

CRÉATION VARIÉTALE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES

Des méthodes conventionnelles
aux outils modernes

André Gallais



Les notions essentielles

35 schémas pédagogiques

Une synthèse par chapitre

éditions
Quæ

CRÉATION VARIÉTALE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES

**DES MÉTHODES CONVENTIONNELLES
AUX OUTILS MODERNES**

Dans la même collection

Une recherche responsable — L'intégrité scientifique

Marianne Alunno-Bruscia, Christian Duquennoi, Philippe Gouletquer, Estelle Jaligot,
Antoine Kremer, Françoise Simon-Plas, 2023, 64 p.

L'écotoxicologie en questions

Isabelle Lamy, Juliette Faburé, Christian Mougin, Soizic Morin, Marie-Agnès Coutellec,
Laurence Denaix, Fabrice Martin-Laurent, 2022, 72 p.

Le bien-être des animaux d'élevage — Évaluer le bien-être animal

Luc Mounier (coord.), 2021, 72 p.

Le bien-être des animaux d'élevage — Améliorer le bien-être animal

Luc Mounier (coord.), 2022, 72 p.

Pour citer cet ouvrage :

André Gallais, 2025. *Création variétale chez les plantes cultivées.*

Des méthodes conventionnelles aux outils modernes. Versailles, éditions Quæ, 72 p.

<https://doi.org/10.35690/978-2-7592-3951-1>

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex, France

www.quae.com

www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2025

ISBN papier : 978-2-7592-3950-4

ISBN PDF : 978-2-7592-3951-1

ISBN ePub : 978-2-7592-3952-8

ISSN : 2779-5012

CRÉATION VARIÉTALE CHEZ LES PLANTES CULTIVÉES

**DES MÉTHODES CONVENTIONNELLES
AUX OUTILS MODERNES**

André Gallais

éditions
Quæ

AVANT-PROPOS

À une époque où l'amélioration des plantes par l'utilisation de certaines biotechnologies moléculaires est parfois contestée, le but de cet ouvrage est de présenter simplement, mais précisément, ce que sont l'amélioration des plantes et la création de variétés, avec les méthodes et les outils à la disposition du sélectionneur, des plus anciens aux plus récents issus de la biologie moléculaire. Nous montrons en particulier que les nouveaux outils permettent souvent d'atteindre plus rapidement les objectifs visés par le sélectionneur depuis toujours, à savoir associer dans une même variété le plus grand nombre de gènes favorables pour les caractères sélectionnés et présents chez les espèces cultivées ou leurs apparentées sauvages ; de plus, certains outils peuvent apporter une variabilité génétique nouvelle, d'intérêt pour contribuer au développement d'une agriculture durable et à l'adaptation des cultures au changement climatique.

D'une façon générale, pour répondre aux demandes de l'agriculture et des utilisateurs des produits agricoles (industriels, consommateurs) ainsi qu'à celles de la société pour ce qui concerne la santé et l'environnement, le but de l'amélioration des plantes est en effet de réunir dans une même population, appelée variété, le maximum de caractères favorables pour la culture et pour l'utilisation des productions des plantes cultivées. L'ouvrage présente les méthodes et les outils de l'amélioration des plantes disponibles aujourd'hui, avec les éléments de génétique nécessaires à leur compréhension. Il s'agit de répondre de façon simple à trois grandes questions, constituant chacune un chapitre de l'ouvrage : Qu'est-ce qu'une variété dans le domaine de l'amélioration des plantes ? Quels sont les outils utilisés ou utilisables par le sélectionneur de plantes ? Comment crée-t-on une variété ? Nous nous limitons à ces questions, qui ne couvrent pas toutes les problématiques de l'amélioration des plantes : ainsi, dans le premier chapitre, nous ne faisons que mentionner les caractères sur lesquels a porté et porte aujourd'hui l'amélioration des plantes et nous n'évoquons qu'en conclusion la filière Semences et plants mise en place pour assurer à l'agriculteur des semences ayant les qualités génétique, sanitaire et germinative attendues afin qu'elles soient le véhicule des améliorations génétiques réalisées sur les différents caractères sélectionnés.

La présentation se veut la plus simple et la plus brève possible, tout en restant rigoureuse et suffisamment complète dans la description des aspects d'un outil ou d'une méthode de sélection. Les termes scientifiques sont définis dans un glossaire à la fin de l'ouvrage. Les figures en couleur, nombreuses, complètent le texte de manière pédagogique et aident à l'explication des notions, des phénomènes, ou du principe d'un outil ou d'une méthode de sélection.

L'ouvrage s'adresse à un lectorat non spécialiste de la thématique, mais intéressé par la génétique et par l'amélioration des plantes, et possédant quelques bases en biologie. Il s'adresse notamment aux lycéens, aux étudiants en deuxième et en troisième cycle universitaire et à leurs professeurs de sciences biologiques, mais aussi aux techniciens, aux ingénieurs et aux responsables de programmes désirant disposer d'un panorama des méthodes et outils de l'amélioration des plantes disponibles aujourd'hui. Il expose des notions fondamentales dans ce domaine, constituant ainsi une base à un éventuel approfondissement.

SOMMAIRE

Avant-propos	4
1. Qu'est-ce qu'une variété en amélioration des plantes ?	6
1.1. L'amélioration des plantes et la création de variétés : un vieux métier.....	6
1.2. Ce qu'est, aujourd'hui, une variété en amélioration des plantes.....	7
1.3. Pourquoi des variétés homogènes ?.....	9
1.4. Quels sont les différents types de variétés ?	11
1.5. Pourquoi le sélectionneur choisit-il tel type de variété ?	18
<i>À retenir</i>	19
2. Quels sont les outils à la disposition du sélectionneur ?	20
2.1. Les outils conventionnels.....	20
2.2. Des outils pour apporter une nouvelle variabilité génétique.....	29
2.3. Des outils pour mieux utiliser la variabilité génétique : les marqueurs moléculaires du génome.....	37
<i>À retenir</i>	44
3. Comment crée-t-on une variété ?	45
3.1. Comment crée-t-on une variété lignée ?	45
3.2. Comment crée-t-on une variété hybride ?	48
3.3. Comment crée-t-on une variété synthétique et une variété clone ?	52
3.4. La sélection conservatrice.....	55
<i>À retenir</i>	55
En guise de conclusion : toute une organisation pour véhiculer le progrès génétique au niveau de l'agriculteur	56
<i>À retenir</i>	58
Quiz	59
Glossaire	67
Pour en savoir plus	71

1. Qu'est-ce qu'une variété en amélioration des plantes ?

La notion de variété est très liée à l'amélioration des plantes ; elle en est même le résultat. Pour comprendre ce qu'est une variété en amélioration des plantes, il faut remonter aux origines de l'agriculture, il y a dix mille ans environ. En effet, dès le début de l'agriculture, le ressemis des graines récoltées sur les plantes présentant un intérêt pour l'homme a conduit à des populations de plantes cultivées répondant de mieux en mieux aux besoins de l'homme ; ces populations peuvent être considérées

comme des protovariétés. Depuis le milieu du XIX^e siècle, l'activité de sélection de populations s'est progressivement séparée du métier d'agriculteur. Aujourd'hui, les populations cultivées par les agriculteurs, appelées variétés, sont le plus souvent mises au point par les sélectionneurs avec des outils plus efficaces que la simple sélection par l'agriculteur ; à travers des semences de qualité, elles permettent l'expression de l'amélioration réalisée sur différents caractères d'intérêt agronomique.

1.1. L'AMÉLIORATION DES PLANTES ET LA CRÉATION DE VARIÉTÉS : UN VIEUX MÉTIER

L'amélioration des plantes est née avec le début de leur domestication au néolithique, de façon simultanée avec le développement de l'agriculture, lorsque l'homme, alors nomade et vivant des plantes ou des parties de plantes (racines, graines, fruits) récoltées dans la nature ainsi que de la chasse et de la pêche, est passé à l'état sédentaire, vivant des plantes qu'il cultivait et des animaux qu'il élevait. Le but essentiel de cette agriculture originelle était de répondre aux besoins alimentaires et non alimentaires de l'homme, sur le plan tant quantitatif que qualitatif. C'est le ressemis pendant de nombreuses générations des graines récoltées sur les plantes ayant les caractères recherchés par l'homme qui a conduit aux types de plantes cultivées que nous connaissons aujourd'hui. C'est pourquoi André de Vilmorin (1907-1987), ancien président du GNIS¹, disait de façon humoristique que « l'amélioration des plantes est le plus vieux métier du monde ».

Aujourd'hui, le but de l'agriculture est encore de produire « plus et mieux » pour nourrir l'homme en quantité et en qualité, et aussi pour répondre à d'autres besoins (alimentation animale, fibres textiles, énergie, matériaux...), en cherchant à limiter les intrants

(engrais, pesticides) et l'utilisation de l'eau, ce qui se justifie d'un point de vue économique et environnemental, mais aussi compte tenu du changement climatique. Or, sans amélioration génétique, les populations végétales sauvages, ou résultant de la domestication des plantes cultivées, ne permettent pas de répondre à toutes ces exigences. En effet, elles ont en général plusieurs défauts :

- elles ne permettent qu'une assez faible production pour les plantes de grande culture ;
- elles peuvent être mal adaptées à leurs conditions de culture, ou être sensibles à différents agresseurs biotiques (maladies, insectes) ou abiotiques (sécheresses, fortes ou basses températures) ;
- elles n'ont pas nécessairement les qualités requises pour les diverses utilisations des produits des récoltes.

Le but de l'amélioration génétique des plantes est alors de corriger ces défauts par le développement de populations qui soient, selon les espèces, les situations et la demande, plus productives, plus résistantes aux maladies et aux insectes, valorisant bien l'eau et l'azote, mieux adaptées aux milieux de culture (incluant le climat) ou aux conditions

1. Groupement national interprofessionnel des semences, aujourd'hui SEMAE.

d'utilisation (incluant la mécanisation), de meilleures qualités (nutritionnelle, technologique...), et permettant à l'agriculture de respecter l'environnement. Aujourd'hui, l'amélioration des plantes, en combinaison avec d'autres outils basés sur l'agroécologie, peut apporter une contribution importante au développement d'une agriculture durable.

À titre d'exemple pour montrer la nécessité de l'amélioration des plantes, en moyenne et au niveau mondial, environ 30 % du potentiel de production d'une culture dans un milieu donné sont perdus à cause des maladies et des attaques d'insectes. La suppression de ces pertes contribuerait à réduire significativement le problème de la faim dans le monde. Il est donc très important d'augmenter la résistance des plantes à leurs agresseurs biotiques, mais aussi abiotiques qui vont être encore plus fréquents avec le changement climatique.

Globalement, l'amélioration des plantes et l'utilisation d'intrants ont été très efficaces en contribuant à augmenter la disponibilité alimentaire : malgré une forte augmentation de la population mondiale, la production de calories disponibles par personne pour son alimentation a augmenté. Il en est résulté une diminution en valeur relative des famines, même si près d'un milliard de personnes sont toujours sous-alimentées. L'augmentation des surfaces cultivables n'étant plus possible de façon significative, il apparaît essentiel d'augmenter le rendement des plantes cultivées (Gallais, 2015), tout en utilisant le minimum d'intrants (engrais, pesticides) afin de respecter l'environnement. L'augmentation des rendements par la voie génétique passe ainsi nécessairement par une meilleure adaptation

des plantes cultivées à leurs milieux ou aux conditions de culture en tenant compte du changement climatique.

Compte tenu des différents objectifs de sélection, tant pour la quantité que pour la qualité et la régularité des productions, l'amélioration des plantes porte donc sur plusieurs caractères. Il s'agit alors de réunir dans une même population, appelée variété, l'ensemble des caractères recherchés, c'est-à-dire d'un point de vue génétique les gènes*² avantageux en vue des objectifs à atteindre. Le but de l'amélioration des plantes est alors de créer des populations de plantes dans lesquelles la fréquence des gènes (en fait, des allèles*) favorables pour les caractères sélectionnés est augmentée assez fortement. Ces populations utilisées par les agriculteurs sont les variétés au sens du sélectionneur.

Jusque vers le milieu du XIX^e siècle, l'amélioration des plantes, dans le prolongement de leur domestication, a été réalisée par les agriculteurs. Au cours du XX^e siècle, avec le développement des connaissances en biologie, notamment en génétique, qui a entraîné la mise au point de méthodes et d'outils particuliers pour en augmenter l'efficacité, elle est devenue une activité de plus en plus séparée du métier d'agriculteur. La variété est alors considérée comme une invention, associée à un système particulier de protection (voir « Conclusion »). Pour l'agriculteur, une variété est, à travers des semences de qualité³, l'expression de l'amélioration génétique sur différents caractères agronomiques. Toutefois, dans des situations spécifiques et d'ampleur limitée, se redéveloppe aujourd'hui une amélioration des plantes à nouveau conduite par les agriculteurs.

1.2. CE QU'EST, AUJOURD'HUI, UNE VARIÉTÉ EN AMÉLIORATION DES PLANTES

Aujourd'hui, dans le domaine de la sélection végétale, une variété est une population de plantes présentant des caractéristiques agronomiques bien définies, créée pour que la

production qui en est issue réponde le mieux possible aux besoins des utilisateurs (agriculteurs, industriels, consommateurs) et de la société (environnement). Elle est le résultat

2. Les termes signalés par un astérisque renvoient au glossaire en fin d'ouvrage.

3. Qualités génétique, germinative et sanitaire (voir p. 56).

d'une sélection dite « créatrice »⁴, mettant en œuvre des méthodes et des outils permettant, à partir d'un matériel de départ, d'associer le

plus grand nombre de gènes favorables pour les caractères améliorés chez les individus qui la composent (**figure 1.1**).

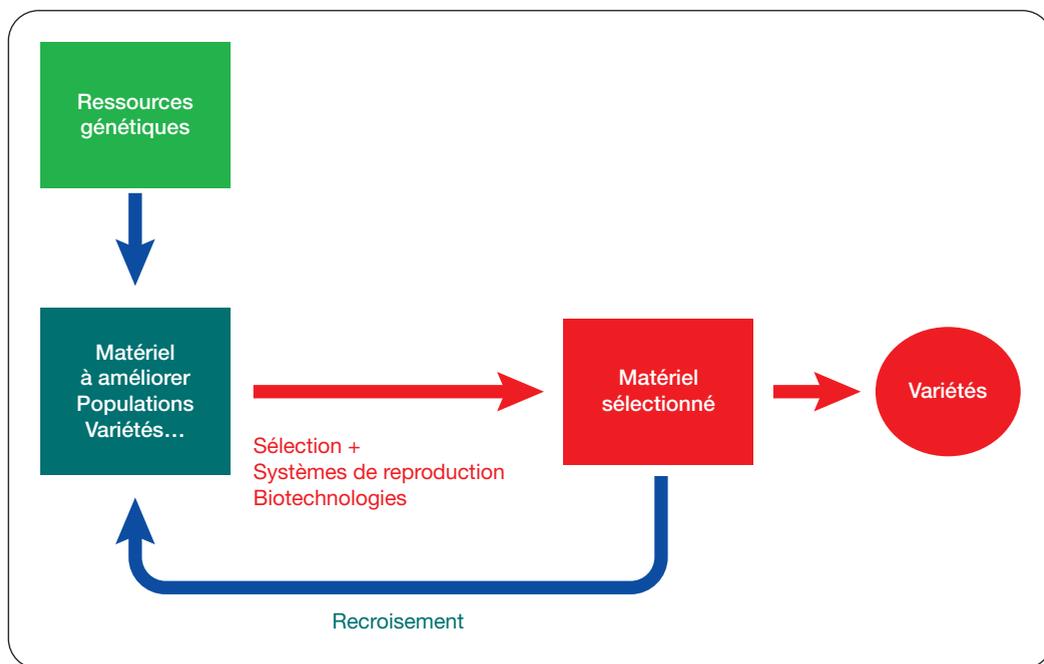


Figure 1.1. L'amélioration des plantes « science et art de la création de variétés ».

C'est un processus récurrent, le matériel sélectionné d'un cycle de sélection pouvant devenir du matériel d'entrée du cycle suivant, afin de cumuler toujours plus de gènes favorables dans les variétés.

De façon plus précise et du point de vue génétique, une variété peut être définie comme une population artificielle, aux caractéristiques agronomiques bien définies, et reproductible :

- c'est une population, au sens d'un ensemble d'individus plus ou moins apparentés ;

- elle est artificielle, au sens où elle est le résultat de l'intervention de l'homme dans sa création, par le processus de sélection, et dans son maintien ;

- elle est en général à faible variation génétique interne, formée dans de nombreuses situations d'un seul génotype* (cas des variétés lignées, des variétés hybrides* simples entre lignées, des variétés clones), même s'il existe aussi des variétés génétiquement hétérogènes (variétés

hybrides doubles, hybrides de clones, variétés synthétiques) ;

- sa reproductibilité est un caractère essentiel : sous un nom de variété, l'utilisateur doit retrouver une population de plantes présentant toujours les mêmes caractéristiques, sans quoi la notion de variété serait inutile puisque l'optimisation des itinéraires techniques ou des procédés de transformation industrielle des productions agricoles serait alors impossible ;

- elle doit posséder des caractères d'identification propres, en plus de ses caractères agronomiques bien définis, ceci pour des raisons de commercialisation et de contrôle (voir p. 56) ;

- enfin, une variété est une véritable invention qui peut être protégée (voir p. 56).

4. Par opposition à une autre forme de sélection dite « conservatrice » dont le but est de maintenir les caractéristiques de la variété (voir p. 55).

1.3. POURQUOI DES VARIÉTÉS HOMOGÈNES ?

1.3.1. La sélection conduit à une homogénéisation des populations sélectionnées

C'est essentiellement la recherche de meilleures performances pour l'adaptation au milieu qui a conduit à favoriser les populations assez homogènes. Ainsi, il est évident que la sélection pour la résistance aux maladies conduit à ne retenir que des génotypes résistants ou au minimum à éliminer les génotypes trop sensibles, ce qui contribue à une certaine homogénéisation des populations pour la résistance aux maladies. De même, la sélection pour un type de développement (par exemple la précocité de floraison) conduit à une homogénéisation pour ce type de développement.

En ce qui concerne le rendement, un peuplement hétérogène, comme une population formée d'un mélange de génotypes, a généralement⁵ une performance moyenne inférieure à la valeur de ses meilleurs constituants. Donc, dans un milieu donné, si l'on recherche les meilleures performances pour des caractères agronomiques, il faut des variétés ayant une composition génotypique bien définie, entraînant une adaptation à leurs conditions de culture et d'utilisation. Cette homogénéisation des variétés est à l'origine des progrès spectaculaires de rendement observés de 1950 à 1990, chez de nombreuses espèces de grande culture. Elle est aussi à l'origine de l'amélioration de la qualité, et plus généralement de tous les caractères sélectionnés.

De telles homogénéisations sont désirées par les agriculteurs et ce phénomène a commencé dès la domestication des plantes cultivées. En fait, les variétés homogènes sont un moyen d'augmenter rapidement, au niveau de la population cultivée, la fréquence des gènes favorables pour les caractères améliorés, plus rapidement que par l'amélioration des populations. Il en résulte donc une amélioration génétique plus importante qu'avec des populations hétérogènes.

L'homogénéisation des variétés était aussi nécessaire pour la mécanisation de la culture

et la standardisation des produits. Une population homogène facilite en effet les diverses opérations culturales, avec des interventions à un stade précis, optimal, pour toutes les plantes. Par exemple, l'homogénéité dans le rythme de développement est nécessaire pour le pilotage de la fumure azotée, mais aussi pour les traitements en culture ainsi que pour la récolte mécanique.

Pour l'industriel, l'homogénéité des produits lui permet d'optimiser les procédés de transformation, d'où un produit final de meilleure qualité, voire moins coûteux. Pour le consommateur enfin, l'homogénéité permet d'obtenir des produits de meilleure qualité ; pour les fruits et les légumes, l'homogénéité fait même partie de la qualité esthétique à laquelle le consommateur est sensible.

Enfin, une certaine homogénéité génétique des variétés est nécessaire pour des questions réglementaires. Pour permettre une « garantie », avec la réglementation actuelle, une variété doit être distincte, homogène et stable, afin que l'agriculteur retrouve toujours les mêmes caractéristiques sous un nom de variété. Une variété génétiquement hétérogène est en effet plus difficile à distinguer et présente plus de risques d'évolution au cours de sa reproduction. Ces caractéristiques de distinction, d'homogénéité et de stabilité, demandées pour une inscription au catalogue officiel des variétés (voir « Conclusion »), sont aussi nécessaires pour la protection de l'innovation que représente une variété.

Cependant, par rapport à la culture de populations hétérogènes, la culture d'une variété génétiquement homogène présente certains risques⁶. Cela peut être un risque pathologique par une pression de sélection plus forte sur les parasites qui peut entraîner une sélection naturelle de certaines souches du parasite et conduire à un contournement⁷ des résistances ;

5. Sauf cas, très rares, de coopération entre plantes de génotypes différents.

6. C'est comme les placements financiers : les placements diversifiés présentent moins de risques qu'un seul placement.

7. Ce contournement est le résultat de l'évolution de l'agent pathogène, qui, par suite des mutations et de la sélection naturelle, finit par acquérir les allèles de virulence lui permettant de « vaincre » la résistance de la plante.

cela peut aussi être un risque de sensibilité à un accident climatique de toute la culture s'il y a coïncidence d'un stade sensible de la plante et d'un facteur climatique défavorable (toutes les plantes seront affectées avec une variété homogène, alors qu'avec une variété hétérogène certaines plantes pourront « échapper »). Dans le cas de maladies, comme les rouilles chez les céréales, une solution est alors de cultiver en mélange quelques variétés performantes résistantes à différentes races du parasite. D'une façon plus générale, une population ou un mélange de génotypes sera plus stable de

comportement dans des milieux variés qu'une variété génétiquement homogène, mais le mélange sera généralement moins productif que la meilleure variété homogène.

Du point de vue génétique, une solution pour associer stabilité et productivité est de réunir dans un même génotype le maximum de gènes d'adaptation au milieu. Ainsi, conséquence du travail d'amélioration avec des évaluations dans différents milieux, les variétés modernes sont plus stables de comportement dans différents milieux que les variétés anciennes (**tableau 1.1**).

Tableau 1.1. Illustration théorique des performances des monocultures de variétés anciennes, homogènes et de leur association, comparées à une variété moderne cultivée dans différents milieux.

	Lignée A	Lignée B	Association A + B	Variété moderne
Milieu 1	100	80	90 à 95	100
Milieu 2	80	100	90 à 95	100
Moyenne	90	90	90 à 95	100

La variété A est supposée adaptée au milieu 1, la variété B, au milieu 2. On suppose que, dans un milieu donné, la performance de l'association est plus ou moins égale à la moyenne des performances des deux variétés dans ce milieu. La variété moderne est supposée réunir dans son génotype les gènes d'adaptation aux milieux 1 et 2. Dans un milieu donné, il existe toujours une monoculture plus productive que l'association des deux variétés. En revanche, l'association fait gagner en stabilité : il apparaît une opposition entre stabilité et adaptation au milieu. Cette opposition est levée par la variété moderne qui permet de réunir productivité maximale dans chaque milieu et stabilité.

1.3.2. Conséquences sur la structuration de la diversité génétique cultivée

Avec la sélection de variétés homogènes, la diversité génétique dans un champ donné a certes disparu, mais, globalement au niveau d'une région, cela ne se traduit pas nécessairement par une diminution de la diversité génétique cultivée par rapport à la culture de populations hétérogènes. Ainsi, chez le blé jusqu'au début du xx^e siècle et chez le maïs jusqu'au milieu du xx^e siècle, en France, dans une région donnée, c'était pratiquement la même population qui était cultivée partout, avec peu de changement dans le temps (dû à la faible efficacité de la sélection des agriculteurs) ; avec les variétés modernes, il n'y a certes plus de diversité génétique dans le champ de l'agriculteur, mais il existe une diversité entre champs

à l'intérieur d'une exploitation et entre exploitations, et des changements de variétés assez fréquents (la durée de vie d'une variété moderne étant de trois à cinq ans). Enfin, ces variétés modernes possèdent dans leurs génomes* des gènes d'adaptation à différentes conditions, gènes qui autrefois étaient présents chez des plantes différentes. Par rapport à la culture de populations génétiquement hétérogènes, comme cela se pratiquait avant le développement des variétés « modernes » comme les variétés lignées et les variétés hybrides, on observe essentiellement une redistribution de la variabilité génétique dans le temps et dans l'espace (**figure 1.2**) ; ainsi la diversité des variétés créées, grâce à l'introduction permanente de

nouvelles ressources génétiques, tend à assurer le maintien d'une diversité globale (même s'il

existe une tendance à une diminution pour certaines espèces).

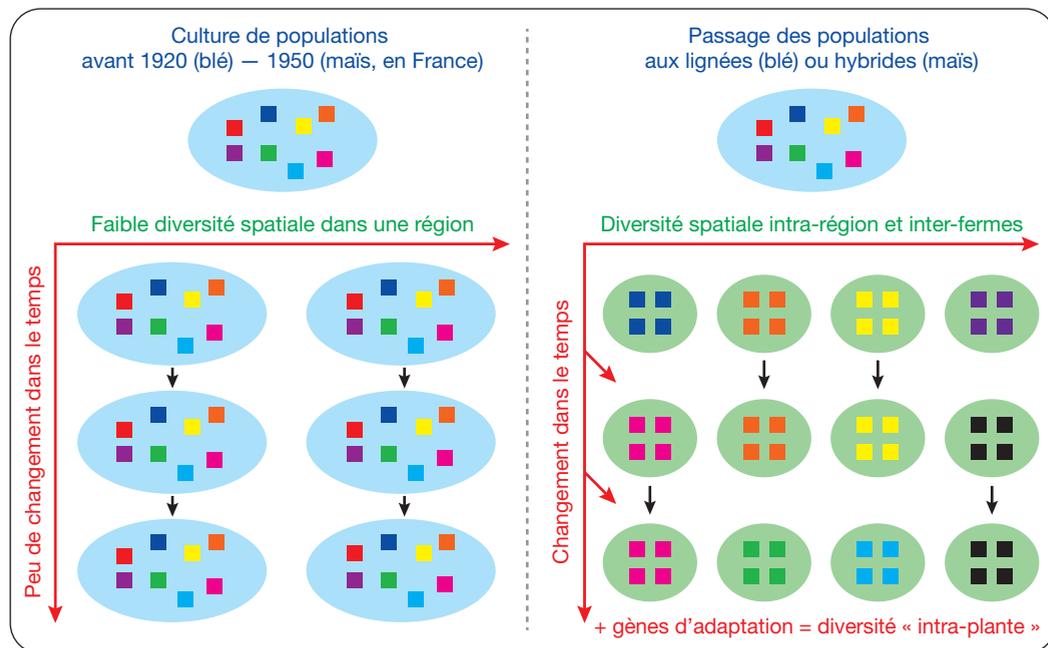


Figure 1.2. Comparaison de la diversité génétique dans les champs des agriculteurs à deux périodes : avant le début de la sélection moderne avec la culture de populations hétérogènes et actuellement avec la culture de variétés homogènes.

Une ellipse représente le champ de l'agriculteur, les petits carrés à l'intérieur représentent la diversité génétique. Dans le passé, avec la culture de populations, dans une région donnée, une seule population était en général cultivée (pas de diversité spatiale des populations) ; de plus, elle ne changeait guère dans le temps, malgré la sélection phénotypique des agriculteurs. Avec la sélection moderne de variétés homogènes, la diversité à l'intérieur de la population est éclatée en diversité spatiale entre variétés (plusieurs variétés par région et surtout des variétés différentes d'une région à l'autre) ; par ailleurs, ces variétés, à durée de vie assez courte, changent dans le temps (diversité temporelle). Enfin, elles renferment dans leur génotype de plus en plus de gènes d'adaptation à différents milieux qui, d'une certaine façon, remplacent la diversité interne des populations. Elles permettent ainsi de concilier performances maximales (rendement) et stabilité selon les milieux, à la différence des populations, mélange de génotypes, qui sont aussi stables, mais moins productives (**tableau 1.1**).

1.4. QUELS SONT LES DIFFÉRENTS TYPES DE VARIÉTÉS ?

Cinq grands types de variétés peuvent être distingués :

- les variétés-populations,
- les variétés lignées,

- les variétés hybrides,
- les variétés synthétiques,
- les clones.

1.4.1. Les variétés-populations

Chez les plantes à reproduction sexuée, les variétés-populations ont été le premier type de variété développée. Elles sont formées par

la multiplication d'une population naturelle ou artificielle (c'est-à-dire développée par l'homme). L'agriculteur peut avoir effectué une

sélection dans le passage d'une génération à une autre (**figure 1.3**). Chez les espèces à fécondation croisée (dites allogames*, comme le maïs, le seigle...) de grande culture, dans les pays à agriculture assez intensive, ce type de variété a pratiquement disparu pour être remplacé par des variétés hybrides ou des variétés synthétiques (voir p. 17). En revanche, il demeure fréquent dans les pays ayant une agriculture peu développée et sans filière semences. Jusqu'au début du xx^e siècle, il pouvait aussi se rencontrer chez les espèces qui s'autofécondent naturellement (dites autogames*, comme le blé, la tomate...) : dans ce cas, il s'agissait d'un mélange de génotypes homozygotes*. Mais, chez ces espèces, les variétés-populations ont eu tendance à disparaître avec le développement de la sélection à l'intérieur des populations, qui en a extrait les meilleures lignées (voir p. 45). Elles réapparaissent un peu aujourd'hui, avec

le développement des « semences paysannes⁸ » et elles subsistent encore dans les pays en développement à agriculture peu intensive, à bas niveau de production. Les variétés-populations présentent une hétérogénéité génétique (**photo 1.1**).

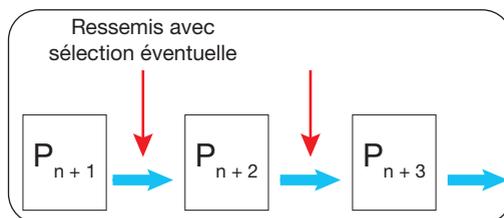


Figure 1.3. Schéma illustrant le changement de génération à chaque ressemis des graines récoltées avec une variété-population. Dans le passage d'une génération à l'autre, il peut y avoir une sélection par l'agriculteur lui-même. $n + 1$ et $n + 2$ représentent le numéro de la génération.

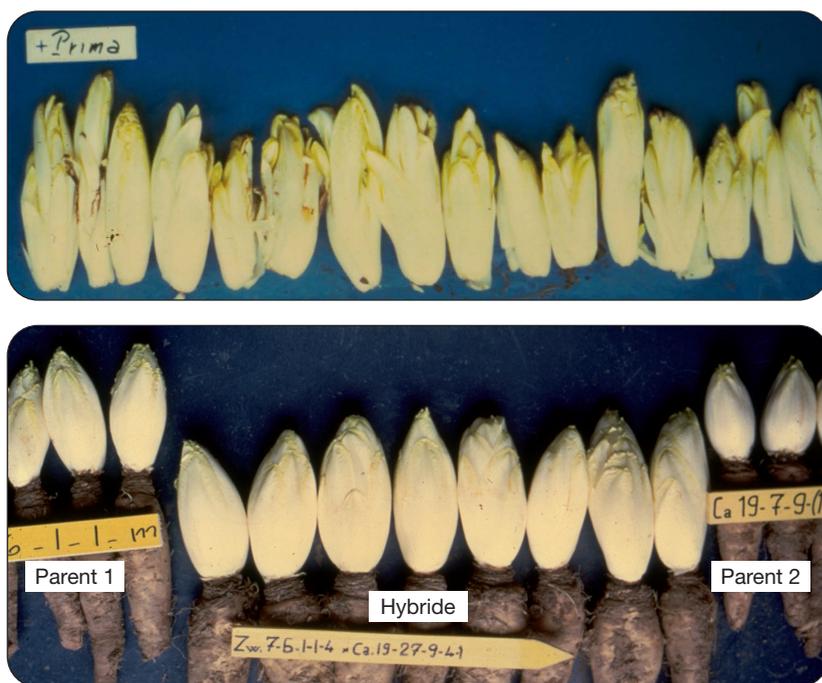


Photo 1.1. En haut, variété-population d'endive, très hétérogène. En bas, hybride entre ses deux parents, très homogène avec des chicons très bien conformés (photo Hubert Bannerot, INRAE Versailles).

8. Semences obtenues par sélection par et chez l'agriculteur pour ses propres besoins.

Ces variétés-populations permettent en théorie l'auto-apvisionnement en semences par l'agriculteur, même pour les plantes à fécondation croisée, puisque, si cette fécondation croisée se fait parfaitement au hasard, et en l'absence de sélection naturelle ou artificielle, la composition de la population peut être considérée comme stable d'une génération à l'autre⁹. Cependant, avec ce type de variété, les

risques d'évolution de certains caractères sont très forts, surtout si elle est multipliée en dehors de son milieu d'origine. Ainsi, la population de trèfle violet Flamand, adaptée au nord de la France car tardive, multipliée dans la vallée du Rhône (favorable pour la production de semences) dans les années 1960 était devenue précoce et sensible au froid quand elle était cultivée au nord.

1.4.2. Les variétés lignées

Les variétés lignées sont, en théorie, formées d'un seul génotype homozygote¹⁰ qui, par autofécondation*, donne donc des descendants tous homozygotes, identiques entre eux et identiques à ceux de la génération précédente. C'est le type de variété le plus classique chez les espèces qui s'autofécondent naturellement (blé, orge, avoine, pois, soja...), où la dépression de consanguinité* est faible (**photo 1.2**). Il est aussi (ou a été)

mis au point chez des espèces semi-allogames comme le colza. Il permet d'avoir des variétés très homogènes et de bonnes performances reproductibles. Pour limiter les risques pathologiques d'un peuplement génétiquement homogène, chez les céréales, les associations de quelques lignées, résistantes à différentes races d'un agent pathogène, peuvent présenter un intérêt pour réduire les attaques de ces dernières.



Photo 1.2. Un champ de blé avec une variété lignée est formé d'un seul génotype (en théorie), d'où sa très grande homogénéité. Parcelle de blé de la variété Farandole à maturité en Île de France (photo Jean Weber, INRAE).

9. Ce qui se montre par un raisonnement simple de génétique des populations.

10. Chez les plantes dites diploïdes, les plus répandues, les chromosomes sont organisés en paires ; il y a donc deux gènes à un locus. Une plante est dite homozygote si les deux gènes présents à un locus sont identiques ; s'ils sont différents, la plante est dite hétérozygote.

Pour les espèces qui se reproduisent naturellement par autofécondation, c'est un type de variété qui permet à l'agriculteur de s'auto-approvisionner en semences, sur une ou deux générations, car le taux de fécondation croisée est en général assez faible. Cependant, cet auto-approvisionnement n'est pas sans risque du point de vue de la qualité sanitaire et

germinative des semences et il pose le problème du financement de l'amélioration génétique. C'est pour résoudre ce problème qu'une taxe sur le ressemis des graines récoltées d'une variété protégée, la CVO (Contribution volontaire obligatoire), a été mise en place chez le blé tendre en 1961 et maintenant étendue à d'autres espèces (voir p. 56).

1.4.3. Les variétés hybrides

Les variétés hybrides, pourquoi ?

Les variétés hybrides résultent du croisement contrôlé de deux constituants (parents) qui peuvent être de nature variée : des clones comme chez l'asperge, des lignées comme chez certaines plantes annuelles allogames (le maïs, le tournesol) ou autogames (blé, orge), ou des familles plus ou moins complexes (populations) comme chez la betterave sucrière en France essentiellement dans les années 1970-1990. La structure la plus homogène pour un hybride est représentée par le croisement de deux lignées homozygotes, puisqu'elle correspond à la production d'un seul génotype. Dans ce cas, on parle le plus souvent d'hybride simple

ou d'hybride F_1 ¹¹ (photos 1.1 et 1.3). Le croisement d'un hybride simple avec une lignée donne un hybride trois voies et le croisement de deux hybrides simples, un hybride double (figure 1.4). C'est l'hybride simple entre lignées qui permet d'utiliser au maximum la variation génétique de la valeur en croisement. Ce type d'hybride est parfaitement reproductible dans la mesure où ses parents lignées pures* peuvent être facilement reproduits, identiques à eux-mêmes. Les hybrides trois voies et les hybrides doubles sont aussi reproductibles, mais ils présentent une certaine hétérogénéité génétique¹².

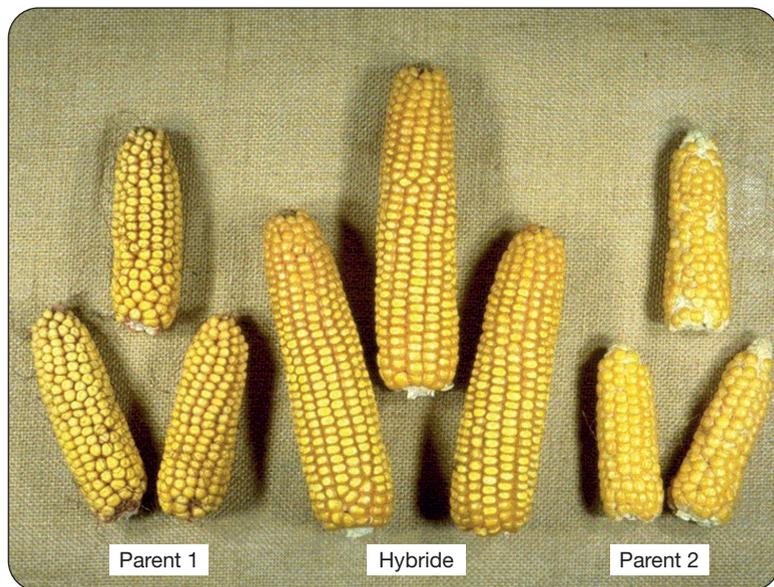


Photo 1.3. Illustration d'une variété hybride chez le maïs.

Au centre, épis de l'hybride, et à droite et à gauche, ses parents : lignée dentée à gauche et lignée cornée à droite. On remarque le phénomène de vigueur hybride ou hétérosis qui affecte surtout le nombre de grains et la taille des épis (photo A. Gallais).

11. F_1 représente le résultat d'un croisement.

12. L'hybride double est plus hétérogène qu'un hybride trois voies.

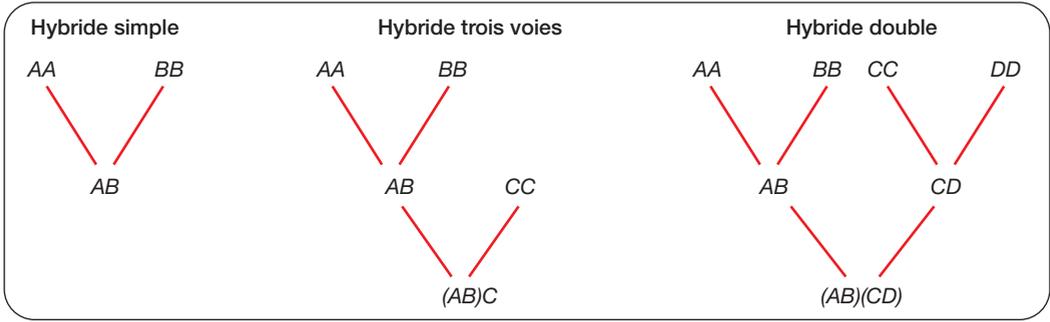


Figure 1.4. Les différents types d'hybrides entre lignées.

AA, BB, CC, DD représentent une lignée homozygote diploïde¹³ ; AB représente un hybride simple entre les lignées AA et BB ; (AB)C représente un hybride trois voies entre l'hybride simple AB et la lignée CC ; (AB)(CD) représente un hybride double, résultat du croisement entre les deux hybrides simples, AB et CD. L'hétérogénéité génétique diminue en passant des hybrides doubles aux hybrides simples qui sont génétiquement homogènes.

Les variétés hybrides sont justifiées par rapport aux lignées pures, dès que la dépression due à la consanguinité* est suffisamment importante et ne permet pas la sélection de lignées meilleures que les meilleurs hybrides, ce qui est très souvent le cas chez les espèces à fécondation croisée (voir **figure 1.8**). L'hybride est aussi le moyen le plus rapide pour réunir dans un même génotype plusieurs gènes dominants* favorables présents chez les parents et contrôlant des caractères différents (**figure 1.5**). Par exemple, avec cinq gènes non allèles de résistance à des agents

pathogènes chez un parent et cinq autres gènes non allèles de résistance à d'autres agents pathogènes chez un autre parent, si ces dix allèles sont dominants, l'hybride aura directement la résistance aux dix agents pathogènes, alors que par autofécondation à partir de cet hybride la chance d'obtenir une lignée homozygote pour la résistance aux dix locus* est très faible¹⁴. C'est surtout ce fait qui justifie les variétés F₁ chez la tomate, plante autogame chez laquelle il existe de nombreux gènes dominants de résistance aux maladies.

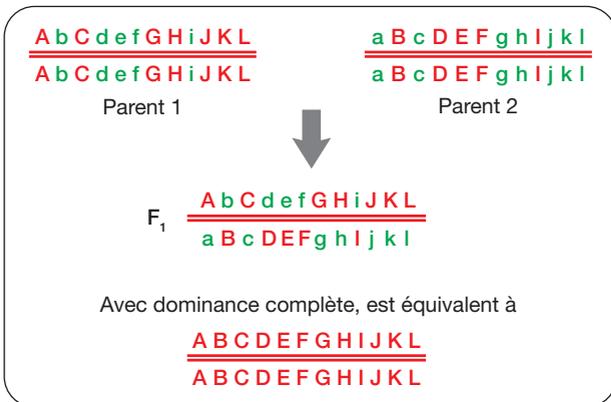


Figure 1.5. Illustration de l'hybridation.

L'hybridation permet de réunir rapidement dans un même génotype des gènes dominants favorables (représentés par une majuscule), ce qui conduit à un génotype ayant les mêmes performances qu'un génotype homozygote pour tous les gènes dominants favorables, mais qui est très difficile ou quasiment impossible à obtenir par autofécondation de l'hybride F₁, dès que le nombre de gènes à fixer* à l'état homozygote est assez élevé.

13. Avec deux fois le génome de base, les espèces dites diploïdes sont les plus courantes.

14. De l'ordre de 1 pour mille par haplodiploïdisation de l'hybride hétérozygote aux dix locus indépendants et donc de l'ordre de 1 pour un million avec vingt locus. L'haplodiploïdisation est un processus qui permet de passer directement d'une plante hétérozygote à toutes les lignées dérivables de cette plante (par exemple par culture *in vitro* d'anthers et régénération de plantes suivie de doublement chromosomique) (voir p. 29).

Chez les plantes à fécondation croisée, l'avantage des hybrides par rapport aux lignées est une évidence du fait de la dépression de consanguinité en général assez forte ; cependant, ce n'est pas aux lignées qu'il faut les comparer, mais aux populations. Sélectionner le meilleur hybride à partir d'une population (voir p. 48) revient à extraire et à reproduire la meilleure plante de la population, celle qui, par

exemple, produit le plus de grains. Les hybrides sont donc justifiés par rapport aux populations. Chez le maïs, leur rendement est supérieur de 15 à 20 % par rapport à celui des populations dont ils pourraient être issus. C'est cette supériorité et leur homogénéité qui ont fait qu'en France, après la Deuxième Guerre mondiale¹⁵, les agriculteurs ont préféré les hybrides aux populations.

Conséquences pour l'utilisateur de variétés hybrides

Pour l'agriculteur, une conséquence importante de l'utilisation des variétés hybrides est le renouvellement presque obligatoire de ses semences. En effet, si l'agriculteur resème des grains qu'il a récoltés, cela revient à passer de la F_1 à la F_2 . On a ainsi une reproduction entre plantes apparentées (sœurs), d'où il résulte une dépression de consanguinité. On perd 50 % d'hétérozygotie au niveau des locus hétérozygotes* et au niveau global du génome des plantes ; cela revient à perdre 50 % de l'état hétérozygote qui était à l'origine des complémentations entre les

apports gamétiques des parents. On perd donc 50 % de la vigueur hybride (**figure 1.6**). Ainsi, chez le maïs, l'agriculteur peut perdre environ 20 à 30 % du rendement de l'hybride... De plus, le matériel cultivé devient hétérogène pour de nombreux caractères importants : précocité, port et hauteur, tolérance aux aléas climatiques (il perd donc les avantages de l'homogénéité).

Cette quasi-obligation de renouvellement des semences hybrides permet à l'obteneur d'amortir ses investissements dans la création variétale, et ainsi l'amélioration génétique peut être financée.

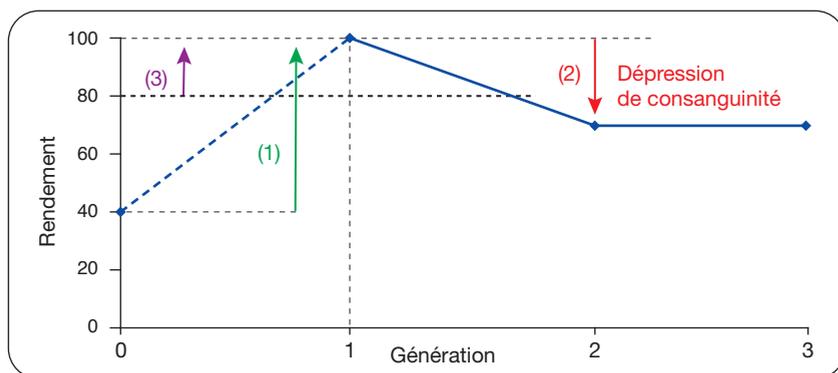


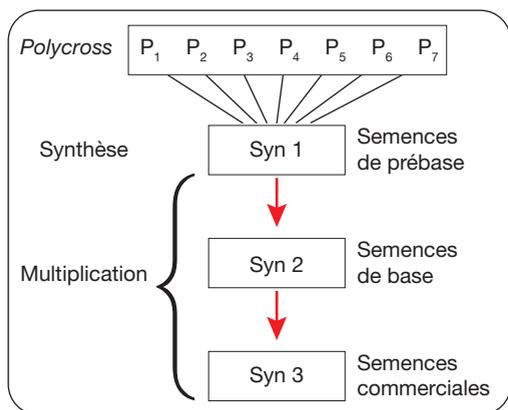
Figure 1.6. Effet de la multiplication d'un hybride sur le rendement, chez le maïs.

En croisant deux lignées non apparentées, qui sont « déprimées » par la consanguinité, il y a une forte augmentation de vigueur, que l'on appelle hétérosis* (1). Si les semences de la première génération sont ressemées, alors cela conduit à la reproduction entre plantes apparentées (sœurs) et il en résulte une perte de vigueur ou dépression de consanguinité (2), soit environ 50 % de l'hétérosis pour un hybride simple. Chez une plante allogame comme le maïs, si l'agriculteur resème à nouveau les semences récoltées sur cette deuxième génération, il n'y aura plus de perte de vigueur, car, en fécondation libre, la fréquence des hétérozygotes ne change plus. À noter que pour juger de l'intérêt de l'hybride chez une plante allogame, il faut le comparer à la population dont il pourrait être issu et non à celles des parents lignées (3). En revanche, chez une plante autogame comme le blé ou l'orge, le passage de la génération F_2 à F_3 conduira encore à une diminution de la vigueur hybride (environ 50 % de celle restant en F_2) ; la valeur de la population obtenue par plusieurs multiplications tend alors vers la moyenne des parents homozygotes.

15. Ils étaient déjà développés aux États-Unis depuis 1930.

1.4.4. Les variétés synthétiques

Développées chez les espèces à fécondation croisée (allogames), les variétés synthétiques sont des populations artificielles issues de la multiplication pendant un nombre déterminé de générations (trois à quatre) de la descendance de l'intercroisement naturel (*polycross*) d'un nombre



C'est le type de variété le plus répandu chez les graminées et chez les légumineuses fourragères allogames, chez lesquelles il n'est pas possible de mettre au point des variétés hybrides de façon économique. Structures génétiquement hétérogènes, bien que plus homogènes que des variétés-populations traditionnelles, elles ne permettent pas d'atteindre les performances des variétés hybrides simples. Elles présentent un intérêt pour les pays avec une agriculture peu intensifiée et un secteur semences encore peu développé (la production de semences d'une

1.4.5. Les variétés clones

Les variétés clones sont obtenues par multiplication végétative d'un seul individu. C'est le type de variété le plus répandu chez les plantes à multiplication végétative (pomme de terre, ail, arbres fruitiers, vigne, arbustes ornementaux...). Il faut aussi y inclure les variétés des espèces se reproduisant par apomixie* (équivalent d'une multiplication végétative sous forme de graines,

limité de constituants sélectionnés pour la valeur de leur descendance en croisement (souvent des clones chez les plantes pérennes comme les graminées fourragères) (figure 1.7). À la différence des variétés-populations, c'est toujours la même génération qui est cultivée.

Figure 1.7. Schéma d'obtention d'une variété synthétique.

P₁, P₂, P₃, etc. sont les parents (fondateurs) de la variété synthétique*. En nombre limité (moins d'une dizaine), il peut s'agir de lignées, de familles plus ou moins hétérogènes, mais le plus souvent de clones (comme chez les graminées fourragères). Le maintien de la variété peut se faire soit par conservation des parents par clonage ou par autofécondation, soit par production une année donnée d'une grande quantité de semences de *Syn 1* qui sera conservée et dont on repartira régulièrement pour multiplier la variété.

variété synthétique est plus simple que celle d'une variété hybride). Avec ce type de variété, l'agriculteur peut en théorie s'auto-approvisionner en semences, mais les risques d'évolution par l'action de la sélection naturelle au cours des générations de multiplication sont forts. Ainsi, l'auteur a pu observer, alors qu'il était sélectionneur de dactyle (une graminée fourragère pérenne) à l'Inra, l'évolution d'une variété de cette espèce, qui de précoce est devenue plus tardive, à la suite de la quasi-élimination par un champignon d'un des constituants du *polycross* de départ.

qui reproduit le génotype de la plante mère, sans fécondation). Comme exemple d'espèces sélectionnées se reproduisant par apomixie, on peut citer le *Panicum maximum*, graminée fourragère cultivée en Afrique et en Amérique du Sud, et sous nos latitudes le pâturin des prés.

La création de graines artificielles par enrobage ou « encapsulage » d'embryons somatiques¹⁶

16. Embryons obtenus à partir de culture *in vitro* de cellules somatiques (non reproductrices), dans un milieu favorable à l'embryogenèse.

serait une voie pour étendre les variétés clones, même chez les espèces où l'on produit traditionnellement des lignées ou des hybrides. Mais cela se heurte à des difficultés importantes telles que la déshydratation des embryons et leur mise en dormance. Aujourd'hui, les progrès importants réalisés dans les techniques de multiplication végétative *in vitro* permettent d'appliquer l'embryogenèse somatique à de nombreuses espèces telles que le fraisier, le bananier, le caféier, le palmier à huile, différents conifères, dont le sapin de Noël... mais on est loin des semences artificielles !

C'est un type de variété qui permet d'exploiter très facilement la variabilité génétique, et l'homogénéité génétique permet d'atteindre

les performances maximales dans un milieu donné. Cependant, le risque de l'homogénéité signalé pour les lignées pures existe aussi pour les variétés clones ; on peut donc aussi envisager des associations de clones pour limiter, notamment, le risque de sélection naturelle d'un agent pathogène virulent. À noter que chez la vigne, chacun de nos célèbres cépages correspond à un seul clone et cela depuis longtemps. Du point de vue de l'agriculteur, l'auto-provisionnement en plants est théoriquement possible et assez facile, comme dans le cas de la pomme de terre, mais il y a un risque fort d'infection des plants par des virus, ce qui peut compromettre les performances attendues et incite donc les agriculteurs à utiliser des plants issus de multiplications contrôlées.

1.5. POURQUOI LE SÉLECTIONNEUR CHOISIT-IL TEL TYPE DE VARIÉTÉ ?

Si la multiplication végétative est possible économiquement, les variétés clones seront choisies, car elles permettent de reproduire un génotype performant dès qu'il a été identifié.

Chez les plantes à reproduction sexuée, le choix entre variétés lignées, variétés hybrides ou variétés synthétiques se fait en fonction du système de reproduction et de la possibilité de contrôler l'hybridation à grande échelle (**tableau 1.2**) :

- chez les plantes qui s'autofécondent naturellement, le sélectionneur choisit le plus souvent de développer des variétés lignées où la dépression de consanguinité est faible. Cependant, des variétés hybrides peuvent aussi être développées

chez ces espèces : s'il est possible de les mettre au point de façon économique malgré le faible gain de rendement qu'elles peuvent apporter par rapport aux variétés lignées, et surtout parce qu'elles permettent de réunir facilement et rapidement dans un même génotype des gènes dominants favorables présents dans des génotypes différents ;

- chez les plantes à fécondation croisée où la dépression de consanguinité est généralement forte et s'il est possible de contrôler l'hybridation à grande échelle, on développe en général des variétés hybrides ; s'il n'est pas possible de contrôler l'hybridation à grande échelle, ce sont des variétés synthétiques qui sont développées.

Tableau 1.2. Critères de choix d'un type de variété par le sélectionneur.

Critères	Types de variétés
Plantes à reproduction sexuée	
<ul style="list-style-type: none"> – Faible dépression de consanguinité : <ul style="list-style-type: none"> • souvent plantes autogames • contrôle possible de l'hybridation à grande échelle 	Lignées pures Hybrides
<ul style="list-style-type: none"> – Forte dépression de consanguinité (plantes allogames) : <ul style="list-style-type: none"> • hybridation difficile à contrôler à grande échelle • contrôle possible de l'hybridation à grande échelle 	Synthétiques Hybrides
Plantes à multiplication végétative	
ou possibilité de reproduction à l'identique	Clones

La **figure 1.8** illustre le choix entre lignées pures et hybrides en comparant la situation du blé et la situation du maïs. Si la dépression de consanguinité ne peut pas être compensée par la sélection de lignées très performantes (ce

qui est le cas chez le maïs), alors les meilleures variétés seront les variétés hybrides. Dans le cas du blé, la situation peut être différente, puisque la sélection entre lignées peut compenser plus ou moins la dépression de consanguinité.

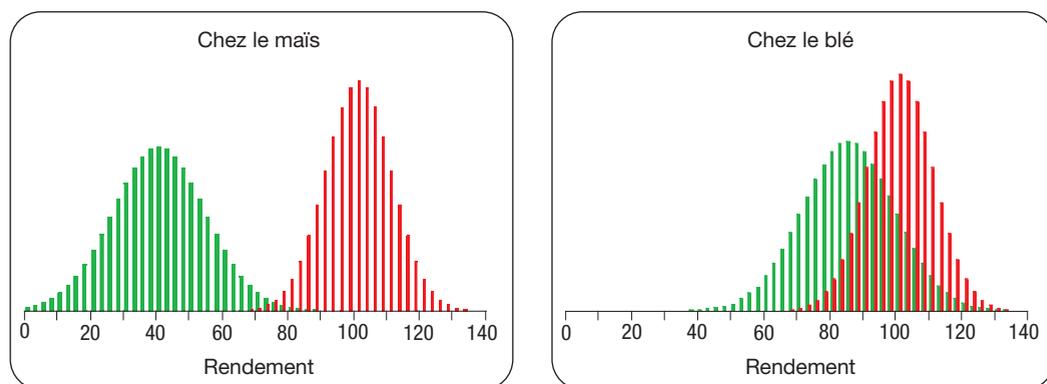


Figure 1.8. Choix entre variétés hybrides et variétés lignées dans deux situations extrêmes.

Les histogrammes* représentent, pour le rendement en grain, la distribution attendue des lignées (en vert) ou des hybrides (en rouge). Dans le cas d'une plante allogame comme le maïs, du fait de la très grande dépression de consanguinité, il y a discontinuité des distributions des valeurs des lignées et des valeurs des hybrides. Malgré une variation plus grande entre lignées, les meilleures lignées ne peuvent pas être aussi bonnes que les meilleurs hybrides. Dans le cas d'une plante autogame comme le blé, la moyenne des lignées n'est pas trop inférieure à celle des hybrides (15 % sur le graphique, ce qui est déjà beaucoup), de telle sorte qu'avec une variation plus grande entre lignées les meilleures peuvent approcher ou dépasser les meilleurs hybrides. N.B. La variation entre lignées est toujours supérieure à la variation entre hybrides, du fait qu'un hybride peut être hétérozygote à de nombreux locus (et est l'équivalent d'un mélange).

À RETENIR

Depuis la domestication des plantes cultivées, la sélection des plantes a conduit aujourd'hui à des populations de plantes plus ou moins homogènes, appelées variétés, qui diffèrent par leurs caractéristiques agronomiques et qui sont reproductibles. Les variétés modernes sont l'équivalent d'une invention et elles sont en général protégées. Selon le mode de reproduction de l'espèce, on distingue cinq principaux types de variétés : les variétés-populations résultant de la sélection de populations par les agriculteurs ; les variétés lignées pures, chez les plantes qui s'autofécondent naturellement (comme le blé) ; les variétés hybrides entre lignées (chez le maïs) ou entre populations, développées au départ chez les plantes à fécondation croisée, mais aussi entre clones (comme chez l'asperge) ; les variétés synthétiques chez les plantes à fécondation croisée lorsque le contrôle de l'hybridation à grande échelle est difficile (chez les graminées fourragères) ; et les variétés clones, lorsque la multiplication végétative est possible.

2. Quels sont les outils à la disposition du sélectionneur ?

Les outils à la disposition du sélectionneur se sont diversifiés avec les progrès des connaissances en biologie et en génétique. Pendant longtemps limités à la sélection au niveau des phénotypes* et aux systèmes de reproduction (croisement et autofécondation), ils se sont enrichis depuis les années 1960 de différents outils issus des biotechnologies qui permettent

des interventions de plus en plus précises au niveau du génome et du génotype. Ainsi, réalisée pendant longtemps sans identifier les gènes, en n'observant que le phénotype pour des caractères agronomiques, la sélection est devenue de moins en moins aveugle, de plus en plus basée sur le génotype, c'est-à-dire sur les gènes portés par les plantes candidates à la sélection.

2.1. LES OUTILS CONVENTIONNELS

2.1.1. Les outils de base : la sélection et le croisement

La sélection

La sélection est le premier outil qui s'est naturellement (plus ou moins inconsciemment) imposé à l'agriculteur au moment de la domestication des plantes. Les « meilleures » plantes, celles avec les caractéristiques désirées, étaient retenues pour leur consommation ou leur utilisation et pour le passage à la génération suivante¹⁷.

Cet outil a été perfectionné par le sélectionneur, mais le principe est toujours le même : sélection des meilleures plantes (**figure 2.1**) pour un système donné d'évaluation de leur valeur qui cherche à approcher le plus possible la valeur génétique, c'est-à-dire en s'affranchissant le plus possible des effets du milieu.

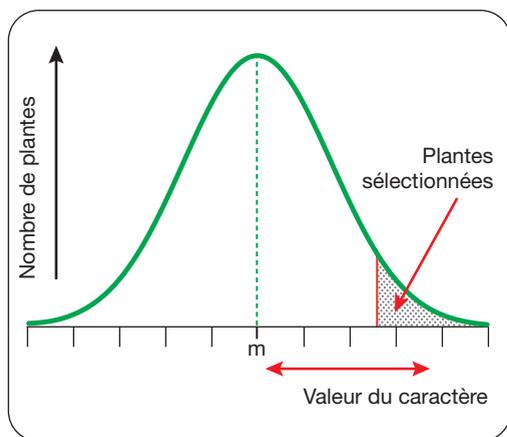


Figure 2.1. Illustration de l'intensité de sélection. Pour un caractère quantitatif, la distribution des valeurs phénotypiques de tous les individus d'une population est une courbe en cloche (histogramme), avec beaucoup de plantes autour de la moyenne (m) du caractère et de moins en moins de plantes lorsqu'on s'éloigne de la moyenne. Le sélectionneur retient les plantes qui ont une valeur phénotypique supérieure à un certain seuil. La réponse à la sélection dépend de l'écart entre la moyenne des plantes sélectionnées et la moyenne de la population (double flèche horizontale en rouge). Elle dépend aussi du degré de correspondance entre la valeur phénotypique et la valeur génétique ou hérédabilité*.

D'un point de vue génétique, la sélection des meilleures plantes pour le passage à la génération suivante conduit à augmenter dans la population résultante la fréquence des gènes favorables pour les caractères recherchés. L'efficacité de

cette sélection dépend d'une part de l'écart entre la moyenne des plantes sélectionnées et la moyenne de la population, et d'autre part, de la possibilité de « lire » la valeur génétique d'une plante à travers ce qui est observé, son

17. Pour une plante dont on consomme les graines, ce sont les graines récoltées sur les « meilleures » plantes qui assurent le passage à la génération suivante.

phénotype, qui est le résultat cumulé de l'effet de l'ensemble des gènes du génotype et des effets du milieu. Le degré de correspondance entre la valeur phénotypique et la valeur génotypique est appelé héritabilité (au sens large). Si cette correspondance est faible, la sélection sera peu efficace. Cependant, il faut aussi que les caractères soient transmissibles d'une génération à l'autre (héritabilité au sens étroit).

Une façon d'augmenter l'efficacité de la sélection, donc d'augmenter l'héritabilité, est de réaliser des tests de descendance, déjà proposés par Louis de Vilmorin en 1865 (figure 2.2). La descendance par autofécondation d'un

individu permet de « déployer » sur le terrain les gènes contenus dans l'individu. Pour des caractères de vigueur ou de rendement, les descendants obtenus sont comme des répétitions partielles¹⁸ de l'individu et leur étude permet de limiter les risques de confusion entre la valeur génétique d'une plante et les effets du milieu affectant cette plante¹⁹. Il est aussi possible, comme chez les plantes à fécondation croisée, d'avoir recours à des tests de descendance en fécondation libre ou en croisement avec des génotypes particuliers appelés testeurs* (voir l'exemple de la création d'une variété hybride p. 48).

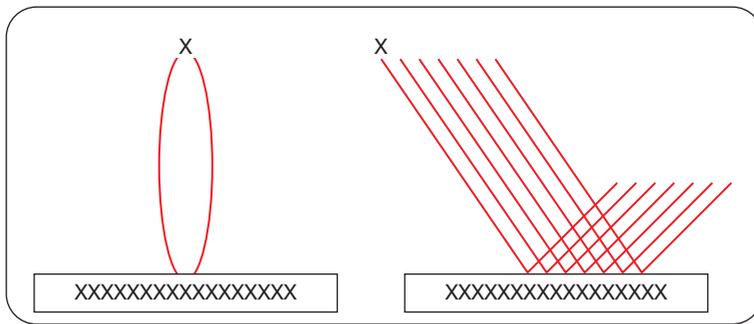


Figure 2.2. Illustration de deux types de descendance très utilisées en amélioration des plantes pour avoir accès à la valeur génétique pour des caractères complexes, comme le rendement. À gauche, descendance en autofécondation (prépondérante chez les plantes autogames) ; à droite, descendance en fécondation libre, ou en croisement (prépondérante chez les plantes allogames). Avec ces descendance, il est possible de faire des répétitions sur le terrain pour éviter de confondre des effets favorables du milieu avec des effets génétiques (pour des caractères très affectés par le milieu comme le rendement). Par autofécondation, si la plante autofécondée est homozygote, cela revient à cloner la plante de départ. Ce type de descendance est très utilisé pour sélectionner des variétés lignées. Par fécondation libre ou croisement, la descendance permet d'évaluer la valeur en croisement de la plante pour un caractère quantitatif comme le rendement ; ce type de descendance est très utilisé pour sélectionner des variétés hybrides.

Le croisement

Le deuxième outil essentiel du sélectionneur est le croisement, qui va d'ailleurs de pair avec la sélection : on sélectionne, on croise, on resélectionne, on recroise, etc. En effet, d'un point de vue génétique, les gènes favorables pour différents caractères sont souvent répartis chez

différents individus de différentes populations (figure 2.3). Le principe de la sélection est donc d'essayer de les réunir dans un même génotype. Cela ne peut se faire qu'en cumulant plusieurs cycles de croisements, suivis de sélection dans leurs descendance des individus ayant

18. Dans le cas de plantes issues d'une population autogame, formée d'un mélange de plantes homozygotes, il s'agit même d'une véritable répétition du génotype.

19. Une plante sur le terrain peut être vigoureuse soit parce qu'elle possède des gènes favorables à la vigueur, soit parce qu'elle a bénéficié de conditions micro-environnementales favorables (autrefois, le crottin de cheval par exemple).

« récupéré » des gènes des deux parents et en recommençant un nouveau cycle de croisements suivis de sélection...

Après une étude de la variabilité génétique disponible, tout programme de sélection commence donc souvent par des croisements. La difficulté est que, jusqu'à une période récente, les gènes n'étaient pas identifiés ; le sélectionneur était « aveugle » — et il l'est toujours en partie — et croisait donc des plantes ayant des caractères différents, complémentaires, puis sélectionnait dans leurs descendance les plantes

associant au meilleur niveau les caractères recherchés. Par exemple, pour réunir chez le blé rendement et qualité, on croise une lignée très productive, mais de mauvaise qualité avec une lignée moins productive, mais de bonne qualité (on fait l'hypothèse que pour ces deux caractères les gènes sont, au moins en partie, différents). Pour progresser en rendement, on peut aussi croiser entre elles deux lignées ayant une bonne productivité, mais d'origines différentes : elles portent sans doute des gènes différents favorables pour le rendement.



Figure 2.3. Principe de l'élaboration du meilleur génotype possible.

Le but de l'amélioration des plantes est de réunir le maximum de gènes (allèles) favorables pour les caractères améliorés dans un même génotype. Mais ces gènes sont répartis dans différents individus. Il faut donc avoir recours au croisement suivi de sélection, et cela en plusieurs étapes. Le schéma représente de façon simplifiée une partie du génome (en rose) de différents génotypes (G1, G2, G3...) ; les gènes ou segments chromosomiques favorables sont représentés en vert, dispersés dans différents génotypes. Ainsi, si l'emplacement des gènes favorables était connu, on pourrait par exemple commencer par les croisements G1 × G2, G3 × G4, G5 × G6, G7 × G8 et sélectionner dans les descendance de ces croisements des individus ayant « récupéré » le maximum de gènes favorables de leurs parents. Dans une deuxième étape, on pourrait croiser entre eux des descendants des croisements G1 × G2 et G3 × G4, G5 × G6 et G7 × G8 et sélectionner à nouveau, croiser entre eux les meilleurs individus, etc. S'il s'agit de caractères qualitatifs, les individus porteurs de gènes favorables peuvent être identifiés, mais pour un caractère quantitatif, la difficulté est que, jusqu'à encore récemment, le sélectionneur était aveugle et ne savait pas où étaient les gènes favorables. Pour le départ, il croisait donc entre eux des génotypes d'origines différentes, ce qui augmente les chances qu'ils soient complémentaires. Aujourd'hui, grâce aux marqueurs moléculaires* du génome, la sélection peut devenir plus dirigée (voir p. 37).

Cependant, dès qu'il s'agit de caractères complexes et de sélection simultanée sur plusieurs caractères, le nombre de gènes à réunir dans un même génotype est grand et cela ne pourra pas se réaliser au moyen de seulement quelques croisements suivis de sélection. Pour augmenter régulièrement le nombre de gènes favorables pour

les différents caractères sélectionnés, il faudra accumuler de nombreux cycles de croisements suivis de sélection, avec au départ un assez grand nombre de croisements. Les progrès génétiques assez continus en rendement du blé et du maïs illustrent bien l'efficacité de cette accumulation de cycles de croisements suivis de sélection.

Aujourd'hui, la mise au point des techniques de marquage moléculaire du génome permet d'identifier et de marquer des gènes favorables de différents caractères, et donc de diriger la sélection et la réunion dans un même

génotype de gènes non allèles, sans évaluation phénotypique (une fois que les marqueurs des gènes favorables ont été identifiés) : c'est la sélection assistée par marqueurs* et la sélection génomique* (voir p. 39).

2.1.2. À la base de la création de variétés homogènes : la reproduction en consanguinité et l'hybridation

L'autofécondation et l'obtention de lignées

Par autofécondation (reproduction d'un individu avec lui-même), à un locus, une plante hétérozygote *Aa* donne une descendance $\frac{1}{4}$ *AA*, $\frac{1}{2}$ *Aa* et $\frac{1}{4}$ *aa* (figure 2.4). En considérant un grand nombre de locus, en une génération, ce mode de reproduction divise par deux la proportion de locus hétérozygotes ; répétée pendant plusieurs générations, l'autofécondation est donc un moyen pour approcher l'homozygotie totale, c'est-à-dire obtenir des

lignées pures qui pourront être reproduites identiques à elles-mêmes par autofécondation (figure 2.4 et figure 2.5). Elle est à la base de l'obtention des variétés lignées pures chez les plantes qui s'autofécondent naturellement. Elle est aussi utilisée pour obtenir les parents lignées des hybrides, qui, avec le maintien de ceux-ci par autofécondation, deviennent parfaitement reproductibles.

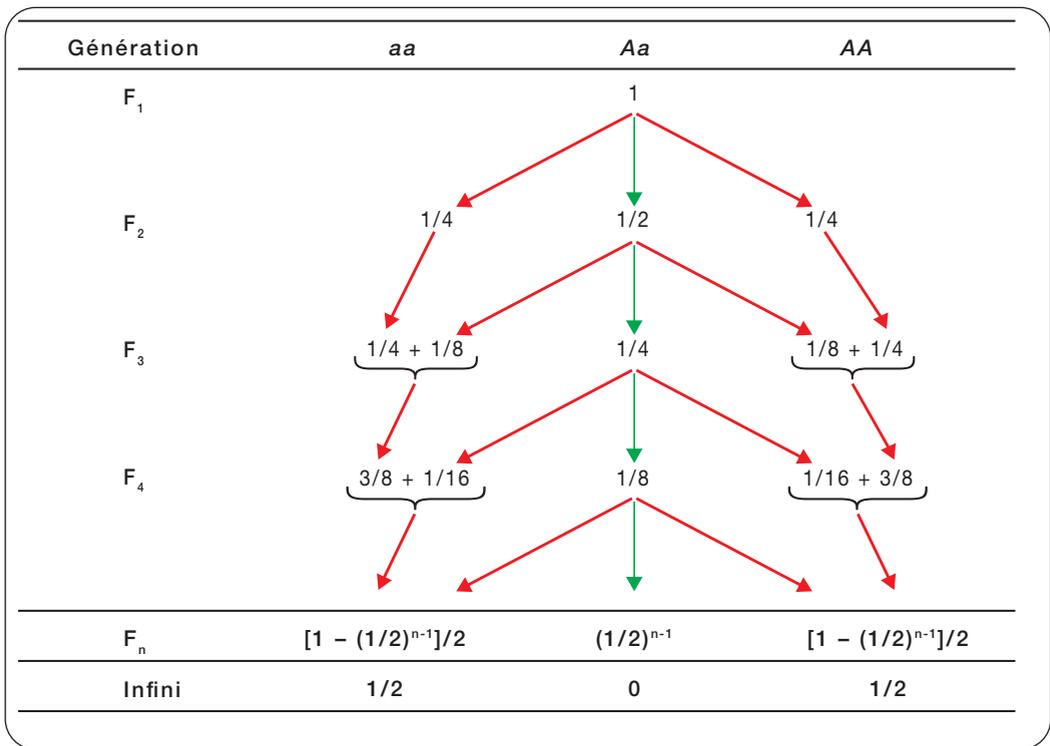


Figure 2.4. Effet de l'autofécondation, à un locus, à partir d'une plante hétérozygote *Aa*. À chaque génération, la fréquence des hétérozygotes est divisée par 2 et devient proche de 0 au-delà de cinq à six générations d'autofécondation.

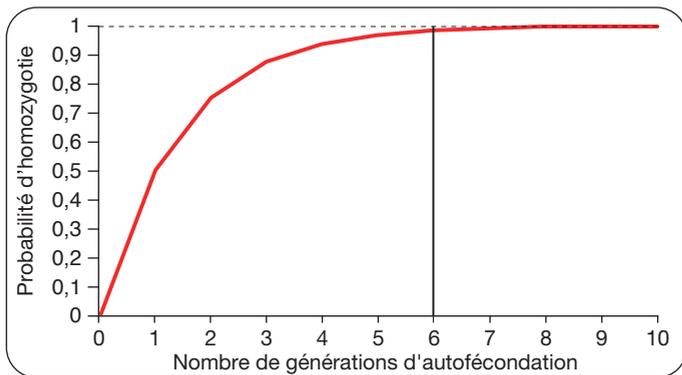


Figure 2.5. Effet attendu du nombre de générations d'autofécondation sur l'homozygotie à un locus. Cela correspond aussi au degré d'homozygotie du génome, en supposant au départ une hétérozygotie à tous les locus. Au bout de six générations, on peut considérer que l'homozygotie est suffisante : 98,4 % ($1 - 0,5^6$).

L'autofécondation de plantes plus ou moins hétérozygotes est aussi un moyen pour éliminer les gènes récessifs* défavorables, masqués à l'état hétérozygote par l'allèle dominant et qui forment ce qui est appelé « fardeau génétique ». Ainsi, à un locus, l'autofécondation d'une plante hétérozygote Aa donne $\frac{1}{4} AA$, $\frac{1}{2} Aa$, $\frac{1}{4} aa$. L'allèle a étant à l'état homozygote, il est exprimé au niveau du phénotype et le génotype aa pourra être éliminé, si l'effet de l'allèle a est suffisamment fort ; en poursuivant l'opération, on finit par éliminer l'allèle a et on obtiendra l'état homozygote AA . Si c'est l'allèle a qui est favorable, il pourra être sélectionné et fixé rapidement à l'état homozygote (plus rapidement

qu'il ne peut être éliminé).

D'une façon plus générale, l'autofécondation augmente la variation génétique observable par le sélectionneur. Ainsi, partant d'une plante qui est hétérozygote Aa à un locus, sans sélection, par autofécondation, on obtient à l'homozygotie totale des génotypes $\frac{1}{2} AA$ et $\frac{1}{2} aa$, avec des valeurs différentes de la plante de départ, ce qui contribue à augmenter la variation ; avec deux locus, avec les allèles A et a à un locus, B et b à un autre locus, en partant d'un génotype $AaBb$, on obtiendra quatre génotypes homozygotes $AABB$, $AAbb$, $aaBB$, $aabb$. Avec trois locus hétérozygotes, on obtiendra huit génotypes homozygotes, etc. On augmente donc la variation

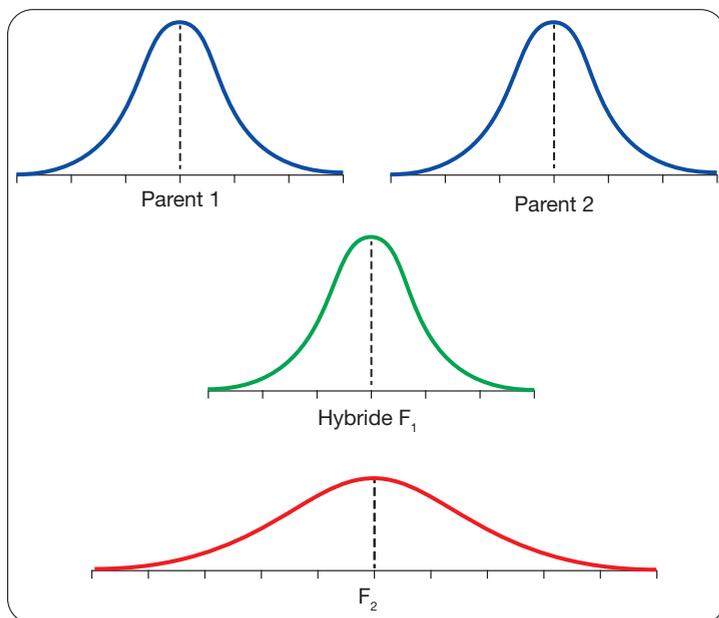


Figure 2.6. Effet de l'autofécondation d'un croisement sur la variation d'un caractère quantitatif. Supposons deux parents homozygotes ; leur variation n'est due qu'au milieu. L'hybride F_1 obtenu est homogène génétiquement et sa variation n'est aussi due qu'au milieu, mais son autofécondation conduit en F_2 à une variation plus grande du fait de la ségrégation de nombreux locus qui étaient hétérozygotes en F_1 . Si on se place au niveau d'une population à fécondation croisée, une plante étant l'équivalent d'une F_1 , l'autofécondation fera apparaître une plus grande variation.

génétique. On peut dire que l'autofécondation révèle une variabilité potentielle, cachée, chez les plantes hétérozygotes. Pour un caractère quantitatif contrôlé par de nombreux locus, en passant de la F_1 à la F_2 , il apparaît une variation génétique due à la ségrégation* à chacun des

locus hétérozygotes (**figure 2.6**). En poursuivant l'autofécondation sans sélection, il en résulte une variation génétique entre lignées plus grande que la variation entre plantes non consanguines de départ. La sélection sera donc plus efficace entre lignées qu'entre plantes non consanguines.

L'haplodiploïdisation

À la place de l'autofécondation pour créer des lignées, on peut utiliser l'haplodiploïdisation*. L'haplodiploïdisation est un procédé qui permet de passer directement du croisement entre deux lignées à un sous-ensemble des lignées qui peuvent en être dérivées sans sélection. Il y aura donc un gain de temps dans l'obtention des lignées. Le principe est de régénérer des

individus à partir des apports gamétiques ; on obtient alors des plantes haploïdes* (avec un seul jeu de chromosomes*), qui sont en général stériles, mais le doublement de leur nombre chromosomique les rend fertiles, ce qui conduit par autofécondation à une descendance parfaitement homozygote (**figure 2.7**).

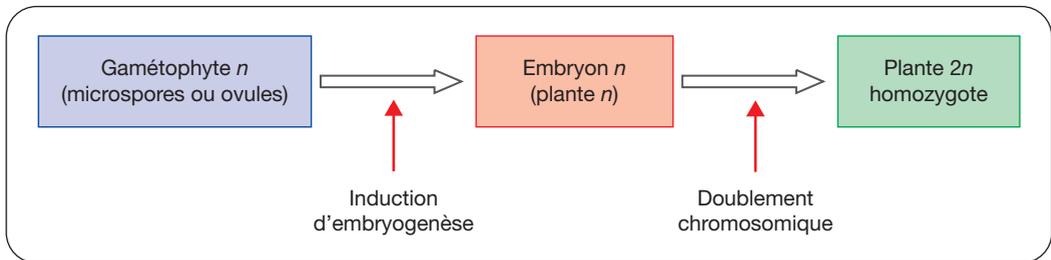


Figure 2.7. Les étapes de l'haplodiploïdisation.

On régénère une plante à partir de microspores (pollen) ou ovules ; cette plante est haploïde (n) et stérile (ou peu fertile), mais traitée (à un stade précoce de son développement) à la colchicine (substance qui entraîne le doublement du nombre de chromosomes), elle devient fertile et donne par autofécondation une lignée diploïde parfaitement homozygote.

Les plantes haploïdes peuvent être obtenues par culture *in vitro* et par régénération de plantes à partir de pollen (orge, blé, melon...), de microspores (riz, colza...) (**photo 2.1**) ou d'ovules (orge, blé, oignon...), mais aussi par croisement entre espèces (par exemple chez le blé, par des croisements blé \times maïs ou blé \times orge bulbuse) ou avec des génotypes inducteurs de la même espèce (comme chez le maïs). Dans le cas de l'utilisation d'une espèce inductrice, il y a bien la formation d'une cellule œuf interspécifique, mais au cours des premières mitoses*, le génome de l'espèce inductrice est éliminé ; il ne reste donc que le génome haploïde du génotype de l'espèce dont on veut obtenir des lignées homozygotes.



Photo 2.1. Obtention de plantes haploïdes chez le colza par culture *in vitro* de microspores (photo INRAE Rennes).

L'effet de la consanguinité et de l'hybridation après consanguinité

La consanguinité par le développement de l'homozygotie a deux effets : d'une part, la destruction de l'état hétérozygote entraînant la perte des effets de superdominance* s'ils existent, et d'autre part, l'apparition de gènes récessifs défavorables qui étaient masqués à l'état hétérozygote²⁰. Il en résulte une perte de vigueur

d'autant plus forte que la consanguinité est plus forte. C'est un phénomène surtout marqué chez les plantes à fécondation croisée. Les caractères les plus complexes, dépendant d'un grand nombre de gènes tels que le rendement en grain ou en biomasse, sont les plus affectés par la dépression de consanguinité (figure 2.8).

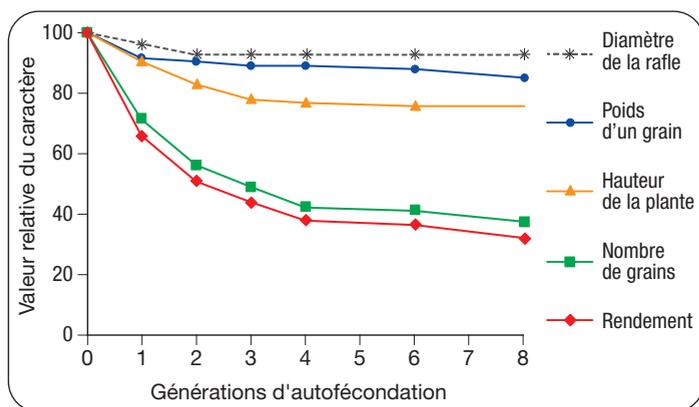


Figure 2.8. Effet de la consanguinité par autofécondation pour différents caractères chez le maïs. Le rendement en grains et le nombre de grains, qui peuvent être considérés comme les caractères les plus complexes, sont les deux caractères les plus affectés. Le poids d'un grain est la composante du rendement la moins affectée, et le diamètre de la rafle est encore moins affecté (Graphique d'après Hallauer et Miranda, 1987²¹).

Le croisement entre plantes consanguines non apparentées restaure la vigueur de départ (les allèles récessifs défavorables sont à nouveau masqués à l'état hétérozygote) (figure 2.9). L'hybridation après consanguinité permet aussi d'augmenter la variation génétique entre croisements : c'est la conséquence de l'augmentation de la variation au niveau des lignées signalée

précédemment. Le croisement entre lignées homozygotes suivi de sélection permet alors d'obtenir de meilleurs croisements que le croisement entre plantes ou familles non consanguines. Ce schéma « consanguinité suivie d'hybridation » est à la base de la méthode de la création des variétés hybrides telle qu'imaginée par le biologiste américain Shull en 1908 (voir p. 48).

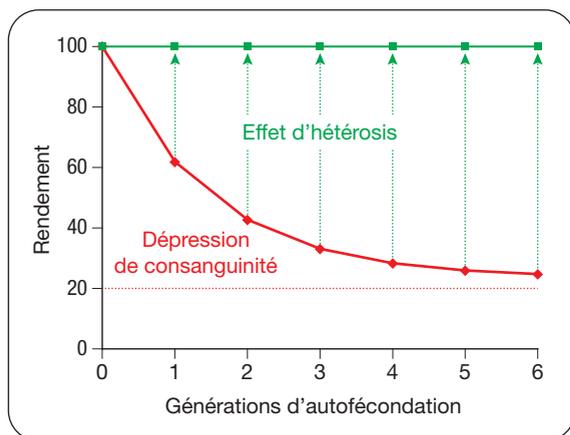


Figure 2.9. L'hétérosis et son corollaire, la dépression de consanguinité. En partant d'une population de maïs en fécondation libre, l'hybridation (en vert) à n'importe quelle génération d'autofécondation sans sélection, restaure en moyenne le niveau de départ (c'est-à-dire supprime totalement l'effet défavorable de la consanguinité, en rouge). Ainsi, les hybrides entre familles non apparentées avec une seule génération d'autofécondation ont la même valeur moyenne que les hybrides entre familles avec six générations d'autofécondation. L'effet d'hétérosis (flèches en pointillés verts) dépend donc de la consanguinité des parents.

20. Ces effets défavorables de la consanguinité, aussi observés chez l'homme, notamment dans les familles des pharaons égyptiens, ont été à l'origine de l'interdiction des mariages consanguins par l'Église catholique.

21. Hallauer A.R., Miranda J.B., 1987. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. The Iowa University Press, 3rd édition, 468 p.

2.1.3. Le rétrocroisement ou back-cross pour le transfert d'allèles

Pour des caractères déterminés seulement par un ou deux gènes à effets forts et visibles (gènes dits « majeurs »), la méthode d'amélioration la plus simple sur le plan génétique, depuis la redécouverte des lois de Mendel en 1903, consiste à remplacer à un locus donné un allèle défavorable, présent dans un génotype (dit receveur) ayant par ailleurs de nombreux autres gènes favorables, par un allèle favorable, donné par un génotype (dit donneur) ayant souvent par

ailleurs des caractères défavorables. Ce remplacement serait possible aujourd'hui avec les outils moléculaires de transfert direct mis au point récemment (voir p. 32). Cependant, leur blocage réglementaire, en France et en Europe, fait qu'il est toujours fait appel à la méthode du rétrocroisement* ou *back-cross* : le transfert est réalisé par une série de croisements avec le parent receveur de plantes porteuses du gène à transférer (**figure 2.10**).

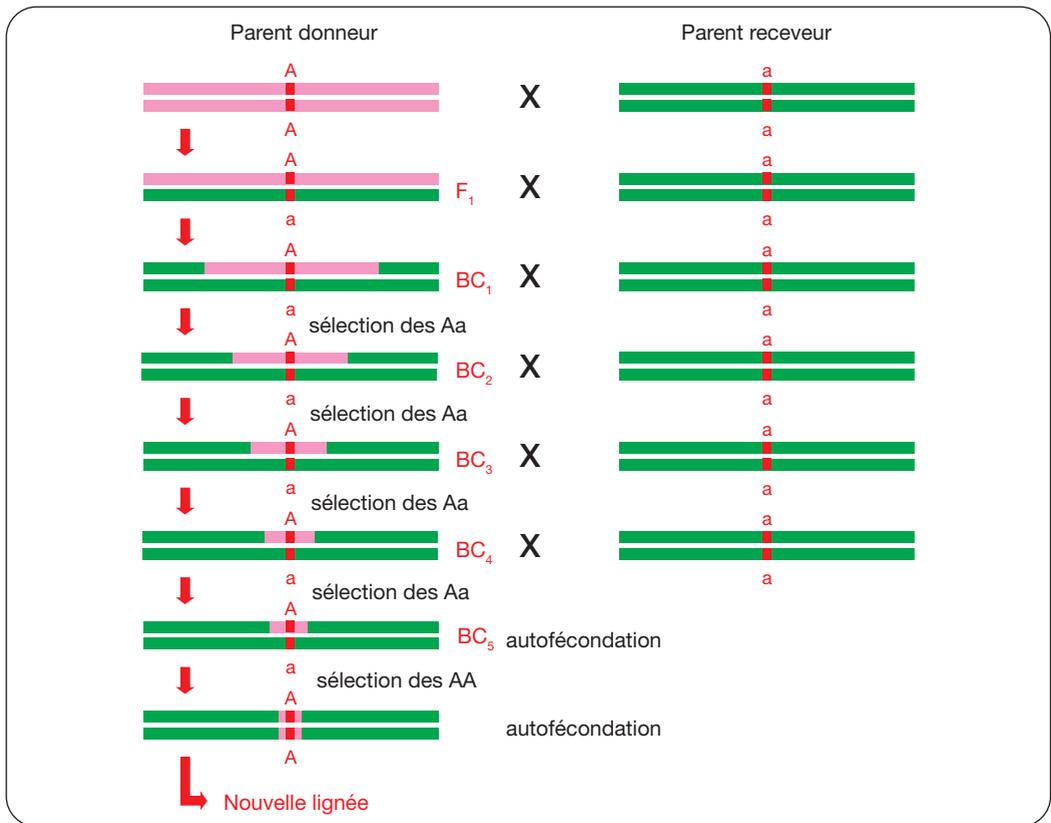


Figure 2.10. Le rétrocroisement pour un gène dominant.

Le but est de transférer l'allèle A du génotype donneur (génome en rose) à la place de l'allèle a, du génotype receveur supposé homozygote (génome en vert). BC : *back-cross* ou rétrocroisement. À chaque génération de rétrocroisement, des plantes Aa sont sélectionnées et croisées avec le parent receveur aa, ce qui conduit à diviser par 2 le pourcentage de locus hétérozygotes, sauf pour le chromosome porteur du gène à transférer. Autour du gène transféré, maintenu à l'état hétérozygote à toutes les générations de rétrocroisements, c'est tout un fragment chromosomique qui est entraîné par le gène et qui est maintenu à l'état hétérozygote : ce fragment ne se raccourcit que très lentement au cours des générations de rétrocroisement, et il sera finalement fixé par autofécondation, pouvant entraîner avec lui la fixation de nombreux autres gènes non désirés.

Dans le principe du rétrocroisement, on retrouve le principe des cycles de croisements suivis de sélection. Après chaque croisement avec le parent receveur, il faut sélectionner les plantes porteuses du gène à introduire qui seront recroisées avec le parent receveur. L'identification du gène peut être facilitée par le marquage moléculaire. Ici, nous supposons que l'identification des plantes porteuses du gène transféré peut se faire au niveau du phénotype « agronomique », par exemple la résistance à une maladie contrôlée par un seul gène. Nous nous limitons au cas le plus simple : le transfert d'un allèle dominant²² (figure 2.10). À chaque génération de rétrocroisement, la proportion du génome receveur augmente : la proportion du génome donneur

est divisée par deux²³. Au bout de cinq à six générations de rétrocroisement, on peut donc considérer que le retour vers le parent récurrent est suffisant pour les chromosomes non porteurs de l'allèle transféré. En revanche, pour le chromosome porteur, autour de l'allèle transféré qui est maintenu à l'état hétérozygote au cours des cycles de rétrocroisements, c'est tout un fragment chromosomique du donneur qui est entraîné avec l'allèle transféré (et qui peut représenter jusqu'à 30 % de la longueur du chromosome). On termine le processus par deux générations d'autofécondation pour obtenir l'allèle transféré à l'état homozygote. Mais on fixe aussi de nombreux autres gènes du parent donneur qui lui sont liés.

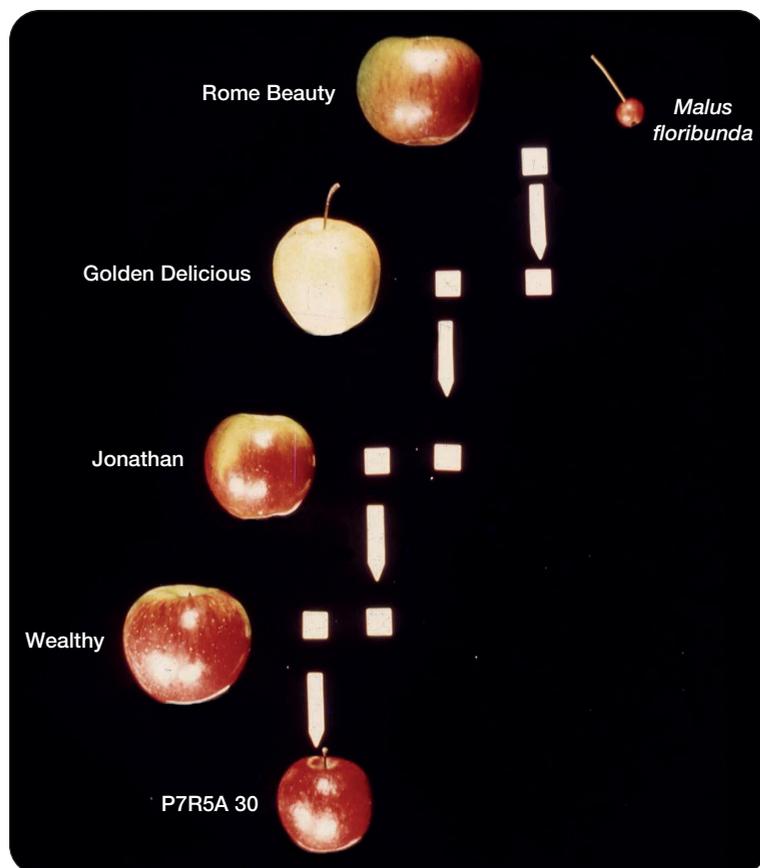


Photo 2.2. Illustration de la conduite du rétrocroisement chez le pommier pour transmettre la résistance à la tavelure apportée par le pommier sauvage *Malus floribunda*. À chaque génération de rétrocroisement, les plantes résistantes sont recroisées avec une variété différente afin d'éviter tout développement de consanguinité au niveau de la variété finale (photo INRAE Angers).

22. Pour un allèle récessif, après chaque rétrocroisement, il faudrait introduire une génération d'autofécondation pour faire apparaître l'allèle qui est masqué à l'état hétérozygote.

23. Car le croisement d'un hétérozygote Aa par un homozygote aa donne une descendance $\frac{1}{2} Aa + \frac{1}{2} aa$.

Le résultat attendu de cette méthode est le transfert d'un allèle d'un génotype donneur dans le génome d'un génotype receveur, à l'état homozygote. Cependant, le bilan est le suivant :

- même dans le cas le plus favorable du transfert d'un allèle dominant (exemple de la **figure 2.10**), la méthode est longue, nécessite au moins huit générations, soit huit ans pour une plante annuelle sans accélération des générations, quatre ans si on peut faire deux générations par an, mais quinze à vingt ans, voire plus, pour une plante pérenne comme le pommier (par exemple pour le transfert de la résistance à la tavelure²⁴ ; **photo 2.2**) ;

- elle est coûteuse, compte tenu de sa durée, mais aussi des moyens nécessaires pour le phénotypage ; par exemple pour évaluer de façon assez sûre la résistance aux maladies ou aux insectes, il faut soumettre chaque descendance des rétrocroisements à des infections ou à des infestations artificielles, et donc élever en serre

ou en chambres de culture les champignons ou les insectes nécessaires ;

- le résultat n'est pas complètement satisfaisant. Beaucoup d'autres gènes (plusieurs centaines) liés à l'allèle désiré sont introduits avec cet allèle, ce qui peut déprécier les performances du parent receveur et demander de nouveaux cycles de sélection pour corriger les défauts introduits (surtout lorsque le donneur est de très mauvaise valeur agronomique).

L'idéal serait une technique permettant de n'introduire que l'allèle voulu, et ceci le plus rapidement possible, pour répondre en un temps le plus court possible à un problème nouveau, comme l'apparition d'une nouvelle maladie. L'utilisation des marqueurs moléculaires permet déjà d'accélérer le processus de rétrocroisement et de limiter la longueur du fragment introduit. Mais, la solution est bien avec les méthodes moléculaires de remplacement d'un allèle par un autre (voir p. 32).

2.2. DES OUTILS POUR APPORTER UNE NOUVELLE VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

2.2.1. L'action sur le nombre chromosomique

En 1936, une substance a été découverte, la colchicine, qui perturbe la mitose en empêchant la séparation des cellules filles ; il en résulte le doublement du nombre de chromosomes dans le noyau. Un bourgeon développé à partir d'une cellule fille conduira à une plante ou une partie de plante (selon le stade de traitement) avec le nombre double de chromosomes. Par autofécondation d'une plante avec le nombre double de chromosomes, on obtient une

descendance dont tous les individus auront un nombre double de chromosomes.

Le doublement chromosomique peut être utilisé pour différents objectifs en amélioration des plantes : (1) modifier les caractéristiques des plantes, (2) restaurer la fertilité des hybrides interspécifiques, et (3) pour une autre application, évoquée précédemment, l'haplodiploïdisation (voir p. 25).

La modification des caractères

Le doublement du nombre de chromosomes d'une plante modifie le fonctionnement des gènes et donc les caractères des plantes. Les cellules sont plus grandes, la surface foliaire est aussi plus grande, la plante se ramifie moins, mais, avec des organes (tiges et feuilles) plus

longs, produit souvent plus de biomasse. La composition interne de la plante est aussi modifiée et cela conduit par exemple chez les graminées fourragères (comme les ray-grass) à des plantes plus digestibles (avec moins de cellulose).

24. Dans ce cas-là, pour éviter la consanguinité dans le matériel résultant de plusieurs cycles de rétrocroisement, au moins au dernier rétrocroisement, on change de parent « récurrent » (parent de valeur agronomique comparable). On obtient donc en fait un nouveau génotype résistant, de bonne valeur agronomique, qui peut être cloné (voir photo 2.2).

Le doublement chromosomique a aussi été utilisé chez la betterave, car il conduisait à des racines ayant une meilleure forme ; en fait, ce sont des variétés triploïdes qui ont été

La création de nouvelles espèces

Le doublement chromosomique est aussi utilisé pour réaliser des croisements interspécifiques et pour créer de nouvelles espèces. Lorsque l'on croise deux espèces, l'hybride F_1 obtenu est en général stérile, car les chromosomes des deux espèces ne s'apparient pas à la méiose*. L'hybride obtenu est l'équivalent d'un haploïde. Le doublement du nombre de chromosomes restaure la fertilité ; une nouvelle espèce est ainsi créée. C'est ainsi que le triticale a été créé

développées par le croisement d'une femelle diploïde avec un mâle tétraploïde. On produit de la même façon des pastèques triploïdes, sans pépins (ou très peu).

par croisement du blé dur (ou du blé tendre au début) par le seigle (**figure 2.11**). De même, une nouvelle espèce encore en cours d'étude, le tritordeum, a été obtenue par croisement du blé dur et de l'orge du Chili. Le doublement du nombre chromosomique est aussi utilisé pour resynthétiser des espèces issues de croisements interspécifiques, comme le colza (résultat du croisement chou \times navette), le blé... Cela peut donner accès à une nouvelle variabilité génétique.

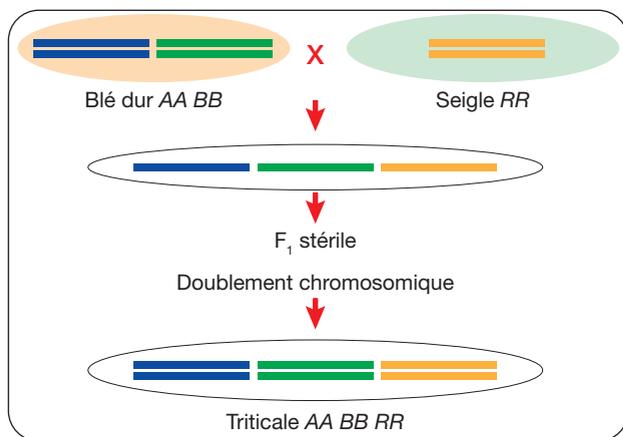


Figure 2.11. Obtention d'une nouvelle espèce, le triticale, par juxtaposition des génomes du blé dur AA BB et du seigle RR. Chaque génome élémentaire AA, BB et RR (d'une couleur différente) est formé de sept paires chromosomiques. La F₁ est l'équivalent d'un haploïde.

2.2.2. La création de nouveaux allèles : la mutagenèse et l'édition d'allèles

La mutagenèse aléatoire

Au sens large, la mutagenèse* est l'induction de nouveaux caractères héréditaires par des modifications au niveau du génome. Au sens restreint, aujourd'hui le plus courant, la mutagenèse est l'induction de modifications dans la séquence de l'ADN d'un gène contrôlant un caractère. Elle crée en fait de nouveaux allèles à un locus : on parle alors de mutation génique. C'est essentiellement ce sens restreint qui est retenu dans ce qui suit. C'est un phénomène qui peut être spontané ou induit.

Des modifications de la séquence de l'ADN peuvent se produire de façon spontanée au cours

de la méiose par suite d'erreurs de réplication de l'ADN, et se retrouver dans la descendance de tout individu. Des facteurs du milieu, en particulier les rayons cosmiques et le rayonnement ultraviolet, peuvent aussi induire des mutations. La fréquence des mutations géniques spontanées, qui peuvent affecter les caractères phénotypiques, est assez faible, de l'ordre de 10^{-5} à 10^{-6} . À l'échelle du temps de l'évolution, ce phénomène est à l'origine de la variation génétique des espèces et de leur diversification, tout particulièrement chez les plantes. C'est cette variabilité génétique qui est utilisée par le sélectionneur.

La mutagenèse artificielle peut être induite par des rayonnements ionisants (rayons X, rayonnement gamma avec le cobalt 60) et par des agents chimiques, les premiers étant connus comme agents mutagènes depuis 1927 et les seconds depuis 1960. Ces agents provoquent les mêmes changements que les mutations spontanées, mais avec une fréquence beaucoup plus élevée (multipliée au moins par cent). L'agent chimique le plus utilisé est le MSE (méthane sulfonate d'éthyle).

La mutagenèse artificielle est un moyen de créer une nouvelle variabilité génétique. C'est un outil important lorsque la variabilité facilement disponible à l'intérieur d'une espèce est insuffisante. Dans le monde, selon l'Agence internationale de l'énergie atomique (IAEA), plusieurs milliers de variétés de plantes (environ 3 500 en 2016) obtenues par mutagenèse sont actuellement commercialisées²⁵. Des caractères importants issus de mutations induites sont

utilisés en amélioration des plantes. Quelques exemples : le semi-nanisme de l'orge, la forme du grain de riz, la résistance à un herbicide et la richesse en acide oléique (60 % des variétés en France) du tournesol, le pamplemousse sans pépins, et chez le pommier, le port de l'arbre, la ramification, la fructification et la couleur du fruit²⁶...

Le problème de cette mutagenèse artificielle est qu'elle est aléatoire, à faible fréquence, même si cette fréquence est augmentée par rapport à la mutagenèse spontanée. Pour le sélectionneur qui recherche des mutants particuliers pour certains caractères, elle demande de traiter et d'étudier un grand nombre de plantes et reste donc coûteuse. De plus, une plante modifiée pour un caractère risque d'être modifiée pour d'autres caractères. Le sélectionneur doit alors étudier les plantes obtenues, pour voir si elles n'ont pas des caractères défavorables avec le ou les caractères recherchés.

Aujourd'hui, la mutagenèse dirigée par l'édition d'allèles

Depuis 2012, un autre type de mutagenèse induite est en cours de développement : il s'agit d'une mutagenèse dirigée n'affectant, *a priori*, qu'un site du génome déterminé à l'avance. Le résultat est celui d'une mutation ponctuelle ; cela explique la terminologie employée, à savoir l'« édition d'allèles²⁷ ». Ce progrès est dû à la mise au point d'enzymes* qui peuvent être programmées pour reconnaître une séquence donnée de bases de la molécule d'ADN et pour couper les deux brins de cette molécule au niveau de cette séquence (comme avec le système le plus connu, appelé CRISPR-Cas9)²⁸ (**figure 2.12**). Les mécanismes naturels de réparation de l'ADN vont recoller les deux bouts de la chaîne d'ADN, mais cette réparation se fait parfois avec la perte (quelquefois l'addition)

de quelques bases, d'où la mutation ; elle se traduit par une perte de fonction. À l'opposé de la mutagenèse « aléatoire », cette méthode est dite « dirigée ». Elle affecte un gène donné et ne modifie, en principe, que ce gène ; de plus, elle ne demande pas des effectifs de plantes importants et présente un coût assez faible. Cependant, il peut y avoir, mais à très faible fréquence avec les méthodes les plus récentes, des effets hors cibles (mutations en dehors du gène ciblé). Aujourd'hui, de nouvelles méthodes permettent des modifications encore plus dirigées comme le remplacement au niveau de la molécule d'ADN d'une base par une autre base (*base editing*) ou le remplacement d'une courte séquence de bases par une autre séquence (*prime editing*).

25. En fait, ce sont les événements de mutations utilisés. Le nombre de variétés porteuses de ces événements est bien plus important.

26. Chez les plantes à multiplication végétative, il s'agit le plus souvent de mutations qui affectent des cellules somatiques et qui se transmettent par greffe, bouture, bulbe... et non par la voie sexuée.

27. D'une façon plus large, on parle d'édition génomique ; mais l'édition génomique recouvre toutes les modifications dirigées de la séquence des bases de l'ADN, qui peuvent concerner des modifications alléliques ou non ; c'est pourquoi nous préférons parler ici d'édition d'allèles.

28. Idéalement, la construction génétique nécessaire peut être introduite dans une cellule, en culture *in vitro*, via un plasmide* à expression transitoire.

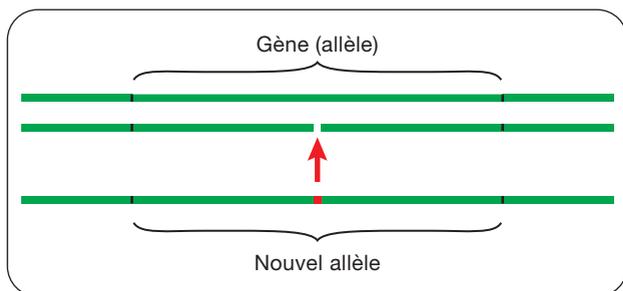


Figure 2.12. La mutagenèse dirigée. Une enzyme que l'on fait produire à la cellule est programmée pour couper en un point donné de la séquence d'ADN d'un gène (flèche rouge). Puis, les mécanismes naturels de la réparation de l'ADN présents dans toute cellule vont recoller les deux brins de la chaîne d'ADN coupée. Il en résulte souvent une perte de quelques bases, d'où un allèle nouveau.

Dans le monde, plusieurs gènes de résistance aux maladies ont déjà été obtenus par mutagenèse dirigée : résistance au mildiou ou à l'oïdium chez la vigne, la tomate, la pomme de terre ; résistance à l'oïdium chez le blé... Dans le cas de la vigne, ce serait la méthode idéale pour obtenir des cépages résistants à l'oïdium et au mildiou, sans modifier les caractéristiques du cépage, ce qui est impossible par les méthodes traditionnelles et il en résulterait une économie importante

de fongicides. En Europe, encore aujourd'hui, en 2024, ces modifications d'allèles sont assimilées à de la transgénèse* (ce qu'elle n'est pourtant pas, puisqu'il n'y a pas transfert d'ADN étranger) et la commercialisation des plantes obtenues, considérées comme des plantes transgéniques, est interdite. Cependant, ces modifications pourraient être exclues prochainement de cette réglementation, car elles conduisent à des allèles qui peuvent exister naturellement.

2.2.3. Le transfert dirigé d'allèles ou de séquences homologues

La mise au point récente d'enzymes permettant de couper la molécule d'ADN en un point précis est à l'origine de la mutagenèse dirigée (système CRISPR-Cas9). Il est aussi possible en utilisant le même système de coupure en un

point précis de remplacer un fragment donné de la molécule d'ADN, voire toute la séquence correspondant à un allèle, par une autre séquence homologue* (**figure 2.13**).

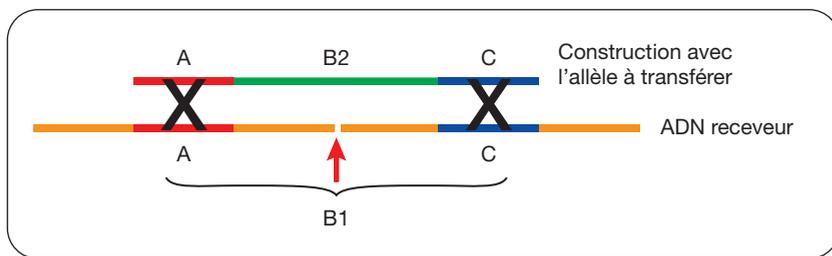


Figure 2.13. Principe du remplacement dirigé d'un allèle ou d'une séquence par un(e) autre, homologue. Une enzyme que l'on fait produire à la cellule est programmée pour couper l'ADN double brin en un point donné, au milieu d'un gène par exemple (flèche rouge). L'allèle ou la séquence à transférer B2 doit être encadré(e) par des séquences homologues à celles qui bordent l'allèle ou la séquence B1 à remplacer (séquences A et C). La recombinaison se produit dans ces zones et la séquence B2 est insérée à la place de la séquence B1. Les fragments inutiles, situés de part et d'autre du point de coupure, sont éliminés par les enzymes de réparation de l'ADN.

Dans les pays qui l'autorisent, cette technique est appelée à se substituer aux programmes de rétrocroisement qui ont pour but de remplacer un allèle défavorable par un allèle favorable pour

un caractère donné. Elle permet de supprimer le problème de l'entraînement de gènes non désirables liés au gène transféré : seul le gène désiré est introduit. Elle présente en particulier

un grand intérêt chez les plantes pérennes (arbres fruitiers), où elle fera gagner un temps considérable dans le transfert d'un allèle. Ainsi, chez le pommier, le transfert d'un allèle de résistance à la tavelure (maladie grave du pommier) peut se réaliser en quatre à cinq ans, alors que, par

la voie classique du rétrocroisement, il faut plus de vingt ou vingt-cinq ans²⁹. La tavelure peut alors avoir ravagé tous les vergers avant qu'un gène de résistance connu soit introduit ! Et la résistance peut entre-temps avoir été contournée par l'agent pathogène (**photo 2.2**).

2.2.4. Le transfert de gènes entre espèces

Transfert par croisement entre espèces

Les échanges de gènes entre espèces peuvent être plus ou moins faciles selon la « distance génétique » entre les espèces croisées et la nature des barrières au croisement. Ces difficultés sont dues à la stérilité des croisements interspécifiques et à l'absence de recombinaisons entre chromosomes d'espèces différentes. Si les barrières à l'échange de gènes ne sont pas trop fortes, il pourra être fait appel au rétrocroisement comme

pour le transfert d'un allèle. Dans le cas de fortes distances génétiques entre le donneur et le receveur (se traduisant par des hybrides létaux ou stériles), il faut mettre en œuvre des outils particuliers comme la culture d'embryons, le doublement du nombre chromosomique... Il pourra aussi être nécessaire d'avoir recours à des espèces « ponts » (**encadré 2.1**).

Encadré 2.1. Un exemple de transfert par croisement d'un gène de résistance d'une espèce éloignée

Pour transférer un gène d'une espèce sauvage assez éloignée de l'espèce cultivée et se croisant difficilement avec elle, il est possible d'avoir recours à une espèce « pont » qui se croise bien à la fois avec l'espèce sauvage et avec l'espèce cultivée. Soit A une espèce cultivée, C l'espèce donneuse de gènes. Le croisement A × C est stérile, mais A et C donnent des croisements fertiles avec une même espèce B, appelée « espèce pont ». On fait le croisement (B × C) et cette F₁, après doublement du nombre chromosomique, est croisée avec l'espèce cultivée A. Cette méthode a été utilisée avec succès chez le blé tendre pour l'introduction de diverses résistances (piétin verse, rouilles jaune, noire et brune et nématodes) d'*Aegilops ventricosa*. Un blé sauvage allotétraploïde* *Triticum carthlicum* a été l'espèce pont ; *Aegilops ventricosa*, l'espèce donneuse de gènes (la résistance

au piétin verse) ; et le blé tendre, l'espèce receveuse. Après avoir croisé le blé sauvage et *Aegilops ventricosa* et doublé le nombre chromosomique de leur F₁, on croise cette F₁ avec le blé tendre, et on continue ensuite par sélection et rétrocroisement, pour ramener à un fond génétique de blé tendre. Au cours de ces rétrocroisements, il finit par se produire des recombinaisons entre certains chromosomes du blé tendre et certains chromosomes d'*Aegilops ventricosa*. Finalement, ce sont deux fragments chromosomiques qui ont été introduits, l'un portant la résistance au piétin verse et l'autre portant la résistance aux nématodes et à diverses rouilles ; ces fragments sont aujourd'hui présents dans de nombreuses variétés de blé commercialisées, dont certaines sont très utilisées en agriculture biologique. Cela peut être considéré comme le premier exemple de transgénèse avant la lettre.

De l'ordre de 95 % des variétés de tomates actuellement cultivées ont des gènes de résistance provenant d'espèces sauvages. C'est souvent la résistance aux parasites qui a été apportée par les croisements interspécifiques. Mais d'autres caractères ont également été introduits, comme la tolérance au sel et à la sécheresse, la croissance à basses températures, venant d'espèces

apparentées originaires des Andes. Chez le blé, ce sont aussi essentiellement des gènes de résistance aux maladies (ou à des nématodes) qui ont été introduits à partir d'espèces sauvages de genres plus ou moins éloignés. On peut dire que toute variété de blé d'aujourd'hui renferme des gènes de résistance venant d'espèces assez éloignées. Le bilan est que c'est en général un fragment

29. Il faut toutefois utiliser en plus un gène qui permet une mise à fleur rapide du pommier, gène qui sera éliminé, lorsque le transfert aura été réussi.

chromosomique, contenant beaucoup d'autres gènes, qui a été transmis avec le gène d'intérêt par des opérations plus ou moins complexes et

La transgénèse

La transgénèse peut être définie de façon assez large comme l'introduction d'un nouveau gène dans le patrimoine génétique d'un organisme par des procédés ne faisant pas appel à la voie sexuée. Elle exploite le fait que tous les êtres vivants, de la bactérie à l'éléphant, ont le même équipement moléculaire pour passer des gènes aux protéines. Schématiquement, on peut dire qu'un gène d'une bactérie peut s'exprimer chez l'éléphant et réciproquement, un gène d'éléphant chez la bactérie... Mais ce n'est pas pour cela que l'éléphant est transformé en bactérie ou que la bactérie est transformée en éléphant ! Dans ce qui suit, nous préférons parler de plantes transgéniques plutôt que d'organismes génétiquement modifiés (OGM), car l'expression OGM n'est pas adéquate, toute

aléatoires qui ont demandé beaucoup de temps.

La transgénèse³⁰ apporte une solution à ce transfert de gènes d'une espèce à une autre.

variété améliorée par les méthodes « conventionnelles » de sélection pouvant être considérée comme le résultat de modifications génétiques par ces méthodes.

Les gènes introduits par transgénèse peuvent être « naturels », issus de la même espèce, ou d'espèces très éloignées, voire de genres et de règnes différents, mais le plus souvent il s'agit d'une véritable construction, avec une séquence qui contrôle le moment et le lieu d'expression du gène, le gène lui-même (la séquence codante) et une séquence de fin de lecture, chacun de ces éléments pouvant provenir d'une espèce différente (**figure 2.14**). Cela peut donc apporter une variabilité génétique totalement nouvelle au sélectionneur, comme la résistance à certains insectes.

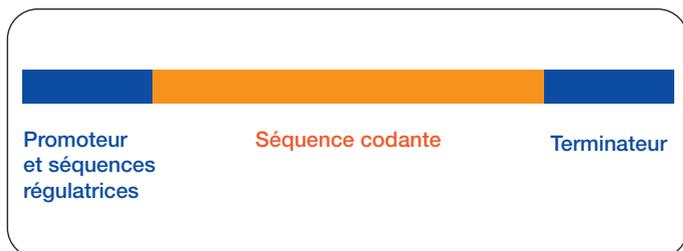


Figure 2.14. Schéma d'un transgène.

Un transgène* est en général une construction comprenant trois parties : un promoteur, séquence qui contrôle le lieu et le moment d'expression du gène, la séquence codante (le gène proprement dit) et le terminateur (séquence de fin de lecture).

La transformation a lieu *in vitro* au niveau d'un fragment d'organe (méristèmes, embryons immatures...) ou de cellules isolées

(protoplastes³¹).

Le transfert peut se faire de façon non ciblée ou ciblée.

Le transfert non ciblé

Le transfert non ciblé des gènes correspond à la première forme mise au point de transgénèse dans les années 1980-1985, et demeure encore largement utilisé. Il peut se réaliser soit indirectement par l'intermédiaire d'une bactérie, soit directement par biolistique.

Par l'intermédiaire d'une bactérie, on utilise

Agrobacterium tumefaciens, qui réalise une transgénèse naturelle, d'où il résulte la galle du collet chez différentes espèces végétales (**photo 2.3**). Cette bactérie a en effet la propriété remarquable d'insérer un segment de son ADN (un gène) dans l'ADN de la cellule végétale pour lui faire produire les substrats dont elle a besoin. Pour

30. Nous écrivons *transgénèse* et non *transgenèse*, car il s'agit du transfert de gènes et non de transgression de barrières de la genèse. Cette écriture a été validée par l'Académie des sciences.

31. Cellules débarrassées de leur paroi cellulosique.

réaliser une transgénèse artificielle, on remplace alors le gène introduit de la bactérie par le gène à transférer (transgène), puis en cocultivant

des fragments de la plante (organes, cellules) avec la bactérie modifiée, celle-ci va intégrer le transgène dans le génome de la plante.



Photo 2.3. Tumeur, chez le tabac, due à la bactérie *Agrobacterium* utilisée pour transférer une construction génétique avec un gène particulier. *Agrobacterium* effectue une transgénèse naturelle en introduisant dans la plante hôte un gène qui fait produire à la plante les métabolites dont la bactérie a besoin. Les souches utilisées pour la transgénèse artificielle sont dites « désarmées », car on a éliminé l'ADN codant pour le pouvoir tumoral (photo INRAE Versailles).

Par la technique de biolistique, des microbilles de tungstène ou d'or enrobées d'ADN (gène à transférer) sont projetées à grande vitesse sur des cellules de la plante à améliorer. Certaines microbilles pénètrent dans le noyau en provoquant des ruptures de l'ADN qui permettent l'insertion du gène grâce aux enzymes de réparation. Cette méthode a l'inconvénient d'introduire plus de

copies du transgène que la méthode *Agrobacterium*.

Quelle que soit la technique, le gène d'intérêt est inséré au hasard dans le génome en un ou plusieurs exemplaires : il s'ensuit un travail important d'observation et de sélection pour rechercher parmi tous les « événements » de transformation obtenus celui dans lequel le gène introduit s'exprimera de manière satisfaisante.

Le transfert ciblé

Le transfert ciblé correspond à l'insertion du transgène en un site précis du génome, déterminé à l'avance. La méthode est la même que celle

utilisée pour le remplacement d'un allèle par un autre, excepté qu'ici on ajoute un nouveau gène au génome du receveur (**figure 2.15**).

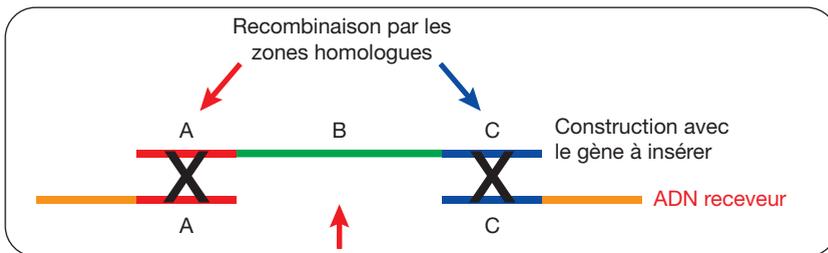


Figure 2.15. Principe de la transgénèse dirigée.

Une enzyme que l'on fait produire à la cellule est programmée pour couper l'ADN double brin en un point donné. Le gène à transférer doit être encadré par des séquences homologues à celles qui bordent le point de coupure (séquences A et C). La recombinaison se produit dans ces zones et le gène B est ainsi inséré au point de coupure. Ce schéma est très proche de celui du remplacement d'un allèle par un autre, à la différence que, là, on ajoute un gène au génome.

La détection des plantes transformées et les marqueurs de sélection

Avec le transfert non ciblé, il est nécessaire pour la détection des plantes transformées d'ajouter un marqueur dit « de sélection » lié au gène d'intérêt. Les marqueurs classiquement utilisés sont la résistance à un antibiotique ou la résistance à un herbicide. En présence de ces substances en culture *in vitro*, seules les cellules ayant intégré et exprimant le gène transféré se multiplient et ne sont donc régénérées ou reproduites que des

plantes porteuses du transgène. Ces plantes sont alors autofécondées pour fixer le transgène à l'état homozygote. Le marqueur de sélection est ensuite éliminé par différentes méthodes qui ne seront pas présentées ici.

Avec le transfert ciblé d'un gène, le marquage n'est plus nécessaire, les plantes transformées peuvent être repérées par le séquençage de la zone du génome où le gène a été inséré.

Le bilan de la transgénèse du point de vue du sélectionneur et du généticien

Pour le sélectionneur, les avantages de la technique de transgénèse sont de trois niveaux :

- une source nouvelle de variabilité : c'est, sans doute là, l'un des intérêts majeurs de la transgénèse. En supprimant les barrières d'espèces, elle élargit le champ des ressources génétiques et permet, par exemple :

- d'introduire des gènes de résistance aux maladies ou aux insectes, en particulier chez des espèces où aucun gène de résistance n'était connu (par exemple la résistance aux insectes chez différentes espèces, comme chez le maïs [photo 2.4] et la résistance au virus de la sharka chez les pruniers³²) ;

- de modifier la qualité des produits, là où la variabilité naturelle est insuffisante (cas de l'huile de colza riche en acide laurique ou linoléique) ;

- de faire s'exprimer le gène uniquement dans l'organe où c'est utile, au moment voulu et avec éventuellement plus d'intensité (et non dans les

parties destinées à la consommation par exemple), ou encore de surexprimer certains gènes affectant des caractères quantitatifs et d'augmenter ainsi le niveau de ces caractères ;

- la précision de la transmission : on ne transfère que le gène d'intérêt, alors que par les techniques de croisement interspécifique plusieurs centaines d'autres gènes sont transférés en même temps. Cet avantage est encore plus net avec la transgénèse ciblée ;

- en général, un gain de temps. Cependant, cela n'est pas toujours vrai puisque les transgènes sont souvent introduits dans des génotypes favorables au transfert (transformables par *Agrobacterium*, et régénérant facilement *in vitro*) ; ils doivent donc, ensuite, être introduits par rétrocroisement assisté par marqueurs dans les génotypes souhaités. Il y a toutefois un gain de temps pour l'introduction de gènes d'une espèce éloignée.



Photo 2.4. La résistance transgénique à la pyrale chez le maïs. À droite, épi d'une variété non transgénique, sensible à la pyrale ; à gauche, tige de la même variété ; au centre, tige et épi de la même variété rendue résistante par transgénèse (photo Guy Blache).

32. Maladie à virus, très grave pour tous les arbres fruitiers à noyaux.

L'utilisation de la transgénèse en amélioration des plantes

Au niveau mondial, en 2022, il y avait environ 200 millions d'hectares cultivés avec des variétés transgéniques, soit 11 % des terres cultivées ou plus de six fois la sole cultivée en France. Ces cultures se sont surtout développées sur le continent américain (du nord au sud). Aujourd'hui, les cultures transgéniques se sont aussi étendues hors du continent américain en Asie (Chine, Inde, Pakistan...), en Afrique (Afrique du Sud, Soudan...), en Australie, aux Philippines, et dans d'autres pays en développement, mais toujours pas en Europe, sauf en Espagne, et de façon limitée (environ 120 000 ha de maïs grain, résistant à la pyrale).

Les espèces concernées sont essentiellement (à 99 %) le soja, le maïs, le cotonnier et le colza (canola) ; mais des variétés transgéniques sont aussi commercialisées chez la pomme de terre, la betterave, le riz, la papaye, les courges,

l'aubergine... Des programmes sur le blé sont très avancés en Australie et en Grande-Bretagne. Aujourd'hui, les caractères travaillés sont essentiellement la résistance aux insectes et la tolérance aux herbicides, ou le cumul des deux. La résistance aux maladies par transgénèse n'est encore que peu développée : on peut toutefois citer la résistance au virus chez la papaye qui a permis de maintenir la production de ce fruit à Hawaï. La résistance du prunier au virus de la sharka est un autre exemple récent. Mais, il apparaît une nouvelle génération de plantes transgéniques tolérantes au stress hydrique ou valorisant bien la fumure azotée, c'est-à-dire demandant moins d'eau et moins d'azote. Avec la résistance aux insectes et aux maladies, et l'économie d'eau, elles pourraient alors apparaître comme un outil essentiel pour une agriculture durable, productive et respectueuse de l'environnement.

2.3. DES OUTILS POUR MIEUX UTILISER LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE : LES MARQUEURS MOLÉCULAIRES DU GÉNOME

La découverte des marqueurs moléculaires du génome remonte aux années 1985-90. De façon simple, un marqueur moléculaire peut être défini comme une « étiquette » préexistant dans le génome et dépendant de la séquence des bases de la molécule d'ADN dans une région donnée ; elle permet donc en théorie de repérer très précisément un emplacement unique sur la chaîne d'ADN. C'est l'équivalent d'un locus qui présente plusieurs allèles (liés par exemple à la longueur des fragments ou au nombre de répétitions de certaines bases...) et ségrège comme un

gène que l'on peut donc cartographier. Si cette étiquette est suffisamment proche d'un locus d'intérêt, elle peut renseigner sur le génotype à ce locus. De plus, avec le séquençage du génome et les progrès en génomique* fonctionnelle, le généticien peut avoir des marqueurs directs des gènes. Un très grand nombre de marqueurs moléculaires peut exister dans tout croisement, dès que les deux parents sont assez distants génétiquement. Ainsi, les marqueurs moléculaires permettent une sélection de plus en plus directe sur le génotype.

2.3.1. L'étude des liaisons entre marqueurs : la cartographie génétique

C'est par l'étude des liaisons entre gènes que la théorie chromosomique de l'hérédité a pu être formulée par Morgan de façon précise en 1934. Avec les marqueurs moléculaires, en procédant de la même façon, l'étude de la ségrégation simultanée des allèles à différents locus marqueurs va permettre de dire si ces locus sont proches les uns des autres. On arrive ainsi à ordonner tous les marqueurs qui sont liés entre eux : ils forment un groupe de liaison.

Si le marquage est suffisamment dense, alors, le nombre de groupes de liaisons correspond au nombre de chromosomes. Cette cartographie des liaisons entre marqueurs constitue ce que l'on appelle la carte génétique* basée sur le taux de recombinaison entre locus, qui est à bien distinguer de la carte physique basée sur la séquence de bases de l'ADN qui sépare deux locus.

2.3.2. La détection de gènes à effets quantitatifs

La cartographie génétique des marqueurs moléculaires permet de rechercher des gènes difficiles à détecter dans les ségrégations, et en particulier les gènes impliqués dans la variation d'un caractère quantitatif (QTL* pour *quantitative trait loci*). Le principe est de déceler les liaisons pouvant exister entre différents marqueurs et l'expression du caractère étudié.

Ces liaisons peuvent être mesurées sur des descendance F_2 ou tout autre type de descendance en ségrégation (par exemple, un ensemble de lignées dérivées d'un hybride F_1), en comparant les moyennes des différents génotypes pour chaque marqueur³³. La **figure 2.16** illustre le principe de l'étude de cette liaison à partir des lignées dérivées d'une F_1 par haplodiploïdisation.

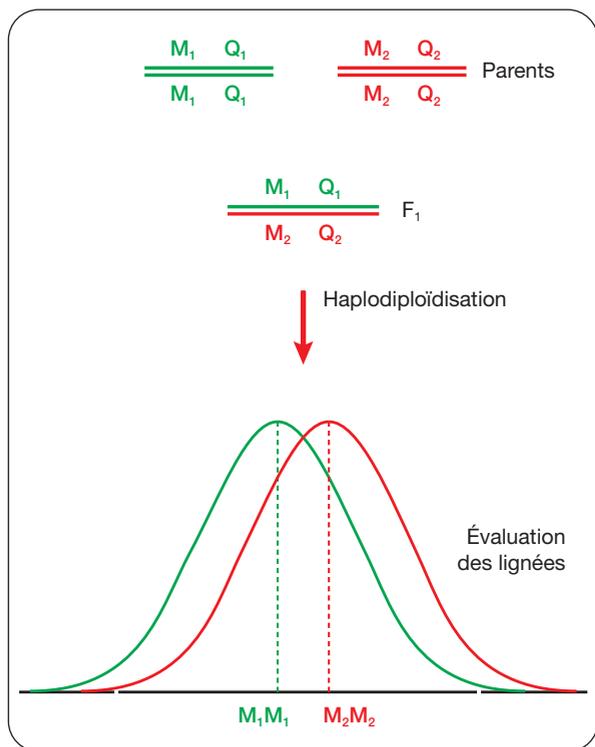


Figure 2.16. Principe de la détection de gènes à effets quantitatifs (QTL) à partir d'un croisement entre deux lignées homozygotes suivi d'haplodiploïdisation, étude de la valeur des lignées obtenues (pour leur rendement par exemple), puis comparaison des moyennes pour les génotypes M_1M_1 et M_2M_2 pour les différents locus marqueurs. Les courbes en cloche représentent la distribution des lignées M_1M_1 (en vert) et M_2M_2 (en rouge). M_1 et M_2 sont des allèles à un locus marqueur. Q_1 et Q_2 sont des allèles hypothétiques pour un locus (QTL) proche du marqueur. La courbe en vert représente la distribution de toutes les lignées M_1M_1 ; la courbe en rouge représente la distribution de toutes les lignées M_2M_2 . S'il n'y a aucun QTL près du marqueur, les moyennes de ces deux distributions sont attendues égales; si les moyennes sont différentes, cela signifie qu'il y a un QTL au voisinage du locus marqueur. Ces comparaisons sont faites pour un grand nombre de marqueurs répartis tout le long du génome. Cela conduit alors à la cartographie des zones chromosomiques impliquées dans la variation du caractère quantitatif.

La précision de l'estimation de cette liaison étant insuffisante pour identifier un gène en cause, on identifie en fait une zone chromosomique appelée QTL (bien que le QTL au sens strict soit en fait un locus situé dans cette zone). On peut donc faire, pour un croisement donné, une cartographie des zones du génome impliquées dans la variation du caractère quantitatif étudié (**figure 2.17**). Pour chaque zone, il y a

un fragment venant d'un parent et un autre fragment allèle venant de l'autre parent : l'un est favorable, l'autre est défavorable. Ces allèles sont identifiés par les marqueurs, voire encadrés par plusieurs marqueurs pour un segment. Le sélectionneur peut donc, en se donnant les moyens de suivre les étiquettes, les transférer d'un génotype à un autre : c'est le principe de la sélection assistée par marqueurs (voir p. 40).

33. Dans une F_2 , si pour un marqueur donné il y a une différence entre les moyennes des génotypes au marqueur (M_1M_1 , M_1M_2 , M_2M_2), alors c'est que le marqueur est lié à un locus impliqué dans la variation du caractère quantitatif (QTL).

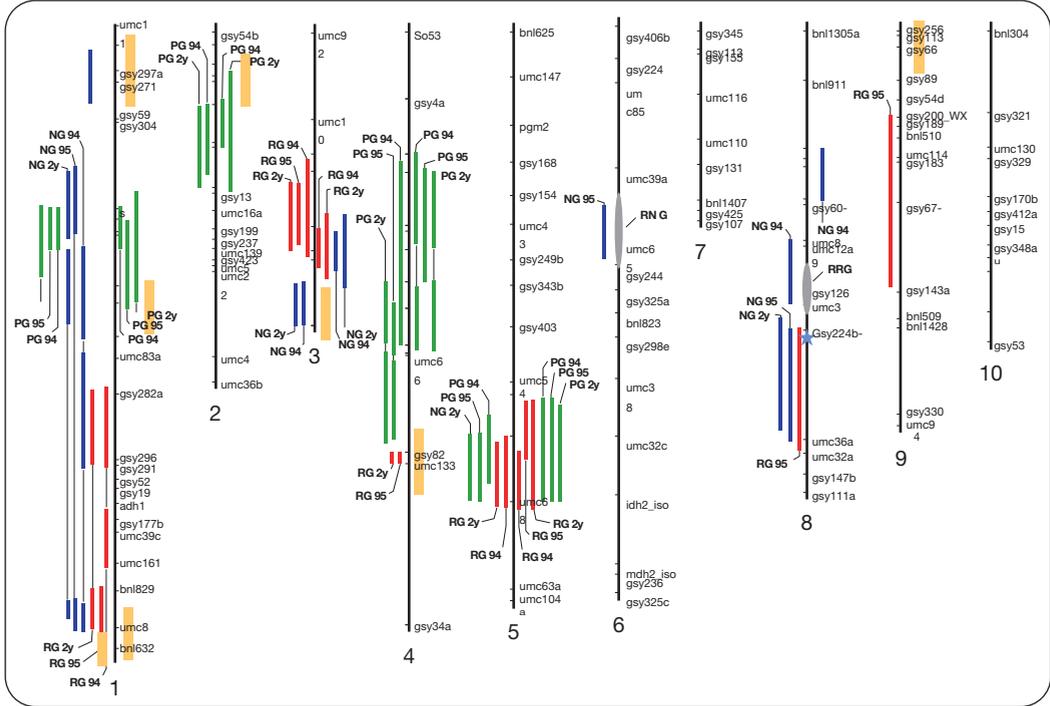


Figure 2.17. Résultat d'une cartographie de QTL pour différents caractères (une couleur correspond à un caractère) résultant du croisement de deux lignées de maïs, la descendance ayant été observée avec deux niveaux de fumure azotée.

Les traits noirs verticaux numérotés de 1 à 10 représentent les dix chromosomes du maïs. Sur la droite de chaque chromosome sont mentionnés les marqueurs moléculaires utilisés. Les rectangles ou les barres de couleur représentent les zones chromosomiques (QTL) qui sont apparues impliquées dans la variation génétique des caractères (en vert, le poids d'un grain, PG ; en rouge, le rendement en grain RG ; en noir, le nombre de grains NG). À gauche, les QTL identifiés en présence d'une forte fumure azotée ; à droite, les QTL identifiés en présence d'une faible fumure azotée.

2.3.3. Le rétrocroisement assisté par marqueurs

Le fait d'avoir un gène marqué (c'est-à-dire très lié à un marqueur) supprime la différence entre le rétrocroisement pour un allèle dominant et le rétrocroisement pour un allèle récessif (voir p. 29), et supprime en même temps l'évaluation « agronomique », puisque, par l'identification des marqueurs, on identifie directement les génotypes porteurs de l'allèle à transférer. Pour conduire le rétrocroisement assisté par marqueurs moléculaires, il faut, en plus du marquage du gène, deux ensembles de marqueurs (**figure 2.18**) :

- un ensemble qui permet de contrôler la longueur du fragment chromosomique transféré.

Pour cela, il faut des marqueurs de chaque côté du gène afin d'identifier les recombinaisons qui se produiront à proximité du gène (allèle) à transférer. En théorie, on aurait intérêt à prendre des marqueurs très proches du gène ; cependant, plus les marqueurs seront proches du gène, plus il faudra étudier de plantes pour repérer les recombinaisons favorables moins probables, ce qui augmentera le coût du marquage ;

- un autre ensemble qui permet d'accélérer le retour vers le parent récurrent. Pour cela, il faut des marqueurs régulièrement répartis sur le reste du génome, au moins de l'ordre de quatre par chromosome non porteur du gène transféré.

Une stratégie proche de la stratégie optimale en trois rétrocroisements est indiquée dans la **figure 2.18**. Par rapport à la voie conventionnelle

qui demande au moins cinq générations, il y a donc au moins un gain de deux générations de rétrocroisement.

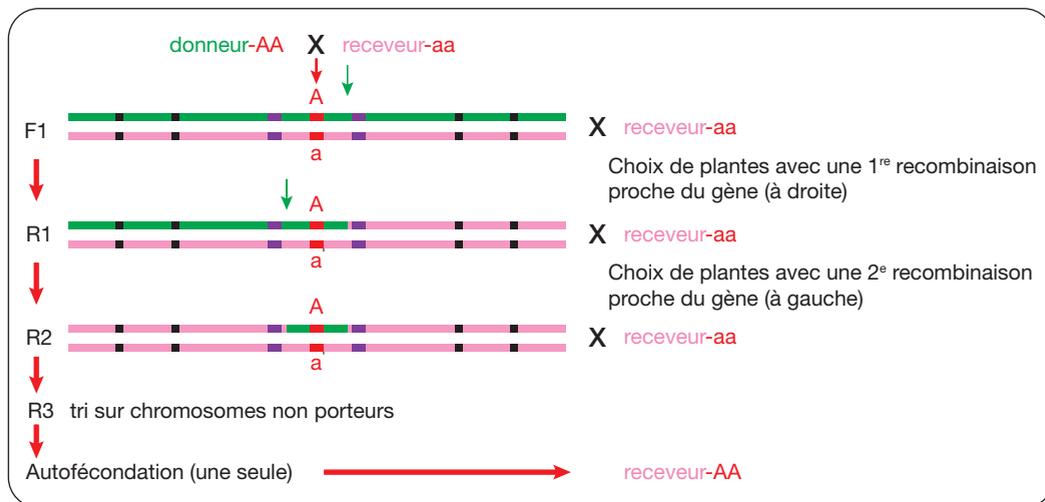


Figure 2.18. Principe du rétrocroisement assisté par marqueurs.

En R_1 (premier rétrocroisement), on choisit une plante avec une recombinaison dans la fenêtre à droite (ou à gauche) de l'allèle A à transférer et en R_2 , une plante avec une recombinaison dans l'autre fenêtre. On peut alors autoféconder directement ou réaliser un troisième rétrocroisement (R_3) pour avoir plus de retour vers le génome receveur sur le reste du génome. Le résultat est bien le remplacement de l'allèle a par l'allèle A , mais on introduit encore avec l'allèle transféré un fragment chromosomique du donneur, néanmoins plus court que par rétrocroisement phénotypique (voir p. 27). Dans cette démarche, les marqueurs moléculaires et la recombinaison génétique jouent le rôle de ciseaux pour limiter la longueur du fragment introduit.

Le bilan du rétrocroisement assisté par marqueurs par rapport au rétrocroisement phénotypique pour le transfert d'un allèle fait ressortir différents avantages :

- un gain de temps ;
- une diminution des coûts du rétrocroisement, car l'évaluation agronomique pour identifier les individus porteurs du gène à transférer n'est plus nécessaire ;
- un gain de précision, avec une longueur mieux « contrôlée » du segment chromosomique donneur introduit avec le gène ; cependant, beaucoup d'autres gènes sont encore introduits avec le gène transféré. La seule solution à ce

problème est le remplacement de l'allèle défavorable par l'allèle favorable à l'aide des techniques d'édition du génome.

Cet exemple de transfert relève d'opérations de génie génétique assez sophistiquées : le marquage moléculaire est utilisé non seulement pour permettre l'identification des gènes, mais aussi pour contrôler leur intégration dans le génome d'un individu donné et pour limiter la longueur du fragment chromosomique introduit avec le gène. On pourrait dire qu'ils sont utilisés comme des ciseaux. La même démarche peut être utilisée pour le transfert de segments chromosomiques.

2.3.4. La sélection assistée par marqueurs pour des caractères quantitatifs

Le but de la sélection est de réunir dans un même génotype le maximum de segments

chromosomiques (QTL) favorables par plusieurs cycles de sélection suivie de croisement.

La sélection sur marqueurs seuls après détection de QTL

Il faut d'abord détecter les associations marqueurs-QTL après l'évaluation de la valeur propre³⁴ ou de la valeur en croisement avec un testeur selon que l'on veut développer des lignées ou des hybrides. Au cours d'une première étape, par l'étude des liaisons entre les marqueurs et les caractères quantitatifs sélectionnés, il est possible d'identifier les marqueurs liés aux QTL de ces caractères et de sélectionner les meilleurs génotypes qui seront intercroisés. La sélection sur marqueurs seuls peut alors commencer. Son but est d'augmenter

la fréquence des allèles marqueurs favorables, c'est-à-dire ceux liés aux allèles favorables des QTL détectés. Il en résultera une augmentation de la fréquence des génotypes riches en allèles favorables. À une génération quelconque de sélection sur marqueurs seuls, la valeur d'un individu candidat à la sélection est calculée à partir des marqueurs « favorables » présents. Les plantes sélectionnées sont alors croisées entre elles et un nouveau cycle de sélection sur marqueurs seuls peut recommencer (figure 2.19).

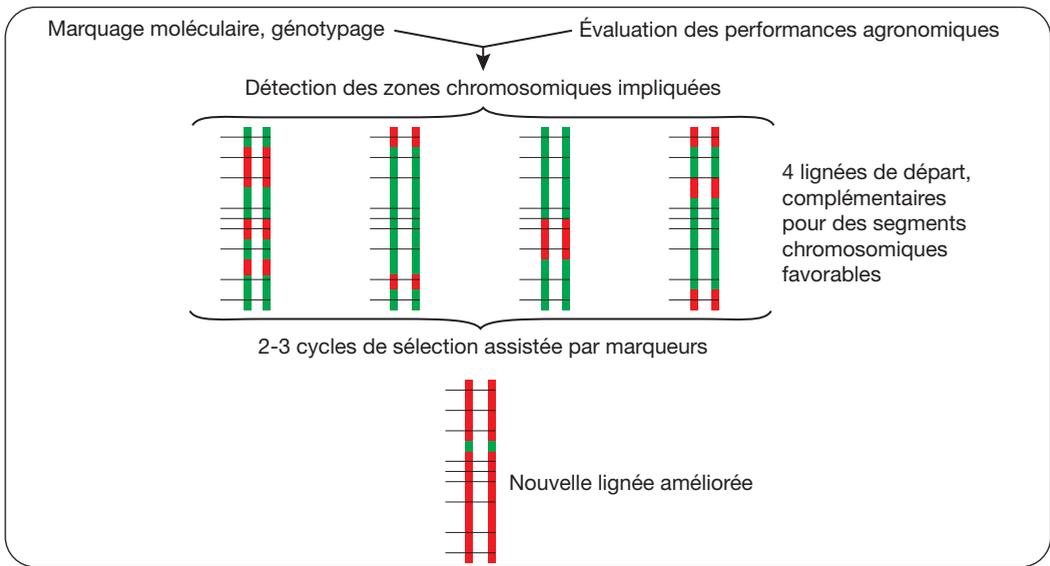


Figure 2.19. Illustration de la sélection assistée par marqueurs.

Les marqueurs (traits horizontaux) ont permis d'identifier des segments chromosomiques (QTL) favorables pour les caractères améliorés (en rouge) présents chez différentes lignées. Le but de la sélection assistée par marqueurs est alors de réunir ces segments dans une même lignée. Les marqueurs moléculaires permettent de diriger cette recombinaison des segments favorables.

L'avantage de la sélection sur marqueurs seuls est que, après la détection des segments chromosomiques impliqués dans la variation du caractère, elle ne nécessite pas d'évaluation phénotypique : la sélection portant seulement sur les marqueurs, elle peut être conduite en générations accélérées pendant trois ou quatre générations. Ainsi, pour

une plante annuelle, la durée d'un cycle peut être divisée par plus de trois, voire six, par rapport à des cycles de sélection récurrente* sur descendances de trois ans. Donc, même avec un progrès nettement plus faible par cycle, le progrès par unité de temps peut être supérieur à celui qui serait obtenu avec une sélection phénotypique.

34. Valeur phénotypique de plantes ou de lignées.

L'accumulation de quelques cycles de sélection sur marqueurs seuls peut permettre de réunir assez rapidement dans un même

génotype une dizaine de segments chromosomiques favorables, ce que ne permet pas le transfert par rétrocroisement.

La sélection génomique et la sélection phénotypique

La sélection génomique

L'inconvénient des méthodes de sélection de QTL assistée sur marqueurs seuls est qu'elles ne permettent pas de prendre en considération les gènes à faibles effets ou trop éloignés d'un marqueur. Avec l'évolution des techniques et la forte diminution du coût du marquage moléculaire, il est possible aujourd'hui d'avoir un marquage très dense du génome de telle sorte que tout gène a de fortes chances d'être très lié à un marqueur. Avec un tel marquage, grâce à un outil particulier de traitement de l'information, on peut donc mieux prévoir la vraie valeur génétique : le marquage très dense du génome fait que tout gène, même à effet très faible, non détectable, peut contribuer aux valeurs génétiques prédites. Une autre forme de sélection sur marqueurs seuls non limitée aux marqueurs liés significativement à la valeur phénotypique peut alors être envisagée : la sélection génomique.

Dans cette démarche, la valeur génétique

La sélection phénotypique

Dans la sélection phénotypique proposée par Rincint en 2018³⁶, la prédiction des valeurs génétiques des individus candidats à la sélection est réalisée à partir des spectres NIRS (*near infra-red spectroscopy*) avec les mêmes méthodes statistiques et la même démarche que celles employées pour la sélection génomique ; les variables prédictives, en très grand nombre,

de chaque plante candidate à la sélection est calculée à partir de l'étude de la liaison statistique entre la valeur phénotypique et l'ensemble des marqueurs du génome³⁵. En fait, les équations de prédiction de la valeur génétique sont établies sur une population de référence, proche de la population d'amélioration. Elles peuvent être ensuite utilisées pendant trois ou quatre cycles de sélection sur marqueurs seuls, réalisés sans évaluation phénotypique, donc très rapides.

Un seul cycle de sélection génomique peut pratiquement être aussi efficace qu'un cycle de sélection phénotypique, mais en un temps nettement plus court, d'où un progrès génétique par unité de temps qui peut être plus élevé. Appliquée à l'amélioration des bovins laitiers, cette méthode a déjà accéléré le progrès génétique tout en permettant une plus grande diversité génétique des taureaux.

qui remplacent les marqueurs moléculaires, sont les réflectances³⁷ en quasi continu dans le proche infrarouge. Du point de vue de la qualité des prédictions des valeurs génétiques, cette méthode apparaît souvent aussi précise que la sélection génomique et reste beaucoup moins coûteuse et plus facile à mettre en œuvre pour le sélectionneur.

2.3.5. La place des outils dans le processus de sélection et de création variétale

En vue de la création variétale, les différents outils présentés à la disposition du sélectionneur sont à placer dans une démarche qui va des

ressources génétiques à la création variétale (**figure 2.20**). Ainsi ces outils pourront être placés :

35. Mais le grand nombre de marqueurs, toujours supérieur au nombre de plantes disponibles pour ces études, rend le problème difficile à résoudre du point de vue statistique, d'où l'utilisation de méthodes statistiques particulières qui ne sont pas évoquées ici.

36. Rincint R. et al., 2018. G3, *Genes, Genomes, Genetics* 8, 3961-3972, <https://doi.org/10.1534/g3.118.200760>.

37. C'est-à-dire le rayonnement infrarouge qui est réfléchi.

– soit au niveau du matériel de départ pour introduire de nouveaux caractères (mutagenèse, transgénèse, transfert dirigé d'allèles) ou pour augmenter la diversité des ressources génétiques ;
 – soit au cours du processus de sélection pour augmenter la variabilité génétique utilisable par le sélectionneur (consanguinité, haplodiploïdisation) et mieux recombiner (sélection assistée par marqueurs), mais aussi pour accélérer le processus de création variétale

(haplodiploïdisation, marqueurs moléculaires, sélection génomique).

Cette figure introduit également l'action sur le taux de recombinaison, qui n'a pas encore été évoquée. Les liaisons physiques entre gènes peuvent en effet être un frein à l'utilisation de la variabilité génétique. Des travaux récents permettent d'envisager une augmentation très forte du taux de recombinaison, jusqu'à huit fois, en utilisant certains gènes.

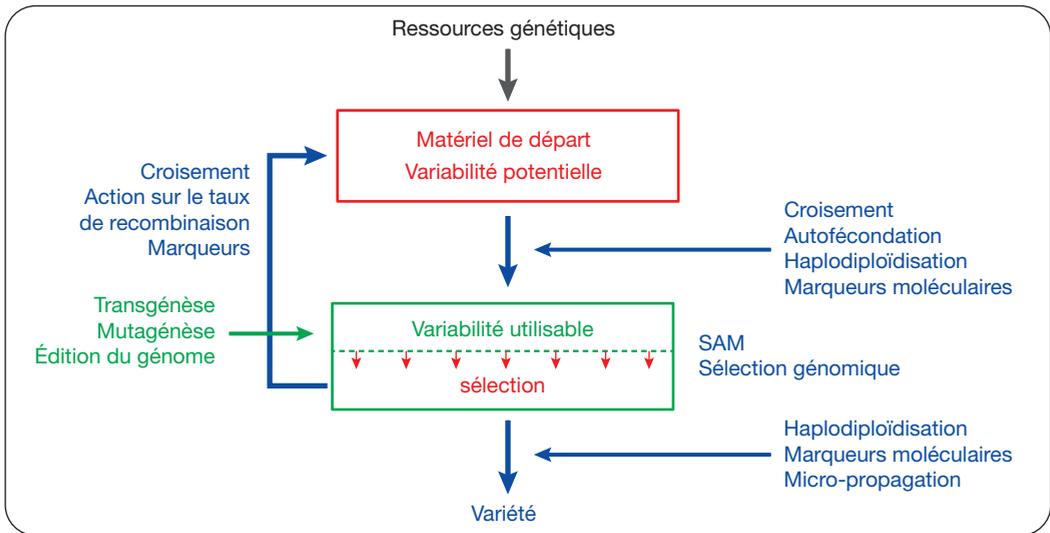


Figure 2.20. Principe de toute méthode de sélection et de création de variétés, et place des outils. Toute méthode de sélection et de création de variétés consiste à passer d'une variabilité génétique (potentielle) présente dans les ressources génétiques à une variabilité génétique utilisable directement par le sélectionneur dans la création variétale. Ainsi, l'état hétérozygote représente une variabilité potentielle, puisque par autofécondation le sélectionneur fera apparaître par fixation et recombinaison une nouvelle variabilité ; des génotypes qui n'existaient pas au départ apparaîtront. De même, des caractères initialement dispersés dans une population représentent une variabilité potentielle, puisque par croisement suivi d'autofécondation, le sélectionneur fera apparaître des associations nouvelles et donc une nouvelle variabilité génétique utilisable dans la création variétale. L'haplodiploïdisation permet d'accélérer le processus de fixation. Les marqueurs moléculaires permettent de mieux contrôler les recombinaisons et d'apprécier davantage la valeur génétique. La transgénèse, la mutagenèse et l'édition du génome sont des outils qui créent une nouvelle variation génétique. SAM = sélection assistée par marqueurs.

2.3.6. Conclusion : le passage de la sélection phénotypique à la sélection génotypique

Avec le développement du marquage moléculaire, la sélection a subi une profonde transformation. Depuis le début du xx^e siècle, le sélectionneur faisait appel aux outils de la sélection phénotypique avec croisement,

autofécondation, et évaluation dans les conditions de culture. Aujourd'hui, avec la sélection assistée par marqueurs et la sélection génomique, la sélection devient de plus en plus basée sur le génotype. La mise au point

des techniques d'édition du génome ne fait que renforcer cette évolution. La valeur des génotypes tend en effet à être appréciée sur la base des gènes qu'ils portent et même s'il reste l'aléa de la méiose, les réassociations de gènes non allèles sont de plus en plus « dirigées » par le choix des génotypes à croiser et par l'identification des recombinaisons favorables dans les descendants. C'est donc une ère nouvelle qui s'ouvre pour l'amélioration des plantes. De plus, le transfert direct d'allèles devient possible.

Ce type de sélection génotypique ne diminue toutefois pas l'importance de l'évaluation phénotypique. En effet, une des

conditions du succès de la sélection assistée par marqueurs, en y incluant la sélection génomique, est la précision de l'évaluation phénotypique. De plus, les méthodes d'évaluation phénotypique à haut débit³⁸ qui voient le jour, combinées à un marquage très dense du génome, permettront de détecter des gènes impliqués dans des caractères physiologiques liés à des caractères agronomiques, et donc de construire des génotypes cumulant des gènes d'adaptation à différents milieux. Ce type d'évaluation, combiné à la sélection génomique, devrait à terme donner encore plus d'efficacité à la sélection.

À RETENIR

Pour créer une variété, les outils de base à la disposition du sélectionneur sont la sélection des meilleures plantes pour un objectif donné et le croisement de ces plantes pour produire une nouvelle population améliorée d'où sera issue la variété. L'autofécondation est utilisée pour mieux utiliser la variabilité génétique et obtenir une variété homogène, une variété lignée ou une variété hybride entre lignées ; l'hybridation après la création de lignées permet de mieux utiliser la variabilité génétique de la vigueur hybride pour les caractères complexes comme le rendement. Si la variabilité génétique des caractères sélectionnés n'est pas suffisante, le sélectionneur peut faire appel à la modification du nombre chromosomique (permettant notamment la création de nouvelles espèces, par exemple le triticale), à la mutagenèse aléatoire et aujourd'hui à la mutagenèse ciblée, par la modification dirigée de la séquence des bases de l'ADN (édition génomique). Pour faciliter la sélection, tant pour les caractères qualitatifs (comme la résistance aux maladies) que pour les caractères quantitatifs (comme le rendement), le sélectionneur fait aujourd'hui appel aux marqueurs moléculaires, véritables étiquettes des gènes en cause dans la variation des caractères. La sélection, autrefois basée sur le phénotype, devient de plus en plus basée sur le génotype.

38. Méthodes qui font appel à différents types de capteurs qui permettent de mesurer rapidement, sur de nombreux génotypes, différents types de caractères liés à la structure ou au fonctionnement du couvert végétal.

3. Comment crée-t-on une variété ?

Le but de la création variétale est de réunir dans un même génotype ou groupe de génotypes, la variété, le maximum de gènes favorables pour les caractères sélectionnés. Chez les plantes à reproduction sexuée, c'est le développement de populations réduites à un génotype qui permet le progrès maximum. Cela ne pose pas de problème chez les plantes où la dépression de consanguinité est faible, et pour lesquelles il est possible de développer des variétés lignées. Chez les plantes à fécondation croisée, où la dépression de consanguinité est forte, cela n'est possible qu'avec le développement de variétés hybrides simples, si le contrôle de l'hybridation peut être réalisé à grande échelle. Si ce contrôle n'est pas possible, alors le recours aux variétés

synthétiques est inévitable. Chez les plantes où la multiplication végétative est possible, la sélection de variétés clones permet d'exploiter la variabilité génétique de la meilleure façon.

Mais, comme cela a déjà été souligné, il est impossible de réunir dans une même variété, en un seul cycle de sélection, tous les gènes favorables aux caractères sélectionnés. Toute création variétale est nécessairement récurrente : le matériel de sortie vers la création variétale est repris dans de nouveaux départs de sélection. Cela permet de cumuler progressivement de plus en plus de gènes favorables pour les caractères sélectionnés. Il en résulte un progrès assez continu pour un caractère complexe comme le rendement.

3.1. COMMENT CRÉE-T-ON UNE VARIÉTÉ LIGNÉE ?

Du fait de l'autofécondation naturelle pendant un grand nombre de générations, une population de plantes autogames est formée d'un mélange de génotypes homozygotes. La sélection sur les descendances à l'intérieur d'une population de plantes qui s'autofécondent naturellement, « théorisée » pour la première fois par Louis de Vilmorin en 1856, conduit alors à en extraire la meilleure lignée³⁹, idée reprise un peu plus tard par Johanssen en 1903. Il est ensuite impossible d'obtenir une réponse à la sélection à l'intérieur d'une lignée, toutes les plantes étant identiques entre elles.

En effet, pour qu'il y ait une réponse à la sélection, il faut une variabilité génétique. La solution est alors de croiser entre elles des lignées supposées complémentaires pour des gènes favorables aux caractères sélectionnés. Ainsi, on peut croiser une lignée de blé qui a un bon rendement, mais une mauvaise qualité boulangère, avec une autre qui a un moins bon rendement, mais une meilleure qualité

boulangère. En supposant, pour simplifier, que les gènes qui affectent le rendement et la qualité soient différents, ce qui n'est pas toujours le cas, le but est d'obtenir une nouvelle lignée à bon rendement et de bonne qualité boulangère. Mais, on peut aussi croiser deux lignées assez distantes génétiquement, présentant toutes les deux d'assez bons rendements, pour obtenir de nouvelles lignées avec un meilleur rendement que les parents de départ. Dès que le nombre de gènes en cause est grand (cas d'un caractère comme le rendement), il est fort probable que deux lignées non apparentées portent des gènes favorables différents. Dans tous les cas, il s'agit de réunir dans une nouvelle lignée plus de gènes favorables qu'il y en a chez le meilleur parent. Cet objectif peut être partiellement atteint par la mise en œuvre de deux méthodes, après croisement de deux lignées complémentaires, soit par sélection pendant la phase d'autofécondation, soit en dérivant d'abord les lignées sans sélection puis en sélectionnant les meilleures.

39. En fait, du point de vue pratique, la sélection à l'intérieur des populations de plantes autogames a été appliquée pour la première fois par J. Le Couteur et P. Shirreff, dès les années 1830 (Gallais, 2018).

3.1.1. Sélection pendant le développement de l'état homozygote : la sélection généalogique

Le principe de la sélection généalogique* avec sélection pendant la phase de fixation est le suivant (figure 3.1). À partir du croisement entre deux lignées complémentaires (F₁), par sélection au cours des générations d'autofécondation, on espère isoler de nouvelles lignées homozygotes ayant réuni plus de gènes favorables que le meilleur des deux parents. Cependant, pour un caractère complexe, il y a toujours fixation d'allèles défavorables pour plusieurs raisons : d'une part, ces allèles défavorables peuvent être liés fortement aux allèles favorables fixés ; d'autre part, les allèles favorables peuvent être perdus

du fait du hasard, d'« erreurs » de sélection dues à une mauvaise correspondance entre la valeur phénotypique et le nombre de locus avec des gènes favorables, ou encore parce que ces gènes étaient liés à des allèles défavorables qui ont été éliminés. Le grand nombre de gènes favorables à réunir, leur répartition dans de nombreux génotypes et les « erreurs » de choix font que la fixation de gènes favorables ne peut se faire que progressivement, par l'enchaînement de cycles de sélection généalogique, d'où la continuité observée du progrès génétique pour le rendement, par exemple chez le blé ou chez le maïs.

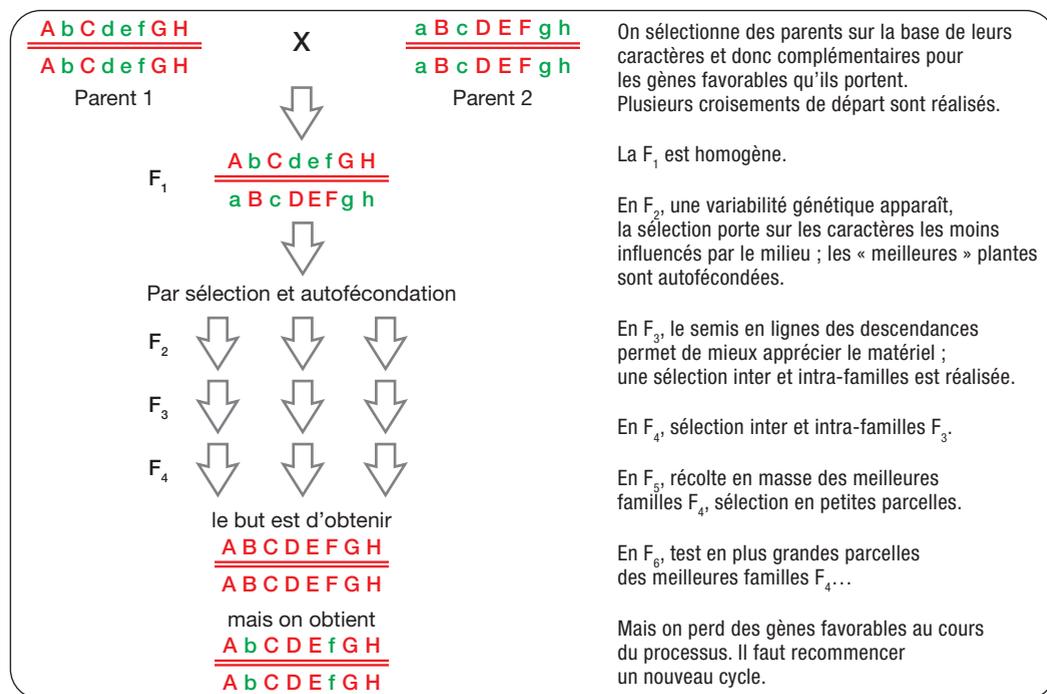


Figure 3.1. Principe de la sélection généalogique appliquée au blé tendre. F₂, F₃... F_n représentent des générations issues par autofécondation du croisement (F₁) de deux lignées (P1 et P2). Une majuscule représente un gène favorable, une minuscule, un gène défavorable.

Dans cette méthode, la sélection dans les générations précoces (F₂, F₃) porte sur les caractères peu influencés par le milieu, comme la précocité de floraison, la résistance aux maladies. Ce n'est généralement qu'à partir de la quatrième

génération (F₅) que, par la constitution de micro-parcelles avec les familles obtenues, la sélection peut porter sur les caractères moins héréditaires comme le rendement (photo 3.1). Il est en effet difficile de réaliser des évaluations pour

le rendement avant d'avoir atteint un certain niveau de fixation. C'est un des inconvénients de cette méthode : la sélection pour des caractères complexes comme le rendement intervient tardivement, alors qu'il y a déjà eu perte de variabilité

au cours des premières générations d'autofécondation par sélection sur certains caractères ou tout simplement par l'effet du hasard. Enfin, c'est un schéma long : huit à neuf générations, soit huit à neuf ans chez une plante annuelle.



Photo 3.1. Essais de blé en fin de sélection généalogique dans les générations F_6 ou F_7 (photo Arvalis).

3.1.2. Méthodes avec fixation avant la sélection

Pour remédier aux inconvénients de la sélection pendant la phase de fixation, d'autres modalités de sélection généalogique existent. Seule la méthode, de plus en plus utilisée, qui fait appel à l'haplodiploïdisation est présentée ici : ce système permet de passer directement

de la F_1 à un ensemble de lignées homozygotes dérivables de cette F_1 (voir p. 25). Il suffit alors de sélectionner la ou les meilleures lignées pour obtenir une nouvelle variété (**figure 3.2**). Chez le blé, ce schéma permet de raccourcir de deux à trois ans la durée du cycle de sélection.

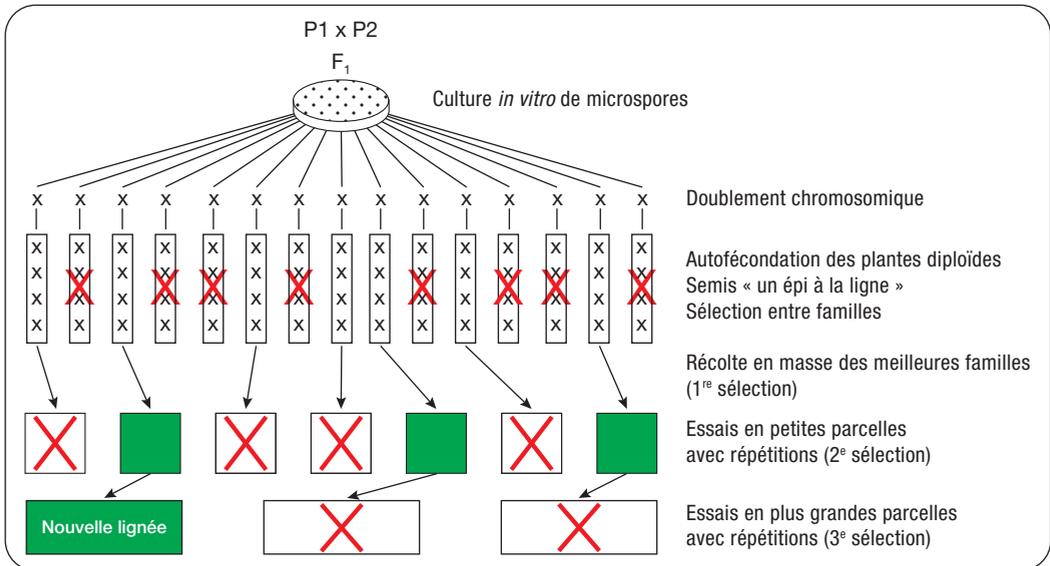


Figure 3.2. La sélection de nouvelles lignées avec utilisation de l'haplodiploïdisation.

Dans cette méthode, on dérive directement de la F_1 toutes les lignées possibles, et la sélection peut alors être réalisée en deux ou trois étapes. Il en résulte un gain de temps dans le processus de sélection.

3.2. COMMENT CRÉE-T-ON UNE VARIÉTÉ HYBRIDE ?

3.2.1. Principe de la sélection de variétés hybrides

Supposons une grande population. Chez les plantes à fécondation croisée, elle est un mélange de plantes génétiquement différentes, dont les performances individuelles (par exemple la quantité de grains par épi chez le maïs) sont variables. Parmi ces plantes, l'une d'entre elles est nécessairement génétiquement meilleure que les autres, mais généralement n'est pas identifiable à cause des effets du milieu. Si l'on arrive à identifier et à fabriquer ce génotype à grande échelle, il constituera la meilleure variété possible issue de la population. Mais comment arriver à cela en l'absence de multiplication végétative ?

Cherchant à répondre à cette question, Shull, en 1908, a eu le génie, pour l'époque⁴⁰, d'assimiler chez le maïs chaque plante d'une population supposée assez grande⁴¹, à un hybride « cryptique », résultant de la rencontre d'un gamète* femelle et d'un gamète mâle de la population (avec ce sens, nous sommes tous

des hybrides cryptiques). Pour reproduire un génotype hybride de la population, notamment celui ayant donné le plus bel épi, il faut avoir des sources gamétiques constantes, ne donnant qu'un type de gamète. Pour obtenir ces sources gamétiques, Shull propose alors de dériver de la population par autofécondation un grand nombre de lignées. Ces lignées étant obtenues en absence de sélection, leur croisement deux à deux reproduit⁴² les génotypes de la population de départ (**figure 3.3**), mais avec une grande différence : pour chaque hybride obtenu, il y a une certaine quantité de grains, tous de même génotype, permettant de faire des essais avec répétitions pour détecter la combinaison la plus performante, ce qui n'était pas possible avec une seule plante. De plus, ce génotype est parfaitement reproductible, si les sources gamétiques (les lignées parentes) sont conservées, ce qui est facile avec des lignées homozygotes. C'est ainsi qu'est né le concept de variétés hybrides.

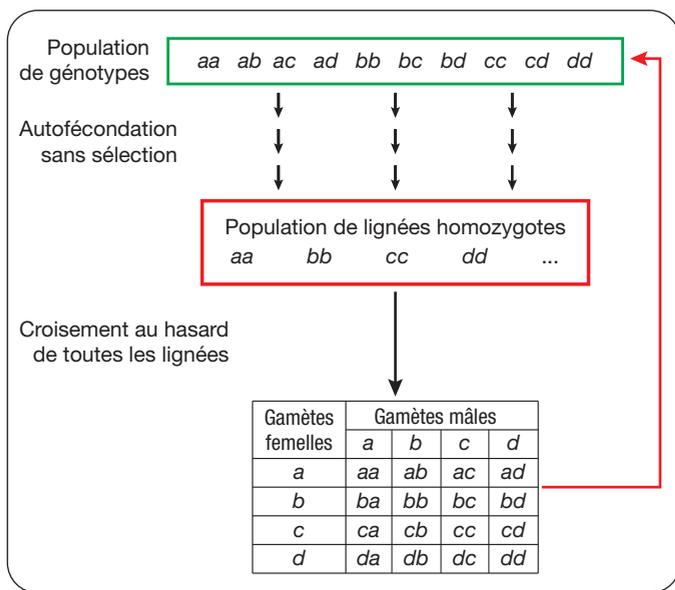


Figure 3.3. Illustration de l'idée de Shull (1908), à un locus, pour des hybrides entre lignées d'une même population. a, b, c, d, \dots représentent des allèles à un locus (ou des blocs chromosomiques homologues). En partant d'une population se reproduisant parfaitement au hasard, le croisement de toutes les lignées dérivées sans sélection de cette population donne une population de même composition que la population de départ ; cependant, chaque génotype obtenu (hybride F₁) peut être étudié, sélectionné et reproduit.

40. On venait juste de découvrir (dix ou quinze ans auparavant) les mécanismes de la reproduction sexuée.

41. En théorie, infinie.

42. On peut même montrer qu'à tout locus la population obtenue est la même que la population de départ.

Cette démarche s'applique aussi au croisement de deux populations : elle permet d'isoler et de reproduire le meilleur génotype présent dans la population hybride.

Ainsi, puisque toute population ou tout

hybride entre deux populations est un mélange d'hybrides, le meilleur hybride entre deux lignées sera toujours supérieur à la population ou à l'hybride de populations dont il est issu.

3.2.2. Mise en œuvre de la sélection d'hybrides

Après les réflexions de Shull, le principe de la sélection des hybrides apparaît simple. Il « suffit » d'abord d'obtenir des lignées, pour avoir des sources gamétiques stables, puis de les croiser entre elles pour produire des hybrides qui seront évalués afin d'identifier puis de reproduire le meilleur d'entre eux. Cependant, ce schéma se heurte à une difficulté majeure : le grand nombre de combinaisons à réaliser⁴³. Pour réduire ce nombre, il faut un critère de sélection des parents avant d'envisager l'étude de leurs croisements. La valeur propre des lignées est vite apparue comme insuffisante, du fait d'une liaison assez faible entre la valeur des parents et leur valeur moyenne en croisement avec d'autres lignées (à cause de la dépression de consanguinité au niveau des lignées, voir une explication à la **figure 3.4**). La solution consiste

alors à évaluer dans un premier temps la valeur moyenne des hybrides que peut donner chaque lignée. À cette fin, avec le but de développer un hybride entre lignées issues de deux populations, chaque lignée d'une population 1 peut être fécondée avec un mélange de pollen de la population 2 (on dit que cette population 2 est prise comme testeur). En étudiant la valeur des descendances obtenues, on pourra sélectionner les lignées de la population 1 donnant en moyenne les meilleures combinaisons avec la population 2. En faisant les mêmes opérations, mais en inversant les rôles des deux populations (les lignées issues de la population 2 sont fécondées avec un mélange de pollen de la population 1, prise comme testeur), on pourra restreindre l'étude des combinaisons deux à deux aux lignées sélectionnées.

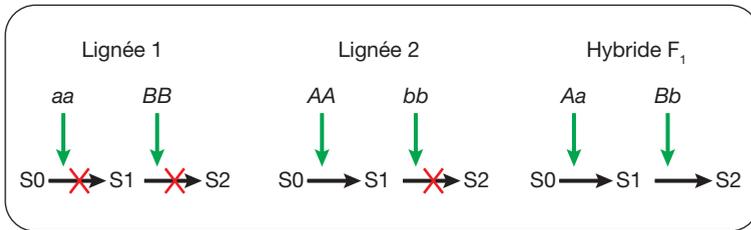


Figure 3.4. Illustration d'un mécanisme génétique expliquant l'absence de corrélation, ou une corrélation assez faible, entre la valeur des lignées parentes d'un hybride et la valeur d'un hybride.

Imaginons que deux locus contrôlent une chaîne métabolique qui transforme un substrat S0 en S1 sous l'action de l'allèle A, et S1 en S2 sous l'action de l'allèle B. Chez les deux lignées, avec l'exemple pris, la chaîne métabolique est coupée du fait que les allèles récessifs ne permettent pas la poursuite de la réaction. Mais, chez l'hybride, les allèles récessifs étant masqués, la chaîne métabolique peut se poursuivre normalement. On peut dire que ce ne sont pas les mêmes gènes qui contribuent à la valeur des lignées et à la valeur des hybrides. Il en résulte une faible liaison entre la valeur moyenne des lignées parentes d'un hybride et la valeur de cet hybride. Ce mécanisme est une extension du mécanisme de la dominance favorable pour expliquer la vigueur hybride.

43. Avec seulement 100 lignées d'une population A, croisées avec 100 lignées d'une population B (car en général le sélectionneur de maïs réalise des hybrides entre lignées de populations différentes), cela conduit à 10 000 hybrides, ce qui est pratiquement impossible à réaliser (surtout du point de vue de l'évaluation).

Dans la pratique, le sélectionneur choisit comme testeur une lignée qui se croise bien avec le matériel sélectionné⁴⁴ : elle sera un des parents de l'hybride développé. À partir du croisement (F₁) entre deux lignées ou de la descendance en autofécondation de plantes d'une population, on réalise alors une sélection généalogique pour la valeur en croisement avec ce testeur, selon les mêmes principes que pour la valeur propre

(on ajoute seulement, à chaque génération, le croisement avec le testeur et l'évaluation des descendance⁴⁵). Le résultat est alors une lignée qui se croise bien avec le testeur, et le sélectionneur peut développer une variété avec la combinaison lignée x testeur⁴⁶. La durée de cette sélection généalogique peut être réduite par l'utilisation de l'haplodiploïdisation dès le niveau F₁ (**figure 3.5**).

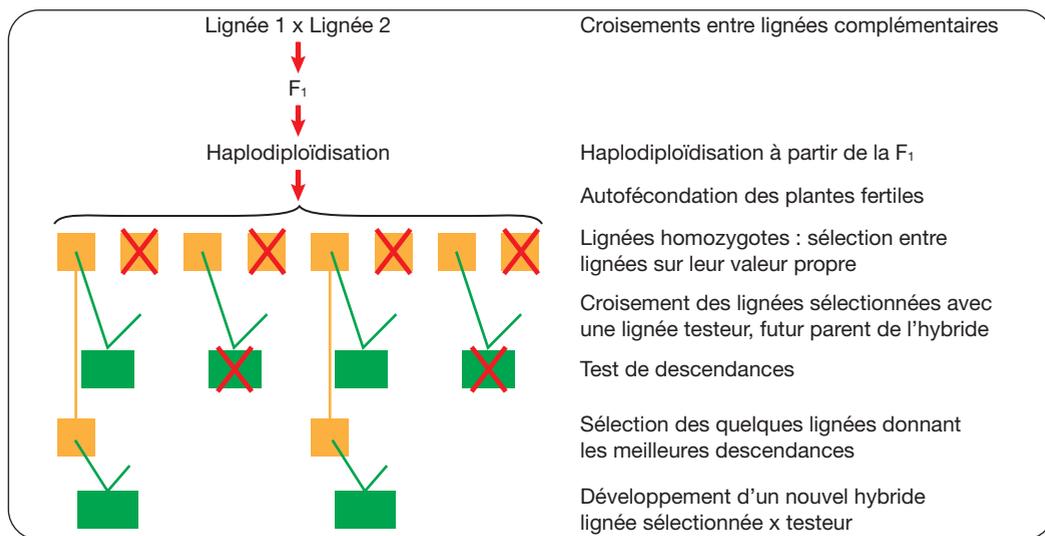


Figure 3.5. Les étapes de la sélection d'un parent d'un nouvel hybride avec utilisation de l'haplodiploïdisation et croisement avec un testeur futur parent du nouvel hybride.

La récurrence de la sélection se fait par la reprise des meilleures lignées d'un cycle de

sélection, qui, croisées entre elles, permettent d'initier un nouveau cycle de sélection.

3.2.3. La production de variétés hybrides

Le facteur limitant du développement des variétés hybrides est le contrôle de l'hybridation à grande échelle qui doit pouvoir être réalisé à des coûts économiquement acceptables. Les principaux moyens possibles sont essentiellement : la castration manuelle, la castration chimique, la modification du sexe (chez les cucurbitacées

comme le concombre) et la castration génétique.

La castration manuelle est facile chez une plante comme le maïs où les sexes sont séparés sur une même plante, avec l'inflorescence terminale mâle facile à supprimer, manuellement ou mécaniquement (**photo 3.2**). Cela est une des raisons du développement rapide des variétés hybrides

44. En fait, chez le maïs, le matériel de sélection a été structuré en groupes définis, de telle sorte que les lignées d'un groupe se combinent très bien avec les lignées d'un autre groupe ; le testeur est alors pris dans un groupe complémentaire du groupe à améliorer. Cela maximise l'efficacité de la sélection. Pour plus de détails sur la justification de la méthode, voir Gallais (2009).

45. En pratique, les tests de descendance sont réalisés au début de la phase de fixation (F₂ ou F₃) et à la fin (F₅, F₆).

46. Il faudra préparer le changement de testeur selon des méthodes de sélection qui ne seront pas détaillées ici.

chez le maïs. On peut aussi signaler le cas de la tomate, où la castration manuelle est difficile et coûteuse, mais le taux de multiplication (nombre

de graines obtenu à chaque hybridation) étant élevé, un développement économique des variétés hybrides est donc observé.



Photo 3.2. Production d'hybrides simples à grande échelle chez le maïs par castration mécanique et/ou manuelle. On distingue bien les deux rangs mâles avec une panicule, qui alternent avec des bandes femelles de six rangs, dont la panicule a été supprimée manuellement ou mécaniquement.

La castration chimique est utilisée à relativement petite échelle pour produire des variétés hybrides chez le blé (qui représentent 1-2 % du marché en France). Elle consiste à appliquer

un gamétocide qui va inactiver le pollen de la lignée prise comme femelle, sans toucher à la fonctionnalité des ovules, ce qui n'est pas évident (**photo 3.3**).



Photo 3.3. Production expérimentale d'hybrides F_1 par castration chimique chez le blé. Les bandes d'orge servent d'isolement. On distingue bien les bandes femelles (traitées au gamétocide) et les bandes mâles. Les petits carrés blancs sur les bandes femelles sont des cages pour vérifier l'efficacité de la castration (photo Christian Quandalle).

Chez les plantes difficiles à castrer manuellement ou chimiquement, il est possible d'avoir recours à la castration génétique : il faut disposer d'un cytoplasme qui induit la stérilité mâle et de gènes nucléaires contrôlant le mécanisme de maintien de la stérilité et restauration de la fertilité (**encadré 3.1**). Cette voie, tout d'abord mise en évidence et

appliquée pour la première fois à l'oignon dans les années 1930, s'est développée d'abord chez le maïs (où elle est plus économique que la castration manuelle), puis chez le sorgho, le tournesol, le colza, la betterave sucrière, etc., mais aussi aujourd'hui chez de nombreuses autres plantes légumières (chou, radis, carotte, endive, chicorée...) (**photo 3.4**).



Photo 3.4. Stérilité mâle nucléocytoplasmique chez le chou. À gauche, forme fertile avec les étamines bien développées ; à droite, forme stérile avec des étamines atrophiées (pas d'anthers). Il s'agit d'une stérilisation très efficace puisque les anthers avortent (photo G. Pelletier, INRAE Versailles).

Encadré 3.1. La stérilité mâle nucléocytoplasmique

La stérilité mâle nucléocytoplasmique est le résultat de la présence d'un cytoplasme particulier (S) et d'un allèle de stérilité (*ms*) à un locus (quelquefois deux) contrôlant la fertilité. Si le cytoplasme est normal (N) ou si, au niveau

du noyau, l'allèle de restauration de la fertilité (*Ms*) est présent, alors la plante est fertile. Nous supposons pour simplifier que les gènes nucléaires sont à l'état homozygote (**tableau 3.1**).

Tableau 3.1. Déterminisme de la stérilité mâle nucléocytoplasmique. Exemple avec un seul gène nucléaire.

	Noyau <i>MsMs</i>	Noyau <i>msms</i>
Cytoplasme [N]	[N] <i>MsMs</i> Fertile, restaurateur de fertilité	[N] <i>msms</i> Fertile, mainteneur de stérilité
Cytoplasme [S]	[S] <i>MsMs</i> Fertile, restaurateur de fertilité	[S] <i>msms</i> Stérile

Les plantes [S] *msms* sont mâles-stériles, c'est-à-dire qu'elles ne fonctionnent que comme des femelles. Pour les reproduire, elles doivent être fécondées par des plantes fertiles de génotype [N] *msms*. Le cytoplasme se transmettant par la voie maternelle, et le noyau étant *msms*, la descendance de ce croisement est stérile à

100 %. C'est pourquoi les plantes [N] *msms* sont appelées « mainteneuses de stérilité ». Pour avoir une descendance qui produise des grains (cas d'une plante cultivée pour sa production de grains), la lignée mâle-stérile doit être croisée avec une lignée [N] *MsMs* ou [S] *MsMs*, dite « restauratrice de fertilité ». Dans ce cas, la descendance est fertile à 100 %.

3.3. COMMENT CRÉE-T-ON UNE VARIÉTÉ SYNTHÉTIQUE ET UNE VARIÉTÉ CLONE ?

3.3.1. La sélection et la création d'une variété synthétique

Ce type de variété est développé chez les plantes à fécondation croisée, où le contrôle de l'hybridation est difficile ou impossible.

Le sélectionneur doit d'abord déterminer le nombre de parents de la variété synthétique à créer. Il existe un nombre optimum de parents :

un nombre élevé ne permet pas une assez forte intensité de sélection pour progresser de façon significative sur des caractères complexes comme le rendement et un nombre trop faible qui permet une intensité de sélection élevée entraînera une dépression de consanguinité, limitant donc le progrès espéré sur ces caractères. Ce nombre est généralement compris entre 4 et 10.

Le principe de la sélection des parents est simple. Des plantes sont d'abord sélectionnées sur leur valeur propre pour des caractères peu influencés par le milieu (résistance aux maladies, précocité...). Ensuite, pour sélectionner pour les caractères plus complexes, influencés par le milieu, comme le rendement, des descendances

sont produites en fécondation libre avec la population ou bien en isolement (de telle sorte que chaque plante sélectionnée contribue à la pollinisation des autres). Les plantes mères de ces descendances sont conservées, soit par multiplication végétative, soit par autofécondation. L'évaluation des descendances ainsi obtenues permet alors de sélectionner les plantes qui donnent une bonne descendance lorsqu'elles se pollinisent entre elles. On en retient un nombre limité, généralement entre quatre et dix au maximum (**figure 3.6**). C'est la multiplication en isolement de l'intercroisement de ces plantes sélectionnées qui après deux ou trois générations conduit à la variété synthétique.

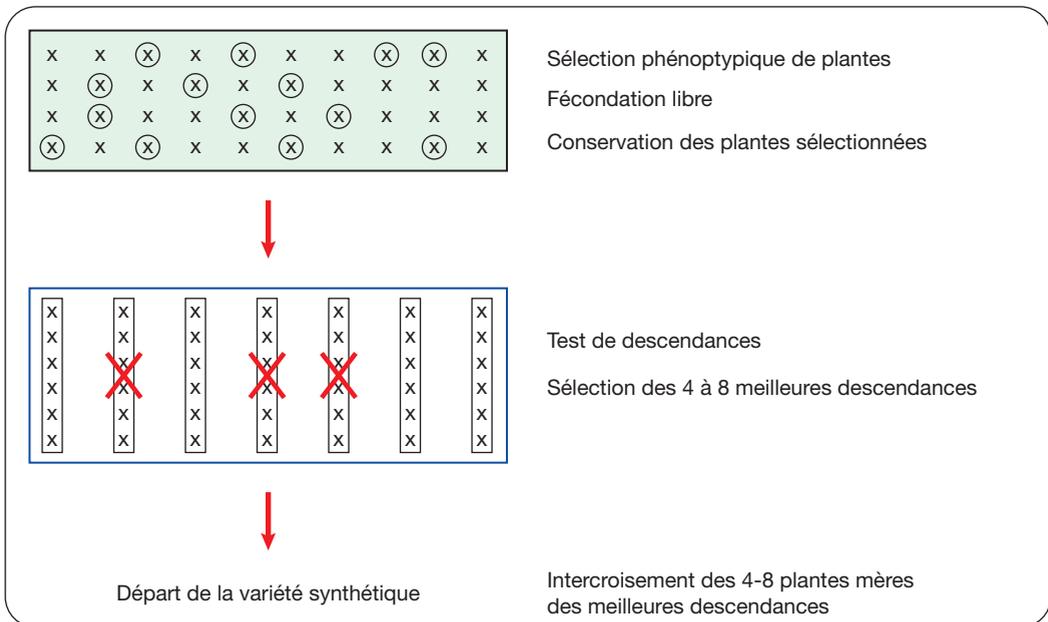


Figure 3.6. Un exemple de schéma (simplifié) de sélection d'une variété synthétique (chez une graminée fourragère pérenne).

Dans une population, des plantes sont d'abord sélectionnées sur leur valeur phénotypique pour des caractères assez héréditaires (résistance aux maladies, précocité...). Ces plantes sont pollinisées par l'ensemble de la population ; elles sont conservées (le plus souvent par multiplication végétative). Dans la deuxième étape, les descendances de ces plantes sont étudiées en petites parcelles ; l'aptitude des plantes à donner de bonnes descendances pour des caractères peu héréditaires comme le rendement peut alors être évaluée. Cela permet dans une troisième étape d'intercroiser en isolement les quatre à huit plantes mères des meilleures descendances : cet intercroisement fournira le lot de semences à la base de la nouvelle variété synthétique et duquel on repartira pour obtenir, au moyen de quelques générations de multiplication en isolement (en général deux à trois), les semences commerciales de la variété.

La récurrence de la sélection se réalise facilement par le fait que toute nouvelle variété

synthétique devient une ressource génétique pour un nouveau cycle de sélection.

3.3.2. La sélection et la création d'une variété clone

Le schéma de sélection des variétés clones est encore plus simple que celui des variétés synthétiques. On commence par évaluer les meilleurs clones et par identifier les clones qui ont des caractères complémentaires. Les clones complémentaires non apparentés sont alors croisés entre eux et une sélection est réalisée dans la descendance ainsi obtenue, afin d'identifier des individus qui recombinent les caractères des parents. Pour maximiser les chances de recombinaison⁴⁷ et pour générer

plus de variation, on peut partir de quatre individus en croisant deux croisements indépendants (l'équivalent d'un hybride double entre clones). On effectue sur cette descendance une sélection phénotypique qui permet de repérer les meilleurs individus qui sont ensuite clonés pour être évalués avec plus de précision, en particulier pour les caractères affectés par le milieu. Le ou les meilleurs seront multipliés végétativement pour conduire à une nouvelle variété clone (**figure 3.7**).

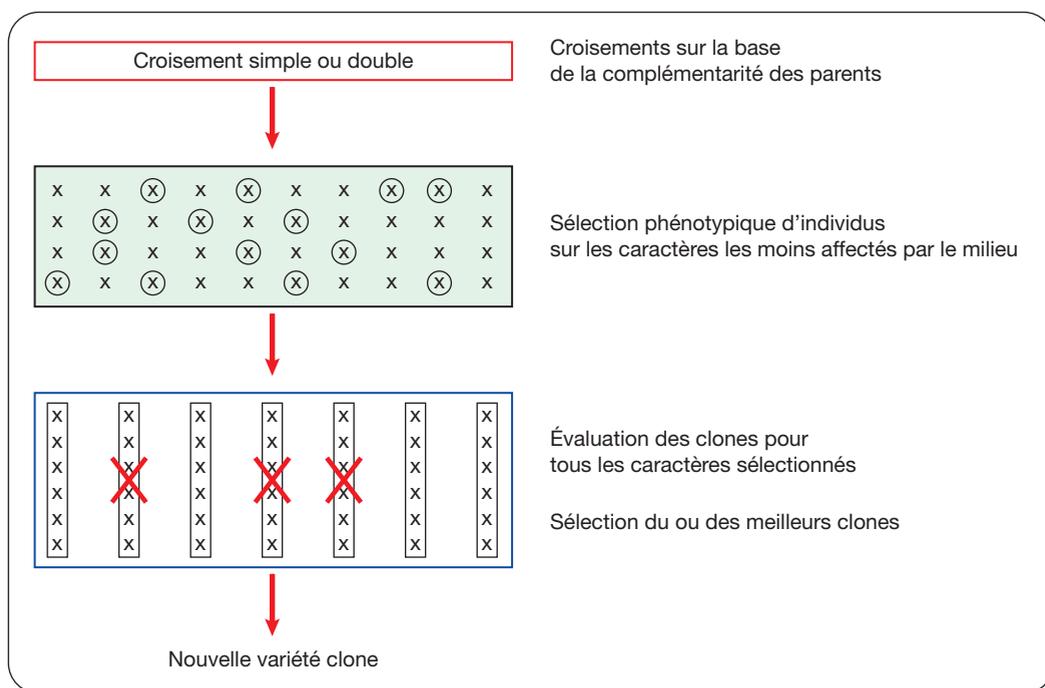


Figure 3.7. Principe de la sélection d'une variété clone. Le matériel de départ peut être la descendance d'un croisement simple (issu du croisement de deux plantes) ou mieux, afin d'exploiter les recombinaisons entre caractères parentaux, la descendance d'un croisement double (issu du croisement de deux croisements simples).

La récurrence de la sélection est directe par la reprise des meilleurs clones dans un cycle suivant de sélection.

Le principal problème de la sélection de

variétés clones est d'avoir des clones sains, non contaminés par des virus, d'où l'importance de la sélection sanitaire chez les espèces à multiplication végétative.

47. On ne réalise en général pas de consanguinité, de nombreuses plantes pérennes étant sensibles à la consanguinité.

3.4. LA SÉLECTION CONSERVATRICE

Dans le prolongement de la création d'une variété et après la sélection créatrice, une sélection conservatrice* est à mettre en œuvre : pendant toute la durée de vie de la variété, le sélectionneur doit mettre en place un système permettant de reproduire la variété de façon telle qu'elle reste identique au prototype de départ déposé par le sélectionneur au moment de son inscription au catalogue officiel des variétés commercialisables (voir « Conclusion »). Cette sélection dite conservatrice varie selon le type de variété, mais elle revient, dans la plupart des situations, à maintenir ou à conserver les fondateurs de la variété qui sont repris pour toute reproduction de la variété.

Ainsi, pour les variétés lignées, le sélectionneur maintient la « souche⁴⁸ » de départ de la lignée ; pour un hybride entre lignées, il maintient le départ de ces lignées ; pour une variété synthétique, les parents sont maintenus soit par multiplication végétative, soit par autofécondation, voire par croisement frère × sœur. Il n'y a guère que pour les variétés synthétiques qu'une autre solution est possible : produire une grande quantité de semences de la première génération et la conserver dans des conditions favorables. Une partie de ces semences sera reprise au cours du temps pour produire les générations suivantes. Dans ce cas, la variété « meurt » lorsqu'il n'y a plus de semences de la première génération.

À RETENIR

Le but de la création variétale est de réunir dans un même génotype, la variété, le plus grand nombre de gènes favorables pour les caractères sélectionnés. La création de variétés lignées commence par le croisement de deux lignées complémentaires, porteuses de gènes différents. Dans les générations suivantes en autofécondation, le but est alors de réunir et de fixer dans une même lignée le maximum d'allèles favorables de ces deux lignées. Pour la création de variétés hybrides simples (entre deux lignées), la démarche est la même, mais au lieu de sélectionner sur la valeur propre (le phénotype) des plantes, le sélectionneur observe leur valeur en croisement avec une lignée, dite testeur ; après quelques générations d'une telle sélection, le résultat est alors une lignée apte à donner un bon hybride avec le testeur utilisé. Pour la création d'une variété synthétique, la sélection commence par l'étude de la valeur des descendances en fécondation libre (en isolement) de plantes d'une population ; les plantes mères des meilleures descendances (une dizaine) sont alors intercroisées pour produire la variété synthétique ou une population pour un nouveau cycle de sélection. Pour créer des variétés clones à partir d'une population ou d'un croisement, la valeur des meilleures plantes pour des caractères complexes est appréciée par clonage : les meilleurs clones peuvent conduire à une nouvelle variété ou être croisés entre eux pour initier un nouveau cycle de sélection.

48. C'est-à-dire le lot de semences de la lignée obtenue en fin de la sélection créatrice.

EN GUISE DE CONCLUSION : TOUTE UNE ORGANISATION POUR VÉHICULER LE PROGRÈS GÉNÉTIQUE AU NIVEAU DE L'AGRICULTEUR

Afin de faire parvenir à l'agriculteur le progrès génétique apporté par les variétés sélectionnées, il est nécessaire, pour les plantes reproduites par graines, de produire les semences de ces variétés nouvelles. Ces semences sont le véhicule du progrès génétique : pour cela, elles doivent répondre à trois ensembles de critères relatifs à : leur qualité germinative (taux de germination et vigueur à la levée), leur qualité sanitaire (absence de virus, maladies ou insectes parasites) et leur qualité génétique (pureté et conformité génétique).

L'établissement d'une filière de production et de distribution de ces semences est donc essentiel afin d'assurer ces qualités à l'agriculteur et de garantir à travers le nom donné à une variété, la qualité et la conformité des semences de celle-ci au prototype déposé par l'obteneur. Cela passe d'abord par une inscription au catalogue officiel des variétés (liste des variétés qui peuvent être commercialisées), mais aussi par un système de contrôle garantissant à l'agriculteur les différentes qualités des semences (**figure C.1**).

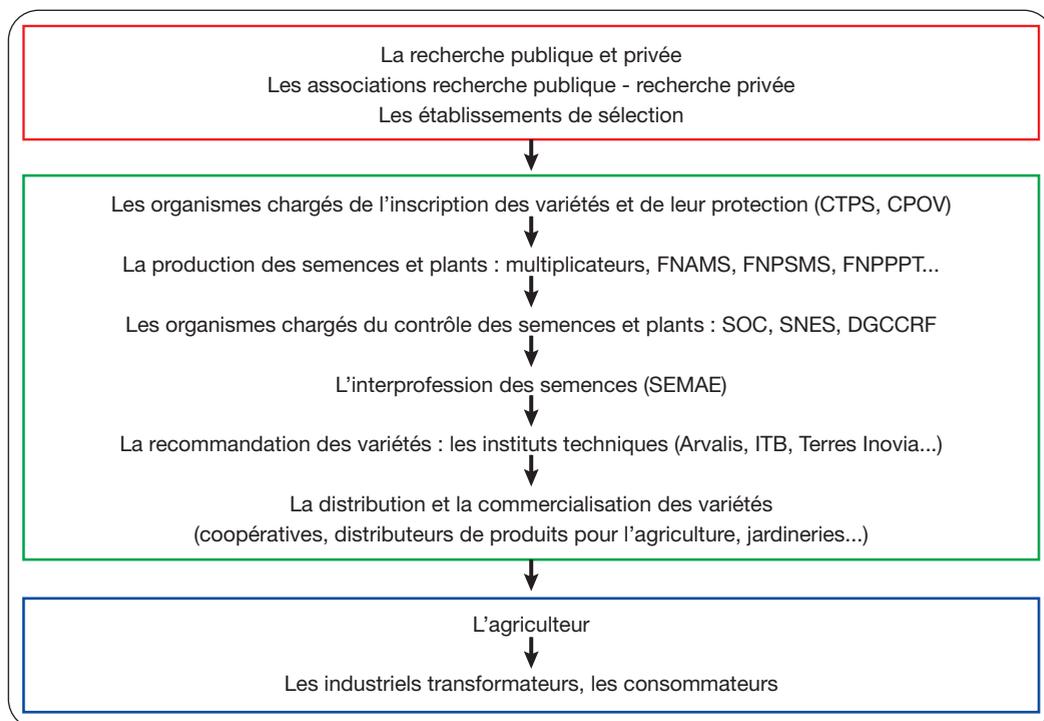


Figure C.1. Organisation de la filière Semences et plants.

CTPS : Comité technique permanent de la sélection, CPOV : Comité pour la protection des obtentions végétales, FNAMS : Fédération nationale des agriculteurs multiplicateurs de semences, FNPSMS : Fédération nationale des producteurs de semences de maïs et de sorgho, FNPPPT : Fédération nationale des producteurs de plants de pommes de terre, SOC : Service officiel de contrôle, SNES : Station nationale d'essais des semences, DGCCRF : Direction générale de la concurrence, de la consommation et de la répression des fraudes, SEMAE : autrefois Groupement national interprofessionnel des semences, ITB : Institut technique de la betterave.

En effet, pour être commercialisée, une variété doit être inscrite au catalogue officiel des variétés, et doit être « distincte, homogène et stable » (DHS). La distinction est évidemment indispensable pour garantir la conformité des semences produites ; l'homogénéité est nécessaire pour faciliter les contrôles et l'identification, et elle constitue une certaine garantie de stabilité⁴⁹. Pour être inscrite au catalogue, pour les plantes de grande culture, une variété doit aussi apporter un progrès par rapport aux variétés existantes. En France, ces études pour l'inscription au catalogue officiel des variétés

sont réalisées par le Groupe d'étude des variétés et des semences (Geves) sous l'autorité du Comité technique permanent de la sélection (CTPS), rattaché au ministère de l'Agriculture. Le contrôle est réalisé par le Service officiel de contrôle, aussi rattaché au ministère de l'Agriculture. Il porte sur les différentes étapes de production en isolement de la variété (contrôle de filiation, à partir du matériel en sélection conservatrice) et il certifie les trois qualités des semences : qualité génétique (pureté spécifique), qualité germinative et qualité sanitaire (**photo C.1**).

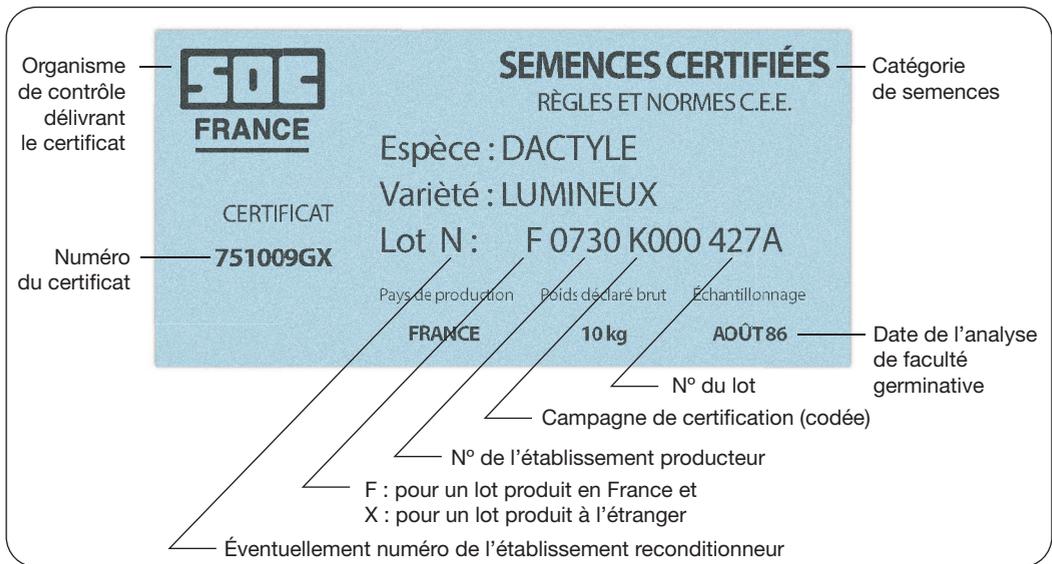


Photo C.1. La certification des semences. Un exemple d'étiquette de semences certifiées délivrée par le Service officiel de contrôle (SOC) et présente sur chaque sac de semences commercialisées (photo d'après document GNIS, aujourd'hui SEMAE).

Toute variété nouvelle résulte d'un programme de sélection assez long, et qui a demandé des moyens matériels et humains importants (laboratoires, stations d'expérimentation...), des techniques de plus en plus sophistiquées et coûteuses, et des compétences scientifiques de plus en plus pointues. Il s'agit

d'une création unique, équivalente à une œuvre littéraire ou à une invention industrielle (machine, produit, procédé), dont la vente doit permettre à son obtenteur d'amortir ses investissements et de rémunérer ses travaux de recherche. À cette fin, en Europe⁵⁰ et sous réserve que la nouvelle variété réponde à un

49. Le niveau d'exigence d'homogénéité dépend du type variétal. De haut niveau pour les variétés lignées, hybrides F_1 , clones..., il est moins strict pour les variétés synthétiques qui peuvent légèrement évoluer selon le lieu et les conditions de production des semences.

50. Et dans de nombreux autres pays ayant retenu ce système de protection.

certain nombre de critères (nouveau commerciale, distinction, homogénéité et stabilité), l'obteneur peut protéger sa variété en faisant appel à un système de protection de la propriété intellectuelle spécifique, le certificat d'obtention végétale (COV). Cette protection va conférer à l'obteneur, pour une durée limitée (vingt ans au minimum), l'exclusivité de l'exploitation commerciale de sa variété (production des semences, modes de distribution, territoires concernés, etc.). Ce mode de protection est différent du brevet. Il s'en distingue par un point essentiel : le droit pour tout sélectionneur d'utiliser librement une variété protégée d'un concurrent comme ressource génétique pour élaborer un nouveau programme de sélection. La rémunération de l'obteneur se fait au travers de royalties (l'équivalent des droits d'auteur) payés par l'agriculteur lorsqu'il achète des semences de la variété protégée. Pour ce dernier, la tentation d'auto-provisionnement (ressemis des graines récoltées de la variété) peut être grande, ce qui risque de compromettre le remboursement des frais de création variétale qu'attend légitimement

le sélectionneur. En fait, la question ne se pose vraiment que pour les variétés lignées qui se reproduisent à l'identique, principalement chez les céréales à paille et autres plantes de grande culture autogames. L'agriculteur a alors le choix, chaque année, entre acheter des semences certifiées ou puiser dans sa récolte précédente pour assurer ses semis. Dans ce cas, il fera alors l'économie des royalties, mais devra payer une taxe⁵¹ (inférieure aux royalties) dont 85 % reviennent à l'obteneur, l'autre partie servant à financer des projets de recherche intéressant l'interprofession des semences (Fonds de soutien aux obtentions végétales, FSOV). Dans le cas des variétés hybrides, l'agriculteur a fortement intérêt à renouveler ses semences, s'il ne veut pas faire face à une perte en rendement (15-25 % chez le maïs) (voir p. 16) et à un produit récolté hétérogène. De même pour les variétés synthétiques, l'auto-provisionnement présente trop de risques au niveau des semences, qu'il s'agisse des qualités germinative, sanitaire ou génétique. Là encore, l'agriculteur a tout intérêt à acheter des semences certifiées.

À RETENIR

Pour que les semences des variétés sélectionnées soient le véhicule du progrès génétique, toute une organisation a été mise en place pour assurer à l'agriculteur des semences de qualité génétique, germinative et sanitaire. Pour être commercialisées, les variétés doivent être inscrites au catalogue officiel des variétés. Pour cela, elles doivent être distinctes, homogènes, et stables. Ces caractéristiques sont aussi nécessaires pour la protection des variétés par COV (Certificat d'obtention végétale). Les différentes qualités des semences sont certifiées par le SOC (Service officiel de contrôle).

51. Appelée « Contribution volontaire obligatoire » (CVO).

QUIZ

(plusieurs réponses sont possibles)

Chapitre 1

1. Pourquoi faut-il des variétés homogènes ?

- Pour progresser sur les caractères agronomiques
- Pour mieux exploiter la variabilité génétique
- Pour que l'agriculteur fasse ses interventions sur la culture au bon stade
- Pour la qualité des produits

2. Parmi ces types de variétés, quel est celui qui présente le moins de risque pour l'agriculteur s'il s'auto-provisionne en semences ou en plants ?

- Les variétés lignées chez les plantes autogames
- Les variétés hybrides
- Les variétés synthétiques
- Les variétés clones

3. Parmi ces types de variétés, quel est celui qui présente le plus de risque pour l'agriculteur s'il s'auto-provisionne en semences ?

- Les variétés lignées chez les plantes autogames
- Les variétés hybrides
- Les variétés synthétiques

4. Quelle est la justification principale des variétés hybrides ?

- L'utilisation de la vigueur hybride
- La reproduction à grande échelle du meilleur génotype possible d'une population ou du croisement de deux populations
- La facilité de la réunion dans un même génotype de gènes dominants favorables
- L'obligation pour l'agriculteur de renouveler ses semences

5. Par rapport aux variétés populations, les variétés modernes (lignées, hybrides simples) ont-elles fait perdre de la diversité cultivée :

- Dans le champ de l'agriculteur ?
- Entre champs d'agriculteurs de la même région ?
- Dans le temps d'une année à l'autre ?

6. Les mélanges de variétés adaptées à différentes conditions peuvent-ils permettre de réaliser des performances aussi bonnes que les meilleures cultures pures avec les gènes d'adaptation à différents milieux ?

- Oui
- Non

7. Pourquoi développe-t-on des variétés hybrides chez certaines plantes autogames où la vigueur hybride est faible ?

- Pour obliger l'agriculteur à renouveler ses semences
- Pour faciliter la réunion de gènes dominants favorables
- Parce que la meilleure variété hybride est supérieure à la meilleure variété lignée

8. Les variétés végétales des espèces cultivées sont l'équivalent d'une invention ; peuvent-elles être protégées ?

- Oui
- Non

Chapitre 2

1. Depuis la domestication des plantes cultivées, la sélection par l'homme est à l'origine d'une perte de variabilité génétique dans les peuplements cultivés.

- Vrai
- Faux

2. L'autofécondation est utilisée pour créer des variétés plus homogènes.

- Vrai
- Faux

3. L'autofécondation permet d'augmenter la variance génétique utilisable par le sélectionneur.

- Vrai Faux

4. L'évaluation de la valeur en croisement après l'obtention de lignées permet de sélectionner de meilleures variétés hybrides.

- Vrai Faux

5. Le rétrocroisement (ou *back-cross*) permet de remplacer un allèle défavorable d'un génotype par un autre allèle favorable.

- Vrai Faux

6. La modification du nombre de chromosomes est-elle utilisée pour :

- Obtenir rapidement l'homozygotie
 Obtenir de nouveaux caractères
 Créer de nouvelles espèces

7. La mutagenèse induite par les rayonnements ionisants ou par certaines substances chimiques est-elle-précise ?

- Oui Non

8. L'édition génomique permet-elle de modifier un allèle de façon dirigée ?

- Oui Non

9. Le marquage moléculaire permet de « marquer » les gènes en cause dans la variation :

- Des caractères qualitatifs, oligogéniques
 Des caractères quantitatifs, polygéniques

Chapitre 3

1. La perte de gènes et la sélection pour des caractères héritables dans les générations « précoces » de la sélection généalogique limitent l'efficacité de la sélection pour les caractères complexes dans les générations « tardives ».

Vrai Faux

2. L'haplodiploïdisation permet de mieux utiliser la variabilité génétique des caractères complexes.

Vrai Faux

3. Pour la sélection de nouvelles variétés hybrides simples entre lignées, dans une sélection généalogique avec testeur, le testeur doit être préférentiellement :

- Une population
- Plusieurs lignées
- Une lignée futur parent d'un hybride simple avec les lignées sélectionnées

4. En vue de la création d'une variété synthétique, est-il préférable d'utiliser un nombre élevé de parents ou un faible nombre ?

- Un nombre élevé (par exemple > 15)
- Un nombre faible (par exemple < 5)

5. Le problème essentiel de la sélection d'une variété clone est le problème sanitaire.

Vrai Faux

Conclusion

1. Pour être commercialisée, une variété doit être inscrite au catalogue officiel des variétés.

- Vrai Faux

2. Pour être inscrite au catalogue officiel des variétés et pour sa protection, une variété doit être :

- Distincte de toute autre variété
 Homogène ou suffisamment homogène pour des caractères phénotypiques
 Stable

3. Que garantit le Service officiel de contrôle (SOC) des semences commercialisées d'une variété ?

- La qualité génétique des semences (pureté spécifique et variétale)
 La qualité germinative
 La qualité sanitaire

4. Une variété protégée prémunit le sélectionneur contre :

- Son utilisation directe (copie) par d'autres obtenteurs sans accord de son créateur
 La réutilisation des semences par l'agriculteur

5. Avec le certificat d'obtention végétale (COV), l'agriculteur peut ressemer les graines récoltées sur une variété protégée.

- Vrai Faux

6. Avec le COV, une variété peut être utilisée comme ressource génétique par un autre obtenteur.

- Vrai Faux

CORRIGÉ DU QUIZ

Chapitre 1

1. Les quatre réponses.
2. Il s'agit des variétés lignées pures chez les plantes strictement autogames. Tous les autres types présentent des risques : apparition d'hétérogénéité et perte de rendement avec les variétés hybrides, « dégénérescence » (perte de caractères) avec les variétés synthétiques, problèmes sanitaires (virus) avec les variétés clones.
3. Il s'agit des variétés hybrides pour lesquelles il apparaîtra une hétérogénéité génétique plus ou moins forte et une perte de rendement.
4. Les trois premières raisons. L'obligation de renouveler les semences est le prix à payer par l'agriculteur pour bénéficier de la supériorité d'une variété hybride.
5. Oui, dans le champ de l'agriculteur, mais pas entre champs d'agriculteurs différents dans une région. En fait, la diversité génétique cultivée est distribuée de façon différente : la perte de diversité intra-champ est plus ou moins compensée par une augmentation de la diversité entre champs d'agriculteurs différents dans une région, et par une augmentation de la diversité temporelle (changement plus fréquent de variétés). Il est difficile de conclure pour la diversité totale.
6. Non, les mélanges de variétés adaptées à différentes conditions ne permettent pas en moyenne d'avoir des performances (rendement) aussi bonnes que celles de variétés homogènes possédant des gènes d'adaptation aux différentes conditions. Les mélanges permettent surtout une certaine régularisation des rendements d'une condition à l'autre, mais aux dépens des performances moyennes.
7. Les 2^e et 3^e raisons. La facilité de réunion des gènes dominants favorables dans une même variété permet aussi un progrès génétique plus rapide.
8. Oui, les variétés végétales en Europe peuvent être protégées par un certificat d'obtention végétale (COV) (voir p. 56).

Chapitre 2

1. Vrai. La domestication a réduit le nombre d'espèces cultivées. Puis la sélection par les agriculteurs et les échanges entre eux ont réduit le nombre de populations cultivées, et avec la sélection « moderne » et les progrès des connaissances en biologie et en génétique, cela a conduit à des populations génétiquement plus homogènes, voire réduites à un génotype (une lignée, un hybride simple, un clone).

2. Vrai. L'autofécondation des plantes candidates à la sélection permet de fixer les gènes favorables à l'état homozygote ainsi que d'éliminer les allèles récessifs défavorables masqués à l'état hétérozygote.
3. Vrai. L'autofécondation, en provoquant les ségrégations, permet d'augmenter la variance génétique utilisable par le sélectionneur. Par exemple, à un locus, à partir d'une plante hétérozygote Aa , elle fait apparaître des plantes AA et aa .
4. Vrai. L'évaluation de la valeur en croisement avec un testeur (voir « Chapitre 3 ») après l'obtention de lignées permet de sélectionner de meilleures variétés hybrides ; c'est la conséquence du point précédent.
5. Vrai en théorie, mais de façon imprécise. Le rétrocroisement (ou *back-cross*) permet bien de remplacer un allèle défavorable d'un génotype par un autre allèle favorable, mais avec l'introduction de beaucoup d'autres gènes (jusqu'à quelques centaines) liés au gène introduit.
6. Pour les trois utilisations : pour obtenir rapidement l'homozygotie avec les techniques d'haplodiploïdisation ; pour obtenir de nouveaux caractères, car le doublement du nombre chromosomique entraîne une augmentation de la taille des organes et de la morphologie des plantes ; et pour obtenir de nouvelles espèces (par exemple le triticales).
7. Non. Cette mutagenèse est dite aléatoire, car elle touche au hasard différents gènes dans le génome.
8. Oui. L'édition génomique permet de modifier de façon dirigée un allèle avec des effets hors cible très limités en utilisant les techniques les plus récentes.
9. Oui. Le marquage moléculaire permet de « marquer » les gènes en cause dans la variation des caractères qualitatifs, oligogéniques et des caractères quantitatifs, polygéniques. Cependant pour les caractères quantitatifs, lorsque les gènes sont inconnus, le marquage est plus statistique : on marque en fait des zones chromosomiques appelées QTL (*quantitative trait loci* ou locus à effets quantitatifs).

Chapitre 3

1. Vrai. La perte aléatoire (dérive génétique) de gènes et la sélection pour des caractères héritables dans les générations « précoces » de la sélection généalogique (F_2 , F_3) limitent l'efficacité de la sélection pour les caractères complexes (rendement) dans les générations « tardives » (de F_4 à F_6).

2. Vrai. L'haplodiploïdisation dès la F_1 ou tout autre système de développement de l'homozygotie sans sélection permet de mieux utiliser la variabilité génétique des caractères complexes.
3. Pour la sélection de nouvelles variétés hybrides simples entre lignées, dans une sélection généalogique avec testeur, le testeur doit être préférentiellement un futur parent du nouvel hybride qui sera créé à partir des nouvelles lignées sélectionnées. Une population ou plusieurs lignées peuvent être prises comme testeurs, mais cela ne débouche pas directement sur un nouvel hybride : dans ce cas, on améliore surtout l'aptitude des lignées à donner de bons hybrides.
4. Un nombre assez faible de parents indépendants (non apparentés) est préférable pour avoir un progrès génétique significatif ; mais un nombre trop faible entraînera une dépression de consanguinité. En fait, il existe un nombre optimum de parents.
5. Vrai. Le problème essentiel de la sélection d'une variété clone est le problème sanitaire.

Conclusion

1. Vrai. Pour être commercialisée, une variété doit être inscrite au catalogue officiel des variétés.
2. Il faut les trois conditions. Pour être inscrite au catalogue officiel des variétés et pour sa protection, une variété doit être distincte de toute autre variété, homogène ou suffisamment homogène pour des caractères phénotypiques, et stable.
3. Le Service officiel de contrôle des semences commercialisées d'une variété garantit les trois types de qualités : la qualité génétique des semences (pureté spécifique et variétale), la qualité germinative, et la qualité sanitaire.
4. Une variété est protégée contre son utilisation (copie) directe par un autre obtenteur sans accord de son créateur.
5. Vrai avec condition. Avec le COV (Certificat d'obtention végétale), l'agriculteur peut ressemer les graines récoltées sur une variété protégée, mais il doit s'acquitter d'une taxe dite CVO (contribution volontaire obligatoire).
6. Vrai. Avec le COV, une variété peut être utilisée librement comme ressource génétique par un autre obtenteur.

GLOSSAIRE

A

Allèle : variante de l'effet d'un gène à un même locus (exemple pour le gène couleur de fleurs, si la couleur est déterminée par un seul gène, on peut avoir un allèle fleur blanche ou un allèle fleur rouge).

Allogamie : système de reproduction à fécondation croisée (entre deux individus différents). Par exemple, le maïs et le tournesol sont allogames.

Allopolyploïdie : état d'un génome formé par la juxtaposition de plusieurs génomes diploïdes différents. Par exemple, avec deux génomes, le colza est un allotétraploïde ; avec trois génomes, le blé est un allohexaploïde.

Apomixie : système de reproduction asexuée par graine, dans lequel il n'y a pas de fécondation et qui reproduit le génotype de la plante mère. C'est, par exemple, le système de reproduction du pissenlit.

Autofécondation : fécondation (des ovules) d'une plante avec elle-même (son propre pollen).

Autogamie : système de reproduction par autofécondation. Par exemple, le blé et la tomate sont autogames.

C

Carte génétique : représentation graphique de l'arrangement des gènes ou des marqueurs moléculaires d'un génome en tenant compte de leurs distances génétiques. Pour le génome nucléaire, elle représente les groupes de liaison, c'est-à-dire les chromosomes.

Chromatide : à la mitose et à la méiose, la « fissuration » longitudinale des bras chromosomiques conduit à deux bras identiques ou chromatides, qui restent reliés au centromère dans les premières étapes de la méiose ou de la mitose. Il y aura ensuite fissuration des centromères.

Chromosome : au sein du noyau de chaque cellule, structure nucléoprotéique qui correspond à un ensemble de gènes liés.

Consanguinité : reproduction entre individus apparentés ; elle se traduit par le développement de l'homozygotie, par l'apparition de caractères défavorables et par une perte de vigueur (dépression de consanguinité).

D

Dépression de consanguinité : perte de vigueur due à la reproduction entre individus apparentés.

Diploïdie : état d'une cellule possédant deux génomes homologues qui s'apparient à la méiose et dans laquelle les chromosomes vont donc par paires. Une plante d'une espèce diploïde est une plante dont toutes les cellules sont diploïdes, sauf les gamètes, qui sont haploïdes.

Dominance : à un locus, chez un génotype hétérozygote, masquage de l'effet d'un allèle (qualifié de récessif) par l'effet de l'autre allèle (qualifié de dominant). Ainsi, un allèle A est dit dominant sur un allèle a (dit récessif) lorsque le génotype hétérozygote Aa a la même valeur que le génotype homozygote AA ; l'allèle dominant A masque l'effet de l'autre allèle. On parle parfois de gène dominant, mais on devrait toujours parler d'allèle dominant ou récessif.

E

Enzyme : protéine qui catalyse une réaction biochimique.

F

Fixation : à un locus, développement de l'état homozygote. On parle alors d'allèle fixé.

G

Gamète : cellule reproductrice résultant de la méiose. Chez les plantes, le gamète mâle est contenu dans le pollen, le gamète femelle, dans l'ovule. La méiose divisant le nombre chromosomique par deux, chez les organismes diploïdes, les gamètes sont haploïdes.

Gène : séquence d'ADN, correspondant à une information génétique, codant pour un ARN, qui est ensuite traduit (sens le plus courant), ou non, en protéine.

Génome : ensemble des chromosomes d'une espèce ou d'un individu.

Génomique : science qui étudie l'organisation (génomique structurale) et le fonctionnement des gènes constituant le génome (génomique fonctionnelle).

Génotype : au sens large, ensemble des gènes d'un individu en tenant compte de leurs liaisons ; au sens restreint, ensemble des gènes d'un individu à un ou quelques locus particuliers.

H

Haploïdie : état d'une cellule contenant un seul exemplaire du génome de base. Les gamètes d'un individu diploïde sont haploïdes.

Haplodiploïdisation : système artificiel de reproduction qui consiste à régénérer un individu à partir de cellules haploïdes (mâles ou femelles), puis à doubler le nombre chromosomique, ce qui conduit à un individu diploïde complètement homozygote.

Héritabilité : au sens large, degré de correspondance entre la valeur phénotypique et la valeur génotypique pour un caractère quantitatif. Au sens restreint, degré de correspondance entre la valeur moyenne des parents et la valeur moyenne des enfants.

Hétérosis : voir « Vigueur hybride ».

Hétérozygote : état d'un génotype diploïde présentant deux allèles différents à un locus (par exemple, Aa).

Histogramme : représentation de la distribution des individus d'une population, selon le nombre d'individus ou la fréquence par classe d'un caractère quantitatif, souvent représentée par une courbe en cloche.

Homologue, homologie : caractérise des gènes, des chromosomes ou des génomes. Des gènes homologues sont des gènes qui sont situés au même locus, qui ont donc la même fonction. Des chromosomes homologues sont des chromosomes qui s'apparient ou peuvent s'apparier au moment de la méiose et qui ont les mêmes locus (définis comme les classes de gènes homologues ou groupes d'homologie).

Homozygote : à un locus, état d'un génotype avec le même allèle (par exemple, pour un diploïde : AA ou aa).

Hybride : résultat d'un croisement.

L

Lignée, lignée pure : ensemble d'individus homozygotes à tous leurs locus, tous identiques entre eux, et qui par autofécondation se reproduisent donc de façon identique à eux-mêmes.

Locus : position d'un gène sur le génome ou classe des gènes homologues. À un locus, il y a généralement plusieurs allèles possibles.

M

Marqueur moléculaire : sorte d'« étiquette » sur la chaîne d'ADN en un site donné, dépendant de la séquence des bases de l'ADN, qui peut être révélée au laboratoire après extraction de l'ADN. Sa variation génère l'équivalent d'allèles pour cette étiquette.

Méiose : division des cellules mères des gamètes qui conduit chez les diploïdes à des cellules haploïdes (les gamètes) contenant un seul exemplaire de chaque chromosome homologue.

Mitose : division des cellules somatiques qui conduit à deux cellules avec le même ensemble chromosomique que la cellule de départ.

Mutagenèse : au sens strict, induction de modifications dans la séquence des bases au niveau du gène ; au sens large, toute modification dans la séquence du génome.

P

Phénotype : le phénotype d'un individu correspond à ce qui est vu, observé ou mesuré sur cet individu, dans les conditions de milieu où il est et à un niveau d'observation donné. Pour un caractère donné, le phénotype est le résultat de l'interaction entre le génotype et le milieu.

Plasmide : chez les bactéries, petite molécule d'ADN circulaire douée d'une autonomie de réplication et qui peut servir à introduire un gène dans une cellule.

Q

QTL, *quantitative trait locus* : locus impliqué dans la variation d'un caractère quantitatif, mis en évidence par sa liaison avec des marqueurs moléculaires. On met en fait en évidence une zone chromosomique contenant le QTL.

R

Récessif (allèle) : à un locus, chez un génotype hétérozygote, un allèle a est dit récessif si son effet est masqué par l'effet de l'autre allèle A (qualifié de dominant).

Rétrocroisement ou *back-cross* : recroisement d'un individu issu de croisement avec l'un des parents du croisement.

S

Ségrégation : dans la descendance en autofécondation d'un génotype hétérozygote à un ou plusieurs locus, apparition de plusieurs classes de phénotypes due à la séparation des allèles à chaque locus.

Sélection assistée par marqueurs : forme de sélection qui fait intervenir les marqueurs moléculaires. Les principales applications des marqueurs en sélection sont le marquage des gènes ou le marquage de segments chromosomiques.

Sélection conservatrice : ensemble des modalités mises en place pour maintenir le matériel fondateur d'une variété, de telle sorte que cette variété puisse être reproduite identique au prototype déposé par le sélectionneur, et cela pendant toute la période de sa commercialisation.

Sélection généalogique : sélection s'opérant le plus souvent à partir d'une population résultant du croisement de deux lignées et intégrant le suivi des descendance au cours des générations d'autofécondation, dans le but de créer une nouvelle lignée.

Sélection génomique : forme de sélection assistée par marqueurs qui fait intervenir un marquage très dense du génome, dont le but est d'utiliser les effets de tous les QTL contribuant à la variation génétique, même ceux à effets très faibles.

Sélection récurrente : au sens restreint, sélection au niveau de populations, basée sur des cycles courts de sélection suivie d'intercroisements des individus sélectionnés. Au sens large, toute forme de sélection, à cycle assez court, avec réintroduction systématique dans le matériel de départ de matériel résultant de sélection.

Superdominance : situation dans laquelle, à un locus, l'hétérozygote (Aa) est supérieur au meilleur des deux homozygotes (AA ou aa).

T

Testeur : génotype (lignée, hybride ou population) utilisé pour étudier la valeur en croisement.

Tétraploïdie : état d'un génome formé de quatre exemplaires d'un même génome haploïde de base. On parle aussi d'autotétraploïdie. Des plantes sont naturellement autotétraploïdes, par exemple le poireau, la luzerne, le dactyle... On crée aussi des autotétraploïdes par doublement du nombre chromosomique d'un individu diploïde.

Transgénèse : transfert d'un gène dans un génome par des moyens autres que la reproduction sexuée.

Transgène : construction génétique comprenant, outre la séquence codante d'un gène, un promoteur et une séquence de fin de lecture.

V

Variété synthétique : population artificielle résultant de la multiplication pendant un nombre déterminé de générations de la descendance en fécondation libre d'un nombre limité de plantes sélectionnées.

Vigueur hybride ou **hétérosis** : on dit qu'il y a vigueur hybride lorsque le croisement de deux génotypes génétiquement assez distants donne un hybride plus vigoureux que le meilleur des deux parents. C'est le corollaire de la dépression de consanguinité.

POUR EN SAVOIR PLUS

Gallais A., 1989. *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*, Paris, éditions Masson, 589 p.

Gallais A., 2009. *Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes*, Versailles, éditions Quæ, 356 p.

Gallais A., 2011. *Méthodes de création de variétés en amélioration des plantes*, Versailles, éditions Quæ, 280 p.

Gallais A., 2013. *De la domestication à la transgénèse. Évolution des outils pour l'amélioration des plantes*, Versailles, éditions Quæ, 175 p.

Gallais A., 2015. *Pour comprendre l'amélioration des plantes. Enjeux, méthodes, objectifs et critères de sélection*, Versailles, éditions Quæ, 240 p.

Gallais A., 2018. *Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes*, Versailles, éditions Quæ, 286 p.

Gallais A., Ricroch A., 2006. *Plantes transgéniques. Faits et enjeux*, Versailles, éditions Quæ, 284 p.

Gallais A., Encyclopédie de l'Académie d'agriculture.

<https://www.academie-agriculture.fr/publications/encyclopedie/questions-sur/>

Fiche 01.04.Q04 : Pourquoi des variétés homogènes pour les agriculteurs ?

Fiche 01.04.Q05 : Qu'est-ce qu'une variété en amélioration des plantes ?

Fiche 01.04.Q21 : Comment crée-t-on une variété en amélioration des plantes ?

Fiche 01.04.Q22 : Quels sont les outils de l'amélioration des plantes ? Les outils traditionnels.

Fiche 01.04.Q23 : Quels sont les outils de l'amélioration des plantes ? Les outils modernes.

REMERCIEMENTS

J'exprime toute ma gratitude à Henri Feyt, ancien généticien directeur de recherche honoraire au Cirad, qui a bien voulu relire l'ensemble du manuscrit et qui m'a fait des propositions tant sur le fond que sur la forme. Tous mes remerciements vont aussi à Fabien Nogué, directeur de recherche à INRAE au centre de Versailles, qui a bien voulu relire ce que j'avais écrit sur l'édition du génome. Et sans l'aide de quelques établissements de sélection, la publication des versions numériques de cet ouvrage en libre accès n'aurait pas été possible ; ils contribuent ainsi à une plus grande diffusion de l'ouvrage. Mille mercis aux établissements :

Florimond-Desprez Veuve et Fils,
Gautier Semences,
Lidea, filiale Semences du groupe Euralis,
RAGT,
Sakata Seeds,
Vilmorin & Cie.

En couverture : photo des essais en sélection généalogique
du blé tendre (Établissement Florimond-Desprez).

Monsieur André Gallais a déclaré aux éditions Quæ ne pas conseiller, ne pas posséder de parts et ne pas recevoir de fonds d'une structure qui pourrait tirer profit de cet ouvrage. Par ailleurs, il n'a déclaré aucun autre rattachement que ceux à l'Académie d'agriculture de France et à AgroParisTech.

Cet ouvrage s'inspire d'écrits de l'auteur précédemment parus aux éditions Quæ ou publiés dans l'Encyclopédie de l'Académie d'agriculture de France. Il compile ici et présente de manière pédagogique des résultats de recherche issus de plus de quarante ans de carrière de l'auteur dans la recherche et l'enseignement supérieur en génétique et amélioration des plantes.

Relecture : Sophie De Decker
Couverture et mise en page : Paul Mounier-Piron

Achévé d'imprimer en
par

Numéro d'impression :
Dépôt légal :

L'ouvrage ●

L'amélioration des plantes vise à réunir dans une même population, appelée variété, le maximum de caractères génétiques favorables pour mieux répondre aux demandes de l'agriculture, des utilisateurs des productions agricoles et de la société.

Cet ouvrage présente en termes simples et de façon concise, les méthodes et les outils de l'amélioration des plantes d'aujourd'hui et répond à trois questions : qu'est-ce qu'une variété en amélioration des plantes ? Quelles sont les méthodes et les outils à la disposition du sélectionneur ? Comment crée-t-on une variété ? En conclusion est décrite la filière mise en place afin que les semences des variétés sélectionnées soient le véhicule du progrès génétique.

Il s'adresse à un public de non-spécialistes mais intéressé par la génétique et l'amélioration des plantes, et ayant quelques bases en biologie : les lycéens et leurs professeurs de sciences biologiques ; les étudiants en 2^e et 3^e cycles universitaires qui abordent l'amélioration des plantes dans leur formation, ainsi que leurs enseignants ; les techniciens, ingénieurs et responsables de programmes d'amélioration des plantes et tous les professionnels désirant avoir un panorama des outils de l'amélioration des plantes disponibles aujourd'hui.

L'auteur ●

André Gallais, professeur honoraire d'AgroParisTech, membre de l'Académie d'agriculture de France, est un spécialiste de génétique quantitative et des méthodes d'amélioration des plantes. Il a enseigné ces sujets à AgroParisTech de 1982 à 2005 et a été responsable de programmes de génétique et d'amélioration du maïs à la station de Génétique végétale du Moulon (INRAE-université Paris Sud-CNRS-AgroParisTech) qu'il a dirigée de 1982 à 1998.

AgroParisTech 

éditions
Quæ

Éditions Cirad, Ifremer, INRAE
www.quae.com

INRAE

12,00 €

ISBN : 978-2-7592-3950-4



9 782759 239504

ISSN : 2779-5012

Réf. : 02982