

RECHERCHES SUR LES MÉTHODES DE SÉLECTION POUR LA VIGUEUR HYBRIDE

La sélection chez les plantes allogames fourragères travaillées à la Station de Lusignan vise à utiliser au maximum le phénomène d'hétérosis.

Celui-ci étant apparu comme un facteur très important du rendement. Mais, chez ces plantes, l'impossibilité actuelle de contrôler l'hybridation à grande échelle rend difficile son utilisation; aux deux phases classiques de l'amélioration du maïs, consanguinité et hybridation, s'ajoute une phase de multiplication.

Il s'agit alors de déterminer la méthode de création de la meilleure structure variétale pour avoir, à la génération commerciale, la vigueur maxima, compte tenu de la complexité du matériel végétal, par son auto-polyplôidie (luzerne, dactyle) et par sa biologie florale (allèles d'incompatibilité du trèfle blanc).

ETUDE THEORIQUE ET EXPERIMENTALE DE LA VIGUEUR HYBRIDE ET DE SA VARIABILITE

1) Chez les tétraploïdes (M. T. CHESNEAUX, Y. DEMARLY, G. GENIER, P. GUY, A. PORCHERON; J.-C. BERTHOLLEAU, A. GALLAIS).

a) *Influence des systèmes de reproduction sur la fréquence des différents génotypes:*

DEMARLY (2), après avoir précisé la signification du paramètre de *meïose pseudo-réductionnelle*, a étudié l'influence de trois systèmes de reproduction sur la fréquence des différents génotypes d'une population: *autofécondation, panmixie et hybridation*.

En autofécondation, l'évolution vers l'homozygotie est plus de trois fois plus lente que pour un diploïde. En sélection, il sera donc illusoire de

vouloir obtenir des lignées très homozygotes, chez une espèce autotétraploïde, sans accélération des générations.

En panmixie, l'évolution de la fréquence des génotypes homozygotes vers la fréquence d'équilibre se fait de façon asymptotique, mais l'évolution de la fréquence des génotypes hétérozygotes n'est pas toujours monotone croissante ou décroissante. *Le sens d'évolution de l'homozygotie*, celle-ci étant jugée par la *fréquence des gamètes homozygotes*, dépend de la *richesse allélique de la population* de départ.

L'extension de la théorie des jonctions de FISHER aux autotétraploïdes a permis à DEMARLY (2) de compléter l'étude des systèmes de reproduction par leur influence sur la *structure d'ensemble du génome*. L'étude du devenir des fragments chromosomiques (nombre, longueur) selon leur degré d'hétérogénéité rend compte de la façon dont s'homogénéise un génome en autofécondation. La structure du génome d'un hybride peut être prévue à partir de la structure des lignées parentales.

b) *La valeur des différentes structures génotypiques :*

— *Résultats préliminaires et modèles d'étude :*

DEMARLY (2) fait l'hypothèse que la valeur d'une structure dépend de son degré d'hétérozygotie ; des résultats expérimentaux lui montrent que, sur luzerne, la vigueur est *d'autant plus difficile à restituer par fécondation libre que les lignées sont plus consanguines*. Ceci ne peut s'interpréter qu'en supposant une liaison assez étroite entre la vigueur et l'état hétérozygote maximum, tétragénique. La comparaison de différents types de descendance (autofécondations, hybrides simples, hybrides trois voies, hybrides doubles) semblait confirmer cette liaison.

Des modèles d'étude de la vigueur hybride ont alors été construits par GALLAIS et GUY pour étudier la valeur des différentes structures et même leur variabilité.

GUY (9, 10) a défini *la notion de structure*, répartition des fragments chromosomiques entre les cinq états génotypiques possibles, au niveau d'un individu et au niveau d'une population. Il attache une valeur à chaque structure en fonction d'hypothèses génétiques simples ou de résultats expérimentaux. La valeur moyenne d'un ensemble d'individus sera alors la somme de la contribution de chaque structure.

GALLAIS (5) décompose la valeur de chaque structure selon les actions et interactions entre gènes allèles. Ce modèle permet de relier directement 21

aux effets moyens des gènes la valeur moyenne d'un caractère quantitatif dans une population consanguine. De plus, il permet de décomposer la variabilité génétique totale selon la variabilité des différents effets génétiques.

— *Effet de l'autofécondation sur la valeur moyenne d'un caractère quantitatif :*

Sur luzerne, les résultats de GUY montrent une chute de vigueur moyenne, à la première génération d'autofécondation, de l'ordre de 22 %.

Sur dactyle, BERTHOLLEAU, GALLAIS, KAAAN ont étudié sur différentes origines, en l'absence de sélection, l'influence de l'autofécondation sur différents caractères quantitatifs. Le rendement a été le caractère le plus affecté avec une chute moyenne de 24 % à la première génération d'autofécondation ; la dépression a été du même ordre en passant à la deuxième génération (chute de 22 % par rapport à la première génération).

L'interprétation génétique de ces résultats montre que le coefficient de consanguinité seul (ou la fréquence des gamètes homozygotes) n'est pas suffisant pour expliquer une chute de vigueur si importante. Il faut tenir compte de la *valeur des interactions entre plus de deux allèles* (5) ou du *nombre d'allèles par locus* (10).

— *Effet de l'hybridation :*

Des résultats obtenus par GALLAIS (7) sur dactyle montrent que la vigueur de l'hybride simple est d'autant plus faible que les parents utilisés étaient plus consanguins. Ceci est en accord avec des résultats théoriques de DEMARLY, GALLAIS, GUY ; de plus, GALLAIS a montré que la vigueur de l'hybride simple ou double sera d'autant plus faible, avec un même degré de consanguinité des parents, que les interactions entre plus de deux allèles seront importantes (7).

Chez les tétraploïdes, la vigueur ne sera pas maxima au niveau hybride simple comme chez les diploïdes, mais sera encore susceptible d'augmenter en passant au niveau hybride double, comme le montrent les résultats expérimentaux de GUY sur luzerne (tableau II).

c) *Variabilité de la valeur des différentes structures et des interactions entre allèles :*

Les résultats obtenus *sur dactyle* par GALLAIS montrent une très grande variabilité dans la sensibilité à la consanguinité (avec une chute de 22 — 5 % à — 49 % pour la première génération d'autofécondation). Cette

variabilité peut être due à un degré d'hétérozygotie différent, mais aussi à une variabilité de la valeur des interactions entre allèles. L'étude se poursuit pour en déterminer l'origine.

Sur luzerne, à un stade jeune, CHAUME (1) a montré, par l'analyse diallèle entre plantes non consanguines, une aptitude générale et une aptitude spécifique très forte. Ces premiers résultats sont en faveur d'une variabilité importante de la valeur des structures.

Or, une méthode de sélection *doit utiliser au maximum la variabilité génétique* et pour avoir le progrès maximum, elle doit même l'augmenter ; pour cela, il faut connaître l'influence des systèmes de reproduction sur cette variabilité.

Théoriquement (8), pendant *l'autofécondation*, seule peut augmenter la variabilité de nature additive ; la variabilité due aux interactions entre plus de deux allèles ne peut que diminuer. *Au niveau des croisements*, la variabilité augmentera avec le niveau de consanguinité des parents, si celle-ci est de nature *additive* ou due aux interactions entre deux allèles ; due essentiellement aux interactions entre plus de deux allèles, elle pourra diminuer avec le niveau de consanguinité des parents et donc *augmenter en passant du niveau hybride simple au niveau hybride double*. Dans ce cas, les tests d'aptitude à la combinaison devraient se faire au niveau hybride double (8).

Sur dactyle, des résultats préliminaires (BERTHOLLEAU, GALLAIS) montrent une augmentation de la variabilité « croisements » en même temps qu'une diminution de la moyenne des hybrides, avec le degré de consanguinité des parents, conformément à la théorie. Une très forte aptitude générale à la combinaison est apparue ; l'aptitude spécifique à la combinaison était significative aussi, mais moins importante. L'analyse des relations entre allèles, et de leur variabilité, sera poursuivie sur ce matériel, ainsi que sur luzerne, où différents niveaux de parenté et de consanguinité sont en cours de création dans ce but.

d) *Conclusions :*

Les résultats expérimentaux obtenus s'interprètent très bien avec des modèles théoriques, construits à partir d'hypothèses restrictives, par exemple, absence de linkage, absence d'épistasie. Des recherches sont en cours pour lever ces hypothèses.

Actuellement, pour les deux espèces allogames autotétraploïdes étudiées 23

(luzerne, dactyle), ces résultats semblent montrer sur la vigueur une influence très importante des structures à plus de deux allèles par locus et des interactions entre plus de deux allèles. La création variétale doit donc tenir compte de ces effets et utiliser au maximum leur variabilité.

2) Chez les plantes à allèles d'autoincompatibilité (M. LENOBLE, J. PAPINEAU, P. PORCHERON).

Un modèle théorique a été établi (12), pour tester l'influence du linkat du gène d'autoincompatibilité sur la vigueur. On peut en effet penser que la sélection naturelle a groupé sur ce linkat les gènes qui, à l'état hétérozygote, sont favorables pour la vigueur.

Le programme expérimental établi à partir de ce modèle n'est pas arrivé encore à son terme. Mais quelques conclusions peuvent déjà en être tirées :

a) *Effet de la consanguinité :*

Cette consanguinité est réalisée par croisements frère \times sœur ou parent \times enfant. On tend alors rapidement à avoir des familles consanguines à trois allèles d'autoincompatibilité, et la composition génotypique des familles réciproques est différente pour ces allèles. On observe également assez souvent des différences entre ces familles réciproques pour des caractères quantitatifs tels que la surface foliaire et la densité foliaire. Ainsi, la surface de la feuille unifoliée est influencée par les gènes liés à *s*, à grosseur de graine égale au départ. Pourtant, la part de la variance due au linkat est faible par rapport à celle due à l'additivité de gènes non liés à *s*.

Le caractère qui semble le plus touché par la consanguinité est la vitesse de croissance. Une tentative pour lier cette vitesse à un taux de respiration à la germination a été pour l'instant un échec ; le taux de production de CO₂ est en effet uniquement lié au poids de matière sèche de la graine.

b) *Effet de l'hybridation :*

L'hybridation permet un regain de vigueur pour la vitesse de croissance, surtout au printemps, et par conséquent une précocité de pousse végétative.

Pour les caractères quantitatifs tels que la surface foliaire et la densité foliaire, l'importance de l'aptitude générale à la combinaison se confirme. Aucune expérience n'a été faite pour étudier l'aptitude spécifique à la combinaison.

UTILISATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE DANS LA CREATION VARIETALE

1) Variétés synthétiques diploïdes.

a) *Espèces sans allèles d'incompatibilité :*

GALLAIS (4) a montré qu'en régime de reproduction panmictique en l'absence d'épistasie, quel que soit le linkage, l'équilibre de la variété synthétique serait atteint dès la première génération de multiplication. Le nombre limité de parents introduit une consanguinité qui aura un effet d'autant plus fort que les interactions entre gènes identiques seront défavorables.

L'augmentation du nombre de constituants limite cet effet, mais peut entraîner une diminution de la moyenne générale de la variété synthétique. Il existe un *nombre optimum de constituants* compte tenu des effets génétiques, de leur variabilité, de l'intensité de sélection et du coefficient de consanguinité des parents. De même, pour un nombre de constituants donné, il existe un coefficient de consanguinité optimum.

Les déviations par rapport à la panmixie, autres que celle due aux allèles d'autoincompatibilité, ne modifient pas les conclusions relatives aux possibilités de sélection pour un niveau d'équilibre maximum. Elles affectent surtout le sens et la vitesse d'évolution.

b) *Espèces avec allèles d'incompatibilité :*

L'évolution des variétés synthétiques, de trèfle blanc, confirme les résultats déjà exposés, à savoir :

— il n'y a pas d'évolution pour les caractères quantitatifs de surface foliaire, hauteur et densité foliaire, dont la valeur dépend essentiellement de celle des parents de départ ;

— il y a additivité pour ces caractères. Seule la vitesse de croissance, c'est-à-dire la vitesse à laquelle les caractères précédents atteignent leur valeur maximum au printemps, évolue : la F 2 est toujours plus faible que la F 1, la F 3 est du niveau de la F 2.

Le taux de consanguinité dépendant essentiellement du nombre et de la fréquence des allèles d'autoincompatibilité, la meilleure structure de variété synthétique à utiliser semble être l'hybride entre familles consanguines à trois allèles d'autoincompatibilité.

2) Variétés tétraploïdes.

a) *Influence du niveau de consanguinité et du nombre de constituants sur la valeur moyenne d'une synthétique :*

Avec panmixie, l'influence théorique du niveau de consanguinité et du nombre de constituants sur la valeur moyenne d'une variété synthétique est la même que chez les diploïdes (6, 7, 9). Mais l'effet défavorable d'un fort niveau de consanguinité et (ou) d'un faible nombre de constituants sera d'autant plus fort que les interactions entre plus de deux allèles différents auront un effet plus favorable.

En pratique avec le phénomène d'autostérilité, la valeur de la première génération de multiplication sera proche de celle d'un mélange d'hybrides simples F 1 ; la valeur de la variété synthétique réalisée avec des hybrides simples sera intermédiaire en première génération entre la valeur des hybrides simples F 2 et celle des hybrides doubles F 1 correspondants. Ceci est confirmé par des résultats expérimentaux obtenus par GUY sur luzerne (tableau II).

b) *Evolution au cours des générations de multiplication :*

— *Multiplication des hybrides :*

La multiplication des hybrides simples ou doubles faits entre des parents à même niveau de consanguinité ne peut conduire qu'à une diminution de vigueur. L'avantage des hybrides doubles sur les hybrides simples reste théoriquement valable à l'équilibre. La chute de vigueur sera plus rapide au niveau hybride double qu'au niveau hybride simple, si les interactions entre plus de deux allèles différents sont très importantes ; les résultats de GUY sur luzerne (tableau II) appuient cette hypothèse ; dans le cas contraire, c'est l'hybride simple qui perdra le plus de vigueur (7).

— *Evolution de la vigueur des variétés synthétiques :*

La vigueur de la variété synthétique peut augmenter ou diminuer selon le nombre de constituants et leur coefficient de consanguinité (7). Les interactions entre plus de deux allèles agissent surtout sur la vitesse d'évolution et le niveau d'équilibre, plus que sur le sens d'évolution. Si les parents sont peu consanguins, la vigueur diminuera en moyenne, surtout avec un faible nombre de parents. S'ils sont assez consanguins, la vigueur augmentera en moyenne et la dépression due au nombre limité de parents sera d'autant plus faible que ce nombre sera plus élevé. Les déviations par rapport à la panmixie (autofertilité, autostérilité) ne changent guère ces conclusions.

Pour une variété synthétique réalisée à partir d'hybrides simples, il est possible de se demander s'il est préférable de mélanger les hybrides simples dès le départ, ou de les multiplier séparément pour ne les mélanger que plus tard. Théoriquement, l'avantage est à la première solution ; dans ce cas, la vigueur peut augmenter ou diminuer, et sera toujours supérieure à celle de la variété synthétique faite avec les parents des hybrides simples pour les premières générations de multiplication (7). Les résultats expérimentaux de GUY (tableau II) montrent une légère diminution de vigueur de ce type de variétés synthétiques : ceci serait dû au phénomène d'autostérilité qui a entraîné plus de croisements qu'attendus sur la base du hasard au départ.

Tous ces résultats théoriques concernant les variétés autotétraploïdes sont généralisables à toutes les variétés d'espèces autopolyploïdes.

Conclusions.

La méthode de sélection pour la vigueur hybride retenue à la Station de Lusignan comporte trois phases, qui sont dans l'ordre : phase de consanguinité, phase d'hybridation, phase de multiplication.

Les deux premières phases ont pour but de rendre la variabilité génétique maximum et de permettre la sélection de constituants à très bonne aptitude générale à la combinaison, destinés à entrer dans la création de variétés synthétiques ou de variétés hybrides simples, doubles, ou plus complexes encore, qui seront multipliées. Au cours de la phase de multiplication, il n'y a pas de sélection à l'intérieur d'une structure, mais entre structures variétales, ce qui permet de retenir le groupe de constituants ayant la meilleure aptitude à la combinaison.

La création d'un matériel amélioré peu consanguin semble s'imposer pour utiliser au maximum la vigueur hybride. Pour les autotétraploïdes, la fabrication de variétés synthétiques entre hybrides simples est un premier pas dans cette voie. Sauf pour la sélection des « linkats », la possibilité d'une sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison est à envisager.

A la Station de Lusignan, toutes ces conclusions sont en cours de vérification sur différentes espèces. En particulier, l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques au cours des générations de multiplication, selon le nombre de constituants et leur origine, est en cours d'étude sur de nombreuses espèces dans le cadre du programme de la section « variétés synthétiques » du Groupe de Travail sur les Plantes Fourragères.

TABLEAU II

COMPARAISON DES DONNEES THEORIQUES (a)
 AVEC LES RENDEMENTS DE LUZERNE (*MEDICAGO SATIVA*)
 EN PLANTES ISOLEES EN ANNEE DE SEMIS (b),
 EN ANNEE D'EXPLOITATION (c)
 EXPRIMES EN % DE LA POPULATION ORIGINELLE PANMICTIQUE

Modèle de variété	Génération de multiplication		
	1 ^{re}	2 ^e	Equilibre panmictique
Hybride simple ...	a 77	69	65
	b 81	77	
	c 87	76	
Hybride double ...	a 92	81	75
	b 89	74	
	c 94	71	
Synthétique à 2 hybrides simples ...	a 81	80	80
	b 75	72	
	c 85	76	
Synthétique à 4 hybrides simples ..	a 86	88	89
	b 83	79	
	c 84	83	