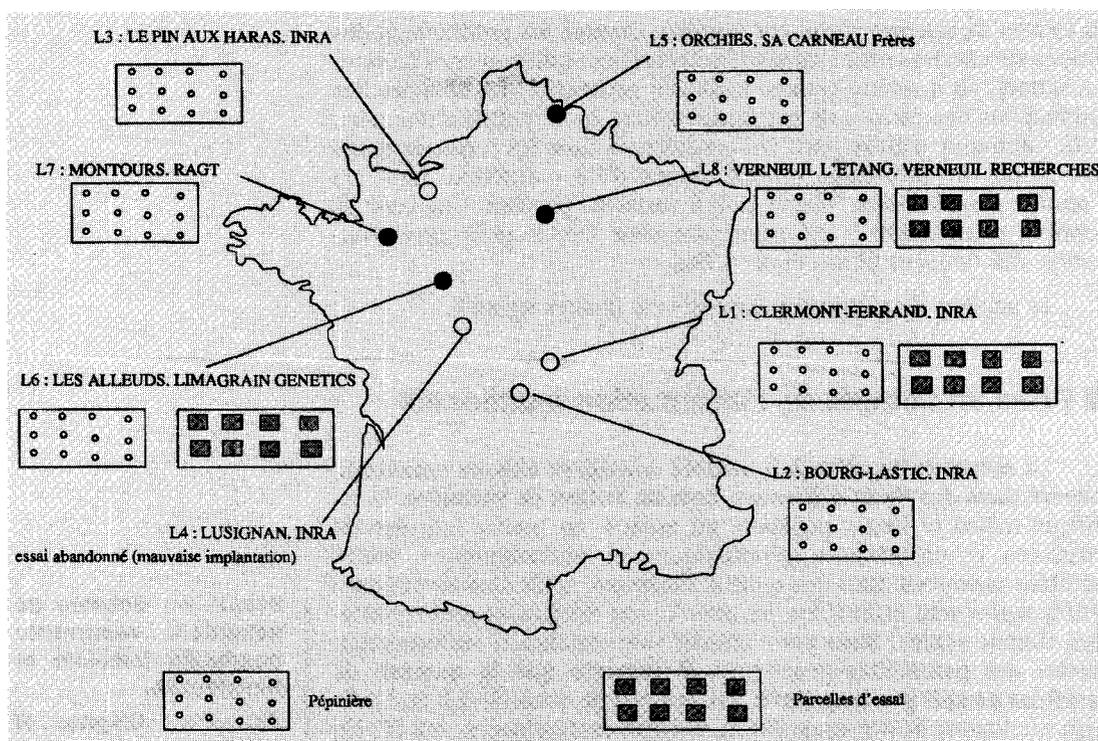


FIGURE 2 : Réseau multi-local A.C.V.F.-I.N.R.A. pour la sélection récurrente du ray-grass.

FIGURE 2 : Multi-site trial network A.C.V.F.-I.N.R.A. for the recurrent selection of ryegrass.

“au hasard” possible (en panmixie) de plantes choisies dans les classes agronomiques les plus intéressantes, préalablement clonées (multipliées végétativement par éclatement des touffes), afin d’augmenter la production de semences. Les semences sont récoltées séparément sur chaque clone, pollinisé par l’ensemble des autres. Ces populations sont donc structurées en familles de demi-frères. Pour illustrer les méthodes utilisées, nous prendrons comme exemple la population C90, constituée de 58 familles d’épiaison tardive dont les plantes mères proviennent de populations du nord et de l’est de la France (figure 1). **Ces descendance ont été évaluées en 1990-1992 dans le nouveau réseau A.C.V.F.-I.N.R.A. qui comprenait 7 lieux** (figure 2).

Dans chaque lieu était implantée **une pépinière** avec 2 répétitions de 10 plantes par descendance, sur lesquelles étaient réalisées 5 à 8 notations : comme pour l’évaluation des populations naturelles, il s’agit d’observations, sur les plantes isolées, de tolérance à des stress biotiques (rouille couronnée, rouille noire) ou abiotiques (sécheresse), d’estimations de croissance à des périodes critiques (début du printemps, automne) et de l’aspect général en fin d’expérimentation, résumant la tolérance globale aux stress et la longévité intrinsèque, ainsi que les caractères liés à la floraison (précocité et remontaison) qui, comme on l’a vu, influent sur la qualité par le rapport feuilles sur tiges.

De plus, des essais en microparcelles de 3 à 5 m² avec 3 répétitions **ont été semés dans 3 lieux** : Clermont, Angers et Verneuil. 5 à 8 coupes par an sont réalisées sur les microparcelles d’essai, selon la croissance et les conditions climatiques ; la production est calculée

en tonnes de matière sèche par hectare. Comme les productions des coupes successives sont fortement autocorrélées (phénomènes de compensation), on a retenu comme variables pertinentes les sommes des productions des coupes de printemps (jusqu'au 1^{er} juillet) d'une part, d'été - automne d'autre part. On considérera donc les regroupements des coupes de printemps et des coupes d'été - automne pour les 2 années d'exploitation "pleine" soit 4 variables par lieu. Une base de données relationnelle a été construite sous Oracle pour gérer l'ensemble des données (RAVEL et al., 1992).

Le schéma de sélection récurrente est illustré figure 3.

■ Prise en compte de l'information multilocale

La méthode de sélection utilisée considère chaque caractère, mesuré dans des lieux différents, comme autant de variables. Dans chaque milieu (= lieu x pépinière ou essai), on pourra calculer les variances et covariances génotypiques et phénotypiques. Entre variables mesurées dans des milieux différents, seules les covariances génotypiques sont estimables, les covariances résiduelles sont considérées comme nulles. Mais pour obtenir une estimation suffisamment précise des paramètres génétiques, **il importe que le nombre de variables ne soit pas trop élevé.** En tout état de cause, il doit être inférieur au nombre de degrés de liberté de l'effet descendances, soit 57. En fait, il est recommandé de **faire un choix assez sévère de "variables**

FIGURE 3 : Schéma de sélection récurrente combinée familiale et individuelle.

FIGURE 3 : Diagram of family and individual combined recurrent selection.

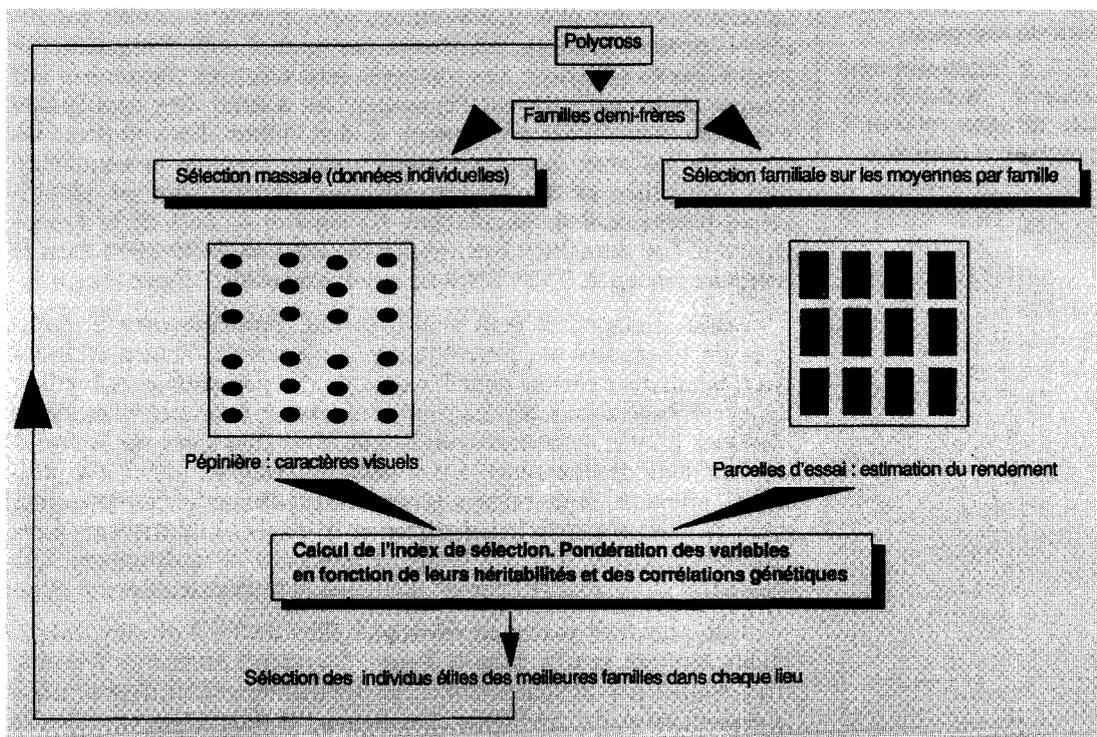
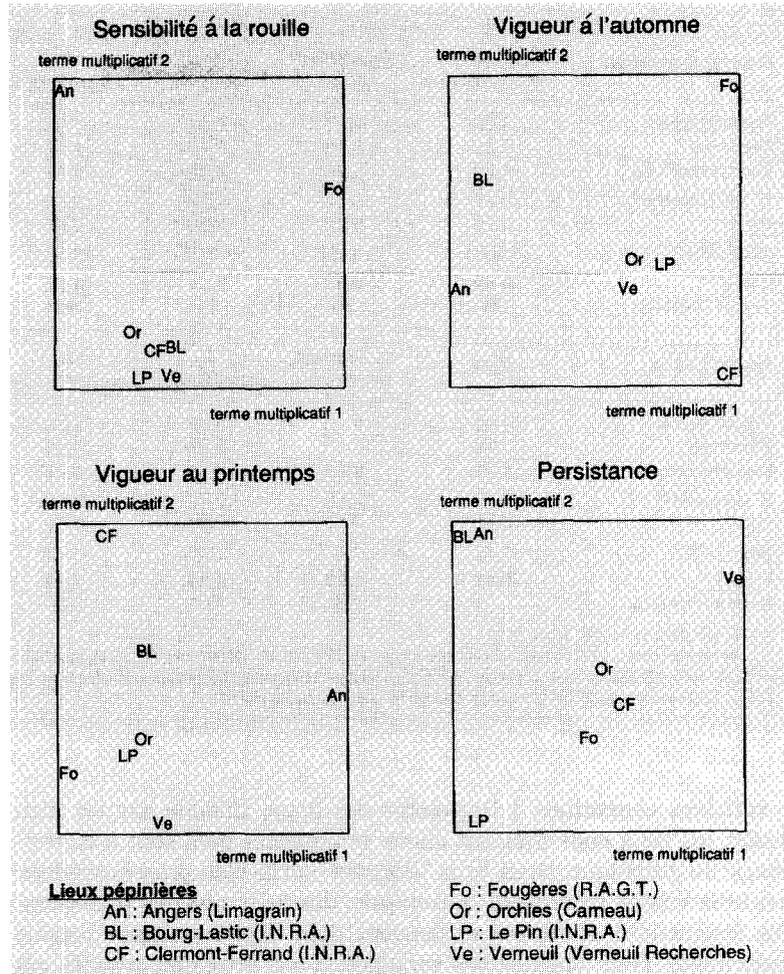


FIGURE 4 : Dans les 7 lieux pépinières, et pour 4 variables agronomiques, représentation de l'interaction génotype x environnement (plan des 2 composantes principales multiplicatives).

FIGURE 4 : In the 7 nursery sites, and for 4 agricultural features, representation of genotype x environment interaction in the plane of the 2 first multiplicative components of interactions.



clés” à retenir. Ce choix a été fait à partir d'une série de critères :

– pour les variables essais, nous avons retenu, dans chacun des 3 lieux, des variables non corrélées entre elles en prenant, parmi les groupes de variables corrélées (cumul saisonnier des coupes), celles qui présentaient la plus grande variance génétique ;

– pour les variables pépinières, ce sont les lieux eux-mêmes qui ont été choisis d'après une modélisation de l'interaction génotype x environnement par termes multiplicatifs (équivalent à une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur la matrice des interactions comme exposé dans l'article précédent).

Choix des lieux pépinières

La figure 4 présente les projections des 7 lieux sur les plans formés par les deux premiers termes multiplicatifs de l'interaction pour

Clermont-Ferrand	A ₀ rouille* couronnée	A ₀ rouille* noire	A ₁ sens.* au froid	A ₁ remontaison	A ₁ vigueur automne	Date d'épiaison
Populations	4,68	5,77	5,36	1,95	3,88	137
Témoins	4,35	5,70	6,08	2,06	3,55	147
Descendances	4,23	5,20	5,60	1,97	4,44	154
h ² univariable**	0,58	0,57	0,54	0,52	0,70	1,54
r ² g**	0,79	0,72	0,59	0,58	0,95	1,61
gain 10%**	- 0,79	- 0,67	- 0,05	- 0,13	1,41	17,8
E (C ₂)**	3,44	4,53	5,55	1,84	5,85	172
% des témoins	79	79	91	89	165	

Bourg Lastic	Port	A ₁ vigueur printemps	A ₂ persistance	A ₁ remontaison	A ₁ vigueur automne	Date d'épiaison
Populations	4,80	5,53	3,36	4,23	4,52	146
Témoins	3,18	5,07	3,85	5,00	5,46	158
Descendances	4,30	5,15	4,06	4,14	5,22	156
h ² univariable**	0,77	0,48	0,79	0,54	0,55	1,82
r ² g**	0,88	0,58	0,83	0,70	0,93	1,86
gain 10%**	1,11	- 0,27	2,28	- 0,81	1,93	13
E (C ₂)**	5,41	4,88	6,34	3,33	7,15	165
% des témoins	/	95	156	80	137	/

* : sensibilité à la rouille ou au froid
 ** : h² univariable : hérabilité univariable ; r²g : coefficient de détermination multivariable (équivalent de l'hérabilité : mesure l'intérêt de la sélection multivariable) ; gain 10% donne la réponse théorique à la sélection massale pour une pression de 10% et E(C₂) l'espérance de la performance des génotypes au cycle suivant.

4 variables communes à l'ensemble des lieux. Comme sur un plan d'ACP, les lieux sont d'autant mieux représentés qu'il sont à la périphérie du graphique. Deux lieux "éloignés" sur le plan présentent donc des interactions différentes. *A contrario*, des lieux proches présentent des interactions similaires et peuvent donc être considérés comme redondants. Pour chacune des variables, 2 à 3 lieux non groupés ont été retenus, en fonction du pourcentage de variance expliquée par le plan principal. **Le compromis entre les 4 variables amène à retenir 4 pépinières** : Clermont, Bourg-Lastic, Angers et Fougères.

Dans chacune des pépinières retenues, on a réalisé une sélection massale sur index, indépendamment dans chaque lieu. En effet, des études préliminaires nous avaient montré que la sélection massale est la méthode la plus efficace pour améliorer les caractères mesurés sur les plantes isolées (CHARMET et GRAND-RAVEL, 1991). **Cette sélection massale est croisée avec la sélection familiale réalisée sur l'ensemble des données d'essais** (figure 3).

A titre d'exemple, le tableau 1 présente les résultats de la sélection massale (intensité 10%) à Clermont-Ferrand et Bourg-Lastic. Les gains génétiques espérés sont importants pour la tolérance à la rouille et la vigueur à l'automne à Clermont, pour la remontaison, la croissance en automne et la pérennité à Bourg-Lastic. Les performances attendues au cycle suivant laissent espérer une sensibilité aux rouilles réduite de 20%, une remontaison diminuée de 10 à 30% et des notes de croissance automnale augmentées de 30 à 60%.

TABLEAU 1 : Résultats de la sélection sur les données des pépinières à Clermont et Bourg-Lastic.

TABLE 1 : Results of the selection based on data from spaced-plant nurseries at Clermont-Ferrand and Bourg-Lastic.

Sélection familiale sur les productions en microparcelles

Les critères évoqués plus haut nous ont conduit à ne retenir que 6 variables au total dans les 3 lieux. Le tableau 2 synthétise les résultats du traitement de ces variables par le logiciel Select. La plupart des corrélations génétiques sont faibles ou favorables. Les réponses à la sélection varient de 5 à 14% pour les productions de matière sèche et de 7 à 15% pour les notations de pérennité. Les performances du matériel créé au cycle suivant sont attendues entre 95% et 105% de la valeur des témoins pour la production de matière sèche, et jusqu'à 139% pour la pérennité. **Ces performances théoriques peuvent être considérées comme très satisfaisantes pour un seul cycle de sélection à partir de populations naturelles.** Le logiciel Select permet également d'estimer les covariances entre variables essais et variables pépinières et la réponse indirecte à la sélection. En effet, on pourrait se demander si la sélection massale, qui porte entre autres sur les notations de croissance en été - automne, se traduit par une réponse indirecte sur les productions en cette saison. Les résultats ont été ajoutés à la fin du tableau 2 et sont en général très faibles, sauf pour la note de pérennité à Clermont qui est améliorée d'un demi point.

Malgré l'importance des interactions génotype x environnement, ces espoirs de progrès génétiques sensibles nous rendent confiants dans les **perspectives d'améliorer de façon significative**, en quelques cycles de sélection, **la productivité et surtout la stabilité et la tolérance aux stress du ray-grass anglais.** Des études complémentaires permettent de prédire le progrès génétique sur plusieurs cycles de sélection (CHARMET et al., 1993), ainsi que sur d'autres populations sources (CHARMET et DEBOTE, 1995). Bien entendu, ces prédictions sont pour l'instant le fruit de calculs théoriques. Elles devront être confrontées avec le progrès effectivement réalisé qui pourra être mesuré dans quelques années. Des résultats préliminaires sur un autre matériel ont montré que la réponse observée à la sélection mas-

TABLEAU 2 : Résultats de la sélection familiale sur l'index multilocal.

TABLE 2 : Results of the family selection based on multi-site index.

	Clermont		Angers		Verneuil	
	A ₁ production printemps	A ₁ persistance	A ₂ production	A ₁ production	A ₂ production printemps	A ₂ persistance
Moyenne populations	4,98	4,08	12,08	13,81	6,19	6,57
Moyenne témoins	6,25	3,66	11,51	15,8	7,22	6,88
Moy. descendance	5,53	4,77	10,06	15,4	6,9	6,43
h ² univariable*	0,83	0,73	0,70	0,75	0,79	0,87
r ² g*	0,87	0,75	0,82	0,81	0,88	0,88
gain 20% en moyenne (%)	0,79 + 14	0,32 + 7	0,93 + 9	0,84 + 5	0,72 + 10	0,98 + 15
E (desc. C ₂)*	6,32	5,09	10,99	16,24	7,62	7,41
% des témoins	101	139	95	103	105	108
Gains indirects par sélection pépinières CF	0,06	0,49	0,09	0,29	- 0,06	0,10

* h² : hérabilité univariable ; r²g : hérabilité multivariable ; E (desc. C₂) : espérance de la moyenne des descendance du cycle 2

sale est conforme à la réponse théorique pour les résistances et la remontaison, et légèrement plus faible pour les notes de croissance (RAVEL et al., 1995a). Des travaux anglais sur la réponse à la sélection multicaractère chez le ray-grass (incluant à la fois productivité et qualité) ont également montré une bonne adéquation entre réponse prédite et réponse observée (HUMPHREYS, 1995).

Conclusion

■ Des espoirs de progrès génétique

Le programme sur l'amélioration génétique du ray-grass anglais réalisé par l'I.N.R.A. et l'A.C.V.F. depuis 1983 a déjà eu de nombreuses retombées sur les plans scientifiques et méthodologiques. Le schéma de sélection multilocal et multicaractère met en oeuvre un ensemble d'outils expérimentaux et statistiques parmi les plus modernes. Il est significatif de constater que de tels schémas sont mis en place simultanément dans plusieurs pays (HELGADOTTIR et al., 1995 ; HUMPHREYS, 1995 ; RAVEL et CHARMET, 1996).

La sélection entreprise sur ce matériel laisse entrevoir des possibilités intéressantes de progrès génétique. Chacun des partenaires essaiera d'en tirer parti par la création variétale. Mais le plus important peut être est l'habitude prise de travailler ensemble, qui nous a permis de bénéficier d'un réseau d'essais multilocaux et surtout de mettre en commun nos compétences. Il est probable qu'une telle stratégie devrait nous permettre d'être plus efficaces et d'aborder ainsi mieux armés la compétition internationale. Enfin, ce n'est qu'en coopération que nous pourrions développer pour un usage commun les outils modernes de la génétique comme la transformation ou la sélection assistée par marqueurs, qui sont hors de portée d'une équipe isolée. Une expérience de sélection assistée va démarrer en 1995 sur une population de 78 parents créés à partir de ce matériel A.C.V.F.-I.N.R.A., l'étude des caractères agronomiques continuant d'être réalisée dans le réseau de la figure 2.

■ L'*Acremonium*, un problème nouveau

Enfin, plus récemment, nous nous sommes intéressés au problème de la symbiose entre le ray-grass et un champignon endophyte, l'*Acremonium*. Ce champignon est gênant pour l'éleveur, car il synthétise des alcaloïdes toxiques pour le bétail (RAYNAL, 1991). En revanche, des travaux américains et néo-zélandais établissent clairement qu'il apporte à la plante une résistance aux insectes et nématodes (par d'autres alcaloïdes), une meilleure tolérance à la sécheresse et une pérennité accrue. Nos premiers travaux ont porté sur une détermination de la présence de cet endophyte dans les populations françaises : sur 178 populations observées, 114 étaient contaminées, avec des taux d'infection allant de 5 à 100%, ce qui est assez considérable. De

toute évidence, les sélectionneurs de ray-grass ne peuvent pas négliger ce problème : si les phénomènes de toxicité pour le bétail semblent moins répandus que dans les pays du nouveau monde, c'est peut-être à cause de différences climatiques ou bien parce que le régime alimentaire de nos herbivores est plus diversifié. Il conviendra toutefois d'être vigilant dans les systèmes fourragers "extensifs" où la proportion d'herbe augmente. Une autre étude préliminaire a porté sur la comparaison de descendances, avec ou sans endophytes, pour la production et des caractères agronomiques. Bien que souvent peu significative, une tendance se dégage en faveur des descendances contaminées par les endophytes, surtout dans les milieux secs (RAVEL et al., 1995b). Une nouvelle étude est entreprise avec l'A.C.V.F. dans le cadre d'un contrat de branche qui portera sur la comparaison de matériel réellement isogénique dans le réseau plurilocal. Un point précis sur la question pourra donc être dressé d'ici 3 ans.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"Les prairies semées destinées aux ruminants :
quelle sélection végétale pour demain ?",
les 28 et 29 mars 1996.

Remerciements

Nous tenons à remercier, pour leur participation active à toutes les études résumées dans le présent article et à la poursuite d'un programme commun de sélection récurrente, tous les membres de l'A.C.V.F., dont les responsables actuels sont : MM. BAUDOIN (Verneuil recherches), BAYLE (Limagrain DLF), BOURDON (Carneau frères), CHOSSON (R.A.G.T.), VAN HANJA (Barenbrug Tourneur recherches). Ces programmes ont été soutenus entre 1983 et 1990 par 2 contrats de branche du Ministère de l'Agriculture.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHARMET G., GRAND-RAVEL C. (1991) : "Expected response to selection in synthetic populations of perennial ryegrass", *Plant Breeding*, 107, 148-155.
- CHARMET G., RAVEL F., BALFOURIER F. (1993) : "Changes of expected response to selection in a synthetic population of perennial ryegrass. 1. Bulmer effect", *Plant breeding*, 111, 227-235.
- CHARMET G., DEBOTE B. (1995) : "Breeding value of base populations derived from « contiguous » clusters in perennial ryegrass", *Plant Breeding*, 114, 235-238.
- HELGADOTTIR A., BJÖRNSSON H., KRISTJANDOTTIR T.A. (1995) : "Analysis of a site x year experiment with timothy polycross progeny", *Euphytica*, 82, 241-251.
- HUMPHREYS M.O. (1995) : "Multitrait response to selection in *Lolium perenne* L. (perennial ryegrass) populations", *Heredity*, 74, 510-517.

- RAVEL C., CHARMET G. (1996) : "A comprehensive multisite recurrent selection strategy in perennial ryegrass", *Euphytica*, 88, 215-226.
- RAVEL C., CHARMET G., BALFOURIER F. (1992) : "A database for a more efficient perennial ryegrass breeding programme", *Euphytica*, 61, 145-151.
- RAVEL C., CHARMET G., BALFOURIER F., DEBOTE B., VEZINE J.C., ASTIER C. (1995a) : "Comparison of predicted and observed response to selection in two breeding populations of perennial ryegrass", *Plant breeding*, 114, 262-264.
- RAVEL C., CHARMET G., BALFOURIER F. (1995b) : "Influence of *Acremonium* endophytes from perennial ryegrass on agronomic traits in France", *Grass and forage science*, 50, 75-80.
- RAYNAL G. (1991) : "Observations françaises sur les *Acremonium*, champignons endophytes des graminées fourragères", *Fourrages*, 126, 225-237.

SUMMARY

Utilization of the genetic resources of perennial ryegrass

A multi-site, multi-trait recurrent selection programme was set up to improve perennial ryegrass for dry matter yield, tolerance to a range of stresses and broad adaptation. This programme was implemented on broad-based populations created by polycrossing several natural populations from a cluster. The first step is based on traits measured on sward plots, the second takes into account observations from spaced plants. The most recent tools of quantitative genetics are being used. Theoretical computations show the expected response to this selection to range from 5 to 60% according to the trait considered. The potential value of the breeding material and the suitability of the proposed methods need to be confirmed by actual selection experiments.