

SELECTION : Les variétés hybrides sont-elles justifiées ?

Are hybrid varieties justified?

Oléagineux, Corps Gras, Lipides. Volume 7, Numéro 1, 5-10, Janvier - Février 2000, Filière

Auteur(s) : André GALLAIS, Institut national agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris Cedex 05, Station de génétique végétale, INRA-UPS-INAPG, Ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette.

Résumé : Jean-Pierre Berlan, en 1999, a critiqué le choix de la voie hybride chez le maïs [1]. Cependant, il ne dit pas ce qu'il aurait fallu faire comme type de variétés pour avoir le même progrès économique dans la culture du maïs. Chez cette espèce, le clonage étant exclu, si ce n'est pas la voie lignée, c'est la voie population. Nous allons donc comparer ces deux voies à la voie hybride. Pour cela, nous allons d'abord nous placer dans le cas où les effets des gènes sont tels qu'ils permettent, en théorie, d'obtenir des lignées aussi bonnes que les hybrides, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'avantage de l'état hétérozygote à un locus (encadré 1). Il est en effet évident que s'il y a des mécanismes génétiques qui font que l'état hétérozygote à un locus est meilleur que l'état homozygote (on dit qu'il y a superdominance), alors il faudra développer des hybrides. Nous montrerons que, même en dehors de cette situation, la voie hybride est la seule qui puisse apporter le maximum de rendement et de marge brute à l'hectare, et cela pendant un temps assez long (plus d'un siècle). Nous considérerons le cas de superdominance, ou de situations apparentées, dans une seconde étape.

Summary: In a cross-fertilized species, like maize, where there is an hybrid vigour, this paper discuss the justification of hybrids in comparison to lines and populations according to genetic effects. It is underlined that, even when at one locus there is no overdominance, i.e., no superiority of the heterozygous as compared to the best homozygous, hybrids lead to the greater genetic advance at short term. It is only at long term that the difference between hybrids, populations and lines can be reduced. Such an advantage is due to the fact that hybrids allow the immediate accumulation in one genotype of the favourable dominant genes dispersed in two complementary parents. Furthermore, overdominance or pseudo-overdominance, i.e., the simulation of overdominance due to tight linkage of genes in repulsion, cannot be excluded. Economical aspects are briefly discussed.

Keywords: maize, heterosis, hybrids, lines, populations, genetic advance

ARTICLE

Cas où il n'y a pas d'avantage de l'état hétérozygote à un locus

La voie lignée

En l'absence d'avantage de l'état hétérozygote à un locus, est-il possible, à l'échelle du sélectionneur, d'obtenir un génotype homozygote aussi bon qu'un hybride ? La réponse à cette question est, dans

une première étape, assez différente selon que l'on a des plantes autogames (qui s'autofécondent naturellement, comme le blé, l'orge...) ou des plantes allogames (qui sont à fécondation croisée, comme le maïs, le tournesol, la betterave...). Les hybrides se sont surtout développés chez les espèces allogames. Pourquoi ? Chez ces espèces, il y a un fardeau génétique (gènes très défavorables) maintenu à l'état hétérozygote alors que, chez les autogames, le fardeau a été fortement diminué par sélection naturelle. La conséquence est que la dépression de consanguinité est très forte chez les allogames et plutôt faible chez les autogames. Corrélativement, le phénomène d'hétérosis (supériorité de la F_1 par rapport aux parents) est beaucoup plus fort chez les allogames que chez les autogames (300 % chez le maïs contre 10-20 % chez le blé). Chez les plantes allogames, le fardeau génétique, résultat des mutations, peut être présent à de nombreux locus, même si cela est à une fréquence faible (de l'ordre de la racine carrée du taux de mutation). Compte tenu du grand nombre de locus en jeu, chaque individu est alors porteur de plusieurs tares masquées à l'état hétérozygote. Des études récentes sur les arbres forestiers montrent même qu'un arbre peut porter jusqu'à douze tares à l'état hétérozygote [2]. Lorsque des individus non apparentés sont croisés entre eux, la probabilité d'apparition de ces tares au niveau de leurs descendants reste très faible, car les gènes défavorables se retrouvent surtout à l'état hétérozygote ; en revanche, sous consanguinité, ces gènes défavorables peuvent apparaître à l'état homozygote avec une assez forte probabilité (de l'ordre de la racine carrée de ce qu'elle est en croisement) d'où l'apparition de la tare (c'est d'ailleurs suite à la constatation d'une plus grande probabilité d'apparition des tares chez les enfants issus de mariages entre trop proches parents que ceux-ci ont été très tôt interdits chez l'homme). Par autofécondation d'une plante non consanguine, compte tenu du grand nombre de locus concernés, chaque descendant sera même porteur d'au moins une tare à l'état homozygote. Il en résulte alors un avantage quasi général des hybrides par rapport aux lignées (discontinuité de la distribution de la valeur des hybrides par rapport à celle des lignées), tandis que chez les autogames la distribution des lignées recouvre largement la distribution des hybrides (*figure 1*).

Pour envisager de faire des lignées aussi bonnes que les hybrides chez les plantes allogames, il faut déjà diminuer ce fardeau génétique. Éliminer les tares les plus défavorables peut se réaliser assez facilement par autofécondation et sélection (cela a été largement fait lors de la création des premières lignées de maïs). Mais cela n'est pas suffisant, il faut aussi éliminer les gènes défavorables qui constituent le fardeau génétique au sens large, et les remplacer par des gènes favorables. Considérons deux lignées, différentes pour n locus : $AAbbCCdd\dots$ et $aaBBccDD\dots$ (les lettres majuscules représentant le gène favorable). Supposons que l'allèle favorable soit dominant ($AA = Aa$, $BB = Bb$, etc.) ; alors l'hybride de génotype $AaBbCcDd\dots$ va cumuler tous les allèles favorables présents chez les deux parents et il sera donc meilleur que le meilleur des parents (*encadré 1*). C'est là un des mécanismes les plus probables de la vigueur hybride. Elle repose sur une hypothèse, la *dominance favorable*. On peut montrer que celle-ci a un avantage sélectif par rapport à une récessivité favorable. De fait, elle est bien observée pour de nombreux gènes majeurs (résistances aux maladies par exemple). Il est alors possible en théorie de concevoir une lignée qui sera aussi bonne que l'hybride. Avec ce mécanisme, la vigueur hybride est dite *fixable*. Mais cela n'est réellement possible qu'avec un faible nombre de locus. Avec deux locus, cette probabilité est de $1/16$ en F_2 et $1/4$ au niveau de lignées obtenues sans sélection. Avec n locus, la probabilité du meilleur génotype homozygote sans sélection est $(1/2)^n$; donc pour $n = 16$, cette probabilité est de $1,5 \cdot 10^{-5}$, pour $n = 32$ elle est de $2,25 \cdot 10^{-10}$, et pour $n = 64$ de $5 \cdot 10^{-20}$. Ce nombre est infiniment petit. Il signifie qu'il faudrait 10^{20} plantes pour en avoir 5 du génotype intéressant pour les 64 locus

considérés. Ce nombre dépasse déjà le nombre total de plantes étudiables en France en y consacrant la totalité des surfaces cultivables. Avec 100 locus, en couvrant toute la terre en maïs, il n'y aurait que quelques exemplaires de la plante recherchée. Et pourtant, 100 locus avec du polymorphisme, c'est bien peu par rapport aux quelques milliers qu'il faut sans doute considérer pour un caractère tel que le rendement en grain, qui résulte de l'expression de probablement tous les gènes au cours de la vie de la plante. Donc la probabilité d'obtenir une lignée réunissant tous les gènes favorables des parents d'un croisement est quasiment nulle.

Cette probabilité est encore diminuée par :

- *le linkage* : le raisonnement qui précède suppose l'indépendance des locus, or ceux-ci sont organisés en un nombre limité de chromosomes. Il y aura donc des associations entre des gènes favorables (+) et des gènes défavorables (-) ; celles-ci se maintiendront avec une probabilité supérieure à 0,50 en autofécondation. En considérant toujours n locus, répartis pour simplifier en n/2 couples de gènes liés + -, la probabilité des gamètes ++ sera $(c/2)^{n/2}$ où c est le % de recombinaison. Par exemple, avec n = 64, et c = 0,20, la probabilité de la meilleure lignée homozygote est de 10^{-31} , soit plus d'un milliard de fois plus faible que précédemment, et nous n'avons pas tenu compte de toutes les liaisons ;

- *l'héritabilité des caractères* : l'héritabilité représente le degré de confiance dans l'appréciation du génotype à travers le phénotype. Ce degré de confiance est très faible pour les caractères quantitatifs très affectés par le milieu. Cela peut conduire à diviser encore par 10, voire 20, la probabilité précédente de détection du meilleur génotype possible.

Ce raisonnement permet de comprendre que l'ensemble des gènes favorables ne peut pas être réuni dans un même génotype à court terme... Il faudra de nombreux cycles de croisement suivi de sélection généalogique ; la sélection est une œuvre de longue haleine. Pour cela, il sera nécessaire d'avoir une bonne gestion de la variabilité génétique, ce qui pourra se faire par l'amélioration de populations par sélection récurrente, dont le but est d'augmenter la fréquence des gènes favorables avant d'en tirer des lignées améliorées. Cette amélioration peut être d'ailleurs vue au niveau de l'ensemble des sélectionneurs. Mais, les lignées tirées de ces populations améliorées ne peuvent pas cumuler encore tous les gènes favorables. En revanche, elles sont fixées pour des ensembles de gènes dominants favorables différents. S'il y a des récessifs favorables (cela existe, évidemment !), alors, il faut les fixer chez les parents. Quant aux gènes dominants favorables, l'hybridation est le moyen le plus rapide d'en rassembler le maximum dans un même génotype. Pourquoi perdre du temps et des moyens à accumuler les gènes favorables à l'état homozygote, alors qu'on les a déjà à l'état hétérozygote au niveau de la F₁ ? S'ils sont dominants, la valeur de la F₁ représente bien la valeur de la meilleure lignée. Avec ce mécanisme de la dominance favorable, les meilleures lignées tendront à donner les meilleurs hybrides qui à leur tour donneront les meilleures lignées et ainsi de suite pendant très longtemps... Il n'est d'ailleurs pas nécessaire qu'il y ait de l'hétérosis pour justifier les variétés hybrides. Chez la tomate, on fait des variétés hybrides seulement car c'est le moyen le plus rapide de construire des variétés avec le plus grand nombre possible de gènes dominants de résistance aux maladies (résistance à la verticilliose, à la fusariose, à la cladosporiose, au mildiou, à la moucheture, au virus de la mosaïque, aux nématodes). Leur réunion dans un même génotype homozygote par rétrocroisement serait longue et coûteuse (l'introduction d'un gène sans transgénèse demandant au moins 6 ans). Alors pourquoi priver l'utilisateur de variétés résistantes,

en continuant à faire des lignées sensibles, demandant plus de traitements fongicides et contribuant donc à polluer l'environnement ? Les hybrides de tomate ont été un grand progrès. Quelle que soit l'espèce, les hybrides se justifient génétiquement, essentiellement, pour la même raison : la facilité de réunion des gènes dominants dans un même génotype chez les deux parents.

Pourquoi alors les hybrides de blé ne se développent-ils pas plus rapidement ? Parce que l'écart entre la meilleure lignée et le meilleur hybride est beaucoup plus faible que chez le maïs. Ceci est dû à une vigueur hybride plus faible que chez une plante allogame, du fait de la purge du fardeau génétique par la sélection naturelle. Cela se traduit aussi par des écarts plus faibles entre allèles favorables et allèles défavorables, et peut-être par des gènes récessifs favorables plus fréquents. Enfin, même s'il y a avantage au croisement, il faut que celui-ci fasse plus que compenser le surcoût de production des semences hybrides, ce qui n'est pas toujours évident (*encadré 2*). En revanche, chez une plante allogame comme le maïs, avec le mécanisme de la dominance favorable, des calculs par simulations (*figure 2*) [3] ont montré qu'il faudrait, avec seulement quelques centaines de locus, plus de 150 ans pour arriver à avoir des lignées approchant les meilleurs hybrides, avec des investissements comparables dans les deux cas, mais avec une grande différence : la sélection par la voie hybride donne dès le début des variétés très performantes alors que, par la voie lignée, il ne sera même pas question de cultiver les lignées ; chez une espèce comme le maïs, seules les populations, si l'on exclut les hybrides, seront utilisables (voir ci-dessous). L'histoire de la sélection du maïs montre bien qu'il est possible d'améliorer la valeur des lignées (*figure 3*). Après 80 ans de sélection tant sur la valeur des lignées que sur la valeur des hybrides, il apparaît aux États-Unis que la moyenne des lignées parentes des hybrides récents est proche de la valeur des premiers hybrides de 1920. Cependant, en valeur absolue, l'écart est resté le même entre les lignées et les hybrides, ce qui laisse toujours un avantage considérable aux hybrides.

La voie population

Pour la comparaison population-hybride, la réponse est plus simple. Une population ne peut jamais être meilleure que le meilleur hybride simple dérivable de cette population. En effet, une population est un mélange d'individus. Tout individu peut être considéré comme ayant le génotype d'une variété hybride potentielle dans la mesure où il résulte de la fusion de deux gamètes. Il suffit pour le reproduire d'avoir une source gamétique constante ; c'est le but de la création de lignées pour le développement d'hybrides. Ainsi, en dérivant sans sélection toutes les lignées d'une population, puis en faisant toutes les combinaisons deux à deux de ces lignées, on refabrique la population de départ, mais avec la différence qu'un individu (génotype) correspond à un croisement reproductible. Une population est donc l'équivalent d'un mélange d'hybrides simples. Partant d'une population, il sera toujours possible d'en dériver des hybrides simples supérieurs à sa moyenne. Chez le maïs, les calculs et les résultats expérimentaux montrent que cette supériorité, bien plus faible que celle par rapport aux lignées, est de l'ordre de 20-30 %, ce qui suffit à justifier les hybrides simples.

Du point de vue économique, il est donc plus justifié de s'interroger sur l'évolution de cet avantage des hybrides par rapport à la moyenne de la population que par rapport à la moyenne des lignées. Comme pour les lignées, l'écart entre les deux moyennes ne pourra que diminuer au cours des cycles de sélection visant à améliorer la moyenne des populations et la moyenne des lignées qui en sont dérivables (*figure 3*). Avec le mécanisme de dominance favorable, et un nombre suffisamment grand de locus (ce qui est le cas pour un caractère comme le rendement), le meilleur hybride sera toujours

supérieur à la moyenne de la population. Le problème est de savoir si, économiquement, il sera justifié de continuer à faire des hybrides. Cependant, l'amélioration des populations ne se fait pas au niveau intrapopulation, mais pour la performance au niveau d'hybrides interpopulation.

La meilleure stratégie pour développer des hybrides consiste à améliorer des populations avant d'en dériver des hybrides. Globalement, au niveau mondial, pour une espèce comme le maïs, c'est bien ce qui se passe. Il y a une amélioration continue du matériel de base dont sont issus les parents des hybrides. Cette amélioration est à l'origine de l'amélioration de la valeur propre des lignées déjà signalée. Son but n'est pas d'améliorer la valeur propre, mais la valeur en combinaison. En effet, les meilleures combinaisons de lignées ne sont pas entre lignées issues de la même population mais entre lignées issues de populations d'origines différentes. La seule sélection dans les populations françaises n'aurait jamais permis de développer des hybrides aussi bons que les hybrides entre lignées d'origines différentes, comme les hybrides entre lignées cornées européennes et lignées dentées américaines. Ces deux groupes sont complémentaires l'un de l'autre (ils sont dits hétérotiques), et la meilleure façon d'accumuler les gènes favorables est bien de développer des hybrides F_1 entre lignées issues de populations différentes. On peut envisager des hybrides interpopulation, mais alors le résultat obtenu sera une population très hétérogène qui, comme précédemment, peut être considérée comme un mélange d'hybrides simples potentiels, de moyenne inférieure aux meilleurs hybrides simples que l'on pourra développer à partir de lignées issues de chacune des deux populations. Ce n'est qu'à très long terme que pourrait se poser le problème de l'intérêt de la fusion de deux groupes hétérotiques, si toutefois toute la vigueur hybride est bien fixable (voir ci-dessous). Compte tenu de l'existence de plus de deux groupes hétérotiques, toujours avec l'hypothèse que toute la vigueur hybride est fixable, c'est encore à un terme bien plus long, avec une très bonne gestion de la variabilité, que la fixation complète de tous les gènes favorables est envisageable ; il n'y aurait plus de réponse à la sélection ! Ce n'est pas pour demain ! Chez une espèce comme le maïs, les hybrides garderont donc encore longtemps un avantage par rapport aux populations : l'avantage diminuera sans doute en valeur relative, mais une supériorité en valeur absolue de 20 à 30 quintaux suffit à justifier les hybrides.

En conclusion, même dans le cadre d'une vigueur hybride en théorie fixable, ni la voie lignée, ni la voie population ne peuvent permettre d'atteindre les performances des hybrides simples, sauf à très, très long terme.

Cas où il y a avantage de l'état hétérozygote à un locus

L'avantage de l'état hétérozygote à un locus correspond au phénomène de *superdominance*, l'hétérozygote est supérieur au meilleur des deux homozygotes ($Aa > AA, aa$). Des mécanismes expliquant cette supériorité sont illustrés dans l'*encadré 2*.

Il est très probable que ce phénomène existe. Quelles en sont les conséquences ? En quoi cela peut-il modifier la stratégie précédente ? Bien sûr, si la superdominance existe à quelques locus, alors cela signifie que pour avoir la vigueur maximum, il faut avoir l'état hétérozygote à ces locus, ce qui ne peut être réalisé à 100 % qu'avec les variétés hybrides. *La vigueur hybride est dite infixable*. Avec ce phénomène, la meilleure variété sera toujours un hybride, alors qu'avec la seule hypothèse de la dominance favorable, à très long terme, il est possible de concevoir des lignées aussi bonnes que les hybrides. Quelle est l'ampleur du phénomène ? Pour se prononcer, il faudrait connaître l'ensemble des gènes, et leurs effets, qui interviennent pour un caractère quantitatif. Le décryptage du génome

des plantes vient juste de commencer. Cependant, on ne peut pas dire que la superdominance n'existe pas (on a quelques exemples montrant son existence au niveau de locus de systèmes enzymatiques), même si on ne peut pas en donner son importance en proportion de locus concernés. Sa mise en évidence ne sera jamais très simple. En effet, les observations déjà faites sur les systèmes enzymatiques montrent qu'il est possible dans un milieu (ou à un moment donné) de n'avoir qu'un simple phénomène de dominance, l'avantage de l'hétérozygote n'apparaissant que sur la moyenne de plusieurs milieux, ou sur une phase de temps assez longue (cas de *superdominance marginale*). Ce phénomène pourrait être assez général. Il a été observé au niveau de la synthèse des protéines.

Un autre phénomène déjà signalé complique sa mise en évidence : le *linkage*. En effet, supposons deux locus liés, avec les allèles A et a à un locus, B et b à l'autre. En croisant les deux lignées Ab//Ab (A lié à b) et aB//aB (a lié à B), on obtient l'hybride Ab//aB. Si A et B sont dominants, on a le phénomène d'hétérosis. Dans les gamètes de cet hybride, A et b de même que a et B vont tendre à rester liés, avec la probabilité $(1-c)/2$, c étant le % de recombinaison entre les deux locus. Par autofécondation, il y a une certaine probabilité d'obtenir AABB, $c/2$ par haplodiploïdisation ; si c est très faible, comme dans le cas de deux locus très proches, A et b forment une sorte de supergène, de même que a et B, supergènes qui se complémentent très bien, et il peut devenir très improbable d'observer des recombinants AABB. C'est le phénomène de *pseudo-superdominance*. Cette situation sera difficile à séparer de la vraie superdominance. Il faut noter qu'il est faux de dire que des résultats expérimentaux, de la génétique quantitative, démontreraient l'inexistence de la superdominance. L'article cité par Berlan [1] montre seulement le rôle important de la pseudo-superdominance dans les populations étudiées par Moll *et al.* [4]. Les outils utilisés n'étaient point assez fins pour trancher un tel débat. Seule l'identification des gènes en cause et de leurs effets permettra de répondre à la question de l'importance du phénomène. En revanche, compte tenu du grand nombre de gènes en cause et de leur organisation en chromosomes, il ne fait aucun doute que la situation de pseudo-superdominance existe. Elle justifie la création d'hybrides, même à long terme.

Les populations ne sont pas non plus envisageables avec superdominance marginale ou pseudo-superdominance, car une limite sera atteinte dans l'amélioration des populations intrapopulation, même avant l'épuisement de la variabilité [5]. Il n'y aura plus de réponse à la sélection, alors que la population sera encore variable. En revanche, ce type de limite disparaît dès que la sélection se fait pour l'aptitude à la combinaison entre populations ou avec un testeur. Il est alors important de bien organiser cette sélection. Les résultats expérimentaux montrent que cette amélioration ne se traduit pas nécessairement par une amélioration de la valeur intrapopulation, ce qui tend bien à montrer l'importance des mécanismes de superdominance ou de pseudo-superdominance [6].

Une remarque de biologie fondamentale. L'avantage de l'état hétérozygote a été observé à des niveaux très variés. Un individu hétérozygote est plus riche en information génétique qu'un individu homozygote - avec les systèmes enzymatiques de type dimérique, à un locus, cela fait trois formes enzymatiques au lieu d'une chez l'homozygote (*encadré 1*). Un individu hétérozygote est en général plus homéostatique (plus souple d'adaptation aux variations du milieu), la superdominance marginale pouvant en être une cause. On a même observé cet avantage de l'état hétérozygote au niveau de la réparation de l'ADN à la méiose. N'est-ce pas cet avantage de l'état hétérozygote qui serait à la base de la diploïdie ? Pourquoi est-ce le sporophyte qui s'est développé, plutôt que le

gamétophyte, comme chez les mousses, les fougères ou certaines algues ? Au niveau haploïde, comme au niveau homozygote, il n'y a pas la richesse en information génétique d'un diploïde hétérozygote, d'où moins de souplesse d'adaptation. Comment alors expliquer le maintien des espèces autogames à l'état homozygote ? D'abord une remarque : les espèces autogames semblent dériver d'ancêtres allogames. Pour s'adapter, un certain nombre d'entre elles ont dupliqué plus ou moins leur génome. Des duplications partielles du génome sont observées chez le riz, l'orge, le blé... Le cas du blé est exemplaire : il a répété trois fois son génome. Quel est l'effet de ces duplications ? Supposons qu'à un locus on ait les gènes A et a, avec superdominance. La duplication de ce locus permet de fixer structurellement la superdominance puisqu'elle permet un génotype homozygote AAaa, qui manifestera les interactions favorables entre A et a, comme un hétérozygote (en termes d'enzymes produites il y aura les mêmes molécules). Ce phénomène ajouté à la purge du fardeau génétique contribue à expliquer pourquoi le phénomène de vigueur hybride est bien plus faible chez les autogames que chez les allogames. Il n'en reste pas moins une propriété fondamentale des êtres vivants diploïdes ou polyplloïdes. Le sélectionneur ne fait que l'utiliser dans la création de variétés hybrides.

Considération socio-économique sur la justification des hybrides

Les hybrides obligent l'agriculteur à renouveler ses semences, tant que la marge laissée par les hybrides est supérieure à celle laissée par les F_2 , les lignées ou par les populations (*encadré 2*). Ils auraient conduit à une séparation des fonctions entre production des semences et production de grain de consommation [1]. Pourtant, chez les espèces autogames, pour la production de lignées, même s'il y a auto-approvisionnement (partiel), il y a bien aussi séparation des fonctions. Ce qui est en cause, c'est le coût de la sélection. Aucun agriculteur ne pourrait investir suffisamment, mettre en œuvre les outils les plus efficaces, pour avoir les progrès génétiques atteints. De même, si l'amélioration des populations de maïs était restée chez les agriculteurs, il est clair qu'il n'y aurait pas eu les progrès génétiques réalisés. Aucun agriculteur ne remet en cause le progrès réalisé : les variétés actuelles, même avec les conditions de culture d'autrefois, sont bien plus performantes que les anciennes variétés. Avec la séparation des fonctions, rançon du progrès, il faut bien que quelqu'un paie le coût de ce progrès génétique. Dans nos pays d'économie libérale, les hybrides sont alors un moyen pour les entreprises d'avoir un retour sur leurs investissements dans la création variétale. Mais ils ne peuvent se développer que s'ils apportent simultanément un bénéfice à l'agriculteur, et à l'entreprise qui les fabrique. Si les hybrides n'apparaissaient pas meilleurs que les populations améliorées, ils ne subsisteraient pas longtemps, et la conséquence en serait que, du fait de l'auto-approvisionnement par les agriculteurs, il n'y aurait plus de progrès génétique. La solution proposée par Berlan est de donner l'ensemble du travail d'amélioration et de création variétale à la recherche publique [1]. Outre le fait qu'il faudrait changer de type de société, interdire les entreprises privées dans le domaine de la sélection, et faire payer les recherches par plus d'impôts, cela ne changerait rien au problème : on ne voit pas pourquoi la recherche publique ne choisirait pas la voie hybride pour avoir le progrès génétique maximum à court terme ! Ainsi, la Chine, pays à économie planifiée, a bien choisi la voie hybride pour l'amélioration du riz à cause de l'amélioration de rendement qu'elle entraîne.

REFERENCES

1. BERLAN JP (1999). Quelle politique semencière ? *OCL*, 6, 168-79.
2. HEDRICK PW, SAVOLAINEN O, KÄRKKÄINEN K (1999). Factors influencing the extent of inbreeding depression : an example from Scots pine. *Heredity*, 82 : 441-50.
3. GALLAIS A, FOUILLOUX G (1988). Contribution of quantitative genetics, selection theory and simulation studies to the choice between lines and hybrids. In : *Biometrics in Plant Breeding*, Proc. 7th Meeting of the Eucarpia section Biometrics in Plant Breeding. Norwegian St. Agri. Res. Sta., As, Norway : 23-35.
4. MOLL RH, LINDSEY MF, ROBINSON HF (1964). Estimates of genetic variance and level of dominance in maize. *Genetics*, 49 : 411-23.
5. GALLAIS A (1989). *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*. Paris : Masson ; 589 p.
6. HALLAUER AR, MIRANDA J (1981). *Quantitative genetics in maize breeding*. Ames, USA : Iowa State University Press ; 468 p.
7. SCHWARTZ D, LAUGHNER WJ (1969). Molecular basis for heterosis. *Science*, 166 : 626-7.
8. GALLAIS A, RIVES M (1993). On choosing the varietal type in consideration of the farmer's economic point of view. *Agronomie*, 13 : 711-22.

Illustrations

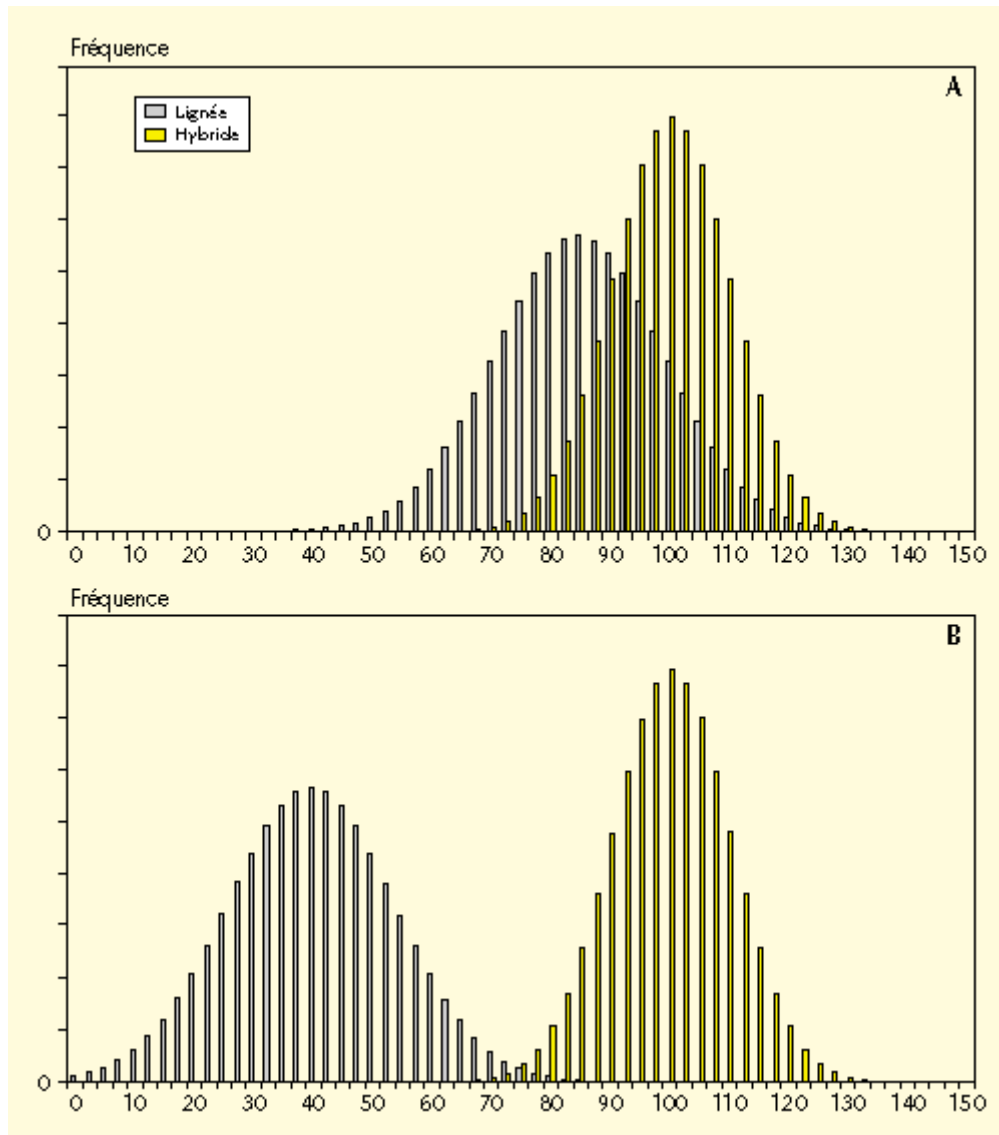


Figure 1. Illustration de la distribution de toutes les lignées et de tous les hybrides possibles à partir d'une même population, dans le cas d'une plante autogame (type blé) (A) et dans le cas d'une plante allogame (type maïs) (B).

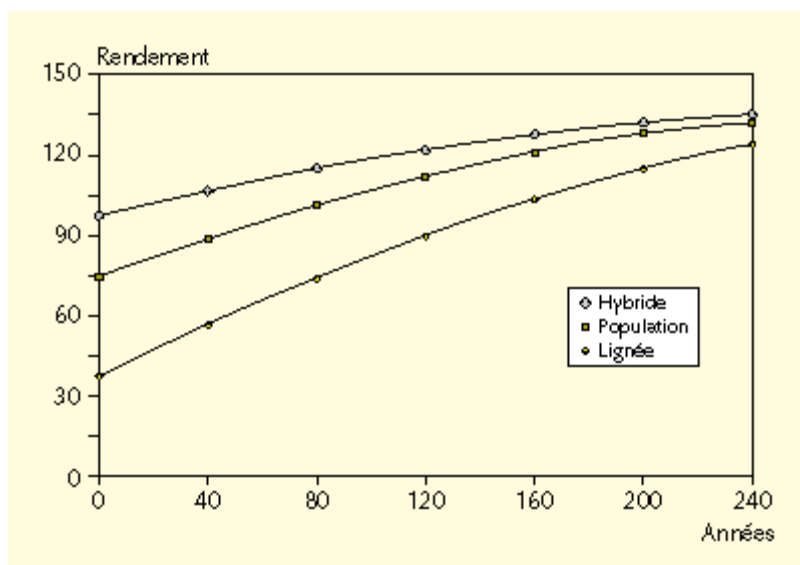


Figure 2. Comparaison par simulation de trois voies de sélection, à partir de la même population, chez une espèce (type maïs) où il y a beaucoup d'hétérosis, dans l'hypothèse de la dominance favorable : la voie hybride, la voie population et la voie lignée, avec à chaque fois la méthode optimale d'amélioration.

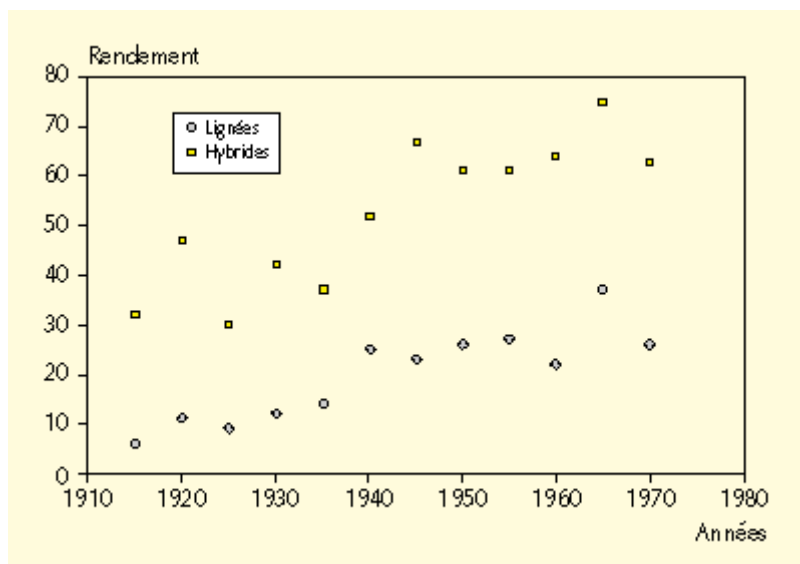


Figure 3. Comparaison de l'amélioration des hybrides de maïs à l'amélioration corrélative de leurs parents, aux États-Unis, de 1915 à 1970. On constate une amélioration sensiblement parallèle des lignées et des hybrides.

Les deux grands mécanismes de l'hétérosis

La dominance des allèles favorables

Considérons deux lignées, avec deux locus, AAbb et aaBB. L'hybride entre ces deux lignées a pour génotype AaBb. Supposons pour simplifier que les deux locus ont le même effet, et qu'il y a dominance complète, donc AA = Aa et BB = Bb. Si on donne la valeur 2 à un locus ayant au moins un gène favorable et 0 s'il n'a pas de gène favorable (aa ou bb), alors, en supposant que les effets des gènes s'ajoutent, la valeur des parents est $2 + 0 = 2$ et la valeur de l'hybride est 4. D'où la supériorité de la F₁.

$$\begin{array}{rcc}
 \text{AAbb} & \times & \text{aaBB} \\
 2 + 0 = 2 & & 2 + 0 = 2 \\
 & \text{F1} & \\
 & \text{AaBb} & \\
 & 2 + 2 = 4 &
 \end{array}$$

Cet hétérosis est dit *fixable*, car il est possible d'envisager des lignées aussi bonnes que l'hybride. Ainsi, la lignée AABB a la même valeur que l'hybride AaBb.

La superdominance

La superdominance est définie à un locus comme la supériorité de l'état hétérozygote par rapport au meilleur des deux homozygotes (à ne pas confondre avec l'hétérosis supériorité de la F₁ par rapport au meilleur des parents).

$$Aa > AA, aa$$

Dans ce cas, par définition, l'hétérosis est infixable.

Ses bases biologiques :

- *Richesse en information génétique de l'hétérozygote qui lui donne une plus grande stabilité de comportement.* C'est le cas de la résistance à certaines maladies avec des gènes allèles, codant chacun pour la résistance à une race différente. Ainsi, l'hétérozygote sera résistant à deux races, alors que les homozygotes ne seront résistants qu'à une race, ce qui donne un avantage à l'hétérozygote dès qu'il y a les deux races.

- *Richesse enzymatique et formation d'une 3e substance chez l'hybride.*

Exemple de l'ADH du maïs [7], enzyme dimérique, formée par la combinaison de deux unités. Deux allèles sont connus A₁ et A₂ :

- le génotype A₁A₁ produit une enzyme E₁ inactive, résistante à la chaleur ;
- A₂A₂ produit une enzyme E₂ active, instable ;
- A₁A₂ produit 3 formes enzymatiques : 25 % de E₁, 25 % de E₂ et 50 % de E₃, nouvelle molécule active et stable.

- *La pléiotropie.* La pléiotropie est le fait qu'un même gène agit sur plusieurs caractères.

Supposons deux allèles à un locus, A₁ qui est dominant et favorable à la longueur des feuilles mais récessif défavorable pour la largeur des feuilles, A₂ qui est récessif défavorable pour la longueur et dominant favorable pour la largeur. L'hétérozygote va alors présenter une superdominance pour la surface foliaire.

- *La superdominance marginale.* Dans ce cas, l'hétérozygote est avantage à la « marge », c'est-à-dire au niveau d'un résultat final, sans qu'à aucun moment, au niveau d'un résultat partiel, il soit apparu avantage.

Ce mécanisme implique des changements de sens de la dominance des gènes au cours de la vie de la plante, changements qui sont bien connus.

Justification économique d'un type de variétés

Hybrides ou F2 ?

Ce cas est le plus simple à traiter [5]. Considérons seulement la marge brute, en supposant pour simplifier que seul le coût des semences varie entre les hybrides et l'utilisation de la F₂. Soit Y₁ le rendement de la F₁, Y₂ le rendement de la F₂, p₁ le prix des semences F₁, p₂ le prix des semences de consommation et d la dose par ha ; les F₁ sont intéressantes si elles laissent une marge supérieure, c'est-à-dire si :

$$p_c Y_1 - p_s d > p_c Y_2 - p_c d, \quad (1)$$

ce qui donne après transformation :

$$D t > r - 1$$

où D est la dépression de consanguinité de la F₁ à la F₂, t est le taux de multiplication, r est le rapport du prix des semences F₁ au prix du grain de consommation.

Dans le cas du maïs, on peut prendre D = 0,30, t = 300, r = 30, donc la relation est largement vérifiée. Dans le cas d'une plante autogame, avec D = 0,10, t = 30 (cas du blé), pour que les semences F₁ restent justifiées, il faudrait que leur coût relatif ne soit pas supérieur à 4 (ceci en supposant la même densité de semis des hybrides, or les hybrides qui tallent plus pourront supporter une densité plus faible ; il en résulte alors un avantage plus net des hybrides).

Lignées ou hybrides ?

Soit Y_H le rendement des hybrides, Y_L celui des lignées, r_H et r_L le prix relatif des semences hybrides et de lignées (coût des semences exprimé par rapport au coût des grains de consommation p_H/p_c ou p_L/p_c), t le taux de multiplication des hybrides. Les hybrides seront justifiés si :

$$(Y_H - Y_L)/Y_H > (r_H - r_L)/t \quad (2)$$

Du point de vue du sélectionneur, à partir du même matériel, il faut que le meilleur hybride apporte à l'agriculteur une marge supérieure à celle de la meilleure lignée, ce qui sera le cas si la différence relative Δ entre hybrides et lignées est telle que [8] :

$$\Delta > i c_H (Q - 1) + (r_H - r_L)/t$$

c_H étant le coefficient de variation génétique des hybrides, Q le rapport de l'écart type génétique de la distribution des hybrides à celui des lignées (figure 1) et i une intensité de sélection.

Appliquée au cas du maïs, avec Δ = 0,60, c_H = 0,10, Q = 1,4 (variance des lignées deux fois plus forte que la variance des hybrides, figure 1), i = 2,5 ce qui correspond à une assez forte intensité de sélection 1,6 %, t = 300, r_L étant supposé égal à 2 et r_H de l'ordre de 30, comme précédemment, alors Δ doit être supérieure à 0,20, ce qui est largement vérifié. Donc, avec les rapports de coûts actuels, même avec des lignées en moyenne deux fois plus vigoureuses, les hybrides seraient encore justifiés. Mais, avec l'amélioration des lignées, les hybrides s'améliorent aussi (figure 3).

Hybrides ou populations ?

La relation (2) établie pour le choix entre lignées et hybrides peut s'extrapoler au choix entre population et hybride :

$$(Y_H - Y_P)/Y_H > (r_H - r_P)/t$$

où Y_P et r_P sont respectivement le rendement de la population et r_P le prix relatif des semences population. Supposons pour simplifier r_P = 1 (la population permettant l'auto-provisionnement). Une population pouvant être considérée comme un mélange d'hybrides simples (voir texte), Y_P correspond à la moyenne de tous les hybrides simples dérivables de cette population. Donc, pour que les hybrides soient justifiés, il suffit que le meilleur hybride simple apporte à l'agriculteur une marge plus grande que celle de la population, ce qui se traduit par [8] :

$$i c_H t > r_H - 1$$

Dans le cas du maïs, avec i = 2,5, c_H = 0,10, t = 300, r_H de l'ordre de 30, l'inégalité est bien vérifiée. Avec les mêmes rapports de prix, avec l'amélioration de la population et donc des hybrides, la variance génétique de la population diminuera, donc c_H diminuera, ce qui finirait par annuler l'intérêt des hybrides. Cependant, le coefficient de variation génétique peut être pratiquement divisé par deux sans que l'intérêt des hybrides ne disparaisse. De plus, si la variabilité peut disparaître pour une population, il y a de nombreuses populations au monde, donc la perte de l'intérêt des hybrides par rapport aux populations n'est pas pour demain.