

PROBLÈMES POSES PAR L'AMÉLIORATION DU CHOU FOURRAGER

CONTRAIREMENT A LA PLUPART DES AUTRES ESPECES FOURRAGERES ANNUELLES, LE CHOU FOURRAGER JOUIT DEPUIS UNE DIZAINE D'ANNEES D'UNE FAVEUR CROISSANTE DANS l'exploitation moderne de type intensif orienté vers l'élevage. Il le doit au premier chef à son intérêt exceptionnel comme fournisseur de *fourrage frais* — fourrage abondant, très digestible et riche en protéines — à des *époques très diverses* de l'année, y compris, souvent, le *plein hiver*.

Ces qualités sont connues depuis longtemps de la masse des agriculteurs de l'Ouest de la France, région où peut sans doute le mieux s'exprimer son potentiel de production, tant à cause du climat naturel que du type d'exploitation : on peut discuter d'ailleurs sur la rentabilité du mode de culture le plus souvent pratiqué (repiquage après semis en pépinière) et surtout du mode de récolte encore parfois conservé (effeuillages répétés à la main). Mais le Chou fourrager a prouvé ses possibilités d'adaptation, non seulement à des milieux naturels moins favorables, mais aussi à des techniques de culture (semis dense en place) et d'exploitation (récolte mécanisée, pâturage rationné, ensilage) plus conformes aux impératifs économiques actuels.

Dans quelle mesure une *amélioration du matériel végétal* s'avère-t-elle souhaitable et réalisable pour répondre à cette évolution ? C'est le double problème des *objectifs* et des *méthodes d'amélioration* du Chou fourrager qui se trouve ainsi posé et que nos recherches, à la Station d'Amélioration des Plantes de RENNES, ont pour objet de contribuer à résoudre.

I. — Objectifs d'amélioration

Deux considérations nous serviront à définir les objectifs d'amélioration du Chou fourrager : les besoins de la culture et l'état actuel de la sélection.

A. — Les besoins

La diversité des milieux naturels, notamment quant à la rigueur de l'hiver, conduit à accorder un intérêt particulier au facteur *résistance au froid*. Or l'expérimentation des principaux types actuels de choux fourragers nous a montré l'impossibilité de concilier, à un degré élevé, cette qualité avec d'autres non moins importantes, notamment la productivité.

On peut en juger d'après le tableau ci-dessous (la productivité étant exprimée par le rendement en automne, toujours le plus élevé).

TABLEAU I
PRODUCTIVITE ET RESISTANCE AU FROID
ETUDE DE VARIETES EN REPIQUAGE
RENNES « LA HARPE » 1955-62

Variétés	Rendements en t/ha % Fourrager Vert			% plantes tuées Moyenne pour trois hivers froids (1)
	Automne Fourrage frais	Matière sèche	Hiver doux Matière sèche	
Moëllier Gros Gigot...	94,1	85,9	80,9	84,0
Fourrager Jaune	94,1	84,7	—	83,3
Demi-Moëllier	99,0	91,3	94,3	69,0
Fourrager Vert de Rennes	100	100	100	58,3
Branchu du Poitou	77,4	81,5	99,3	40,0
Mille Têtes Anglais....	68,4	79,3	94,7	31,0
Cavalier rouge	60,5	78,2	96,0	9,7
p.p.d.s.	6,1	6,3	8,0	—
Rend ^t moyen du Témoin en t/ha	60,8	7,06	5,48	—

(1) 1955-56; 1958-59; 1962-63.

Une *gamme de variétés* de « rusticité » croissante paraît donc indispensable, le choix de l'une ou l'autre d'entre elles étant dicté par l'époque de récolte en fonction du climat local.

La hiérarchie des objectifs dépend également de considérations d'ordre *technique* : mode de culture et mode d'exploitation. En culture à grand espacement (repiquage ou semis éclairci), le facteur « *productivité individuelle* » est primordial; en semis dense, la *résistance à la verse* et la *compétition entre plantes* ne sont pas moins essentielles à considérer. L'exploitation par pâturage confère également un intérêt particulier aux variétés à *tige courte* qui facilitent l'installation de la clôture électrique, même si le rendement total en est affecté. Il en est tout autrement pour la récolte mécanisée, à laquelle d'ailleurs les variétés à pied très court se prêtent mal.

On conçoit dès lors la nécessité d'un assez large éventail de variétés à usages bien définis.

B. — L'état actuel de la sélection

Surtout répandu dans l'Ouest de la France, le Chou fourrager n'en est pas moins rencontré depuis longtemps dans de nombreuses autres régions. L'inventaire des populations nous a révélé l'existence d'une très grande richesse de formes analysées dans un précédent mémoire (1957); celles-ci sont issues de l'action conjuguée de la sélection naturelle et de celle de l'agriculteur qui — dans les régions de petites exploitations — fut et reste encore souvent son propre producteur de semences. Ce phénomène assez exceptionnel à notre époque, et aussi les faibles quantités de graines exigées en repiquage expliquent le faible volume des transactions commerciales en matière de semences; les sélectionneurs n'ont donc guère été incités dans le passé à porter des efforts particuliers sur cette plante fourragère. Aussi, très souvent, les variétés commerciales obtenues, comme les populations locales, par sélection massale prêtent aux mêmes critiques que l'ensemble de celles-ci : valeur agronomique très inégale de variétés répondant à une même dénomination, hétérogénéité plus ou moins accusée et, ce qui est plus grave, instabilité.

C'est pourquoi l'amélioration du Chou fourrager, quels que soient les objectifs particuliers considérés, nous paraît-elle poser avant tout le problème des *méthodes de sélection*.

II. — Méthodes d'amélioration

Le choix des méthodes générales d'amélioration d'une espèce végétale est dicté — du moins dans son principe — par son mode de fécondation; nous en

rappellerons tout d'abord les caractéristiques essentielles chez le Chou fourrager.

A. — Mode de fécondation du Chou fourrager

Comme la plupart des autres types de choux — à l'exception du Chou-fleur — le Chou fourrager se comporte comme une espèce *strictement allogame*. Chez cette plante à pollinisation entomophile, la *fécondation croisée* est quasi obligatoire : le phénomène d'*auto-incompatibilité pollinique* (inaptitude du pollen à féconder les ovules d'un individu génétiquement identique) se traduit par une stérilité plus ou moins accusée de toute plante isolée. Le Chou fourrager présente d'autre part les deux caractéristiques classiques des plantes strictement allogames :

- l'effet dépressif « d'inbreeding » consécutif à l'autofécondation plus ou moins prolongée d'un même matériel de départ, seul moyen de rendre celui-ci parfaitement homogène;
- le phénomène d'hétérosis : régénération immédiate de la vigueur par croisement judicieux entre deux lignées déprimées; en outre, l'hybride F1 entre deux lignées homogènes (homozygotes) est lui aussi uniforme.

Nous reproduisons ci-dessous à titre d'exemple des données récemment obtenues par JOHNSTON (1963) à ABERYSTWYTH; elles mettent en évidence la variabilité des résultats suivant les combinaisons.

TABLEAU II
INBREEDING ET HETEROSIS
ETUDES PORTANT SUR SIX LIGNEES DE MOELLIER
ABERYSTWYTH, 1961 (d'après T. D. JOHNSTON)

		Rendement en Matière sèche /ha (% Population d'origine)			
		Lignées inbred		Hybrides simples	
		I2	I3	F1 de I2	
	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Extrêmes
	Feuilles	61,7	54,0	97,7	47,1-157,1
	Tige	58,4	47,4	—	—
110	Plante entière	61,3	50,7	91,7	57,6-122,5

Amélioration du

Il s'ensuit que les *méthodes d'amélioration les plus efficaces* pour le Chou fourrager sont celles qui exploitent au maximum l'*hétérosis potentiel* dans le matériel disponible; ce sont, en l'occurrence, celles qui permettent un contrôle aussi total que possible de la pollinisation et aboutissent à la création de *Variétés Hybrides F1*. Comme la plupart de nos collègues étrangers, c'est aussi vers cette voie que nous avons orienté nos recherches. Il s'agit, en l'occurrence, de *méthodes entièrement nouvelles* qui nécessitent donc d'être mises au point avant d'être vulgarisées, ce qui en justifie une étude détaillée.

Toutefois la possibilité d'apporter, par des moyens beaucoup plus simples, de substantiels progrès à la situation précédemment évoquée, ne saurait être négligée, au moins pour assurer les besoins les plus immédiats de la culture. C'est pourquoi dans une première étape nous envisagerons ceux qu'on peut attendre d'une méthode dérivée de la sélection massale, la *sélection maternelle*.

B. — La sélection maternelle

La *sélection massale* dont sont issues les variétés actuelles de choux fourragers est considérée aujourd'hui comme une méthode archaïque; elle a néanmoins permis la création de véritables écotypes d'une valeur agronomique incontestable. Ce résultat a été obtenu grâce à l'action, sans cesse répétée et toujours orientée vers un même « standard », du sélectionneur opérant dans un milieu naturel caractérisé.

Cette méthode, basée sur la *sélection visuelle des phénotypes*, présente, toutefois, de sérieux *inconvénients*; le plus grave, nous l'avons souligné récemment (1964), réside dans l'*évolution inéluctable* de la variété population, matériel obligatoirement hétérozygote; celle-ci peut être plus ou moins brutale suivant l'ampleur des fluctuations d'ordre climatique.

Les conséquences pratiques peuvent en être palliées au moins partiellement :

1°) Au niveau des plantes mères par la sélection maternelle

Celle-ci comporte :

— la récolte séparée des plantes mères et l'examen, sous forme d'essais comparatifs, de leurs descendances interpollinisées;

- la reprise ultérieure de plantes mères en nombre égal dans les descendance conservées afin d'éviter toute perte de vigueur par consanguinité (effet d'inbreeding).

2°) Au cours des générations ultérieures de multiplication :

- par le maintien de conditions d'isolement satisfaisantes,
- par la limitation de l'aire de culture de chaque variété,
- par la limitation du nombre de générations de multiplications,
- enfin par le contrôle en végétation, et aussi, *a posteriori*, des cultures de multiplication quelle que soit la génération considérée, et naturellement l'élimination de tous les lots de semences aberrants.

Nous avons nous-même appliqué une *sélection maternelle* à quatre variétés dont trois sont actuellement commercialisées :

- un *Moëllier feuillu* à tige courte, plus rustique que le Gros Gigot traditionnel et surtout mieux adapté au semis dense,
- un *Demi-Moëllier*, très répandu maintenant en culture sous la dénomination de *Fourrager Vert de Rennes*,
- enfin un *Cavalier rouge* (Caulet).

Pour cette dernière variété (Caulet), sélectionnée à partir des populations très hétérogènes, l'augmentation du rendement en plein hiver (105 à 130 % suivant la rigueur de celui-ci) est surtout due à celle de la résistance au froid, principal objectif de la sélection.

Pour les deux autres, la productivité de la population de départ — supérieure à celle des autres populations du même type — a seulement été maintenue; cette stabilité, vérifiée après quatre reprises successives de plantes mères, constitue cependant un résultat appréciable, surtout pour *Fourrager Vert* étant donné son niveau de productivité (cf. tableau I).

Tout ceci illustre les limites de la sélection massale (ou maternelle) : efficace pour des caractères génétiquement simples et faciles à repérer, cette méthode ne l'est guère vis-à-vis des facteurs complexes, notamment ceux qui gouvernent la productivité.

Cependant, dans la mesure où elle est conduite avec toute la rigueur nécessaire, son intérêt actuel n'est pas négligeable. En effet, l'ouverture d'un *Catalogue Officiel* des variétés de choux fourragers vient d'être décidée par le Comité Technique Permanent de la Sélection. L'étude des variétés présentées nous a été confiée. Les caractéristiques essentielles de celles qui seront inscrites et porteront une *dénomination précise* pourront dès lors être connues de l'utilisateur. Ceci nous apparaît comme la première étape indispensable vers la *normalisation des variétés*, laquelle s'impose de façon impérative.

C. — Création de variétés hybrides F 1 de Choux fourragers

Le programme de travail visant à la création de variétés hybrides F1 comporte nécessairement trois sortes d'opérations : obtention et conservation de lignées, jugement de leur valeur en combinaison, enfin fabrication des hybrides. Il nous paraît utile, avant d'analyser les problèmes posés par chacune de ces étapes, de résumer les données permettant le contrôle de la pollinisation chez le Chou fourrager.

1°) Principe du contrôle de la pollinisation chez le Chou fourrager

Celui-ci résulte de trois caractéristiques du *phénomène d'auto-incompatibilité* :

a) *Son mode d'action à l'anthèse*, stade normal de la pollinisation entomophile. Celui-ci se traduit :

- par une stérilité plus ou moins marquée de la plante lorsqu'il ne lui est offert que son propre pollen,
- par une tendance à la fécondation croisée encore plus accusée que ne le laissait prévoir son degré d'autostérilité lorsqu'on lui apporte (comme le font les insectes pollinisateurs) un mélange d'auto — et d'allo — pollen.

Le tableau III ci-après témoigne à la fois :

- de la variabilité à cet égard des plantes prises au hasard dans une population,
- des conséquences résultant de la sélection d'individus très auto-incompatibles.

TABLEAU III
AUTO-FERTILITE ET ALLOGAMIE
(RENNES, 1956 et 1960)

	<i>8 plantes au hasard dans une population</i>			<i>8^e plante</i>	<i>Descendance des plantes très auto-incompatibles</i>
	<i>7 plantes ± auto-incompatibles</i>		<i>Moyenne</i>		
	<i>Min.</i>	<i>Max.</i>			
Autofertilité relative (1) ..	3,7	49,1	16,0	82,8	3,6
Taux de croisement :					
— réel	—	—	—	—	96,8
— en végétation	98,0	80,8	91,2	50,5	99,5

(1) Rapport % Autofertilité/Fertilité après pollinisation compatible (mélange de pollen).

L'action conjuguée de la compétition entre l'autopollen et le pollen étranger compatible d'une part, la moindre vigueur des plantules « inbred » de l'autre, peut se traduire, en végétation, par un *taux de croisement voisin de cent pour cent*, même chez des lignées non strictement « autostériles ».

b) *L'évolution de l'auto-incompatibilité au cours du développement de la fleur.*

Nous l'avons observée, en conditions naturelles, par autopollinisation de boutons d'âge variable. Deux facteurs contribuent au succès de celle-ci : la réceptivité précoce du stigmate (4-5 jours avant l'anthèse) et la vitalité relativement longue du pollen (3-4 jours après son émission). La figure ci-dessous, qui concerne l'ensemble des sept plantes plus ou moins auto-incompatibles présentées dans le tableau III, permet d'apprécier en même temps l'évolution respective de l'autofertilité et de la fertilité totale (fertilité normale) avec

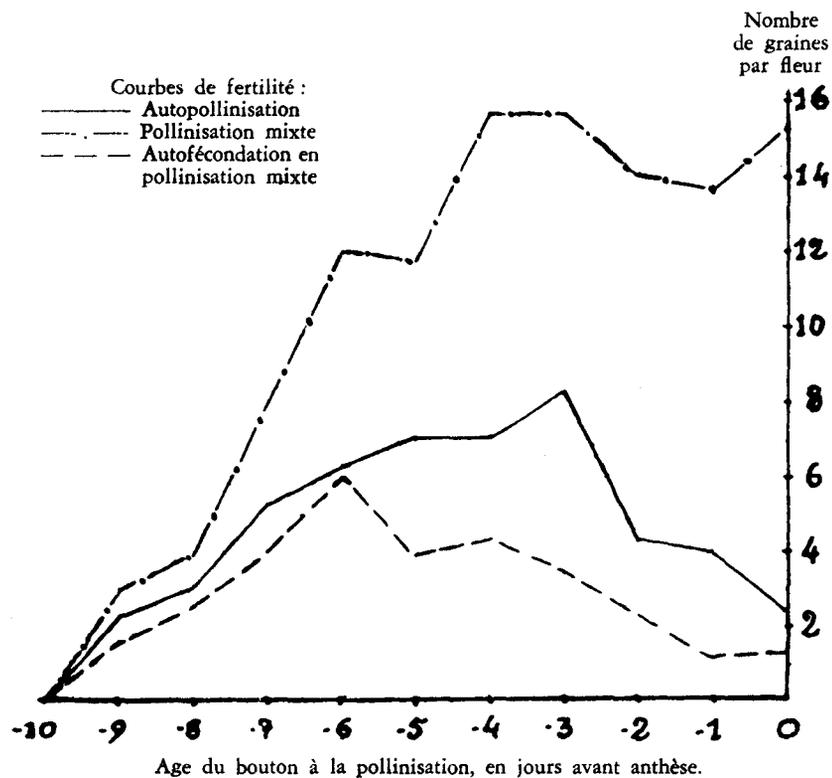


Fig. 1 : Evolution de l'auto-incompatibilité.

L'autofertilité des boutons permet l'obtention de lignées inbred même chez les individus les plus autostériles à l'anthèse; elle dépend surtout, comme la fertilité de la fleur librement pollinisée, du nombre d'ovules présents.

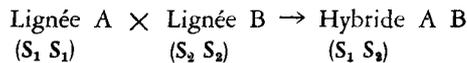
c) *L'hérédité de l'auto-incompatibilité.*

Les travaux récents de THOMPSON (1957) concluent à l'existence d'une série unique de gènes d'incompatibilité (allèles S). L'activité plus ou moins marquée de ces gènes explique celle de l'auto-incompatibilité des individus. 115

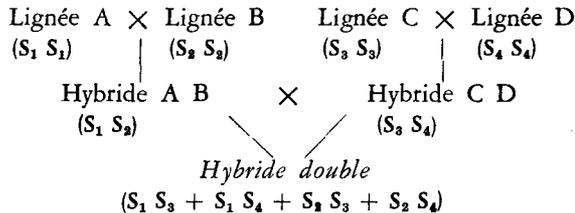
L'auto-incompatibilité d'une plante peut être étendue à toute lignée inbred homozygote pour un allèle d'incompatibilité; le niveau d'incompatibilité de la lignée sera fonction de celui de l'allèle S qu'elle renferme.

Le contrôle de la pollinisation entre deux lignées peut donc être obtenu par libre interpollinisation entomophile; il faut et suffit qu'elles soient à la fois auto-incompatibles et inter-compatibles, c'est-à-dire homozygotes chacune pour un allèle S différent.

Cette définition donne directement la formule de l'*hybride simple* :



Celle de l'*hybride double* s'obtient ainsi :



2°) Production des lignées inbred

Très simple, chez le Maïs, plante autofertile et à végétation courte s'effectuant en été, cette opération fondamentale est beaucoup plus complexe chez le Chou fourrager pour les raisons suivantes :

a) *Le mode d'obtention des lignées.*

L'autopollinisation de boutons, seule méthode actuellement connue pour obtenir des lignées inbred à partir de plantes auto-incompatibles (objectif prioritaire), constitue un travail lourd, même avec la technique simplifiée que nous avons récemment décrite (1964). On peut en améliorer le rendement en effectuant les pollinisations en serre et, aussi, en tirant parti de la variabilité des lignées quant à la fertilité des siliques.

*Amélioration du
Chou fourrager*

La variabilité des lignées observée pour l'un et l'autre des facteurs considérés peut être exploitée. Il semble, néanmoins, utile d'en compléter les effets par une *limitation* — à trois ou quatre générations — *de la phase d'inbreeding*, afin d'en réduire à la fois la durée et l'effet dépressif.

La *conservation intégrale* des lignées apparemment uniformes, mais encore hétérozygotes, ne peut alors s'effectuer que par voie végétative ou par pollinisation entre plantes sœurs au stade bouton.

d) *Problèmes concernant l'auto-incompatibilité des lignées.*

Condition première du contrôle de la pollinisation, l'auto-incompatibilité des lignées — c'est-à-dire l'interstérilité des plantes sœurs à la floraison — dépend avant tout de leur homozygotie pour les allèles d'incompatibilité; celle-ci n'est pas nécessairement assurée lorsque l'inbreeding est limité à trois ou quatre générations.

Il faut dès lors tester sur ce point chacune des lignées conservées; la méthode la plus simple consiste à polliniser un certain nombre de plantes sœurs (une dizaine au moins) avec le *mélange de pollen* issu de toutes celles-ci. On peut aussi ajouter un pollen étranger porteur d'un gène marqueur : l'observation de la descendance permettra de juger « l'allogamie » effective de la lignée.

Nous cherchons actuellement s'il est possible d'améliorer le délai d'obtention des résultats et d'éviter en même temps les pollinisations *in vivo* par des essais de germination de pollen *in vitro* en présence de stigmates — siège de l'inhibition — des partenaires à tester.

Deux facteurs contribuent heureusement à résoudre les problèmes d'ordre pratique posés par la production des lignées inbred de Chou fourrager. Ce sont :

— *L'aptitude de la plante au bouturage.*

Pouvant s'effectuer sur différents organes et donc à différentes époques, le bouturage s'avère un auxiliaire précieux pour la production des lignées ou leur conservation :

— le bouturage de *portions de hampes florales* au printemps a été expérimenté par nous avec succès pour la conservation de plantes mères : elle peut s'appliquer à celle des lignées et à leur multiplication;

— le bouturage de *bourgeons axillaires* à la fin de l'automne (après induction de la floraison) et la conservation en *serre* chaude des boutures permet de

3°) Jugement de la valeur en combinaison des lignées

Point capital pour le choix des lignées constituanes de tout hybride, celui-ci peut — si l'on s'en réfère à l'exemple du Maïs — s'effectuer en deux étapes, par deux tests différents :

- Un test précoce d'aptitude générale à la combinaison (test top-cross) destiné à éliminer les « mauvaises » lignées;
- Un test d'aptitude à la combinaison spécifique, en fin d'inbreeding (par croisements diallèles) : le résultat en est directement applicable, on le sait, au choix des lignées à associer.

La préparation de tests par pollinisation libre au champ soulève plusieurs problèmes découlant de l'impossibilité de castration de lignées.

Pour le *test top-cross*, les lignées étant réparties dans une culture du testeur, les résultats risquent d'être faussés par les croisements entre les lignées les plus proches et aussi entre plantes sœurs, les lignées ayant à ce stade précoce (I₁ ou I₂) peu de chances d'être auto-incompatibles.

Pour les *croisements diallèles*, le nombre d'isolements à réaliser est égal à celui des croisements. L'utilisation de cages sous lesquelles divers insectes, notamment les mouches à viande, peuvent travailler de façon satisfaisante, aide à résoudre ce problème; cependant le nombre de lignées susceptibles d'être testées simultanément se trouve obligatoirement limité.

Enfin, dans les deux cas demeure le danger d'une perte importante de matériel en cours d'hiver si toute leur végétation a lieu au champ.

L'hivernage de lignées en serre sous forme de boutures peut y remédier, du moins pour celles, peu nombreuses, destinées aux croisements diallèles.

Cette méthode est aussi valable pour le test top-cross, à condition de faire porter celui-ci non plus sur des lignées, mais sur des individus considérés alors comme *têtes de lignées*. Le top-cross sur individus peut s'effectuer à la main dans les meilleures conditions d'isolement, ce qui évite les inconvénients précédents. En contre-partie, il exige beaucoup de travail pour obtenir la quantité de graines nécessaires à la mise en place des essais de rendements.

Dans l'état actuel de nos recherches, un jugement de valeur ne peut être porté qu'à l'égard de ce type de test. Une quinzaine de lignées du type « Fourrager Vert » ont été testées simultanément avec les deux variétés *Fourrager Vert* et *Caulet*. Certaines lignées ont fait preuve, en combinaison avec les deux testeurs, d'une productivité supérieure à celle de *Fourrager Vert*. En croisement

avec *Caulet*, leur rendement moyen dépasse de près de 20 % celui du testeur, la teneur en matière sèche étant intermédiaire entre celle de *Fourrager Vert* et celle de *Caulet*. Ceci illustre l'intérêt de la formule hybride F1 pour la création immédiate de variétés nouvelles.

4°) Fabrication des Hybrides

Cette dernière phase ne comporte qu'un point délicat : les cultures de lignées inbred destinées à produire la semence hybride simple devront obligatoirement s'effectuer dans des conditions de milieu privilégiées puisqu'il ne saurait être question de les hiverner en serre.

Conclusion

De par son principe même, la *sélection massale*, malgré les aménagements susceptibles de lui être apportés pour pallier ses défauts les plus graves, s'avère incapable d'apporter des progrès décisifs dans l'amélioration du Chou fourrager. En vertu de la biologie florale de la plante, la sélection doit s'orienter vers les méthodes contrôlant la pollinisation.

La création de variétés hybrides doubles est-elle économiquement réalisable ? Dans l'état actuel de nos travaux et à la lumière des données qui viennent d'être présentées, un préjugé favorable peut lui être accordé malgré les difficultés rencontrées. Peut-être ne sera-t-il pas possible d'exploiter au maximum son principe; d'une part, en effet, les fluctuations inéluctables du phénomène d'auto-incompatibilité, notamment au cours de la floraison, risquent de diminuer le taux de croisement attendu; mais surtout le sélectionneur peut être amené, dans les choix de lignées, à établir un compromis entre leur valeur en combinaison et d'autres facteurs susceptibles d'améliorer la rentabilité des opérations.

En tout état de cause, la formule « Variété Hybride F1 » présente seule deux avantages majeurs intéressants non seulement l'utilisateur mais aussi le sélectionneur :

- *Uniformité et stabilité de la variété* et en même temps *reproduction impossible* de cette dernière : ce qui doit accroître considérablement le volume des transactions commerciales en matière de semences;
- Obtention éventuelle et simultanée d'une *gamme plus ou moins étendue de variétés nouvelles*, grâce aux nombreuses combinaisons permises entre les lignées très diverses produites.

G. du CREHU,
Chargé de Recherches,
Station d'Amélioration des Plantes de Rennes.

BIBLIOGRAPHIE :

- CREHU (du) G. (1957). — Le Chou fourrager : Etude biologique, problèmes variétaux. — *Ann. Amél. Plantes*, 3, p. 133-336.
- CREHU (du) G. (1964). — La Biologie florale du Chou fourrager; ses conséquences pour la sélection. — *Ann. Amél. Plantes*, 14 (1) 5-37; (2) 157-201.
- JOHNSTON T. D. (1957). — Inbreeding and hybrid production in marrowstemkale (*Brassica oleracea* L. va. *acephala* D.C.). I. The effects of inbreeding and the performance of F1 hybrid. — *Euphytica*, 12 (2), p. 198-204.
- 122 THOMPSON K. F. (1957). — Self-incompatibility in marrowstemkale (*Brassica oleracea* var. *acephala*). I. Demonstration of a sporophytic system. — *J. Genet.*, 55, p. 45-60.

*Amélioration du
Chou fourrager*