

MANUELS SCIENTIFIQUES ET TECHNIQUES

# ÉLÉMENTS D'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DES PLANTES

A. ZAHOUR



**A** Editions  
CTES

# ÉLÉMENTS D'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DES PLANTES

A. ZAHOUR\*

- \* Professeur à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II (Rabat)  
Détaché auprès de l'ICARDA (Syrie) en tant que Chercheur  
Décédé accidentellement au moment où il était sur le point d'éditer cet ouvrage

## Note de l'auteur

Ce livre est subdivisé en trois parties: une introduction (chapitre 1), une partie traitant des bases scientifiques de l'amélioration des plantes (chapitres 2, 3 et 4) et une partie traitant les différentes méthodes de sélection (chapitres 5, 6, 7, 8, 9 et 10). Les chapitres 2, 3, 4, 5 et 6 sont suivis d'une série d'exercices dont le but est d'aider à la compréhension du texte. Les questions proposées présentent des difficultés variées et le lecteur ne devra pas être découragé s'il ne parvient pas à résoudre certaines. Les réponses pour la plupart des exercices sont données en annexe 1. Il est recommandé au lecteur de rechercher et d'établir les raisonnements qui ont conduit à ces résultats. Un glossaire relativement détaillé a été inséré en annexe 2 afin de le rendre plus accessible. En annexe 3, le lecteur trouvera une liste de la plupart des espèces végétales cultivées comprenant les noms en français et en anglais, le nom botanique, le nombre de chromosomes de base et le niveau de ploïdie.

Ce livre est le résultat du travail de plusieurs personnes. Je dois citer, plus particulièrement, Mr Khalid EL HARIZI, Dr Philippe LASHERMES et Dr Miloudi NACHIT qui ont passé de longues heures à lire, corriger et commenter le manuscrit initial. Leurs corrections et commentaires ont contribué de façon importante à la forme et au fond du document final et je les en remercie infiniment. Toutefois, je reste le seul responsable du contenu de ce livre et de toutes les omissions ou imprécisions qui peuvent y être rencontrées.

Je tiens particulièrement à remercier tous les membres de ma famille qui, par leur compréhension, soutien et encouragement, m'ont permis de réaliser ce travail. Mes remerciements vont également à tous mes professeurs, et notamment aux Professeurs D. C. RASMUSSEN et J. L. GEADELMANN de l'Université de Minnesota, qui m'ont initié et donné goût à l'amélioration des plantes.

J'adresse aussi mes vifs remerciements au Dr M. SEDRATI, Directeur de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II qui m'a encouragé à entreprendre ce travail.

Enfin, je voudrais remercier tous les étudiants qui, durant mes cours d'introduction à l'amélioration des plantes, ne cessaient de réclamer des documents accessibles. J'espère, par ce livre qui se veut pratique et simple au risque d'être trop général, satisfaire même partiellement leur curiosité.

**Ahmed ZAHOUR**

© Actes Éditions, 1992

Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II

B.P. 6202, Rabat-Instituts, RABAT (MAROC)

Télex AGROVET 368 78 M; Fax 77 58 38 ou 77 81 10; Tél.(07) 77 43 51

Dépôt légal : 629/ 1992

Tous droits de reproduction et de traduction réservés

## Sommaire

<b>Préface</b>	<b>7</b>
<b>Chapitre 1. RÔLE ET PLACE DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES DANS LA SOCIÉTÉ</b>	<b>9</b>
1. HISTORIQUE	9
2. DÉFINITION	10
3. BUT	11
4. FORMATION DES SÉLECTIONNEURS	12
5. RÉALISATIONS	12
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	14
<b>Chapitre 2. LA REPRODUCTION CHEZ LES PLANTES</b>	<b>15</b>
1. MODE SEXUÉ	15
2. MODE ASEXUÉ	28
3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	30
4. QUESTIONS	30
<b>Chapitre 3. VARIATION GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DES PLANTES</b>	<b>33</b>
1. GÉNÉTIQUE MENDÉLIENNE ET HÉRÉDITÉ QUALITATIVE	33
2. HÉRÉDITÉ QUANTITATIVE	42
3. VARIATIONS CHROMOSOMIQUES	65
4. MUTATION ET AMÉLIORATION DES PLANTES	70
5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	72
6. QUESTIONS	74
<b>Chapitre 4. INCOMPATIBILITÉ ET STÉRILITÉ MÂLE</b>	<b>81</b>
1. INCOMPATIBILITÉ	81
2. STÉRILITÉ MÂLE (ANDROSTÉRILITÉ)	84
3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	86
4. QUESTIONS	87
<b>Chapitre 5. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES AUTOGAMES</b>	<b>89</b>
1. THÉORIE DES LIGNÉES PURES	89
2. VARIÉTÉS OU POPULATIONS LOCALES (ou populations de pays)	90
3. MÉTHODES DE SÉLECTION	90
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	104
5. QUESTIONS	104
<b>Chapitre 6. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES ALLOGAMES</b>	<b>107</b>
1. QUELQUES RAPPELS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS	107

2. CARACTÉRISTIQUES DES PLANTES ALLOGAMES	109
3. MÉTHODES D'AMÉLIORATION	110
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	127
5. QUESTIONS	129
<b>Chapitre 7. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES À MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE</b>	<b>131</b>
1. SÉLECTION CLONALE	132
2. GREFFAGE	134
3. FACTEUR TEMPS ET DURÉE DE VIE ÉCONOMIQUE	135
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	135
<b>Chapitre 8. SÉLECTION POUR LA STABILITÉ, LA QUALITÉ ET LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES</b>	<b>137</b>
1. SÉLECTION POUR LA STABILITÉ	137
2. SÉLECTION POUR LA QUALITÉ DU PRODUIT	145
3. SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES	147
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	148
<b>Chapitre 9. GESTION D'UN PROGRAMME DE SÉLECTION. CAS DES PLANTES AUTOGAMES</b>	<b>151</b>
1. FORMULATION DES OBJECTIFS	151
2. CHOIX DES PARENTS ET RÉALISATION DES CROISEMENT	151
3. POPULATIONS EN SÉGRÉGATION	152
4. ESSAIS DE RENDEMENT	153
5. PRODUCTION ET DISTRIBUTION DES SEMENCES	154
<b>Chapitre 10. TECHNIQUES NOUVELLES DE SÉLECTION</b>	<b>157</b>
1. SÉLECTION PAR HAPLOÏDIE	157
2. CULTURE DES CELLULES ET DE TISSUS	159
3. HYBRIDATION SOMATIQUE	159
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	160
<b>ANNEXE 1. RÉPONSES AUX QUESTIONS</b>	<b>161</b>
<b>ANNEXE 2. GLOSSAIRE</b>	<b>167</b>
<b>ANNEXE 3. PRINCIPALES ESPÈCES VÉGÉTALES CULTIVÉES</b>	<b>191</b>
<b>INDEX ALPHABÉTIQUE</b>	<b>205</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES</b>	<b>213</b>
<b>LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX DANS LE TEXTE</b>	<b>220</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX EN ANNEXES</b>	<b>222</b>
<b>PLANCHES EN COULEURS</b>	<b>223</b>

## Préface

*"The preface is that part of the book which is placed first, written last and read least"*

Alfred LOTKA

Depuis la redécouverte des lois de MENDEL au début de ce siècle, la génétique n'a cessé de fournir aux biologistes des moyens de plus en plus puissants et de plus en plus sophistiqués pour combattre la faim et les maladies, les deux principaux ennemis de l'humanité. Norman E. BORLAUG, prix Nobel de la paix en 1970 pour ses travaux qui ont abouti au développement des blés semi-nains et qui étaient à la base de la révolution verte, n'a-t-il pas dit: *"un être humain qui a faim est probablement plus dangereux qu'une bête sauvage qui a faim"* ?

Dans les domaines de l'agriculture, de la médecine ou de la bio-industrie, la science de l'hérédité a permis à l'homme de faire un meilleur usage de la nature pour répondre à ses besoins. Depuis le tube à essais jusqu'à la consommation du produit final, la sélection végétale a fait ses preuves.

L'amélioration génétique des plantes connaîtra certainement une évolution fondamentale grâce à de nouvelles connaissances dans le domaine de la génétique. La biologie moléculaire végétale (génie génétique, culture *in vitro*, ...), qui n'en est certes qu'à ses débuts, annonce déjà pour cette discipline un futur certainement brillant.

Par ailleurs, l'explosion démographique, particulièrement importante dans les pays en voie de développement, poussera une large part des différentes populations au bord de l'inanition si le niveau de production agricole dans ces pays reste inchangé. La production agricole mondiale, déjà insuffisante à subvenir aux besoins des quatre milliards de personnes en 1975, devrait être doublée d'ici l'an 2015 afin de nourrir les huit milliards d'habitants, ou plus, que comptera la terre. En outre, le problème est aggravé par la disparité des niveaux de production entre les pays à agricultures développées et les pays en voie de développement.

À noter également qu'une augmentation de la production agricole n'est possible que par l'utilisation de nouvelles variétés plus productives, de meilleures techniques culturales et/ou l'augmentation des surfaces emblavées. La difficulté de mettre en

culture de nouvelles terres, les limites des eaux d'irrigation et les prix des intrants (fertilisants, pesticides, carburants, etc.) qui ne cessent d'augmenter, autant de problèmes qui nécessitent l'adoption de variétés nouvelles plus productives, comparativement très peu onéreuses pour l'agriculteur par rapport au développement de techniques culturales plus coûteuses telles que l'irrigation, la couverture chimique, etc. Une amélioration du rendement se traduit aussi par une diminution du prix pour le consommateur.

L'augmentation de la production agricole par l'amélioration génétique est la méthode la plus saine du point de vue de l'environnement. La production de variétés végétales résistantes ou tolérantes aux maladies et aux insectes permet d'éviter l'utilisation abusive de produits chimiques. L'augmentation de production par hectare contribue également au maintien de l'équilibre écologique en limitant la dégradation de la forêt ou même en libérant certaines terres pour le reboisement. Il est donc évident que les sélectionneurs ont bel et bien un rôle à jouer dans le bien-être de la société.

Animé par le souci de fournir au lecteur un document synthétique lui permettant d'aborder avec discernement l'étude de l'amélioration génétique des plantes, l'auteur développe, au fil des chapitres, les principes fondamentaux et les techniques de base de la sélection végétale. Au terme de son ouvrage, l'auteur a abordé les méthodes nouvelles en montrant leur complémentarité par rapport à la sélection classique et leur insertion dans les schémas d'amélioration. Je ne doute pas que ce manuel deviendra une référence pour les étudiants mais aussi pour les chercheurs et tous ceux qui s'intéressent à l'Amélioration Génétique des Plantes.

Lauréat de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, devenu par la suite, enseignant chercheur dans le même établissement, Professeur Ahmed ZAHOUR est connu pour ses travaux de sélection de l'orge. Le programme qu'il a développé à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II a contribué à la formation de plusieurs Ingénieurs d'État en Amélioration Génétique des Plantes. Conscient de l'intérêt d'un manuel pour les étudiants, entre autres, il a entrepris l'élaboration du présent document qu'il n'a malheureusement pas pu mener à terme. Il a trouvé la mort alors qu'il portait à son ouvrage les dernières corrections.

Je tiens à remercier vivement ses collègues et amis du département d'Agronomie et Amélioration des Plantes qui ont veillé à achever ce travail interrompu et qui ont assuré, avec l'aide d'Actes éditions, l'édition et la sortie du livre.

Dr M'. SEDRATI  
Directeur de l'Institut Agronomique  
et Vétérinaire Hassan II, Rabat

---

## CHAPITRE 1

# RÔLE ET PLACE DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES DANS LA SOCIÉTÉ

## 1. HISTORIQUE

La domestication des plantes, commencée il y a plus de 9 000 ans, est l'une des grandes réalisations de l'Homme. Cette domestication, qui n'a touché qu'une fraction infime des espèces végétales (moins de 0,01%), était le résultat d'une sélection qui a pris la forme d'un choix d'espèces tout d'abord, puis un choix de plantes et ensuite un choix de fruits et de géniteurs.

Nos connaissances actuelles sur les différentes étapes de la domestication des plantes se basent sur des données archéologiques et historiques. Il a été ainsi établi qu'une forme d'agriculture existait il y a plus de 6 000 ans. Les indices archéologiques recueillis indiquent que la sélection était probablement active bien avant l'installation de toute agriculture. Cela est corroboré par la comparaison des restes de graines appartenant à des plantes anciennement cultivées que l'on a pu trouver dans des sites d'anciennes civilisations, avec des graines des mêmes plantes dans leurs formes actuelles, quelles soient sauvages ou cultivées. Ainsi, HARLAN a rapporté que certains types d'orge trouvés en Egypte, ont très peu changé durant les 5 000 dernières années. Cela suggère que les anciens agriculteurs égyptiens et européens ont probablement obtenu leurs plantes cultivées des sélectionneurs qui les ont précédés.

La sélection végétale a commencé lorsque l'homme a appris à choisir des plantes capables de le nourrir et de nourrir son bétail. Les méthodes de sélection pratiquées par l'homme aux débuts de la domestication des plantes semblent être primitives par rapport à celles utilisées de nos jours par les sélectionneurs. Néanmoins, les plantes, sélectionnées par les civilisations anciennes, possédaient un ensemble de caractères convenant à l'utilisation prévue.

Les formes modernes de l'amélioration des plantes sont apparues au XIX<sup>e</sup> siècle comme l'aboutissement d'un long processus d'élaboration d'une méthode de sélection, dont la première étape commença avec la démonstration faite par CAMERARIUS de l'existence d'un sexe chez les plantes. Selon DE VRIES, John Le COUTEUR, sélectionneur anglais,

et Patrick SHIRREFF, écossais, furent apparemment les premiers à utiliser, au milieu du XIXe siècle, la descendance d'une plante individuelle pour établir une nouvelle variété chez les céréales. Le même procédé devait être utilisé par le sélectionneur français, Louis de VILMORIN qui a publié en 1856 les résultats de ses travaux sur la betterave à sucre. Les travaux de Louis de VILMORIN ont été poursuivis par son fils Henry de VILMORIN. Les principes de la sélection individuelle pour la création de nouvelles variétés chez certaines espèces végétales, telles que le blé et l'orge, ont été développés juste avant la fin du XIXe siècle par l'Association Suédoise de production de semences à Svalöf. Ces principes ont été enrichis par Frederic HALLETT, sélectionneur anglais, qui a essayé de développer de nouvelles variétés de blé en prenant la meilleure graine de l'épi de la meilleure plante. La théorie de la sélection dans la descendance d'une plante individuelle a été confirmée par le botaniste danois JOHANNSEN qui a publié les résultats de ses essais sur le haricot en 1903, développant ainsi la théorie de la lignée pure.

La redécouverte en 1900 des travaux de Gregor MENDEL, dont les résultats avaient été publiés en 1866, a contribué à l'établissement des bases scientifiques de l'amélioration des plantes. Les travaux de MENDEL ont conduit à l'initiation d'autres études sur l'hérédité des plantes. Une des conséquences directes de ces études, fut la création du maïs hybride. En 1908 aux Etats-Unis, SHULL et EAST ont proposé le croisement de deux souches de maïs pour produire ce qu'on appelle un hybride simple. Les hybrides étaient très vigoureux et productifs, mais les semences étaient trop chères à cause de la faible productivité des souches parentales. Dix ans plus tard, aux Etats-Unis également, JONES a proposé le croisement de deux hybrides simples pour produire un hybride double, ce qui a permis la production à grande échelle de quantités de semences à des prix raisonnables.

## 2. DÉFINITION

En 1935, VAVILOV, agronome et généticien russe, définit la sélection végétale comme étant "*l'évolution des plantes dirigée par la volonté de l'Homme*". Plus tard, en 1958, FRANKEL, chercheur australien, la définit comme étant "*l'ajustement génétique des plantes au service de l'Homme*". La sélection des plantes est donc l'art et la science qui visent à modifier la structure génétique des plantes pour répondre aux besoins de l'Homme. La sélection à ses débuts était plus un art qu'une science et se basait surtout sur le jugement du sélectionneur et sur sa capacité à identifier les génotypes supérieurs. De nos jours, et avec le développement spectaculaire des sciences biologiques, la sélection végétale est devenue plus une science qu'un art. Cependant, elle dépendra encore longtemps du talent créatif du sélectionneur, ce qui lui permet de concevoir et de développer un type "idéal" de plantes. En tant que science, la sélection des plantes s'appuie largement sur les lois de la génétique qui permettent aux sélectionneurs de raisonner le choix des génotypes.

### 3. BUT

Le but de l'amélioration des plantes est la création de cultivars (de l'expression anglaise "*cultivated varieties*"). Ces cultivars ou variétés agricoles doivent avoir un ensemble de caractéristiques leur permettant d'être cultivés avec profit par le producteur et d'être appréciés par le consommateur. La quantité du produit (rendement) et sa qualité sont des caractéristiques génétiquement contrôlées, du moins dans une certaine mesure, et peuvent donc être modifiées par des manipulations génétiques. La sélection végétale peut avoir pour objectifs principaux une productivité, une adaptation et une qualité meilleures.

#### 3.1. Productivité

Le potentiel de production, comme tout autre caractère de la plante, peut être amélioré par la sélection. Un rendement supérieur peut être obtenu par une accumulation des gènes favorables pour ce caractère dans une même plante et/ou par une modification de l'architecture de la plante pour lui permettre de mieux utiliser les ressources du milieu dans lequel elle se développe (lumière, eau, minéraux du sol, etc.). Durant les 60 dernières années, on a assisté à une augmentation remarquable du rendement pour différents types de cultures et dans différents pays. Cette augmentation du rendement est en partie due aux efforts des sélectionneurs.

#### 3.2. Adaptation

##### 3.2.1. *Adaptation au milieu physique*

On peut étendre les limites de la zone de culture d'une plante cultivée en modifiant certaines de ses caractéristiques morphologiques ou physiologiques. Au Maroc par exemple, la superficie cultivée en blé tendre est passée durant les années 1985/86 et 1986/87 de 0,5 à 1 million d'hectares. Cette progression a bouleversé la structure d'occupation des sols dans les régions céréalières marocaines. En s'installant dans des régions traditionnellement réservées au blé dur, le blé tendre a forcé ce dernier à s'étendre aux régions de l'orge qui est, à son tour, poussée vers des régions plus marginales. Traditionnellement, la répartition des différentes céréales au Maroc est déterminée par la pluviosité annuelle. L'orge est généralement trouvée dans des zones à pluviométrie faible (200-250 à 400-450 mm par an), le blé dur dans des zones à pluviométrie moyenne (350-400 à 550-600 mm par an) et le blé tendre dans des zones à pluviométrie élevée (450-500 mm ou plus par an). Une réadaptation du blé dur et de l'orge à ces nouvelles conditions de cultures est nécessaire pour éviter une chute des rendements moyens. Le développement de variétés précoces permettant d'échapper à la sécheresse à la fin du cycle végétatif est l'un des moyens d'adaptation aux zones arides.

### **3.2.2. Adaptation au milieu biologique**

La résistance aux maladies, aux insectes et à d'autres ravageurs permet d'augmenter et de stabiliser la production. Cette résistance peut nous économiser les frais de traitements par des pesticides et réduire les risques de pollution chimique.

### **3.3. Qualité**

Le matériel végétal utilisé pour créer de nouvelles variétés est assujéti à des tests rigoureux de qualité. La qualité boulangère, par exemple, est une nécessité pour les variétés de blé. La couleur, la texture, la forme et la taille du fruit (grain ou autres), le goût, etc., sont des caractères importants que les sélectionneurs doivent prendre en considération au moment de la sélection.

Seuls quelques uns des objectifs de l'amélioration des plantes ont été mentionnés dans ce chapitre. En fait, chaque type de plantes renvoie à des besoins, des méthodes et des priorités différents.

## **4. FORMATION DES SÉLECTIONNEURS**

Le sélectionneur est avant tout un biologiste et doit donc connaître la biologie de la plante sur laquelle il travaille. Il doit particulièrement connaître les principes de la génétique puisque la sélection végétale est l'une des applications de cette science. Il doit également connaître la taxonomie, la morphologie et le mode de reproduction de la plante qui le concerne. Le sélectionneur a également besoin de connaître la physiologie des plantes car l'adaptation variétale est déterminée par la réponse des plantes aux facteurs environnementaux tels que le froid, les températures élevées, le manque d'eau, la réponse à la fertilisation etc. La phytopathologie et l'entomologie sont également des disciplines que les sélectionneurs doivent connaître pour développer des variétés résistantes aux maladies et aux insectes. La biométrie et l'informatique sont indispensables aux sélectionneurs pour qu'ils puissent développer des techniques adéquates d'expérimentation et analyser correctement les résultats de leurs essais. Le sélectionneur se doit enfin d'être un agronome, de connaître les cultures et leurs productions et à ce titre, de comprendre le comportement des populations de plantes au champ.

## **5. RÉALISATIONS**

Les espèces végétales à l'état naturel ne sont pas adaptées de façon à produire beaucoup. Elles se sont adaptées pour se reproduire et survivre. Deux stratégies principales ont été adoptées par les différentes espèces pour subsister dans la nature. Ainsi, on a des espèces dites à stratégie "r" et des espèces dites à stratégie "K". Les premières sont généralement petites de taille, à durée de vie courte, et produisent beaucoup de semences (céréales par exemple); ceci compense les pertes résultant de leur fragilité relative par rapport aux

espèces à stratégie "K". Ces dernières sont généralement de taille assez grande, produisent peu de semences (fruits) ou se multiplient végétativement et ont une longue durée de vie (arbres fruitiers ou forestiers par exemple). Dans la nature, ces espèces se sont développées en harmonie avec leurs environnements.

Les espèces végétales produisaient à l'origine assez de graines ou de fruits pour se reproduire mais pas assez, cependant, pour nourrir l'homme et son bétail. Pour augmenter leur production de graines ou de fruits, l'homme a dû modifier leur comportement par la sélection. L'équilibre initial qui existait entre ces espèces et leurs environnements était ainsi rompu et l'homme devait désormais en payer le prix. L'homme devait donc créer un environnement adéquat pour le développement des espèces cultivées (irrigation, protection contre les maladies et les insectes, fertilisation, etc.). Cependant, le bilan de cette évolution accomplie sous le contrôle de l'homme est très largement en sa faveur. La sélection a ainsi conduit au développement de nouvelles variétés adaptées à des environnements différents du milieu naturel d'origine de la plupart des espèces cultivées. Certaines plantes telles que l'asperge, la betterave, la carotte, le haricot, la laitue, le lupin, la luzerne, l'oignon, le persil, le radis, le soja et la tomate fournissent des exemples de plantes qui ont été développées par la sélection uniquement.

Le maximum de production ne peut pas être obtenu sans l'utilisation de variétés améliorées et l'application des meilleures techniques culturales. L'exemple suivant en est une illustration. Les rendements du riz en Asie du sud-est étaient très faibles. Pour les augmenter, les paysans ont essayé d'ajouter de l'azote à leurs champs de riz. Cela eut pour effet non pas une augmentation de rendements comme on pouvait l'espérer, mais au contraire, des rendements encore plus faibles. L'addition de l'azote avait induit la verse chez les variétés anciennes et le rendement s'en est trouvé négativement affecté. Pour corriger cette situation, les sélectionneurs ont développé des variétés semi-naines, résistantes à la verse et les rendements furent très nettement améliorés avec l'addition de l'azote. Des résultats analogues ont été obtenus pour d'autres espèces telles que le blé, le maïs et le sorgho.

L'histoire du maïs hybride aux Etats-Unis et dans d'autres pays est un exemple des résultats spectaculaires de l'amélioration des plantes. Pour les hybrides commercialisés dans l'Etat d'IOWA aux Etats-Unis par exemple, le gain en rendement dû à l'amélioration génétique entre 1930 et 1980 a été estimé à 92 kg par ha et par an.

Un autre exemple des effets de l'amélioration génétique des plantes sur l'augmentation du rendement est donné par celui d'orge et du blé en Angleterre. Dans ce pays, le rendement de l'orge a augmenté de 28% entre 1967 et 1977 dont plus du tiers (10%) a été attribué à la sélection variétale. Pour le blé, une augmentation de rendement de 42% a été observée entre 1967 et 1974. Plus de la moitié (30%) de ce gain était le résultat direct de l'utilisation des variétés nouvelles.

## 6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Berthaud, J. et A. Charrier. 1987. De la domestication à l'amélioration des plantes. Techniques traditionnelles, techniques modernes. p. 53-62. In *Les ressources génétiques végétales, atouts du développement?* DIVA Documents. ORSTOM.
- De Vries, Hugo. 1907. *Plant Breeding*. The Open Court Publishing Company, Chicago, USA.
- Duvick, D.N. 1984. Genetic contribution to yield grains of U.S. hybrid maize, 1930 to 1980. p. 15-47. In W. R. Fehr (ed.) *Genetic Contributions to Yield Grains of Five Major Crop Plants*. CSSA Special Publication Number 7. Madison, Wisconsin.
- Faegri, K. and L. Van der Pijl. 1971. A short history of the study of pollination ecology. The sexuality of plants. p. 1-5. In *The Principles of Pollination Ecology*. 2nd ed. Pergamon Press.
- Frankel, O.H. 1958. *J. Australian Inst. Agr. Sci.* 24:112.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Hayes, H.K. 1957. A half-century of crop breeding research. *Agron. J.* 49:626-631.
- Hayes, H.K. and R.J. Garber. 1927. *Breeding Crop Plants*. 2nd ed. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Johannsen, W. 1903. Heredity in populations and pure lines. In J. A. Peters (ed.) *Classic Papers in Genetics* (1959). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Silvey, V. 1978. The contribution of new varieties to increasing cereal yield in England and Wales. *J. Natn. Inst. Agric. Bot.*, 14: 367-384.
- Vavilov, N.I. 1935. *The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants*. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass. (1949-1950). (Translated from Russian by K.S. Chester).

---

## CHAPITRE 2

# LA REPRODUCTION CHEZ LES PLANTES

La stratégie suivie par le sélectionneur pour l'amélioration d'une espèce végétale donnée dépend du mode de reproduction de cette espèce. La reproduction des plantes implique soit un mode sexué, soit un mode asexué, soit une combinaison des deux. Le mode sexué utilise la graine par laquelle une nouvelle forme de plante reflétant la contribution génétique des deux parents est créée. Le mode asexué utilise la multiplication végétative d'organes autres que la graine (la graine peut parfois être utilisée pour la reproduction asexuée; voir apomixie plus loin). Dans ce deuxième cas, les caractéristiques génétiques de la plante-mère sont conservées dans la descendance.

## 1. MODE SEXUÉ

La reproduction sexuée des plantes est assurée par la fusion de deux cellules reproductrices de sexes opposés, appelées gamètes. La formation de ces gamètes, appelée gamétogenèse, et leur fusion, appelée fécondation, se produisent dans une structure spécialisée de la plante, la fleur (fig.1). En général, la fleur est constituée de quatre organes floraux:

- le pistil (partie femelle), formé par le stigmate, le style et l'ovaire;
- l'étamine (partie mâle), formée par l'anthère et le filet;
- les pétales (corolle);
- les sépales (calice).

Les pétales sont typiquement assez larges et colorés et les sépales sont petits et de couleur verte. Les pétales et les sépales ne sont pas directement impliqués dans la reproduction mais peuvent jouer un rôle d'attraction des insectes et de protection. Lorsque les quatre organes floraux (pistil, étamine, pétales et sépales) sont présents, la fleur est dite fleur complète (colza, coton, lin, pomme de terre, soja, tabac, etc.). La fleur est dite fleur incomplète si l'un (ou plus) de ces organes est absent (avoine, blé, maïs, orge, riz, sorgho, etc.). La fleur de la betterave à sucre, par exemple, est une fleur incomplète parce qu'elle n'a pas de pétales. Une fleur parfaite porte l'étamine et le pistil dans la même structure florale. Si l'un de ces deux organes manque ou s'il est non fonctionnel, la fleur est dite fleur imparfaite. Une fleur complète est une fleur parfaite

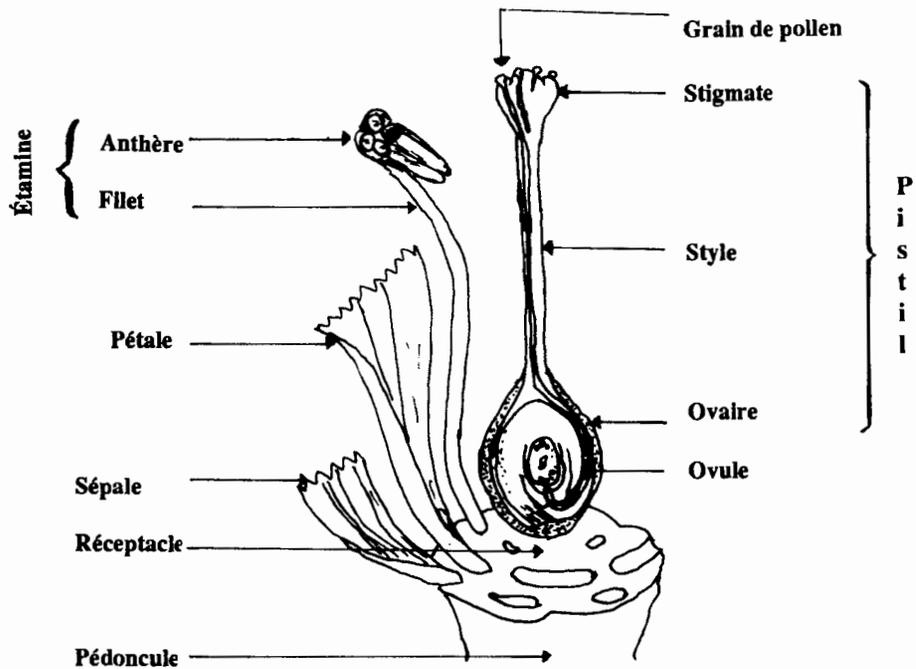


Figure 1. Schéma de la structure d'une fleur

mais une fleur parfaite n'est pas nécessairement complète. La plupart des plantes cultivées ont des fleurs parfaites (avoine, betterave à sucre, blé, coton, lin, orge, pomme de terre, seigle, soja, sorgho, tabac, tomate, etc.). La fleur est dite staminée ou fleur mâle lorsqu'elle ne porte pas de pistil. Elle est dite pistillée ou fleur femelle lorsqu'elle ne porte pas d'étamine. Le maïs a des fleurs staminées dans l'inflorescence mâle et des fleurs pistillées dans l'inflorescence femelle (épi).

## 1.1. Gamétogenèse

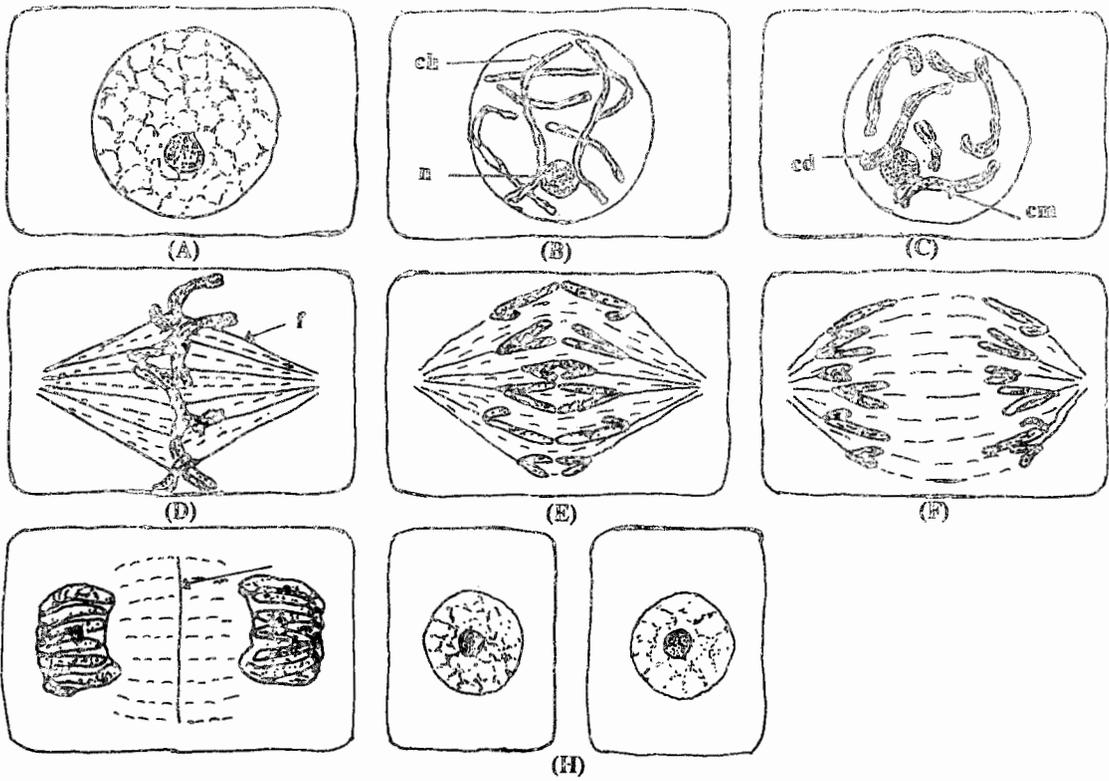
### 1.1.1. Divisions cellulaires

#### 1.1.1.1. Mitose

Les cellules somatiques d'un organisme proviennent d'une seule cellule, appelée œuf ou zygote, par divisions successives appelées mitoses (fig.2). La mitose conduit à la production de cellules filles génétiquement identiques entre elles et identiques à la cellule-mère de départ. On distingue habituellement quatre phases lors de la mitose: prophase, métaphase, anaphase et télophase. Deux divisions successives de la cellule sont séparées par une période de repos appelée interphase. Durant l'interphase, on observe une augmentation de la quantité de matériel génétique, ADN (acide désoxyribonucléique), dans le noyau de la cellule. Cette augmentation d'ADN conduit à la formation de deux brins identiques par chromosome appelés chromatides. Ces chromatides sont attachées au même centromère. Durant la prophase, les chromosomes deviennent visibles au microscope optique. Ensuite la membrane nucléaire dégénère et il y a formation des fibres qui constituent le fuseau achromatique sur lequel les chromosomes (avec deux chromatides chacun) s'accrochent par leurs centromères. À la métaphase, les centromères se disposent sur la plaque équatoriale du fuseau. À l'anaphase, les centromères se clivent, les chromatides sœurs se séparent et chacune se dirige vers un pôle conduite par son centromère. À la télophase, chaque pôle regroupe un lot de chromosomes. Les deux lots sont génétiquement identiques. Les fibres du fuseau dégénèrent. Une plaque cellulaire centrale se forme et constitue une nouvelle paroi. Les membranes nucléaires se reforment et deux cellules-filles identiques sont alors produites.

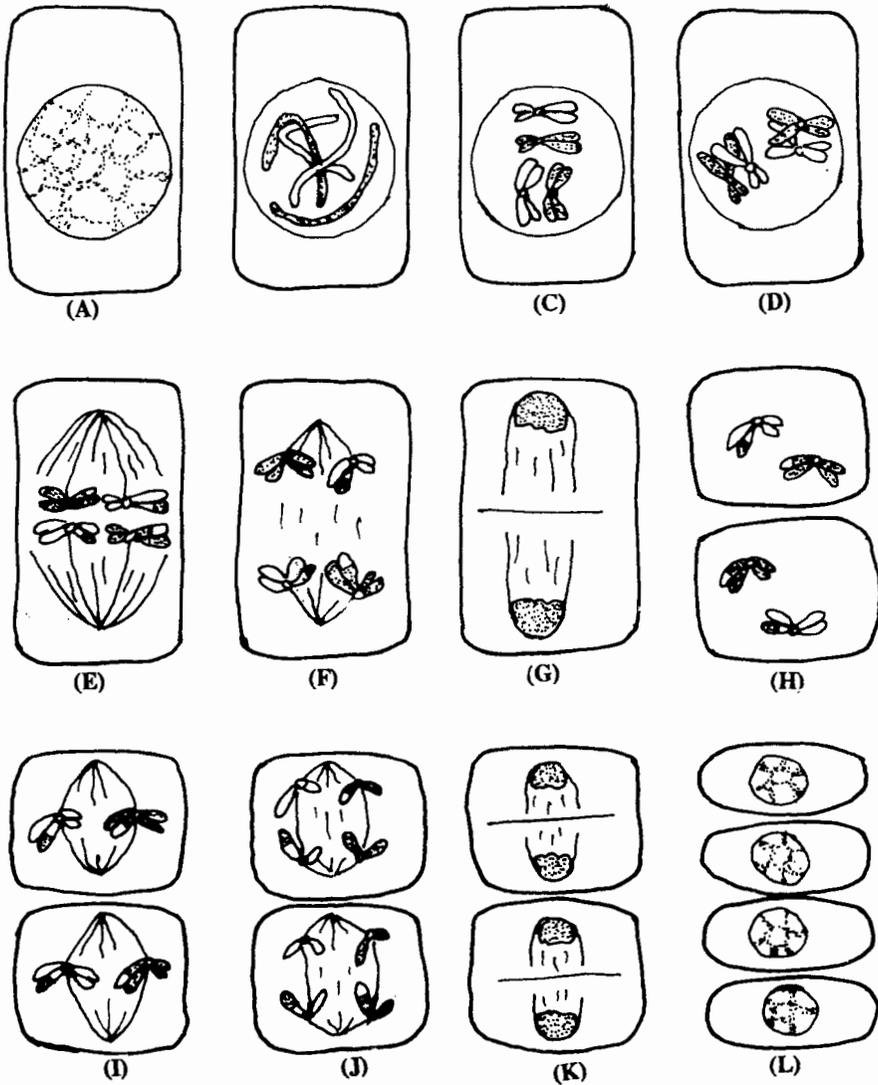
#### 1.1.1.2. Méiose

La méiose concerne des cellules spécialisées appartenant aux organes reproducteurs. À partir de cellules diploïdes ( $2n$ ), des cellules haploïdes ( $n$ ) ou gamètes sont formées. Durant la méiose, le nombre de chromosomes est divisé par deux (fig.3). La méiose nécessite deux divisions. La première sépare les chromosomes homologues (chromosomes identiques provenant chacun d'un parent) et la deuxième division sépare les chromatides sœurs. Chaque division est constituée par les quatre phases rencontrées



**Figure 2. Mitose**

(A) Interphase, (B) Début prophase, (C) Fin prophase, (D) Métaphase, (E) Début anaphase, (F) Fin anaphase, (G) Télaphase et (H) Produit de la mitose  
 cd: chromatide; ch: chromosome; cm: centromère; f: fibre du fuseau; n: nucléole; p: plaque équatoriale



**Figure 3. Méiose**

(A) Interphase, (B) Début prophase I, (C) Appariement des chromosomes homologues, (D) Crossing-over, (E) Métaphase I, (F) Anaphase I, (G) Télaphase I, (H) Prophase II, (I) Métaphase II, (J) Anaphase II, (K) Télaphase II, et (L) Tétrade, produit de la méiose

dans la mitose. Durant la prophase de la première division (prophase I), les chromosomes homologues s'apparient. Durant cet appariement, les chromatides non soeurs peuvent s'échanger des segments (crossing-over). À la métaphase I, les chromosomes s'orientent sur la plaque équatoriale. Pendant l'anaphase I, les centromères ne se divisent pas. Ce sont les chromosomes homologues qui se séparent et montent chacun vers un pôle.

La deuxième division survient immédiatement après la première. Les fuseaux se forment et à la métaphase II, les centromères s'alignent sur les plaques équatoriales. À l'anaphase II, le clivage des centromères se produit ce qui permet aux chromatides soeurs de se séparer et de migrer chacune vers les pôles opposés. À la fin de la télophase II, quatre cellules haploïdes (n) sont produites.

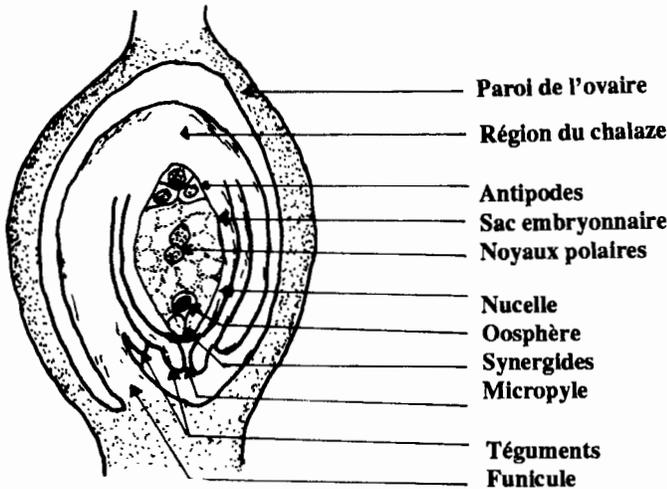
### 1.1.2. *Microsporogenèse*

Les gamètes mâles sont formés dans les anthères. Dans chaque anthère immature, il y a quatre cavités contenant plusieurs cellule-mères de microspores ou cellule-mères des grains de pollen. Chaque cellule-mère subit deux divisions successives (méiose) pour former une tétrade de quatre microspores. Chaque microspore évolue en un grain de pollen par le renforcement de sa paroi cellulaire et par la division de son noyau haploïde en un noyau végétatif et un noyau reproducteur. Par la suite, alors que le noyau végétatif reste intact, le noyau reproducteur se divise et forme deux noyaux spermatiques ou anthérozoïdes. Au fur et à mesure que les grains de pollen mûrissent, les sacs polliniques s'ouvrent et les grains de pollen se libèrent dans l'espace. Les grains de pollen sont produits en grandes quantités (20 à 50 millions de grains de pollen sont produits par une seule inflorescence mâle sur un pied de maïs) ce qui compense les pertes subies durant leur dissémination.

### 1.1.3. *Mégasporogenèse*

Du côté femelle, un (cas du blé) ou plusieurs (cas du pois) ovules prennent naissance dans la région du placenta de l'ovaire. Au début, chaque ovule apparaît comme une protubérance minuscule sur la paroi interne de l'ovaire. Cette excroissance épaisse d'une ou de plusieurs cellules est appelée nucelle. Au fur et à mesure que le nucelle se développe, une ou deux couches protectrices, les téguments, se développent à la base et finissent par l'entourer complètement ne laissant qu'une petite ouverture, appelée micropyle. L'ovule peut être droit, mais pour la plupart des plantes à fleurs il est courbé (180°) (fig.4), le micropyle se situant du côté du placenta. Généralement le nucelle renferme une grosse cellule, la cellule-mère du mégaspore ou cellule-mère du sac embryonnaire. Cette cellule subit deux divisions (méiose) et produit une tétrade de quatre mégaspores. Trois de ces mégaspores dégèrent et le noyau de la quatrième subit trois divisions successives pour former un sac embryonnaire avec huit noyaux

haploïdes (fig. 4). On distingue ainsi une oosphère ou cellule-œuf, deux synergides, deux noyaux polaires et trois antipodes. Chez certaines espèces les antipodes continuent à se diviser (chez le maïs par exemple, on peut trouver jusqu'à 20 antipodes).



**Figure 4. Schéma d'un ovaire montrant un ovule avec un sac embryonnaire mature**  
Remarquer la présence de huit noyaux dans le sac embryonnaire

## 1.2. Pollinisation et fécondation

La pollinisation correspond au transfert des grains de pollen des anthères aux stigmates. Elle peut être assurée de différentes manières et fait appel à plusieurs vecteurs. La pollinisation est dite anémophile, entomophile, hydrophile ou ornithophile si ce rôle est assuré respectivement par le vent, les insectes, l'eau ou les oiseaux. Les grains de pollen, par leurs caractéristiques physiques (formes, poids, etc.), sont bien adaptés à ces moyens de dissémination. Le pollen du maïs, par exemple, est transporté par le vent d'une plante à une autre. Une partie de ce pollen peut tomber, sous l'effet de la pesanteur, de l'inflorescence mâle sur l'épi de la même plante. Pour la betterave à sucre, la canne à sucre, les graminées fourragères et le seigle, la pollinisation est anémophile. Par contre, pour certaines légumineuses telles que la luzerne, elle est entomophile. Pour certaines plantes aquatiques, elle est hydrophile. L'homme joue un rôle important dans la pollinisation de certaines espèces telles que le dattier. Le stigmate, partie du pistil réceptrice du pollen, joue un rôle important dans la pollinisation. Il peut être ramifié et duveteux de telle sorte que les grains de pollen soient facilement piégés. Il peut également sécréter une substance collante à laquelle les grains de pollen adhèrent facilement.

La fécondation correspond à l'union des gamètes mâles et femelles pour former l'embryon et l'albumen. Après pollinisation, le grain de pollen germe et émet un tube pollinique (fig.5). Le noyau végétatif se place à l'extrémité du tube pollinique et le conduit tout au long du style jusqu'à l'ovule en passant par le micropyle. Arrivé au niveau du micropyle, le noyau végétatif dégénère et le tube pollinique déverse son contenu dans le sac embryonnaire, vraisemblablement à travers l'une des synergides. L'un des noyaux spermatisques fusionne avec l'oosphère pour donner un zygote diploïde ( $2n$ ) tandis que l'autre fusionne avec les deux noyaux polaires pour donner le noyau de l'albumen triploïde ( $3n$ ). Ceci est appelé double fécondation. Les antipodes et les synergides dégèrent.

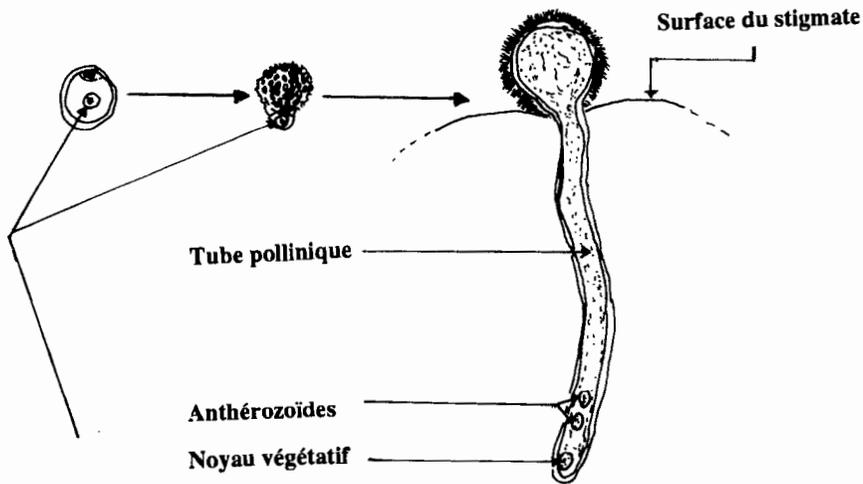


Figure 5. Germination du grain de pollen et développement du tube pollinique

### 1.3. Formation de la graine

Au terme de la fécondation, le zygote évolue en un embryon diploïde. Le noyau de l'albumen subit plusieurs divisions pour donner plusieurs noyaux. Chacun de ces noyaux s'entoure d'une paroi cellulaire pour donner l'albumen triploïde ( $3n$ ). L'albumen servira de tissu nourricier pour la germination de l'embryon et le développement de la plantule qui en résulte. Dans la plupart des espèces végétales, le nucelle est assimilé par l'albumen en développement. Chaque ovule se transforme en une graine. Les téguments de l'ovule forment les enveloppes de la graine. Pour certaines espèces, l'albumen dégénère juste au début de son développement et, par conséquent, la graine mûre n'est formée que d'un embryon entouré d'enveloppes. Généralement, la graine est constituée par:

- l'embryon avec  $2n$  chromosomes:  $1n$  (mâles) +  $1n$  (femelles);
- l'albumen avec  $3n$  chromosomes:  $1n$  (mâles) +  $2n$  (femelles);
- les enveloppes avec  $2n$  chromosomes:  $2n$  (femelles).

La relation qui existe entre la structure de la fleur et celle de la graine mère chez les angiospermes est représentée dans le tableau 1. Parfois, il n'est pas possible de distinguer entre le fruit et la graine puisqu'ils constituent une seule unité. Dans ce cas, le fruit est considéré comme graine (blé, maïs, orge, riz, etc.)

**Tableau 1. Relation entre la structure de la fleur et celle de la graine mère chez les angiospermes**

Ovaire ----->	Fruit (composé parfois par plus d'un ovaire)
Ovule ----->	Graine (adhère parfois au fruit)
Téguments ----->	Enveloppes de la graine
Nucelle ----->	Périsperme (souvent absent ou réduit, parfois constitue un tissu nourricier)
2 noyaux polaires + 1 noyau spermatique --->	Albumen (triploïde - $3n$ )
Oosphère + 1 noyau spermatique ----->	Zygote -----> Embryon (diploïde - $2n$ )

#### 1.4. Alternance des phases chez les angiospermes

Par le processus de la méiose et de la fécondation, les angiospermes possèdent deux phases, une gamétophytique ( $n$ ) et une sporophytique ( $2n$ ) (fig.6). La phase gamétophytique commence avec la méiose et se termine avec la fécondation. La phase sporophytique commence avec la fécondation qui aboutit à la formation de l'embryon et éventuellement de la graine. La graine, après germination, donne une plantule puis une plante adulte portant des fleurs où se produit la méiose et le cycle se termine.

#### 1.5. Détermination du sexe chez les angiospermes

Certaines espèces végétales ont des fleurs hermaphrodites où les organes mâles et femelles sont présents (blé, orge, pomme de terre, etc.). Pour d'autres espèces, les fleurs mâles sont séparées des fleurs femelles tout en appartenant à la même plante (maïs, ricin, etc.). Ces dernières sont dites espèces monoïques. Parfois, à côté des fleurs hermaphrodites, on trouve sur la même plante des fleurs femelles (espèces gynomonoïques ou gynohermaphrodites) ou encore des fleurs mâles (espèces andromonoïques ou androhermaphrodites). Pour d'autres espèces telles que l'asperge, le chanvre, le dattier et le houblon, le sexe est déterminé par individu. On a des plantes mâles et des plantes femelles. Ces espèces sont appelées espèces dioïques. Chez le concombre et le cornichon, les sélectionneurs ont réussi à développer des formes où toutes les fleurs sont féminisées, phénomène intéressant puisque toutes les fleurs sont fructifères. Il suffit de mélanger ces formes avec quelques pieds gynomonoïques pour assurer la pollinisation de toutes les fleurs.

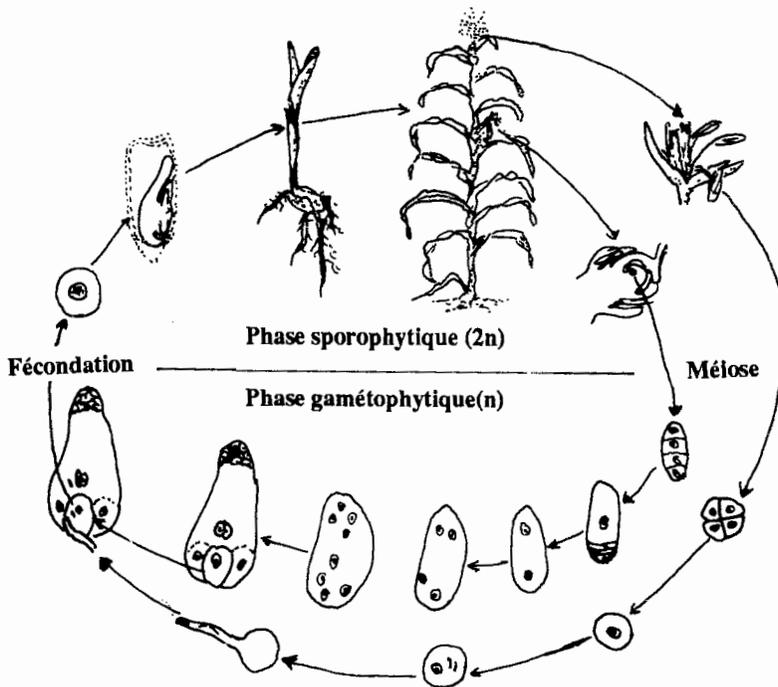


Figure 6. Alternance des phases chez le maïs

Remarquer le nombre d'antipodes supérieur à trois dans le sac embryonnaire

### 1.6. Modes de reproduction chez les angiospermes

En prenant l'exemple du maïs (fig. 7) au moment de la pollinisation, les stigmates (représentés par les soies de l'épi) sont prêts à recevoir du pollen de l'inflorescence mâle de la même plante (autopollen) ou du pollen de l'inflorescence mâle d'une autre plante (allopollen). Lorsque l'autopollen est utilisé, on parle d'autofécondation ou d'autogamie. Dans le cas contraire, on parle de fécondation croisée ou d'allogamie. Théoriquement, on peut avoir les deux formes de fécondations. Pratiquement, des barrières biologiques ou morphologiques favorisent l'une ou l'autre des deux formes. Lorsque l'autofécondation est pratiquement le seul mode de reproduction, on parle d'espèces autogames (tableau 2). Lorsque le mode de reproduction est dominé par la fécondation croisée, on parle d'espèces allogames (tableau 3). Cependant, la classification des plantes en espèces autogames ou allogames n'est pas facile. Le taux d'allogamie peut varier de zéro à 100%. Le taux de croisement naturel dans une population autogame peut aller jusqu'à 4 à 5%. Ce taux varie selon la variété, les conditions climatiques, la vitesse et la direction du vent durant la pollinisation ainsi que la population des insectes présents

(types et nombre d'insectes). Chez le maïs qui est une plante allogame, l'autofécondation peut atteindre 5% ou plus. Le coton, qui est classé parmi les plantes autogames, peut avoir des niveaux de fécondation croisée allant de 5 à 25% ou même plus. Chez le sorgho, le taux de fécondation croisée est d'environ 6%. Les espèces allogames sont de loin plus nombreuses que les espèces autogames.

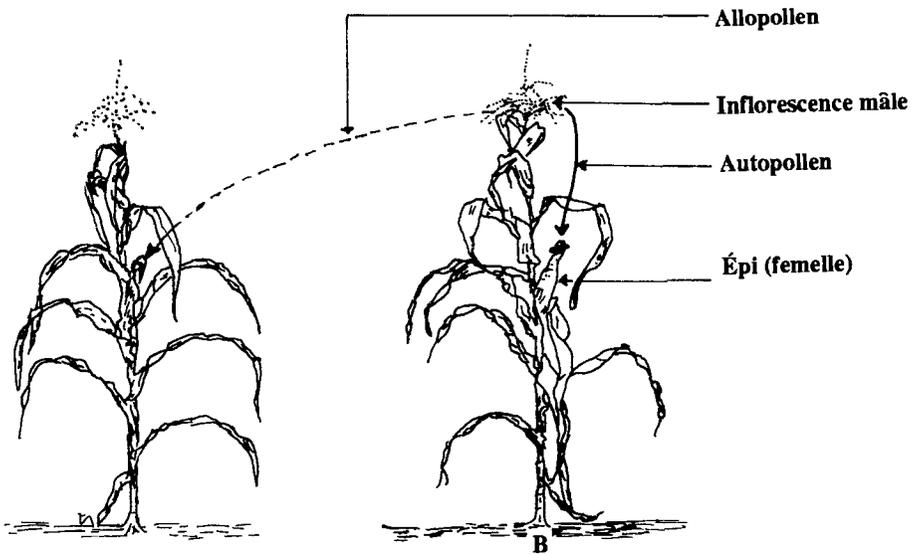


Figure 7. Schéma représentant deux plantes de maïs (A et B) avec la possibilité d'autofécondation (B x B) et de fécondation croisée (A x B)

Tableau 2. Liste de certaines espèces autogames

Avoine	Niébé	Endive	Trèfle du Japon
Blé dur	Pois	Laitue	Vesce
Blé tendre	Pois chiche	Manioc*	
Eleusine		Panais	Caféier
Orge	Arachide	Piment	Cotonnier*
Riz	Colza*	Pomme de terre	Tabac
Sorgho	Lin	Tomate	
	Sésame		Abricotier
Fève*	Soja	Moutarde	Agrumes
Haricot			Nectarine
Lentille	Aubergine	Fétuques annuelles	Pêcher

\* Ces espèces peuvent avoir un taux de fécondation croisée supérieur à 10%

### 1.6.1. Mécanismes de l'autogamie

Pour certaines espèces autogames, les fleurs ne s'ouvrent pas. Ces espèces sont appelées espèces cléistogames (exemple, certaines fétuques annuelles). Chez d'autres espèces, les fleurs, sans être cléistogames, ne s'ouvrent qu'après fécondation (blé, orge, etc.). Chez le lin par exemple, la fécondation a lieu très tôt le matin avant l'ouverture de la fleur dans la journée. Pour les solanées (exemple, tomate), la fleur est épanouie, mais le stigmate est protégé par un tube formé par les filets qui sont soudés entre eux (fig.8). Ainsi, l'autofécondation est assurée.

### 1.6.2. Mécanismes de l'allogamie

#### 1.6.2.1. Séparation des sexes dans l'espace

Les plantes portent des fleurs mâles et des fleurs femelles (plantes monoïques) ou portent des fleurs mâles ou des fleurs femelles (plantes dioïques). Cette séparation des sexes dans l'espace empêche ou limite l'autofécondation.

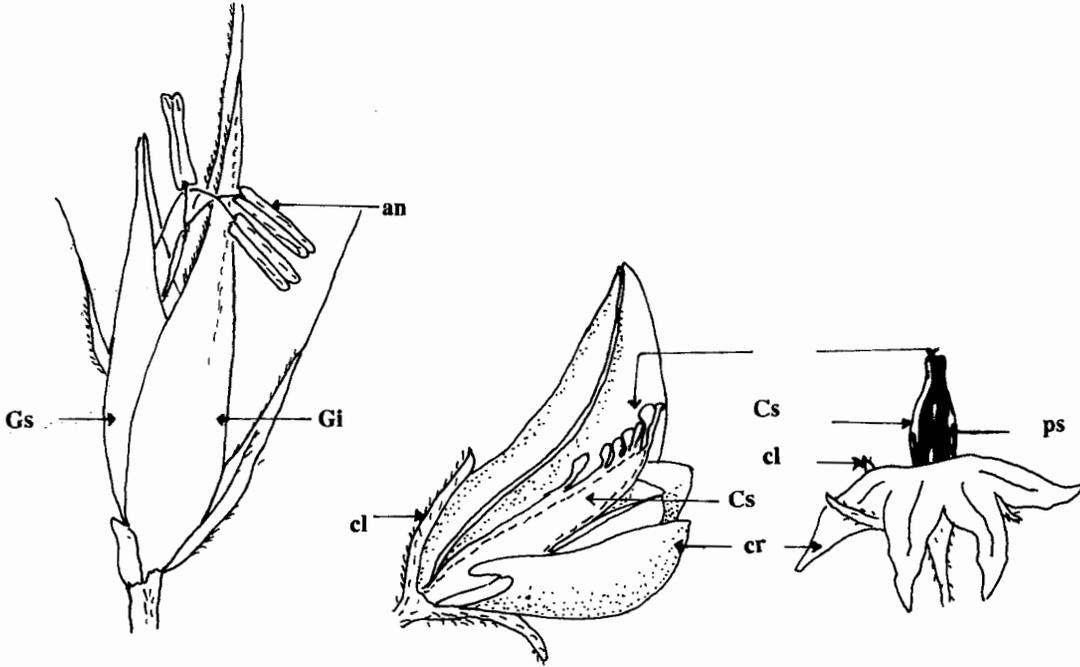
Tableau 3. Liste de certaines espèces allogames

Mais <sup>m</sup>	Epinard <sup>d</sup>	Trèfle violet <sup>I</sup>	Cerisier <sup>I</sup>
Seigle <sup>I</sup>	Navet <sup>I</sup>		Châtaignier <sup>m</sup>
	Oignon	Concombre <sup>m</sup>	Dattier <sup>d</sup>
Carthame	Persil	Pastèque <sup>m</sup>	Figuier <sup>d,p</sup>
Tournesol	Radis <sup>I</sup>		Framboisier
	Rhubarbe	Betterave <sup>I</sup>	Manguier <sup>i</sup>
Artichaut	Patate douce <sup>i</sup>	Canne à sucre	Noisetier <sup>m</sup>
Asperge <sup>d</sup>		Ricin <sup>m</sup>	Noyer <sup>m</sup>
Carotte	Fétuque élevée <sup>i</sup>		Olivier <sup>i</sup>
Céleri	Fétuque des prés <sup>i</sup>	Chanvre <sup>d</sup>	Papayer <sup>d</sup>
Chou <sup>I</sup>	Fléole <sup>i</sup>	Houblon <sup>d</sup>	Pistachier <sup>d</sup>
Chou de Bruxelles <sup>I</sup>	Luzerne <sup>i</sup>		Poirier <sup>i</sup>
	Ray-grass annuel <sup>i</sup>	Amandier <sup>I</sup>	Pommier <sup>i</sup>
Chou-fleur <sup>I</sup>	Ray-grass anglais	Avocatier <sup>i</sup>	Prunier <sup>i</sup>
Citrouille <sup>m</sup>	Trèfle blanc <sup>I</sup>	Banancier <sup>m,p</sup>	Vigne <sup>m</sup>

d = dioïque; I = auto-incompatible; i = présence d'un certain degré d'auto-incompatibilité ou de souches auto-incompatibles; m = monoïque ou présence de souches monoïques; p = parthénocarpique.

#### 1.6.2.2. Séparation des sexes dans le temps

Parfois, les organes sexuels, se trouvant dans la même fleur, n'arrivent pas à maturité en même temps. C'est ce qu'on appelle la dichogamie. On parle de protogynie si la partie femelle de la fleur est prête avant la libération des grains de pollen (avocatier,



**Figure 8. Schéma de la fleur d'une graminée (orge) à gauche, d'une légumineuse (luzerne) au centre et d'une solanée (tomate) à droite**  
an: anthère; cl: calice; cr: corolle; Cs: colonne staminale; Gi: glumelle inférieure; Gs: glumelle supérieure; ps: pistil. La fleur d'orge a été schématisée ouverte afin de voir les anthères

noyer, etc.) et de protandrie dans le cas où la partie mâle est mature avant la partie femelle (carotte, framboisier, etc.).

### 1.6.2.3. Barrières morphologiques

Chez la luzerne par exemple, le stigmate est protégé par la colonne staminale formée par les filets soudés entre eux (fig. 8). L'ouverture de la colonne staminale sous le poids des insectes (abeilles) met les stigmates en contact avec l'allopollen attaché aux corps de ces insectes. Ainsi, la fécondation croisée est assurée.

### 1.6.2.4. Stérilité et incompatibilité

La structure florale du seigle est identique à celle du blé. Pourtant le seigle est une plante allogame. Le seigle est une espèce auto-incompatible. La stérilité peut également empêcher l'autofécondation. Plusieurs espèces allogames présentent une stérilité ou une auto-incompatibilité. L'incompatibilité et la stérilité seront examinées en détail dans le chapitre 4.

## 2. MODE ASEXUÉ

La multiplication végétative de certaines espèces végétales est utilisée quand l'espèce en question ne produit pas ou produit très peu de graines, ce qui rend impossible ou non économique l'utilisation de la semence. Pour d'autres espèces, la multiplication par la graine introduit une variabilité non désirable. La pomme de terre est un bon exemple de plante multipliée végétativement. En effet, cette plante ne produit des graines que dans certaines conditions de l'environnement. Quand elle en produit, les graines sont génétiquement différentes entre elles, ce qui affecte l'uniformité de la variété. Pour maintenir cette uniformité, la pomme de terre doit être multipliée par l'utilisation des tubercules (multiplication végétative). La reproduction asexuée est assurée par la multiplication végétative ou par l'apomixie.

### 2.1. Multiplication végétative

Dans le mode de la reproduction par multiplication végétative, certaines parties végétatives de la plante sont utilisées. La pomme de terre, par exemple, est multipliée par des tubercules. D'autres organes tels que les bulbes (ail, oignon, etc.), les rhizomes qui sont des tiges souterraines (exemple: houblon) et les stolons (exemple: fraisier) sont utilisés pour la multiplication végétative. Le greffage et le marcottage sont également des méthodes conduisant à une multiplication végétative. Pour certaines espèces, la multiplication végétative et la reproduction sexuée peuvent être indifféremment utilisées.

## 2.2. Apomixie

L'apomixie est une forme de reproduction asexuée qui fait intervenir la graine pour la multiplication de l'espèce sans qu'il y ait cependant union entre gamètes mâles et femelles. Il existe plusieurs formes d'apomixies.

### 2.2.1. Aposporie

Dans l'aposporie, l'embryon et l'albumen se développent à partir d'une cellule somatique non réduite de l'ovule. La descendance obtenue à partir des graines développées par aposporie ont la même constitution génétique que la plante mère. L'aposporie est le mécanisme le plus courant d'apomixie chez les plantes supérieures. Pour la plupart des espèces végétales, ce type d'apomixie est caractérisé par la présence de plusieurs sacs embryonnaires.

### 2.2.2. Diplosporie

Dans la diplosporie, l'embryon se développe à partir d'une cellule-mère du mégaspore. La cellule-mère du sac embryonnaire se différencie comme dans le cas de la reproduction sexuée mais son noyau ne subit pas de méiose. Ce type d'apomixie n'a pas été rapporté chez les espèces d'importance agronomique et, de ce fait, a peu de conséquences pratiques pour le sélectionneur.

### 2.2.3. Embryonnie adventive

L'embryon se développe à partir d'une cellule somatique de l'ovule, des téguments ou de la paroi de l'ovaire par divisions mitotiques du noyau de la cellule. Le sac embryonnaire ne se développe pas. L'embryonnie adventive est le mécanisme d'apomixie couramment trouvé chez les espèces d'agrumes. Ce mécanisme est rare chez les autres espèces de plantes supérieures mais il a été occasionnellement observé chez certaines graminées, souvent en liaison avec l'aposporie.

### 2.2.4. Parthénogenèse

Dans le cas de la parthénogenèse (du moins au sens large du terme), l'embryon se développe directement à partir d'une oosphère non fécondée. La parthénogenèse est détectée par la présence d'individus haploïdes dans la descendance d'une plante. Normalement, la parthénogenèse est aléatoire et spontanée. Cependant, chez certaines espèces (coton, maïs, etc.), elle est génétiquement contrôlée.

Si l'apomixie est le seul moyen de reproduction d'une espèce, celle-ci est dite espèce obligatoirement apomictique. Par contre, si l'espèce peut être reproduite à la fois par la voie sexuée et par apomixie, elle est dite espèce facultativement apomictique.

### 3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Bashaw, F.C. 1980. Apomixis and its application in crop improvement. p.45-64. In W.R. Fehr and H.H. Hadley (ed.) Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Publishers. Madison, Wisconsin, USA.
- Briggs, F.N., and P.F. Knowles. 1967. Introduction to Plant Breeding. Reinhold Publishing Corporation, New York.
- Faegri, K., and L. van der Pijl. 1971. Pollination. p. 17-158. In The Principles of Pollination Ecology. Copyright 1971 by Pergman Press Ltd., New York.
- Frankel, R., and E. Galun. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag, New York.
- Hartman, H.T., and D.E. Kester. 1975. Plant Propagation. Principles and Practices. 3rd ed. Prentice-Hill, Inc. Englewood Cliffs, N. J.
- Knox, R.B., and E.G. William. 1986. Pollen, pistil, and reproductive function in crop plants. p. 9-79. In Jules Janick (ed.) Plant Breeding Reviews. Volume 4. AVI Publishing Company, Inc. Westpoint, Connecticut.
- Lersten, N.R. 1980. Reproduction and seed development. p. 17-43. In W.R. Fehr and H.H. Hadley (ed.) Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Publishers. Madison, Wisconsin, USA.
- Poehlman, J.M. 1979. Breeding Field Crops. 2nd ed. AVI Publishing Company, Inc. Westpoint, Connecticut.
- Wilson, C.L., W.E. Loomis, and T.A. Steeves. 1971. Botany. 5th ed. Copyright 1971 by Holt Rinehart and Winston Inc.

### 4. QUESTIONS

1. L'orge est une plante diploïde avec  $2n = 14$  chromosomes.
- I- Quel est le nombre de chromosomes dans:
- 1. Un grain de pollen d'orge: (a) avant la division de son noyau en un noyau reproducteur et un noyau végétatif? (b) après la division de son noyau en un noyau reproducteur et un noyau végétatif? (c) après la division de son noyau reproducteur en deux noyaux spermatiques et avant la fécondation?
  - 2. Un sac embryonnaire mature d'orge?
  - 3. La cellule-œuf ou oosphère d'orge?

- 4. Le zygote d'orge après fécondation?
- 5. Une cellule d'albumen d'orge?
- 6. Une cellule des enveloppes de la graine d'orge formée par le croisement de deux variétés?

II- Quel est le nombre de chromosomes dans une cellule somatique d'une plante d'une espèce diploïde avec  $2n = 14$ , formée par:

- 1. Parthénogenèse?
- 2. Aposporie?
- 3. Diplosporie?
- 4. Embryonnie adventive?

2. Combien de grains de pollen sont produits chez le maïs à partir de 10 cellule-mères du microspore et combien de sacs embryonnaires à partir de 10 cellule-mères du mégaspore?

3. Si chez une espèce végétale on note le noyau végétatif par A, les noyaux spermatiques par B et C, les antipodes par D, E et F, les noyaux polaires par G et H, les synergides par I et J et l'oosphère par K, donner la combinaison trouvée après fécondation dans:

- 1. Une cellule de l'embryon.
- 2. Une cellule de l'albumen.
- 3. Une cellule de l'aleurone.
- 4. Le tube pollinique juste avant la fécondation.
- 5. Lesquelles des lettres utilisées pour indiquer les différents noyaux ne seront pas représentées dans une graine mûre de cette espèce?

4. Quel est le nombre de combinaisons chromosomiques qui peuvent être formées par la méiose chez l'orge ( $2n = 14$ ), chez le maïs ( $2n = 20$ ), et chez une espèce X ( $2n = 50$ )?

5. Le maïs est une espèce diploïde avec  $2n = 20$ : (a) quelle est la probabilité qu'un noyau reproducteur de maïs ne contienne que des centromères d'origine maternelle? (b) même question pour un noyau végétatif. (c) quelle est cette probabilité pour qu'un noyau reproducteur contienne cinq centromères d'origine maternelle et cinq centromères d'origine paternelle?

6. Soit une plante de maïs ( $2n = 20$ ), combien de chromosomes d'origine maternelle et combien de chromosomes d'origine paternelle trouve-t-on dans:

- 1. Le noyau d'une cellule de l'embryon?
- 2. Le noyau d'une cellule de l'albumen?

- 3. Le noyau d'une cellule des enveloppes de la graine?
- 4. Le noyau d'une cellule de la racine d'une plante adulte de maïs produite par l'embryon de la question 1?
- 5. Le noyau végétatif d'un grain de pollen produit par la plante adulte de la question 4, en supposant qu'il n'y ait pas de crossing-over?

## CHAPITRE 3

## VARIATION GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DES PLANTES

### 1. GÉNÉTIQUE MENDELIIENNE ET HÉRÉDITÉ QUALITATIVE

L'amélioration génétique des plantes est basée sur les principes de génétique établis par Gregor MENDEL qui a rapporté, en 1866, les résultats de ses recherches sur l'hérédité de certains caractères du pois.

Les mécanismes de l'hérédité dépendent du comportement des chromosomes et des gènes qu'ils portent. Chaque gène, qui est une unité fonctionnelle complexe, occupe un endroit bien déterminé appelé locus (loci au pluriel) sur un chromosome spécifique. Dans la conception classique, les gènes déterminent des caractères. L'influence de chaque gène est exercée séparément ou en combinaison avec d'autres gènes, conjointement avec l'environnement. L'action d'un gène est spécifique pour le ou les caractères qu'il influence. Chaque gène existe sous différentes formes appelées allèles. À des allèles différents correspondent des formes contrastées d'un même caractère. Pour certains caractères, il n'existe que deux formes alléliques alternatives. Un "gène" qui s'exprime seul et empêche, par sa présence, son allèle homologue de s'exprimer, est appelé allèle dominant. La forme alternative de cet allèle dominant est appelée allèle récessif. Un gène est désigné par une lettre ou une combinaison de lettre (exemple gène A, gène ms, gène C<sup>y</sup>). Une lettre majuscule (exemple : A) est généralement utilisée pour indiquer que l'allèle est dominant. Une lettre minuscule (exemple : a) est généralement utilisée pour indiquer que l'allèle est récessif. L'expression d'un caractère pour une plante donnée est déterminée par la combinaison des gènes qu'elle possède. En prenant l'exemple d'un individu diploïde où chaque chromosome est doublement représenté (2 chromosomes homologues), les combinaisons possibles pour un gène ayant deux formes alléliques A et a sont: AA, Aa et aa. Les individus ayant les mêmes allèles à un locus donné (exemple : AA ou aa) sont dits homozygotes. Les individus ayant deux allèles différents (exemple: Aa) sont dits hétérozygotes.

La combinaison génique à un locus donné (AA, Aa ou aa) est appelée génotype pour ce locus. On parle de génotype à un locus donné, de génotype d'un individu (ensemble

des gènes de cet individu) ou de génotype d'une population (ensemble des gènes présents dans cette population). L'expression du génotype sous forme de caractères mesurables est appelée phénotype. Parfois, un génotype hétérozygote (exemple : Aa) présente un phénotype intermédiaire entre ceux des homozygotes (AA et aa). Cette situation est appelée dominance partielle (voir plus loin action des gènes).

### 1.1. Hérité monogénique (hérité à un seul gène)

L'hérité d'un caractère contrôlé par un seul gène peut être illustrée par le croisement et l'étude de la descendance de deux parents qui diffèrent par un seul caractère. Si les deux parents dans un croisement diffèrent par plusieurs caractères, on obtient le même résultat en n'étudiant qu'un caractère à la fois. Un exemple de l'hérité à un seul gène est illustré par le croisement entre une variété d'orge à deux rangs et une variété d'orge à six rangs. Les orges à deux rangs diffèrent des orges à six rangs du fait que seules les graines médianes se développent chez les premiers (fig. 9). Dans un épi d'orge, le rachis porte des nœuds en positions alternes sur deux rangées présentant trois épillets uniflores un médian et deux latéraux. Pour les orges à six rangs, tous les épillets sont fertiles. Pour les orges à deux rangs, les épillets latéraux sont stériles. La différence du nombre de rangs qui caractérise les deux types d'orge est contrôlée par un seul gène (V). Le caractère deux rangs est dominant sur le caractère six rangs. Cela veut dire que lorsqu'on croise un parent à deux rangs avec un parent à six rangs, la descendance, appelée F<sub>1</sub>, sera à deux rangs. Le croisement peut être représenté comme suit:

Parent à 2 rangs x Parent à 6 rangs\* -----> F<sub>1</sub>, à 2 rangs

Le génotype du parent à deux rangs (homozygote) sera noté VV et celui du parent à six rangs vv. Par le processus de méiose, le parent à six rangs produira des gamètes de type V alors que le parent à six rangs produira des gamètes de type v. Si on considère le parent à deux rangs comme femelle (le croisement inverse ou croisement réciproque donne les mêmes résultats), on aura:

VV x vv -----> Vv

Si on laisse la génération F<sub>1</sub> s'autoféconder (le signe autofécondation sera représenté par x), on aura la deuxième génération appelée F<sub>2</sub>. En reprenant le croisement précédent:

VV x vv -----> Vv (F<sub>1</sub>) -----> 1/4VV + 1/2Vv + 1/4vv (F<sub>2</sub>)

Le mécanisme de croisement est représenté dans le tableau 4. Sur quatre individus, nous avons un de génotype VV, deux de génotypes Vv et un de génotype vv. On parle du ratio génotypique de 1:2:1.

\* Le signe "x" veut dire qu'un croisement a été effectué entre les deux parents. Puisque l'orge est une plante autogame, le croisement doit être fait artificiellement. Par convention, la femelle sera toujours représentée avant le signe "x".

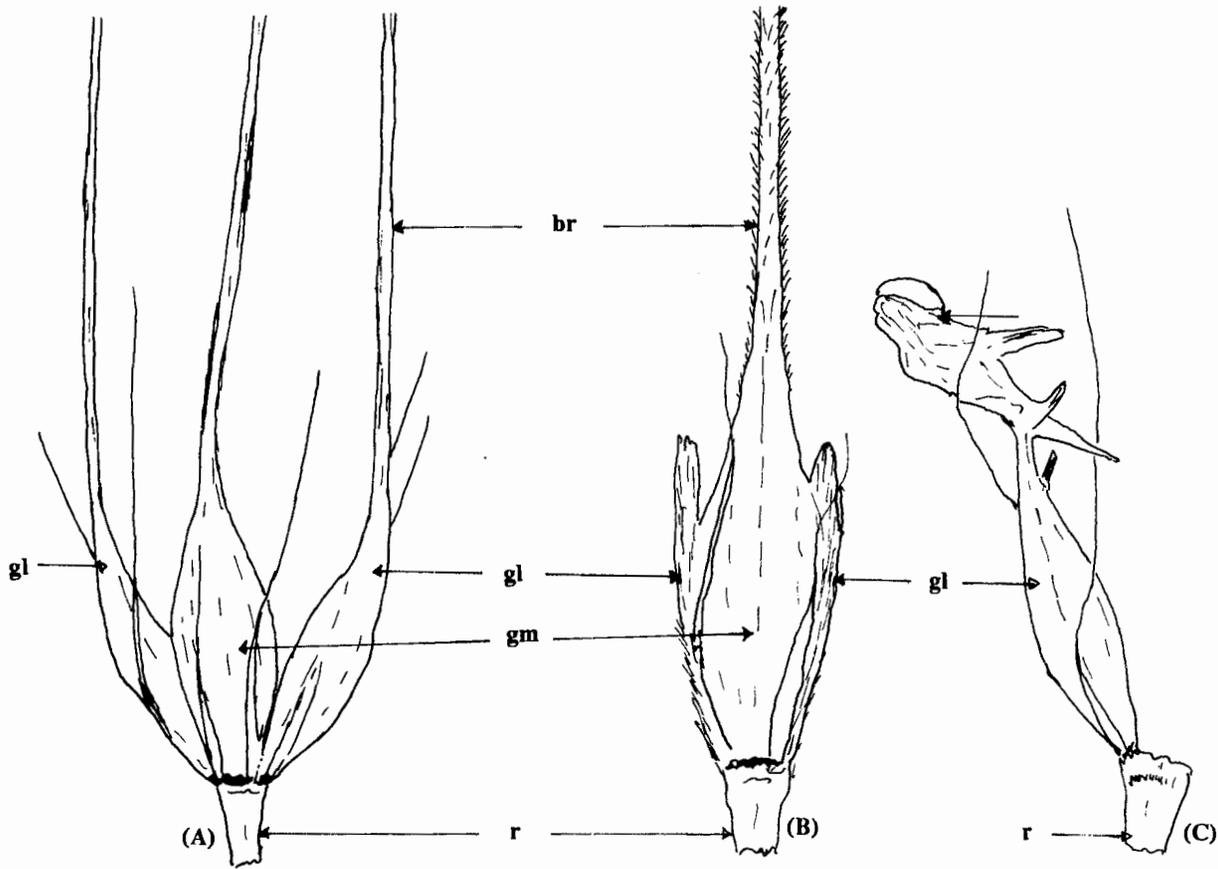


Figure 9. Schéma de graines d'orge à six rangs (A), à deux rangs (B), et à six rangs (C) avec représentation d'une graine latérale (A) et (B) sont des orges barbues, (C) est une orge encapuchonnée. (A) a des barbes lisses et (B) des barbes rugueuses. br: barbes; c: capuchon; gl: graine latérale; gm: graine médiane; r: rachis.

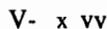
**Tableau 4. Illustration de la production des générations F<sub>1</sub> et F<sub>2</sub> à partir d'un croisement monohybride**

Génotypes des parents	VV	x	vv	
Génotypes des gamètes	1V		1v	Méiose
Génotype de la F <sub>1</sub>	1Vv			Fécondation
Génotypes des gamètes	femelle (1/2V + 1/2v) : mâle (1/2V + 1/2v)			Autofécondation (F <sub>1</sub> x F <sub>1</sub> )
Génotypes des F <sub>2</sub>	1/4VV + 1/4Vv + 1/4Vv + 1/4vv			Méiose
soit	1/4VV + 1/2Vv + 1/4vv			Fécondation

Les génotypes VV et Vv sont, rappelons le, à deux rangs tandis que le génotype vv est à six rangs. Nous avons trois génotypes (VV, Vv et vv) mais seulement deux phénotypes (2 rangs et 6 rangs). Sur quatre individus, on a trois à deux rangs (3/4) et un à six rangs (1/4). Ceci peut être représenté par 3/4V- et 1/4vv (à la place de "-" dans V-, on peut mettre V ou v sans rien changer au phénotype). On parle du ratio phénotypique de 3:1. Ce ratio est typique pour un caractère contrôlé par un seul gène avec dominance complète (voir action des gènes). Quand un seul gène est impliqué, on parle de croisement monohybride.

## 1.2. Test-cross

La composition de la F<sub>2</sub> à partir du croisement VV x vv est de 1/4VV + 1/2Vv + 1/4vv (tableau 4). Il est facile de distinguer vv du reste mais il est impossible de distinguer Vv de VV. Pour cela, on fait un test-cross. Dans ce dernier, on croise les individus de génotypes inconnus (V-) avec un individu de génotype récessif vv, appelé testeur:



Deux cas sont possibles:

- 1. V- x vv -----> 2 rangs (Vv)
- 2. V- x vv -----> 2 rangs (Vv) [1/2] + 6 rangs (vv) [1/2]

Dans le premier cas, toute la descendance est à deux rangs, c'est-à-dire Vv. Puisque le testeur est de génotype vv, il ne peut produire que des gamètes v. On en conclut que le génotype inconnu V- est VV. Dans le deuxième cas, la première moitié de la descendance est à deux rangs et l'autre à six rangs. Puisque le testeur ne peut fournir qu'un seul type de gamète v, l'autre gamète v dans le génotype vv est forcément donné par le parent de génotype inconnu. Ce génotype est alors Vv.

### 1.3. Epreuve sur descendance ou Progeny test

Au lieu du test-cross, on peut utiliser le "Progeny test" pour identifier le génotype inconnu V-. Dans ce test, on peut laisser la plante à génotype inconnu s'autoféconder et on examine la descendance qui en résulte. Ici également, deux cas sont possibles:

- 1. V -----> 2 rangs (VV)
- 2. V -----> 2 rangs (V-) [3/4] + 6 rangs (vv) [1/4]

De ceci on conclut que, si la descendance est en sa totalité formée de deux rangs, le génotype inconnu (V-) est VV. Par contre, si la descendance est formée de 3/4 à deux rangs et 1/4 à six rangs, le génotype inconnu est Vv.

Le test-cross et le Progeny test sont deux méthodes fréquemment utilisées en amélioration des plantes pour évaluer le potentiel génétique d'un individu (voir chapitre 6).

### 1.4. Hérité à deux gènes (dihybridisme)

Les deux variétés d'orge utilisées pour illustrer l'hérité à un seul gène peuvent différer par des caractères autres que le nombre de rangs par épi (précocité, résistance aux maladies, hauteur, couleur de l'aleurone du grain, etc.). Dans les exemples suivants, nous considérerons deux parents (P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub>) différents au niveau de deux caractères contrôlés chacun par un seul gène.

#### 1.4.1. Recombinaison de deux gènes indépendants

L'hérité à deux gènes indépendants (les 2 gènes se trouvant sur 2 chromosomes différents) peut être illustrée par un croisement entre deux variétés d'orge, une à deux rangs et à barbes lisses, d'une part, et l'autre à six rangs et à barbes rugueuses, d'autre part (fig. 9). L'état de rugosité des barbes est contrôlé par un gène (R) avec le caractère rugueux dominant sur le caractère lisse. En utilisant deux parents homozygotes, le croisement sera comme suit:

VVrr (P<sub>1</sub>) x vvRR (P<sub>2</sub>)

Les gamètes produits par P<sub>1</sub> seront tous du type Vr et ceux produits par P<sub>2</sub> seront du type vR. On aura donc:

VVrr x vvRR -----> F<sub>1</sub>: VvRr, 2 rangs à barbes rugueuses

Pour produire F<sub>2</sub>, l'autofécondation de la F<sub>1</sub> se passera comme suit: dans les ovaires (côté femelle), les gamètes produits seront VR, vR, Vr ou vr dans la proportion de 1/4 pour chaque type. Dans les anthères (côté mâle), les gamètes produits seront également VR, vR, Vr ou vr avec la même proportion de 1/4. Les gamètes produits seront alors

combinés deux à deux par le processus de la fécondation. Pour illustrer la combinaison des gamètes deux à deux, on peut utiliser un tableau à double entrée (tableau 5). Par la combinaison des quatre types de gamètes, on obtient 16 individus. En fait, on obtient neuf génotypes seulement car certains génotypes se répètent plus d'une fois dans le tableau de croisement. Les génotypes et leurs proportions sont:

1/16VVRR	2/16VVRr	1/16VVrr
2/16VvRR	4/16VvRr	2/16Vvrr
1/16vvRR	2/16vvRr	1/16vvrr

Tableau 5. Croisement pour un cas de dihybridisme avec deux gènes indépendants

Gamètes femelles	Gamètes mâles			
	1/4VR	1/4vR	1/4Vr	1/4vr
1/4VR	1/16VVRR	1/16VvRR	1/16VVRr	1/16VvRr
1/4vR	1/16VvRR	1/16vvRR	1/16VvRr	1/16vvRr
1/4Vr	1/16VVRr	1/16VvRr	1/16VVrr	1/16Vvrr
1/4vr	1/16VvRr	1/16vvRr	1/16Vvrr	1/16vvrr

Le tableau 6 montre les différentes proportions des génotypes et des phénotypes (F<sub>2</sub>) obtenus. Dans la population F<sub>2</sub>, sur 16 individus, on a neuf à deux rangs et à barbes rugueuses, trois à six rangs et à barbes rugueuses, trois à deux rangs et à barbes lisses et, enfin, un individu à six rangs et à barbes lisses. Il y a donc quatre phénotypes différents. Le ratio génotypique et le ratio phénotypique sont alors: 1:2:1:2:4:2:1:2:1 et 9:3:3:1 respectivement.

La composition de la population F<sub>2</sub> a été obtenue par la combinaison des gamètes mâles et femelles deux à deux. On peut aboutir au même résultat par la combinaison des génotypes pour chaque caractère comme illustré dans le tableau 7 (système à ramification).

Dans le cas d'un seul gène, le nombre de types de gamètes formés par la F<sub>1</sub> est de 2, le nombre d'associations possibles en F<sub>2</sub> de 4, le nombre de génotypes différents formés en F<sub>2</sub> de 3 et le nombre de phénotypes avec dominance complète de 2. Dans le cas de deux gènes indépendants, le nombre de gamètes différents formés par la F<sub>1</sub> est de 4, le nombre d'associations distinctes en F<sub>2</sub> de 16, le nombre de génotypes en F<sub>2</sub> de 9 et le nombre de phénotypes en F<sub>2</sub> de 4. Ceci nous permet de généraliser pour un nombre n de gènes. Si deux parents diffèrent par n gènes, le nombre de gamètes différents produits par la F<sub>1</sub> sera 2<sup>n</sup>, le nombre minimum (théorique) d'individus en F<sub>2</sub> pour avoir toutes les associations possibles sera 4<sup>n</sup>, le nombre de génotypes en F<sub>2</sub> sera 3<sup>n</sup> et le nombre de phénotypes différents, si la dominance est complète, sera 2<sup>n</sup>.

**Tableau 6. Distribution de fréquences de génotypes et phénotypes (F<sub>2</sub>) à partir d'un croisement dihybride avec deux gènes indépendants et dominance complète**

Proportions	Génotypes	Phénotypes	
1/16	VVRR	2 rangs à barbes rugueuses	} 9/16V-R-
2/16	VvRR	2 rangs à barbes rugueuses	
2/16	VVRr	2 rangs à barbes rugueuses	
4/16	VvRr	2 rangs a barbes rugueuses	
1/16	vvRR	6 rangs à barbes rugueuses	} 3/16vvR-
2/16	vvRr	6 rangs à barbes rugueuses	
1/16	VVrr	2 rangs à barbes lisses	} 3/16V-rr
2/16	Vvrr	2 rangs à barbes lisses	
1/16	vvrr	6 rangs à barbes lisses	1/16vvrr

**Tableau 7. Méthode de combinaison de génotypes (F<sub>2</sub>) dans un croisement dihybride (2 gènes indépendants)**

Nombre de rangs	Etat de barbes	Génotypes
1/4VV	-----> 1/4RR	-----> 1/16VVRR
	-----> 2/4Rr	-----> 2/16VV Rr
	-----> 1/4rr	-----> 1/16V Vrr
2/4Vv	-----> 1/4RR	-----> 2/16VvRR
	-----> 2/4Rr	-----> 4/16Vv Rr
	-----> 1/4rr	-----> 2/16V vrr
1/4vv	-----> 1/4RR	-----> 1/16vvRR
	-----> 2/4Rr	-----> 2/16vv Rr
	-----> 1/4rr	-----> 1/16v vrr

Dans le cas d'un seul gène (A), les génotypes possibles en F<sub>2</sub> et leurs proportions sont: 1AA : 2Aa : 1aa. On remarque que le génotype homozygote (AA ou aa) est précédé d'un coefficient 1 et le génotype hétérozygote (Aa) d'un coefficient 2. On peut utiliser cette règle et celle relative à la détermination du nombre de génotypes de la F<sub>2</sub> pour trouver ces derniers à partir de deux parents différents par deux gènes (A et B) au lieu d'utiliser la combinaison des gamètes ou des génotypes comme auparavant. Ceci permettra de déterminer les génotypes et leurs proportions d'une façon plus rapide. On sait qu'on a 3<sup>2</sup> soit 9 génotypes dont chacun doit être représenté une seule fois. Pour déterminer les proportions, on utilise la règle des coefficients : 1 pour l'homozygote et 2 pour l'hétérozygote (au niveau de chaque locus). Par exemple, le génotype AABB sera précédé par le coefficient 1 qui est le produit de 1 (AA) x 1 (BB). Le génotype AaBB aura 2 comme coefficient ceci étant le résultat de 2 (Aa) x 1 (BB) et le génotype AaBb aura pour coefficient 4 qui est le résultat de 2 (Aa) x 2 (Bb). On peut donc déterminer tous les génotypes et leurs proportions dans une population F<sub>2</sub> à partir du croisement AAbb x aaBB (A et B sont indépendants): 1AABB, 2AaBB, 2AABb, 4AaBb, 1AAbb, 2Aabb, 1aaBB, 2aaBb et 1aabb. On vérifie bien qu'il y a 16 individus (en additionnant tous les coefficients) et neuf génotypes.

#### 1.4.2. Recombinaison de deux gènes liés

Chez certaines espèces, des nombres importants de gènes ont été identifiés alors qu'elles ne possèdent qu'un nombre limité de chromosomes. Chez le maïs qui a dix paires de chromosomes seulement, plus de 500 gènes ont été identifiés. Il y a donc nécessairement plusieurs gènes par chromosome. La seule possibilité est que chaque chromosome soit un agrégat de gènes. Cet agrégat de gènes ou chromosome est encore appelé groupe de linkage. L'orge, qui a 14 chromosomes (2n = 14), a sept groupes de linkage. La tendance qu'ont certains gènes à être transmis ensemble des parents à leur descendance est appelée linkage. Deux gènes sur le même chromosome sont dits gènes liés ou appartenant au même groupe de linkage. Ces gènes liés sur le même chromosome pourraient poser des problèmes au sélectionneur s'ils ne pouvaient pas être séparés les uns des autres et donner des combinaisons nouvelles. Heureusement, des gènes liés sur le même chromosome peuvent être -dans une certaine proportion- séparés et recombinés avec d'autres gènes par le processus du crossing-over (fig. 10). Un exemple de recombinaison de deux gènes liés sera illustré par le croisement entre deux variétés d'orge, une à deux rangs avec des glumelles inférieures (lemma) non colorée et l'autre à six rangs avec des glumelles inférieures de couleur pourpre. Le gène V (contrôlant le nombre de rangs) et le gène P (contrôlant la couleur des glumelles inférieures) sont situés sur le même groupe de linkage (groupe II) avec un taux de recombinaison de 19,4%. La couleur pourpre est dominante par rapport à la non coloration. Le génotype du parent à deux rangs et non coloré est Vp/Vp et celui du parent à six rangs à couleur pourpre est vP/vP (le symbole "v" est utilisé pour indiquer que les gènes V et P sont liés).

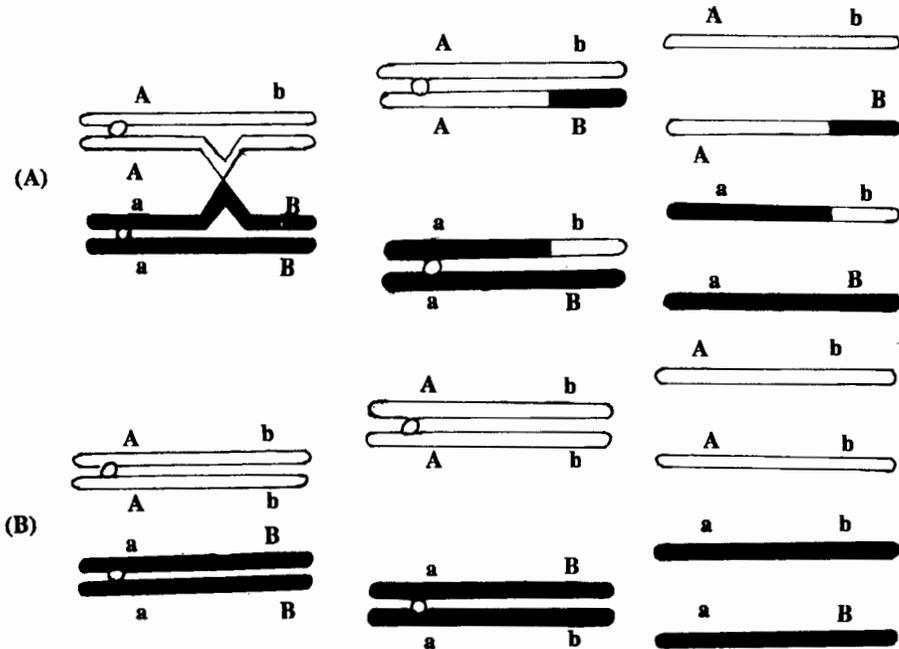


Figure 10. Appariement chromosomique durant la méiose

(A): avec crossing-over, produisant les gamètes Ab, AB, ab, et aB; (B): sans crossing-over, produisant les gamètes Ab et aB

Considérons le croisement suivant:

Vp/Vp x vP/vP ----->Vp/vP (F<sub>1</sub>)

Par définition, le taux de recombinaison est le pourcentage de gamètes recombinés. On ne peut pas observer directement les génotypes des gamètes pour déterminer ce taux. Pour le connaître, on extériorise les effets des génotypes des gamètes sous forme de phénotypes par un test-cross de la F<sub>1</sub> (tableau 8). Le testeur, de génotype double récessif (vp/vp), est utilisé pour deux raisons:

- la première est qu'un seul type de gamète (vp) sera produit même s'il y a crossing-over;
- en second lieu, les génotypes récessifs des gamètes apportés par le testeur ne s'exprimeront pas et seuls les génotypes des gamètes de la F<sub>1</sub> s'exprimeront.

En déterminant les proportions des phénotypes de la descendance de ce test-cross, on peut déduire les proportions des gamètes recombinés car les phénotypes recombinés (deux rangs pourpre et six rangs non coloré dans notre exemple) représentent les génotypes de ces gamètes, VP et vp. La proportion totale de recombinés est de  $2 \times 9,7\% = 19,4\%$ .

**Tableau 8. Détermination du taux de recombinaison entre deux gènes liés**  
**Cas du nombre de rangs et de la couleur de la glumelle inférieure chez l'orge**

Parents	$V_p/V_p \times v_p/v_p$			
$F_1$ x testeur	$V_p/v_p \times v_p/v_p$			
	----- Méiose			
Gamètes de la $F_1$ :				
- Sans crossing-over ( $1-2x$ )*	$1/2(1-2x)V_p + 1/2(1-2x)v_p$			
- Avec crossing-over ( $2x$ )	$1/2(x)V_p + 1/2(x)v_p + 1/2(x)V_p + 1/2(x)v_p$			
C'est-à-dire	$1/2(1-x)V_p + 1/2(1-x)v_p + 1/2(x)V_p + 1/2(x)v_p$			
Gamètes du testeur	$1v_p$			
	----- Fécondation			
Génotypes de la descendance du test-cross	$1/2(1-x)V_p/v_p + 1/2(1-x)v_p/v_p + 1/2(x)V_p/v_p + 1/2(x)v_p/v_p$			
Phénotypes	40,3% 2 rangs non coloré	40,3% 6 rangs pourpre	9,7% 2 rangs pourpre	9,7% 6 rangs non coloré

\* Si le taux de recombinaison est  $x$ , le crossing-over s'est produit dans  $2x$  cellule-mères des gamètes

## 2. Hérité quantitative

Nous avons vu dans ce chapitre que les caractères mendéliens à hérité qualitative peuvent être classés en phénotypes bien distincts. Les phénotypes de ce genre sont déterminés par des gènes dont les effets ne sont pas ou peu influencés par l'environnement. Généralement, les caractères à hérité qualitative sont contrôlés par un nombre limité de gènes. À l'opposé, un certain nombre de caractères à valeur agronomique présentent une variabilité ne pouvant pas être classée en phénotypes distincts. Il existe une gamme continue de phénotypes avec deux extrêmes et tous les cas intermédiaires (exemple rendement). Les caractères quantitatifs sont généralement contrôlés par un nombre important de gènes à effets cumulatifs dont on ne peut pas déceler les effets individuels. De plus, une grande partie de la variabilité observée pour la plupart de ces caractères est due à des effets de l'environnement.

### 2.1. Exemple d'hérité quantitative

Après la redécouverte des lois de MENDEL au début du XXe siècle, on pensait qu'il y avait une différence fondamentale dans l'essence même des caractères qualitatifs et

quantitatifs. NILSON-EHLE, en 1910, avait développé un modèle permettant de faire la liaison entre ces deux types d'hérédités. Cet auteur a travaillé sur l'hérédité de la couleur des grains de blé. Il a croisé une souche de blé à graines de couleur roux très foncé avec une souche à graines "blanches". La F<sub>1</sub> avait des graines de couleur roux intermédiaire. Après autofécondation, la F<sub>2</sub> avait des graines de couleurs variant du roux très foncé jusqu'au "blanc" en passant par toutes les couleurs intermédiaires (roux foncé, roux intermédiaire, roux clair et roux très clair). Les proportions des graines à couleur roux très foncé et les graines "blanches" étaient de 1/64 chacune (tableau 9). NELSON-EHLE interpréta ces données comme étant le résultat d'une ségrégation de trois couples d'allèles à effets individuels et cumulatifs. Il a nommé ces gènes R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub> et R<sub>3</sub> avec le parent R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>R<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub> présentant la couleur roux très foncé et le parent r<sub>1</sub>r<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>r<sub>3</sub> présentant la couleur "blanche". Chacun des allèles "actifs" R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub> et R<sub>3</sub> contribue à la couleur rousse de la graine. La figure 11 représente la distribution de fréquences pour la F<sub>2</sub> résultant de ce croisement.

Tableau 9. Illustration d'un cas d'hérédité quantitative avec trois gènes indépendants

Parents	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub> Roux très foncé (6 R)	x	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub> "Blanc" (0 R)																			
F <sub>1</sub>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub> (Roux intermédiaire)																					
F <sub>2</sub>	1/64 R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub> : 6/64	<	<table border="0"> <tr> <td>R<sub>1</sub>r<sub>1</sub>R<sub>2</sub>R<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> <td rowspan="3">: 15/64 &lt;</td> <td>R<sub>1</sub>r<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>R<sub>2</sub>R<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <td></td> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <td></td> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <td></td> <td>r<sub>1</sub>r<sub>1</sub>R<sub>2</sub>R<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> </table>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	: 15/64 <	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> R <sub>3</sub>				R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> R <sub>3</sub>				R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>				r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>
R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	: 15/64 <	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>		R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>		R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																				
			R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																			
			R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																			
			r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																			
20/64	<	<table border="0"> <tr> <td>R<sub>1</sub>r<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> <td rowspan="5">: 15/64 &lt;</td> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> </tr> <tr> <td>R<sub>1</sub>R<sub>1</sub>R<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> <td></td> <td>r<sub>1</sub>r<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> </table>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	: 15/64 <	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>		r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>	<table border="0"> <tr> <td>R<sub>1</sub>r<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>r<sub>3</sub>r<sub>3</sub></td> <td rowspan="2">: 6/64</td> </tr> <tr> <td>r<sub>1</sub>r<sub>1</sub>r<sub>2</sub>r<sub>2</sub>R<sub>3</sub>R<sub>3</sub></td> </tr> </table>	R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	: 6/64	r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>		
R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	: 15/64 <	R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>		r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> R <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>		r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>		R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>																				
r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> R <sub>2</sub> R <sub>3</sub> r <sub>3</sub>		R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																				
r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> R <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>		r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																				
R <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> r <sub>3</sub> r <sub>3</sub>	: 6/64																					
r <sub>1</sub> r <sub>1</sub> r <sub>2</sub> r <sub>2</sub> R <sub>3</sub> R <sub>3</sub>																						

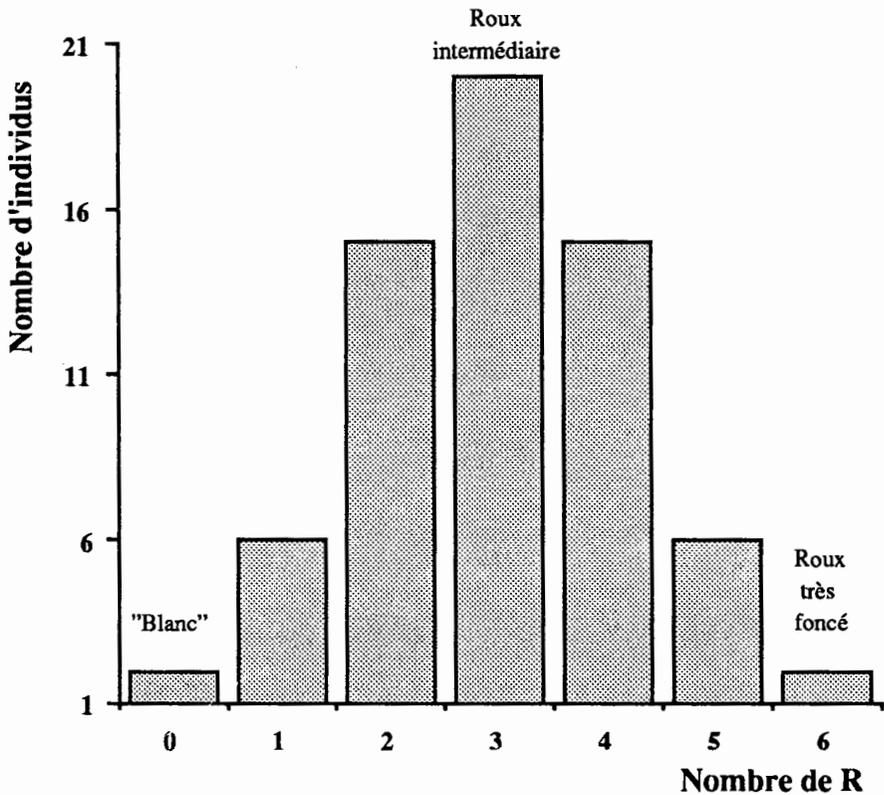
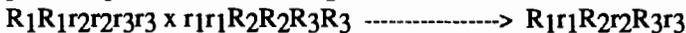


Figure 11. Distribution de fréquences de la F<sub>2</sub> dans le cas de l'hérédité de la couleur du grain de blé

## 2.2. Ségrégation transgressive

En croisant deux individus, un de couleur roux clair et l'autre de couleur roux foncé par exemple, on obtient une F<sub>1</sub> de couleur roux intermédiaire:



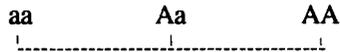
En autofécondant la F<sub>1</sub> (tableau 9), d'autres phénotypes, en dehors de l'intervalle des parents, sont créés. Ces phénotypes de couleur plus foncée ou plus claire que celle des parents sont le résultat d'une combinaison, dans certains individus, d'allèles favorables ou d'allèles non favorables pour la couleur rousse. C'est le résultat d'une ségrégation transgressive qui est généralement exploitée par les sélectionneurs pour la création de variétés supérieures à partir de croisements de variétés à valeurs intermédiaires.

## 2.3. Modes d'action des gènes

### 2.3.1. Interactions intra-locus

#### 2.3.1.1. Additivité

L'additivité est obtenue lorsque l'hétérozygote (Aa) présente une valeur phénotypique qui coïncide avec la valeur phénotypique moyenne des deux homozygotes (AA et aa), c'est-à-dire la valeur de  $Aa = 1/2(\text{valeur de AA} + \text{valeur de aa})$ .



#### 2.3.1.2. Dominance

La dominance peut être définie comme l'écart ou la déviation par rapport à l'additivité.

##### 2.3.1.2.1. Dominance complète

Dans ce cas, la valeur de l'hétérozygote (Aa) est confondue avec celle de l'un des homozygotes (AA par exemple).



##### 2.3.1.2.2. Dominance partielle

Dans ce cas, la valeur de l'hétérozygote (Aa) se situe quelque part entre la valeur moyenne des deux homozygotes et celle de l'un d'entre eux (AA par exemple).



##### 2.3.1.2.3. Superdominance

Pour la superdominance, la valeur de l'hétérozygote est supérieure à celle de l'homozygote dominant.



La représentation paramétrique suivante illustre les différents modes d'action des gènes dans le cas d'une interaction intra-locus:

Génotypes	Valeurs
AA	$\alpha + 2u$
Aa	$\alpha + u + \beta u$
aa	$\alpha$

$\alpha$  est la valeur de base correspondant, ici, à l'homozygote aa. La substitution de a par A dans Aa ajoute une valeur  $u + \beta u$  à la valeur de base  $\alpha$  et la substitution des deux a dans aa par deux A ajoute une valeur  $2u$ . Tout dépendra de la valeur de  $\beta$ , niveau de dominance:

- 1.  $\beta = 0$  : additivité puisque la valeur de Aa  $= \alpha + u + 0u = \alpha + u = 1/2(a + a + 2u) = 1/2$  (valeur de aa + valeur de AA).
- 2.  $\beta = 1$  : dominance complète puisque la valeur de Aa  $= \alpha + 2u =$  valeur de AA.
- 3.  $0 < \beta < 1$  : Dominance partielle puisque la valeur de Aa est comprise entre la moyenne de aa et AA ( $\alpha + u$ ) et la valeur de AA ( $\alpha + 2u$ ).
- 4.  $\beta > 1$  : superdominance, puisque la valeur de Aa ( $\alpha + u + \beta u$ ) est supérieure à celle de AA ( $\alpha + 2u$ ).

### 2.3.2. Interactions inter-allélique et inter-locus

#### 2.3.2.1. Effets additifs

La couleur de la graine de blé vue auparavant, où chaque allèle "actif" R contribue au degré de coloration de la graine, est un exemple de gènes à effets additifs. Des valeurs phénotypiques de 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, etc., représentant une progression arithmétique correspondant à la présence de 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, etc., allèles "actifs" respectivement, donnent un exemple d'action additive des gènes. La distribution des phénotypes correspond à une répartition normale. En réalité, la distribution des valeurs des effets des gènes n'est pas exactement normale, mais les effets de l'environnement (assez importants pour les caractères quantitatifs) donnent à la courbe sa forme en cloche (fig. 12).

Sachant qu'une plante de génotype Aa produit des gamètes A et a, Si elle est autofécondée, les deux gamètes seront combinés de la façon suivante:

$$(A + a)(A + a) = AA + Aa + Aa + aa = AA + 2Aa + aa = (A + a)^2$$

Le même phénomène peut se produire avec un autre locus B. Par contre, si la plante est hétérozygote pour deux loci indépendants (A et B), l'autofécondation donne :

$$(AA + 2Aa + aa)(BB + 2Bb + bb) = (A + a)^2(B + b)^2$$

Si A et B sont à effets cumulatifs et égaux et si on désigne les allèles "actifs" (A et B) par X et les allèles "inactifs" (a et b) par Y, l'équation  $(A + a)^2(B + b)^2$  pourra alors s'écrire :  $(X + Y)^2(X + Y)^2 = (X + Y)^4$

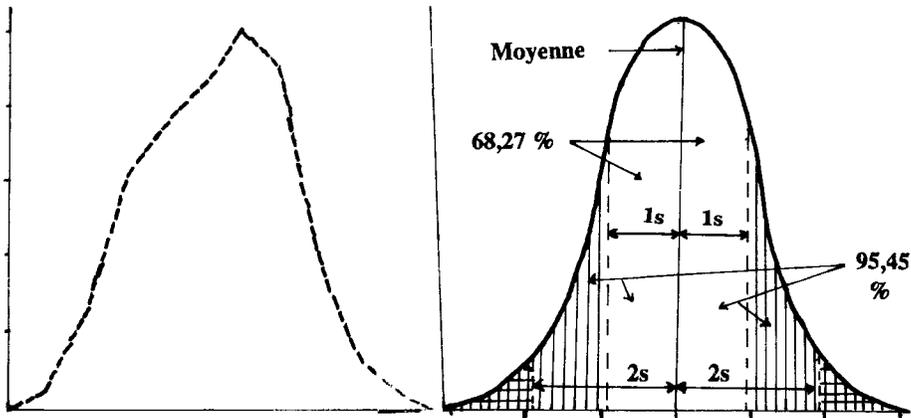
Pour trois loci, on aura  $(X + Y)^6$ . Pour  $n$  loci, on aura  $(X + Y)^{2n}$  représentant tous les génotypes possibles dans la descendance. Le développement de  $(X + Y)^{2n}$  donne:

$$(X + Y)^{2n} = C^{2n-p} X^{2n-p} Y^p \quad (\text{eq 1})$$

où  $C^{2n-p}$  représente le nombre d'individus ayant  $2n-p$  allèles "actifs" et  $p$  allèles "inactifs".  $X^{2n-p}$  est le nombre minimum d'individus dans la population représentant tous les génotypes possibles ( $C^{2n-p} = 4^n$ ). En prenant comme exemple le cas de la couleur du grain de blé où trois loci sont impliqués, on aura après autofécondation d'une plante hétérozygote ( $R_1r_1R_2r_2R_3r_3$ ):

$$\begin{aligned} (X + Y)^6 &= C^6 X^6 Y^0 + C^5 X^5 Y^1 + C^4 X^4 Y^2 + C^3 X^3 Y^3 + C^2 X^2 Y^4 + C^1 X^1 Y^5 + C^0 X^0 Y^6 \\ &= 1X^6Y^0 + 6X^5Y^1 + 15X^4Y^2 + 20X^3Y^3 + 15X^2Y^4 + 6X^1Y^5 + 1X^0Y^6 \end{aligned}$$

On aura donc une descendance théorique de 64 individus ( $1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1$  ou bien  $4^3$ ): une plante avec 6 allèles "actifs" et 0 allèles "inactifs", six plantes avec 5 allèles "actifs" et 1 allèle "inactif", 15 plantes avec 4 allèles "actifs" et 2 allèles "inactifs", 20 plantes avec 3 allèles "actifs" et 3 allèles "inactifs", 15 plantes avec 2 allèles "actifs" et 4 allèles "inactifs", six plantes avec 1 allèle "actif" et 5 allèles "inactifs", et une plante avec 0 allèles "actifs" et 6 allèles "inactifs".



**Figure 12.** Distribution d'une population pour un caractère à hérédité quantitative  
À gauche, courbe tracée à partir des distributions de fréquences et à droite, courbe reconstruite à partir des paramètres statistiques de la population.  $s$ : écart-type de la population pour le caractère en question

### 2.3.2.2. Effets multiplicatifs

Des valeurs phénotypiques de 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, etc., représentant une progression géométrique et correspondant à la présence de 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, etc... allèles "actifs"

respectivement, donnent un exemple de gènes à effets multiplicatifs. La distribution pour de tels phénotypes n'est pas normale mais tend à être asymétrique (décalée vers les valeurs correspondant à l'un des parents puisque la moyenne géométrique des 2 parents est la racine carrée du produit de leurs valeurs). La distribution peut être normalisée par une transformation logarithmique.

### 2.3.3. Interactions inter-locus

#### 2.3.3.1. Epistasie

L'épistasie est l'interaction entre deux ou plusieurs gènes non alléliques. Différentes formes d'épistasie peuvent être rencontrées. En prenant l'exemple de deux gènes (A et B) et dans le cas de gènes indépendants et de dominance complète, on a quatre phénotypes dans les proportions  $9/16(A-B-)$  :  $3/16(A-bb)$  :  $3/16(aaB-)$  :  $1/16(aabb)$ . Dans le cas de l'épistasie, ce ratio étant modifié, on peut avoir les différentes formes suivantes.

##### 2.3.3.1.1. Epistasie dominante

Dans ce cas, il suffit d'un allèle dominant dans un locus, par exemple l'allèle A, pour l'expression d'un phénotype donné quelque soit l'allèle présent dans un autre locus (B). On dit que le locus A est épistatique sur le locus B. Le ratio phénotypique est de  $12/16(A---)$  :  $3/16(aaB-)$  :  $1/16(aabb)$ .

##### 2.3.3.1.2. Epistasie récessive

Dans ce cas, le génotype récessif d'un locus, par exemple aa, empêche l'expression des allèles d'un autre locus B. Le locus A exerce une épistasie récessive sur le locus B. Les allèles du locus hypostatique B ne peuvent s'exprimer qu'en présence de l'allèle dominant A. Le ratio phénotypique est de  $9/16(A-B-)$  :  $3/16(A-bb)$  :  $4/16(aa---)$ .

##### 2.3.3.1.3. Interaction entre un gène dominant et un gène récessif s'exprimant par le même phénotype

Dans ce type d'épistasie, on observe seulement deux phénotypes dans la F<sub>2</sub>. Cela se produit quand le phénotype est obtenu soit par la présence d'un génotype dominant au niveau d'un locus (A- par exemple), soit par celle du génotype récessif au niveau d'un autre locus (bb). Le ratio phénotypique est de  $13/16(A-B-, ---bb)$  :  $3/16(aaB-)$ .

##### 2.3.3.1.4. Deux gènes à effets cumulatifs

Le phénotype dépend du nombre de loci ayant un ou deux allèles dominants. Le ratio phénotypique est de  $9/16(A-B-)$  :  $6/16(A-bb, aaB-)$  :  $1/16(aabb)$ .

### 2.3.3.1.5. Deux gènes dominants sans effets cumulatifs

Les allèles dominants au niveau de chacun des deux loci s'expriment sans effets cumulatifs. Le ratio phénotypique est de  $15/16(A-B-, A-bb, aaB-)$  :  $1/16(aabb)$ .

### 2.3.3.1.6. Deux gènes récessifs se traduisant par le même phénotype

Les génotypes homozygotes récessifs au niveau de chacun des deux loci s'expriment par le même phénotype. La présence des allèles dominants au niveau des deux loci donne un autre phénotype. Le ratio phénotypique est de  $9/16(A-B-)$  :  $7/16(A-bb, aaB-, aabb)$ .

Un exemple d'épistasie peut être illustré par le mécanisme du gène à effet inhibiteur sur la formation de la couleur de l'albumen du maïs. Chez cette plante, un allèle inhibiteur dominant  $I$ , est épistatique sur l'allèle dominant  $C$ , situé au niveau d'un autre locus et contrôlant la coloration de l'albumen. La présence de l'allèle  $I$  à l'état dominant empêchera la formation de toute couleur quelque soit la condition du locus  $C$ . Le croisement d'un parent homozygote coloré ( $CCii$ ) par un parent homozygote sans couleur ( $ccII$ ) donne une  $F_2$  avec la distribution suivante:  $9/16C-I-$ , non colorés :  $3/16 C-ii$ , colorés :  $3/16ccI-$ , non colorés :  $1/16ccii$ , non colorés. On aura donc  $13/16$  non colorés et  $3/16$  colorés.

Le tableau 10 représente certains types d'action et d'interaction de gènes pour deux loci ( $A$  et  $B$ ) et deux allèles par locus.

### 2.3.3.2. Gènes modificateurs à effets mineurs

Les gènes modificateurs à effets mineurs sont importants dans l'hérédité car ils peuvent causer des déviations mineures dans les valeurs phénotypiques attendues lors de l'étude de l'hérédité des gènes à effets majeurs (cas de caractères qualitatifs). Les gènes modificateurs à effets mineurs sont souvent rencontrés dans des cas de résistance aux maladies pour lesquelles des gènes à effets majeurs contrôlent des types de réactions bien définis. La valeur des gènes modificateurs à effets mineurs dans des programmes de sélection dépend du nombre présent de ces gènes, de l'intensité de leurs effets sur le caractère en question et de la direction dans laquelle ils orientent la valeur phénotypique de ce caractère.

## 2.3.4. Autres modes d'action des gènes

### 2.3.4.1. Pléiotropie

Parfois, un gène peut avoir un effet sur deux caractères distincts ou plus. Toutes les expressions phénotypiques multiples d'un seul gène sont appelées effets pléiotropiques.

**Tableau 10. Quelques types d'action des gènes pour un modèle\* à deux loci (A et B) avec deux allèles par locus**

Additivité				Un gène à effet de dominance (A) et un gène additif (B)			
AABB	AABb	AAbb	AA	AABB	AABb	AAbb	AA
15	11	7	11	12	8	4	8
AaBB	AaBb	Aabb	Aa	AaBB	AaBb	Aabb	Aa
12	8	4	8	12	8	4	8
aaBB	aaBb	aabb	aa	aaBB	aaBb	aabb	aa
9	5	1	1	9	5	1	5
BB	Bb	bb		BB	Bb	bb	
12	8	4		11,25	7,25	3,25	
Dominance complète				Superdominance			
AABB	AABb	AAbb	AA	AABB	AABb	AAbb	AA
6	6	4	5,5	4	6	2	4,5
AaBB	AaBb	Aabb	Aa	AaBB	AaBb	Aabb	Aa
6	6	4	5,5	6	8	4	6,5
aaBB	aaBb	aabb	aa	aaBB	aaBb	aabb	aa
5	5	1	4	3	5	1	3,5
BB	Bb	bb		BB	Bb	bb	
5,75	5,75	3,25		4,75	6,75	2,75	
Epistasie (2 gènes à effets cumulatifs)							
AABB	AABb	AAbb	AA				
4	4	2	3,5				
AaBB	AaBb	Aabb	Aa				
4	4	2	3,5				
aaBB	aaBb	aabb	aa				
2	2	1	1,75				
BB	Bb	bb					
3,5	3,5	1,75					

\* Ce modèle suppose une fréquence génique de 0,5 par locus

Parfois, l'effet de pléiotropie était confondu avec ce qui était en réalité l'effet de deux gènes étroitement liés. Dans certaines populations (descendances) très larges, on a pu trouver des génotypes recombinés à un taux très faible écartant ainsi les hypothèses de pléiotropie. Un allèle récessif obtenu par mutation chez le pois chiche, par exemple, contrôle en même temps la taille et la longueur des feuilles, la hauteur de la plante et les nombres de branches, de gousses et de graines.

#### 2.3.4.2. Létalité

Certains allèles se manifestent par la mort de l'individu qui les porte avant sa maturité. Appelés allèles létaux, ils peuvent apparaître par mutation (voir plus loin paragraphe 3.4.). Si l'allèle est dominant (c'est à dire, capable de provoquer la mort de l'individu à l'état homozygote ou hétérozygote), il sera éliminé de la population dès qu'il survient. Un allèle léthal récessif ne provoque la mort que des individus homozygotes pour cet allèle. Un exemple d'allèle léthal est celui du gène ( $C^G$ ) contrôlant la couleur des feuilles de soja. Le génotype  $C^G C^G$  donne des feuilles vertes,  $C^G C^Y$  donne aux feuilles une couleur vert pâle et  $C^Y C^Y$  donne des feuilles jaunes, tellement déficientes en chlorophylle que les plantes ne parviennent pas à maturité.

#### 2.3.4.3. Pénétrance et expressivité

Dans certains cas, des génotypes identiques ne se traduisent pas par le même phénotype même si l'environnement est uniforme. La capacité d'un gène ou d'un groupe de gènes à être exprimé au niveau du phénotype est appelée pénétrance. Un exemple est donné par la génétique de la résistance de la tomate à la maladie de la fusariose. Deux variétés homozygotes pour l'allèle I de résistance (possédant le même génotype II) ont produit des nombres différents de plantules sensibles quand elles étaient exposées au même niveau de la maladie. Ceci veut dire que la résistance à cette maladie n'a pas 100% de pénétrance et que celle-ci est différente d'une variété à l'autre. Les mécanismes à l'origine des pénétrances incomplètes ne sont pas connus. L'interaction des gènes avec l'environnement joue probablement un rôle important.

Un caractère, même pénétrant, peut s'exprimer de façons variables. Le degré d'expression est appelé expressivité. Dans le système de la résistance de la tomate à la fusariose, des variations du degré de sensibilité des plantes sensibles reflètent des différences dans l'expressivité du gène.

Il est possible que des gènes modificateurs à effets mineurs et qui diffèrent d'un individu à un autre affectent des gènes majeurs, de telle sorte que la sélection pour une pénétrance ou une expressivité inférieures ou supérieures soit possible. Ceci s'est produit avec l'hérédité de la fusion des branches du pois. Des variations dans la pénétrance et l'expressivité de ce caractère ont été identifiées. Cependant, il a été possible de

sélectionner des lignées avec une pénétrance complète et une expressivité uniforme. Ceci a été probablement le résultat de la fixation par sélection d'un seul génotype pour tous les loci affectant ce caractère.

Le tableau 11 donne quelques formules pour déterminer le nombre de gamètes produits par la F<sub>1</sub>, le nombre de génotypes et de phénotypes possibles dans la F<sub>2</sub> et les ratios génotypiques et phénotypiques en F<sub>2</sub>.

**Tableau 11. Quelques formules pour la détermination des nombres de gamètes, de génotypes et de phénotypes, et des ratios génotypiques et phénotypiques dans le cas de ségrégation de n loci indépendants**

Paires d'allèles	1	2	3	4	n
Gamètes différents produits par la F <sub>1</sub>	2	4	8	16	2 <sup>n</sup>
Nombre minimum d'individus F <sub>2</sub> pour recouvrir tous les génotypes*	4	16	64	256	4 <sup>n</sup>
Génotypes à la F <sub>2</sub>	3	9	27	81	3 <sup>n</sup>
Phénotypes à la F <sub>2</sub> (dominance complète)	2	4	8	16	2 <sup>n</sup>
Nouveaux phénotypes à la F <sub>2</sub> (dominance complète)	0	2	6	14	2 <sup>n</sup> - 2
Phénotypes à la F <sub>2</sub> (additivité, gènes à effets inégaux)	3	9	27	81	3 <sup>n</sup>
Phénotypes à la F <sub>2</sub> (gènes à effets cumulatifs et égaux)	3	5	7	9	2n + 1
Ratio génotypique de la F <sub>2</sub> **	(1:2:1) <sup>1</sup>	(1:2:1) <sup>2</sup>	(1:2:1) <sup>3</sup>	(1:2:1) <sup>4</sup>	(1:2:1) <sup>n</sup>
Ratio phénotypique de la F <sub>2</sub> (dominance complète)	(3:1) <sup>1</sup>	(3:1) <sup>2</sup>	(3:1) <sup>3</sup>	(3:1) <sup>4</sup>	(3:1) <sup>n</sup>

\* Dans une population infinie, sur 4n individus on a tous les génotypes possibles (voir question 6 pour un exemple dans le cas d'une population finie)

\*\* (1:2:1)<sup>2</sup> par exemple est égal à 1:2:1:2:4:2:1:2:1.

## 2.4. Inbreeding (consanguinité) et hétérosis (vigueur hybride)

### 2.4.1. Inbreeding

Dans une population hétérozygote, l'inbreeding se traduit par une augmentation de la fréquence des homozygotes. D'ailleurs, l'inbreeding peut être défini par l'une des différentes formes de croisements permettant l'augmentation du pourcentage des homozygotes dans une population hétérozygote. L'autofécondation est la forme la plus poussée d'inbreeding dans la mesure où elle permet d'atteindre rapidement l'homozygotie totale (Pour les diploïdes, l'haplo-diploïdisation (voir chapitre 10) peut aboutir à l'homozygotie totale en une seule génération, mais n'a pas été considérée ici car seuls les systèmes naturels de reproduction sont considérés).

Après chaque autofécondation, l'hétérozygotie est réduite de moitié (tableau 12). Le pourcentage des individus homozygotes (à ne pas confondre avec les loci homozygotes) pour un locus après  $m$  générations d'autofécondation d'un individu hétérozygote pour ce locus est donné par  $(2^m - 1)/2^m$ . Pour  $n$  loci, ce pourcentage est de  $[(2^m - 1)/2^m]^n$ . D'autres formes d'inbreeding peuvent inclure le croisement entre plein-frères (FS, du mot anglais full-sibs), demi-frères (HS, du mot anglais half-sibs) ou entre individus

Tableau 12. Évolution de l'homozygotie par autofécondation

$S_0^*$	Aa			
$S_1$	1/4AA	1/2Aa		1/4aa
$S_2$	1/4AA 3/8AA	1/2(1/4AA 1/4Aa)	1/4aa	1/4aa 3/8aa
$S_3$	3/8AA 7/16AA	1/4(1/4AA 1/8Aa)	1/4aa	3/8aa 7/16aa
$S_4$	7/16AA 15/32AA	1/8(1/4AA 1/16Aa)	1/4aa	7/16aa 15/32aa
etc.				

\*  $S_0, S_1, S_2, S_3, S_4$ , etc représentent respectivement la population de départ (Aa), les populations après 1, 2, 3, 4, ... générations d'autofécondation

proches par parenté. Les plein-frères ont les deux parents en commun alors que les demi-frères ont un seul parent en commun. Exemple:



D et E sont des plein-frères car ils ont les deux parents (A et B) en commun alors que D et F ou E et F sont des demi-frères car ils ont un seul parent (B) en commun.

L'évolution du pourcentage des homozygotes, selon le type de croisement et en fonction du nombre de générations d'inbreeding, est représentée par la figure 13.

Parallèlement à l'augmentation de l'homozygotie dans une population, on assiste à une augmentation du degré d'uniformité entre les individus provenant d'un même parent. L'inbreeding se traduit également par une perte de vigueur (diminution de la hauteur, du poids total, de la production du grain, de la résistance aux maladies, etc.) (fig. 13). Cette perte de vigueur est appelée "dépression de consanguinité". Ce phénomène est surtout marqué chez les plantes allogames (sauf pour quelques cas tels que la citrouille, le concombre, la courge, la pastèque et le ricin). Pour les plantes autogames telles que le blé, l'orge, le riz, le soja et la tomate, l'effet d'inbreeding n'est pas apparent et ces plantes peuvent être maintenues à l'état homozygote sans perte de vigueur.

#### 2.4.2. Hétérosis

L'effet hétérosis et l'effet de dépression de consanguinité sont deux aspects opposés du même phénomène génétique. L'hétérosis est défini comme étant la différence (supériorité) entre l'hybride F<sub>1</sub> et la moyenne des parents. D'un point de vue pratique, l'hétérosis peut être défini comme étant la supériorité de la F<sub>1</sub> par rapport au meilleur parent car, en tant qu'agronomes, c'est la différence entre l'hybride et la meilleure variété (parent) qui nous intéresse. L'hétérosis peut se manifester par une augmentation de hauteur, du volume racinaire, de la taille des feuilles et de l'épi, du nombre et de la taille des graines, de la résistance aux maladies, de la précocité, etc... (voir photo 1 en annexes).

##### 2.4.2.1. Explication de l'hétérosis

Parmi les différentes théories avancées pour expliquer le phénomène d'hétérosis, on peut citer les suivantes.

###### 2.4.2.1.1. Théorie de la superdominance

Émise indépendamment par SHULL et EAST en 1908 pour expliquer l'hétérosis, cette première théorie se base sur la supériorité de l'hétérozygote par rapport aux homozygotes. Elle suppose qu'il existe des allèles à effets contrastés A et a, la combinaison Aa étant supérieure à la combinaison AA ou aa. L'individu le plus vigoureux selon cette théorie sera celui qui a le nombre le plus grand de loci hétérozygotes.

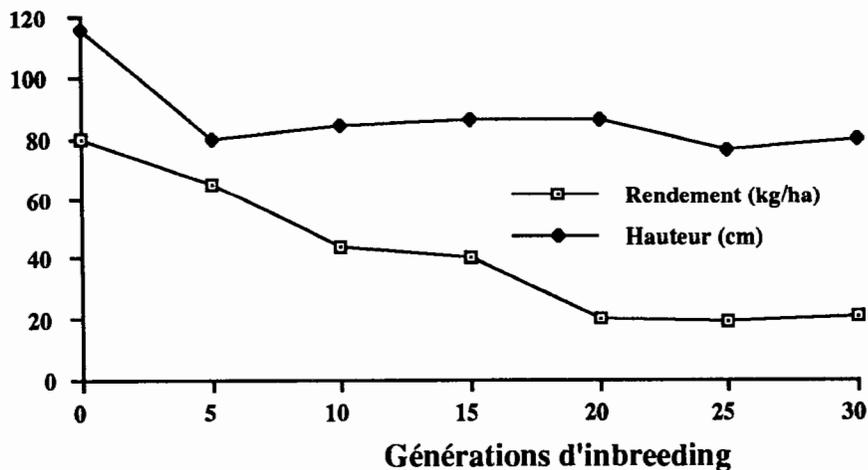
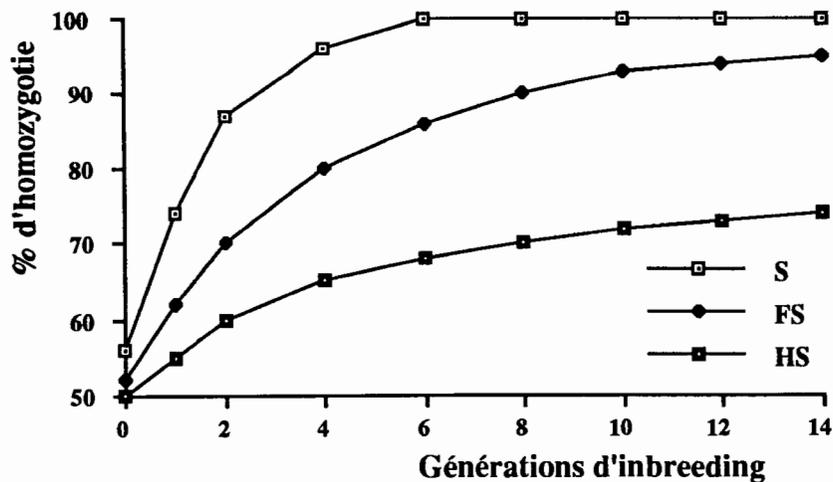


Figure 13. Évolution de l'homozygotie en fonction de différentes formes d'inbreeding (en haut) et effets des autofécondations successives sur la hauteur et le rendement du maïs (en bas)

S = autofécondation; FS = croisement entre plein-frères; HS = croisement entre demi-frères

#### 2.4.2.1.2. Théorie de la dominance

Cette théorie suppose la dominance complète. L'accumulation des gènes dominants dans la  $F_1$  peut fournir une explication de l'hétérosis. Un exemple peut être fourni par le croisement  $AAbbcc \times aaBBCC$ . Selon ce modèle, si on prend une valeur de 1 pour le parent femelle ( $AA\text{b}bcc$ ) et une valeur de 2 pour le parent mâle ( $aaBBCC$ ), la  $F_1$  aura une valeur de 3.

Parmi les critiques qui ont été faites à cette théorie, on peut citer le fait qu'il serait possible d'accumuler suffisamment de gènes dominants à l'état homozygote dans une seule lignée homozygote par autofécondation. L'exemple précédent montre que si les trois gènes sont indépendants, il est possible, par autofécondation de la  $F_1$ , de produire des individus du type  $AABBCC$  dans la  $F_2$  avec une fréquence de  $1/27$  (cette fréquence serait inférieure si les gènes sont liés). Théoriquement, dans le cadre de la dominance, il n'existe pas de différence entre  $AaBbCc$  et  $AABBCC$ . Ceci n'est pas observé car l'autofécondation entraîne toujours une perte de vigueur des lignées développées par autofécondation par rapport à la population en pollinisation libre de départ. Cependant, cette situation peut être expliquée par le fait que pour un caractère quantitatif tel que l'effet hétérosis, il faudrait analyser une population extrêmement large pour isoler un génotype possédant les allèles dominants au niveau de tous les loci. On peut également expliquer la perte de vigueur observée durant les générations d'autofécondation par la mise à l'état homozygote de gènes létaux ou sublétaux.

#### 2.4.2.1.3. Théorie de l'épistasie

L'interaction inter-locus a été également proposée pour expliquer l'hétérosis. Ce phénomène inclut tous les effets d'un gène au niveau d'un locus sur l'expression d'autres gènes au niveau d'autres loci. Bien que l'existence d'interaction entre gènes non alléliques pour produire un caractère soit un phénomène génétiquement bien connu, aucun exemple satisfaisant ne peut être cité pour démontrer le rôle des effets épistatiques dans le phénomène d'hétérosis.

Les deux premières théories émises pour expliquer l'hétérosis aboutissent pratiquement au même résultat et ne s'excluent pas mutuellement. Dans un phénomène aussi complexe que l'hétérosis, de nombreux processus et mécanismes génétiques doivent probablement intervenir.

#### 2.4.2.2. Utilisation de l'hétérosis

L'hétérosis était à la base de la création des hybrides chez différentes espèces végétales cultivées. La supériorité de l'hybride par rapport aux souches parentales a poussé plusieurs sélectionneurs à en développer chez le maïs, le sorgho, la tomate et d'autres espèces végétales (voir hybrides de maïs dans le chapitre 6).

## 2.5. Origines de la variabilité

Dans une population de maïs par exemple, toutes les plantes ne sont pas identiques sur le plan phénotypique. Elles peuvent être différentes par la hauteur, la date d'épiaison, le poids, le nombre d'épis, etc. On dit que la population est variable. Cette variabilité a deux origines: une environnementale et une héréditaire ou génétique.

### 2.5.1. Variabilité due à l'environnement

Deux plantules d'orge issues de deux graines de grosseurs différentes se développent différemment lors de la levée car les quantités de réserves contenues dans l'albumen ne sont pas identiques. L'embryon de la graine la plus grosse bénéficiera d'une réserve plus riche que celui de la graine la plus petite. Une variété de maïs ou de blé adaptée aux conditions de culture en Europe, par exemple, ne sera pas forcément adaptée au Maroc, le milieu étant différent. Une variété d'orge, très productive dans un sol fertile, ne le sera probablement pas dans un sol très peu fertile. Tous ces exemples montrent que l'environnement peut contribuer à la variabilité observée dans une population végétale. Tous les facteurs autres que génétiques constituent l'environnement. La température, l'eau, les insectes, les agents pathogènes, le photopériodisme, la fertilisation, la lumière, le type de sol, la direction et la vitesse du vent, etc...font tous partie intégrante de l'environnement dont les effets peuvent être évalués sur une population génétiquement uniforme. La variation environnementale n'est pas transmise à la génération suivante et, par conséquent, ne peut être isolée par sélection.

### 2.5.2. Variabilité génétique

La variabilité génétique résulte du fait que des individus différents possèdent des génotypes différents. Une population constituée par des génotypes AA, Aa et aa est génétiquement variable. Le croisement entre deux parents P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub>, de génotypes AA et aa respectivement, donne une population F<sub>1</sub> constituée de plantes ayant toutes le même génotype, Aa. Par autofécondation des F<sub>1</sub>, la population F<sub>2</sub> sera constituée de 1/4AA, 1/2Aa et 1/4aa. Toutes les plantes P<sub>1</sub> sont génétiquement identiques entre elles (AA) ainsi que toutes les plantes P<sub>2</sub> (aa) et toutes les plantes F<sub>1</sub> (Aa). Par contre, la population F<sub>2</sub> est génétiquement variable (AA, Aa, aa). Les parents sont homozygotes et homogènes, la population F<sub>1</sub> est hétérozygote et homogène et la population F<sub>2</sub> est constituée d'individus homozygotes et d'individus hétérozygotes et, par conséquent, hétérogène. Toute la variabilité observée entre les individus de P<sub>1</sub>, de P<sub>2</sub> ou de F<sub>1</sub> est due à l'environnement. Par contre, celle observée entre les individus de la population F<sub>2</sub> est constituée d'une variabilité en partie d'origine génétique et en partie d'origine environnementale. La variabilité génétique dans une population homogène peut résulter d'un mélange accidentel avec d'autres génotypes, d'une recombinaison de gènes après croisements avec une autre population, de mutations et d'instabilités chromosomiques (voir plus loin dans ce chapitre).

La variabilité génétique est essentielle pour le sélectionneur. Sans elle, aucun progrès n'est possible par sélection car toute la variabilité observée dans la population est d'origine environnementale et, par conséquent, aucune fraction de cette variabilité ne peut être fixée par sélection.

## 2.6. Mesure de la variabilité

### 2.6.1. Paramètres statistiques d'une population

Généralement, la distribution de fréquences des caractères quantitatifs donne une courbe en forme de cloche (fig. 12) appelée courbe normale ou courbe de Gauss. Une courbe normale est définie par sa moyenne et son écart-type. Plus l'écart-type est grand, plus la courbe est aplatie et plus la population est variable.

La valeur moyenne d'une population est la somme des valeurs de tous les individus de celle-ci divisée par le nombre total d'individus. Elle est donnée par la formule:

$$x = \sum x_i / n \quad (\text{éq.2})$$

où  $x_i$  représente la valeur de l'individu  $i$  dans la population et  $n$  le nombre total d'individus.

Dans le cas où la moyenne est obtenue à partir d'une distribution de fréquences, elle est donnée par la formule:

$$x = \sum n_i x_i / n \quad (\text{éq.3})$$

où  $n_i x_i$  représente la valeur de la catégorie  $i$  multipliée par le nombre d'individus dans cette catégorie ( $n_i$ ) et  $n$  le nombre total d'individus dans la population.

La fiabilité de la valeur moyenne dépend de trois facteurs:

- le nombre d'individus en cause (taille de la population); plus le nombre de mesures est grand, plus la moyenne est fiable;
- une moyenne basée sur un échantillon (cas où la population est trop large) sera plus fiable si la population est uniforme;
- la moyenne est plus fiable si les mesures sont prises sur des individus qui représentent réellement tous les types de la population (qualité de l'échantillon).

L'écart-type (ou déviation standard) est une mesure de la variabilité présente dans une population. Plus la déviation pour la population est grande, plus la variabilité est forte dans cette population. L'écart-type est donné par la formule:

$$s = \sqrt{\sum (x_i - x)^2 / (n - 1)} \quad (\text{éq.4})$$

La variance d'une population ( $V$ ) est le carré de l'écart-type,  $s^2$ :

$$V = \sum (x_i - x)^2 / (n - 1) \quad (\text{éq.5})$$

Les variances sont fréquemment utilisées dans la description des populations biologiques.

L'intervalle de confiance de la moyenne est également utilisé pour indiquer les limites de fluctuations de la véritable moyenne. Il est déterminé par l'erreur probable de la moyenne. Plus cette erreur est minime, plus la moyenne est fiable. Cette erreur est donnée par la formule:

$$s_x = s/n \quad (\text{éq.6})$$

Les moyennes sont généralement exprimées sous forme:  $\bar{x} \pm s_x$ .

Le coefficient de variation (ou coefficient de variabilité) exprime l'écart-type en pourcentage de la moyenne comme suit:

$$CV = 100 s / \bar{x} \quad (\text{éq.7})$$

Ce coefficient est utilisé dans la comparaison des variations de différentes mesures. Les degrés de variations de la hauteur du maïs et de l'orge dans des parcelles adjacentes, par exemple, peuvent être comparées à l'aide des CV obtenus pour les deux espèces.

### 2.6.2. Héritabilité

Nous avons vu que la variabilité dans une population peut avoir des origines génétiques et/ou environnementales. À titre d'exemple, si on mesure les hauteurs de deux plantes prises au hasard dans une population hétérogène de maïs, toute différence de hauteurs entre les deux plantes est due en partie à des différences génétiques concernant le caractère hauteur et en partie à l'environnement. Il est possible qu'une plante génétiquement supérieure pour la hauteur soit située dans un endroit du champ plus pauvre que celui de la plante génétiquement inférieure et, par conséquent, son potentiel génétique n'est pas complètement exprimé. Si la plante génétiquement supérieure est cultivée dans un environnement plus riche, la différence de hauteur sera certainement accentuée.

L'efficacité de la sélection pour un caractère donné dans une population hétérogène dépendra :

- du degré de la variabilité génétique dans la population pour ce caractère;
- de l'importance des effets de l'environnement dans lequel la sélection est faite.

La sélection sera inefficace si la variation environnementale est très importante et masque la variation génétique. Le degré de transmission de la variabilité d'un caractère quantitatif des ascendants aux descendants est appelé héritabilité, symbolisée par  $h^2$ .

#### 2.6.2.1. Estimation de l'héritabilité

Différentes méthodes sont utilisées pour estimer l'héritabilité d'un caractère. Elles sont basées sur la décomposition de la variation totale en variation génétique et en variation environnementale.

### 2.6.2.1.1. Méthode de comparaison des variances

On appelle héritabilité d'un caractère, la quantité:

$$h^2 = \text{Variance génétique} / \text{Variance phénotypique} \quad (\text{éq.8})$$

Il s'agit de la part génétique dans la variance totale. Ce paramètre dépend de la population dans laquelle il est estimé.

Comme le phénotype d'un individu résulte à la fois d'un certain état de gènes (génotype), des conditions du milieu dans lequel cet individu se développe et de l'interaction du génotype avec le milieu, cette situation peut être symboliquement représentée par:

$$P = G + E + G \times E \quad (\text{éq.9})$$

où P est la valeur phénotypique, G la part du phénotype due au génotype, appelée valeur génotypique, E la part due aux effets du milieu (environnement) et où GxE exprime la part du phénotype due à l'interaction entre le génotype et l'environnement. P, G, E et GxE sont des variables aléatoires. L'interaction GxE signifie que deux génotypes différents se comportent différemment dans des environnements différents. Ainsi, dans certaines situations, un individu donné reçoit des conditions particulières de l'environnement en raison de son génotype (fig. 14). Cette interaction a des conséquences très importantes en amélioration des plantes, mais à ce niveau on supposera que les expérimentations sont conduites de telle sorte que GxE soit négligeable. Ainsi, l'équation 9 est réduite à:

$$P = G + E \quad (\text{éq.10})$$

À partir de cette équation, on peut calculer la variance comme suit:

$$VP = V(G + E) \quad (\text{éq.11})$$

En supposant que G et E sont indépendants, on aura:

$$VP = VG + VE \quad (\text{éq.12})$$

VP est facile à déterminer car il suffit de mesurer les valeurs phénotypiques (exemple: date d'épiaison, hauteur, rendement) des différents individus de la population et de calculer la variance en utilisant l'équation 5. On peut également estimer VE de la même façon à partir d'une population génétiquement homogène. La variance génétique VG peut être alors déterminée à partir de l'équation 12 comme suit:

$$VG = VP - VE \quad (\text{éq.13})$$

Les équations 8 et 13 nous permettent de calculer l'héritabilité comme suit:

$$h^2 = (VP - VE) / VP \quad (\text{éq.14})$$

ou

$$h^2 = VG / (VG + VE) \quad (\text{éq.15})$$

Si on veut exprimer l'héritabilité en %, on multiplie la valeur obtenue par 100. Il est évident que l'héritabilité est comprise entre 0 et 1 (0 et 100%). Si VG = 0,  $h^2 = 0$ , Si VE = 0,  $h^2 = 1$

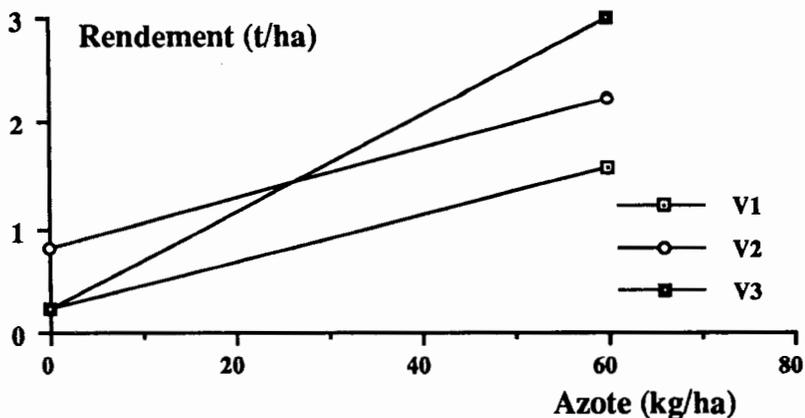


Figure 14. Schéma théorique de l'interaction GxE

Ici on suppose que la réponse à l'azote est linéaire pour trois variétés d'orge. Les variétés V1 et V2 répondent de la même façon à l'azote. Il n'y a pas d'interaction variété x dose d'azote (GxE) pour ces deux variétés. Par contre, pour V1 et V3, et V2 et V3, il y a interaction variété x dose d'azote (GxE).

L'exemple suivant nous montre comment on peut calculer l'héritabilité à partir d'une population F<sub>2</sub>, de la F<sub>1</sub> et des parents P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub> pour un croisement P<sub>1</sub> x P<sub>2</sub>. Chez les plantes autogames, tous les individus issus d'un parent sont homozygotes et génétiquement homogènes; toutes les F<sub>1</sub> issues du croisement P<sub>1</sub> x P<sub>2</sub> sont hétérozygotes et génétiquement homogènes. Par contre, les plantes F<sub>2</sub> seront génétiquement hétérogènes. Toute variation observée dans P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> ou F<sub>1</sub> sera d'origine environnementale et toute variation constatée dans la F<sub>2</sub> sera d'origine environnementale et/ou génétique. Le calcul de la variance de la F<sub>2</sub> (VF<sub>2</sub>) nous permet d'estimer la variance phénotypique totale (VP = VG + VE). Le calcul de la variance de P<sub>1</sub>, de P<sub>2</sub> ou de F<sub>1</sub> nous permet d'estimer la variance d'origine environnementale (VE). VE sera donc égale à VP<sub>1</sub>, VP<sub>2</sub> ou VF<sub>1</sub>. On peut estimer VE d'une façon plus précise en prenant la moyenne des trois variances. On aura donc:

$$VE = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3 \quad (\text{éq.16})$$

En utilisant les équations 14 et 16, on peut estimer l'héritabilité :

$$h^2 = [VF_2 - (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3]/VF_2 \quad (\text{éq.17})$$

La variance phénotypique (VP) étant décomposée en variance génotypique (VG) et environnementale (VE), on peut décomposer davantage VG en variance additive (VA), en variance due à la dominance (VD) et en variance due à l'interaction épistatique (VI).

On aura:

$$VG = VA + VD + VI \quad (\text{éq.18})$$

VI représente la variance due aux interactions additivité x additivité, additivité x dominance, dominance x dominance, additivité x additivité x dominance, etc. À ce niveau nous supposons que VI est négligeable. On aura donc:

$$VG = VA + VD \quad (\text{éq.19})$$

Les équations 15 et 19 donnent:

$$h^2 = (VA + VD)/(VG + VE) \quad (\text{éq.20})$$

Cette héritabilité au sens large ( $h^2_{sl}$ ) fait intervenir dans le numérateur les variances d'additivité et de dominance.

La part de la dominance (voir question 16) peut diminuer avec des générations d'autofécondation et, par conséquent, si la dominance est importante, on aura une surestimation de l'héritabilité si elle est calculée à partir des données des premières générations ( $F_2$ ,  $F_3$ ). On considère alors une autre forme d'héritabilité, appelée héritabilité au sens strict ou au sens étroit ( $h^2_{se}$ ) qui est:

$$h^2_{se} = VA/(VG + VE) \quad (\text{éq.21})$$

Il est évident que  $h^2_{se}$  est inférieure ou à la limite égale à  $h^2_{sl}$ .

La méthode de calcul de l'héritabilité à partir des parents, de la  $F_1$  et de la  $F_2$  ne nous permet pas de déterminer l'héritabilité au sens étroit ( $h^2_{se}$ ). L'exemple suivant nous montre comment le faire à partir de la  $F_2$  et des descendance des croisements de la  $F_1$  avec les deux parents. Le croisement de la  $F_1$  avec l'un des parents est appelé Backcross ou rétrocroisement ou encore croisement en retour. Supposons que l'on ait fait le croisement AA x aa, la  $F_1$  sera Aa et la  $F_2$  sera constituée de 1/4AA, 1/2Aa et 1/4aa. Si on prend la valeur génotypique moyenne des deux parents (AA et aa) comme origine et la valeur génotypique de aa située à (-a), celle de AA à (+a) et celle de Aa à (d), à partir de cette origine, on aura:

Génotypes de la $F_2$	1/4aa	1/2Aa	1/4AA
Valeurs génotypiques	-a	d	+a

La moyenne de la  $F_2$  est:

$$F_2 = [1/4(a) + 1/2(d) + 1/4(-a)]/(1/4 + 1/2 + 1/4) = 1/2d \quad (\text{éq.22})$$

La contribution du locus A à la somme totale des carrés des écarts est de:

$$1/4(a)^2 + 1/2(d)^2 + 1/4(-a)^2 = 1/2a^2 + 1/2d^2 \quad (\text{éq.23})$$

Puisque la moyenne de la  $F_2$  est de 1/2d, sa variance génotypique totale sera égale à:

$$1/2a^2 + 1/2d^2 - (1/2d)^2 = 1/2a^2 + 1/4d^2 \quad (\text{éq.24})$$

Si la F<sub>2</sub> est en ségrégation pour plusieurs gènes et si on considère l'épistasie négligeable en prenant  $a^2 = A$ ,  $d^2 = D$  et  $E =$  les influences de l'environnement pour tous les gènes, on obtiendra:

$$VF_2 = 1/2A + 1/4D + E \quad (\text{éq.25})$$

Où  $1/2A$  représente la part additive de la variance (VA) et  $1/4D$  la part due à la dominance (VD). La valeur  $A/D$  est le niveau de dominance, symbolisé par  $B$  (voir paragraphe 2.3.1.2.3.).

De la même façon, on peut calculer la variance de la descendance du Backcross sur P<sub>1</sub> (BCP<sub>1</sub>) et sur P<sub>2</sub> (BCP<sub>2</sub>). Pour BCP<sub>1</sub>, on a:

$$Aa \times AA \longrightarrow 1/2AA + 1/2Aa$$

La moyenne de BCP<sub>1</sub> sera donc:

$$1/2(a) + 1/2(d) = 1/2(a + d) \quad (\text{éq.26})$$

La variance génétique de BCP<sub>1</sub> est:

$$1/2a^2 + 1/2d^2 - [1/2(a + d)]^2 \quad (\text{éq.27})$$

En effectuant ce calcul, la variance totale du BCP<sub>1</sub> est:

$$VBCP_1 = 1/4A + 1/4D - 1/2AD + E \quad (\text{éq.28})$$

Pour BCP<sub>2</sub> on a:

$$Aa \times aa \longrightarrow 1/2Aa + 1/2aa$$

Le calcul de la moyenne et de la variance donne:

$$VBCP_2 = 1/4A + 1/4D + 1/2AD + E \quad (\text{éq.29})$$

En additionnant les variances pour les deux Backcross, on aura:

$$VBCP_1 + VBCP_2 = 1/2A + 1/2D + 2E \quad (\text{éq.30})$$

Des équations 25 et 30, on peut tirer:

$$2VF_2 - (VBCP_1 + VBCP_2) = 1/2A = VA \quad (\text{éq.31})$$

On peut donc calculer l'héritabilité au sens étroit comme suit:

$$h^2_{se} = [2VF_2 - (VBCP_1 + VBCP_2)]/VF_2 \quad (\text{éq.32})$$

### 2.6.2.1.2. Méthode de la régression

L'héritabilité peut être également estimée par la méthode de la régression des parents sur la descendance. Le coefficient de régression "b" utilisé pour estimer l'héritabilité est défini par:

$$b = (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}) / (x_i - \bar{x})^2 \quad (\text{éq.33})$$

ou

$$b = \text{Covariance}(x,y) / \text{Variance}(x) \quad (\text{éq.34})$$

Puisque:

$$\text{Cov}(x,y) = (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}) / (n - 1) \quad (\text{éq.35})$$

et

$$\text{Var}(x) = (x_i - \bar{x})^2 / (n - 1) \quad (\text{éq.36})$$

Dans l'équation 33,  $x_i$  représente la valeur de l'individu  $i$  dans la population parentale et  $y_i$  représente la valeur moyenne des descendants de cet individu  $i$ . Pour les espèces à pollinisation libre, où le contrôle n'est exercé que sur l'un des parents, l'héritabilité est estimée à  $2b$  soit  $h^2 = 2b$ .

### 2.6.2.1.3. Héritabilité réalisée

L'héritabilité réalisée ( $h^2_r$ ) est estimée à partir du gain réalisé lors du processus de sélection. Supposons que l'on ait une population  $F_2$  distribuée normalement avec une moyenne  $P_0$  et un nombre d'individus égal à  $N$ . Si à partir de cette population de taille  $N$ , on sélectionne un nombre  $n$  d'individus, de moyenne  $P_S$  (fig.15), la différence  $P_S - P_0 = S$  est appelée différentielle de sélection. Le rapport  $n/N$  est appelé pourcentage de sélection ou intensité de sélection. Si la population  $F_3$  issue des individus sélectionnés a une moyenne  $P$ , la différence  $P - P_0 = G$  est appelée gain dû à la sélection. Il est évident que  $G$  sera inférieur ou égal à  $S$ . Le rapport  $G/S$  est appelé héritabilité réalisée.

$$h^2_r = G/S \quad (\text{éq.37})$$

Il est évident que si  $h^2_r = 0$ ,  $G$  est égal à zéro et toute la variabilité observée dans la  $F_2$  est d'origine environnementale. Par contre si  $h^2_r = 0,50$  (ou 50%), la moitié de la différentielle de sélection sera gagnée par la sélection.

La plupart des caractères de valeur agronomique ont des héritabilités faibles (exemple rendement en grain). Il n'existe pas de limite pour considérer une héritabilité faible ou forte mais l'ordre de grandeur est important. Généralement, on distingue des héritabilités fortes (supérieures à 50%), des héritabilités moyennes (de 20 à 50%) et des héritabilités faibles (inférieures à 20%).

### 2.6.2.2. Estimation du gain dû à la sélection

L'équation 37 peut être écrite sous la forme:

$$G = h^2.S \quad (\text{éq.38})$$

ou

$$G = h^2.S.VP/VP = h^2.(S/VP).VP \quad (\text{éq.39})$$

On peut multiplier et diviser simultanément par la racine carrée de la variance phénotypique ( $VP$ ) car la quantité  $S/VP$  est constante pour une intensité de sélection donnée (ceci est vrai seulement pour une population distribuée normalement). Cette quantité, symbolisée par  $k$  et appelée différentielle de sélection en unités d'écart-type ou différentielle de sélection standardisée, reflète l'intensité de sélection. Pour des intensités de sélection de 2, 5, 10, 20 et 30%,  $k$  prend des valeurs de 2,42, 2,06, 1,76, 1,40 et 1,16 respectivement. L'équation 39 peut être écrite sous la forme:

$$G = h^2.k.VP \quad (\text{éq.40})$$

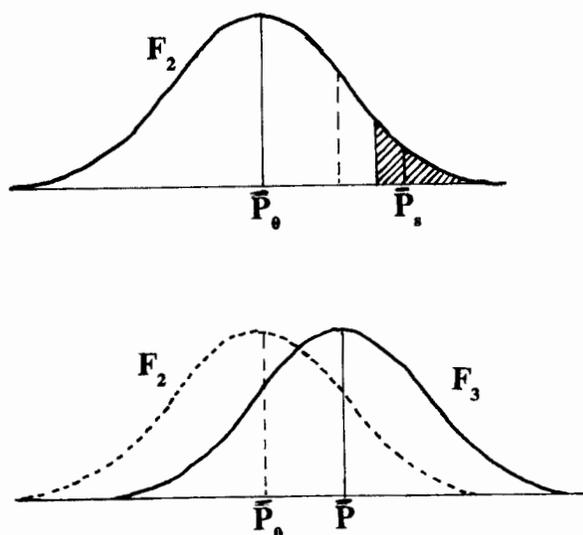


Figure 15. Distribution de la  $F_2$  et de la  $F_3$  obtenue à partir d'un certain nombre d'individus sélectionnés à la  $F_2$  (fraction hachurée)

Le gain dû à la sélection  $\Delta G = \bar{P} - \bar{P}_0$  est inférieur à la différentielle de sélection  $\Delta S = \bar{P}_s - \bar{P}_0$

### 3. VARIATIONS CHROMOSOMIQUES

Jusqu'à présent, le symbole  $n$  ou  $2n$  a été utilisé pour indiquer que la cellule ou l'individu est haploïde ou diploïde. En effet, on a considéré la règle selon laquelle les noyaux des cellules somatiques contiennent les chromosomes en doubles exemplaires et que les gamètes ne possèdent qu'une seule copie de chaque chromosome. Ceci est vrai pour certaines espèces végétales cultivées telles que le maïs, mais pas pour d'autres espèces telles que la luzerne. Pour cette dernière, les noyaux des cellules somatiques contiennent quatre copies de chaque chromosome. Pour cette raison,  $n$  est utilisé pour indiquer le nombre gamétique de chromosomes,  $2n$  pour indiquer le nombre somatique de chromosomes et  $x$  pour indiquer le nombre de base de chromosomes ou génome. Pour illustrer ceci, prenons trois espèces différentes d'orge. Sachant que l'orge cultivée a sept groupes de linkage, le nombre de chromosomes de base ou génome est constitué de sept chromosomes. L'orge cultivée (*Hordeum vulgare* L.) a 14 chromosomes, c'est-à-dire que chaque génome est représenté deux fois. On dit que *Hordeum vulgare* est diploïde avec  $2n = 2x = 14$  ( $x = 7$ ). Une autre espèce d'orge, *Hordeum jubatum*, qui est une forme sauvage, a 28 chromosomes. Elle est tétraploïde avec  $2n = 4x = 28$  ( $x = 7$ ). *Hordeum nodosum*, autre espèce sauvage, a 42 chromosomes. Elle est hexaploïde avec  $2n = 6x = 42$  ( $x = 7$ ).

Cet exemple nous montre qu'il existe, selon l'espèce considérée d'orge, des niveaux de ploïdies différents. Le coefficient attaché à  $x$  indique le niveau de ploïdie pour chaque espèce.

Dans certains cas, la variation chromosomique touche quelques chromosomes seulement et non pas la totalité du génome. Les espèces possédant cette caractéristique auront généralement un ou deux chromosomes en plus ou en moins. On doit distinguer cet état de la situation où tout le génome est concerné par la variation. On parle de deux cas de polyploïdie: l'euploïdie et l'aneuploïdie.

### 3.1. Euploïdie

L'euploïdie est un terme général utilisé pour indiquer la situation où le changement dans le nombre de chromosomes implique tout un stock chromosomique. Un organisme monoploïde a un seul stock de chromosomes ( $2n = x$ ). Un diploïde en a deux ( $2n = 2x$ ), un triploïde en a trois ( $2n = 3x$ ), un tétraploïde en a quatre ( $2n = 4x$ ), un pentaploïde en a cinq ( $2n = 5x$ ), un hexaploïde en a six ( $2n = 6x$ ) et ainsi de suite. Remarquons que  $2n$  est utilisé partout pour indiquer le nombre somatique de chromosomes quelque soit le nombre  $x$ ,  $2x$ ,  $3x$ , etc... de jeux chromosomiques par noyau.

Une subdivision supplémentaire basée sur la similarité des stocks chromosomiques ou génomes est utilisée. Parmi les euploïdes on distingue les autopolyploïdes ou autopolloïdes et les allopolyploïdes ou allopolloïdes.

#### 3.1.1. Autopolyploïdes ou autopolloïdes

##### 3.1.1.1. Production des autopolloïdes

Les autopolloïdes peuvent être produits spontanément ou artificiellement par doublement chromosomique. Ils peuvent résulter d'une fusion de deux gamètes non réduits ( $n = 2x$ ). Ils peuvent être également produits par le doublement du nombre de chromosomes. Plusieurs produits chimiques sont utilisés à cette fin mais le produit le plus souvent utilisé est la colchicine. Ce produit perturbe la formation des fibres du fuseau achromatique et, par conséquent, empêche la migration chromosomique et, de ce fait, la séparation des chromatides soeurs lors des divisions cellulaires. Le nombre de chromosomes se double dans le noyau puis par mitoses successives on obtient un tissu autopolloïde. La colchicine est généralement appliquée sur des graines en germination, sur des plantules, sur des racines ou à des zones méristématiques de la plante. L'autopolloïdisation est plus aisée chez les espèces possédant un faible nombre de chromosomes.

##### 3.1.1.2. Caractéristiques des autopolloïdes

Comparés aux diploïdes dont ils sont issus, les autopolloïdes ont généralement des tiges et des racines plus grosses, des feuilles plus épaisses et plus larges ainsi que de grosses fleurs et de grosses graines. Leur couleur est généralement plus foncée. Cependant,

certaines autopolloïdes, notamment ceux dérivés d'espèces diploïdes possédant un nombre de chromosomes de base déjà élevé, sont moins vigoureux que leurs parents diploïdes. Le comportement des autopolloïdes peut dépendre également du génotype de l'individu chez lequel la polyploïdisation est induite. Pour cette raison, un criblage des génotypes autopolloïdes vigoureux doit être fait après l'induction de l'autopolloïdie.

Une autre conséquence de l'autopolloïdie est la réduction de la fertilité. Les autopolloïdes produisent généralement moins de graines que les diploïdes. Cette réduction de fertilité résulte, le plus souvent, de désordres dans la formation des grains de pollen, au cours de la fécondation ou dans le développement de l'embryon. Chez les autotétraploïdes par exemple, la présence de quatre chromosomes homologues par cellule peut provoquer un appariement anormal des chromosomes durant la méiose et engendrer la formation de gamètes non équilibrés du point de vue du nombre de chromosomes. Ces gamètes, surtout du côté mâle, peuvent être défectueux et non fonctionnels.

La génétique des autopolloïdes est plus complexe que celle des diploïdes. Si l'on considère un locus possédant deux allèles A et a, on aura seulement trois génotypes possibles pour un diploïde (AA, Aa et aa). Par contre, pour un autotétraploïde on aura cinq génotypes possibles. Ces génotypes sont AAAA (quadruplex), AAAa (triplex), AAaa (duplex), Aaaa (simplex) et aaaa (nulliplex). Si A est complètement dominant sur a et si on suppose que la ségrégation des chromosomes soit aléatoire, le ratio de ségrégation des dominants par rapport aux récessifs après autofécondation d'un autotétraploïde sera:

AAAA	----->	1A— : 0aaaa
AAAa	----->	1A— : 0aaaa
AAaa	----->	35A— : 1aaaa
Aaaa	----->	3A— : 1aaaa
aaaa	----->	0A— : 1aaaa

Si la dominance est incomplète, les ratios seront encore plus complexes. De même, les relations de linkage compliquent davantage la situation.

Du point de vue agronomique, la tendance des autopolloïdes à produire plus de matière végétale et moins de graines que les diploïdes donne à penser qu'ils sont surtout intéressants chez les espèces cultivées pour leur partie végétative (exemple betterave à sucre, plantes fourragères, plantes ornementales). Effectivement, des variétés autopolloïdes ont été développées chez certaines espèces. Par exemple, chez le trèfle violet, qui est une espèce diploïde ( $2n = 2x = 14$ ), des variétés autotétraploïdes ( $2n = 4x = 28$ ) ont été élaborées et distribuées dans différents pays européens. Des polyploïdes ont été également induits chez la betterave à sucre, les betteraves fourragères et le navet. Chez la betterave à sucre, on trouve des variétés tétraploïdes et des variétés triploïdes. Les variétés triploïdes sont fortement stériles et sont généralement préférées aux variétés tétraploïdes.

### 3.1.2. Allopolyploïdes ou alloploïdes

Par opposition aux autopolloïdes pour lesquels la multiplication des génomes ne fait intervenir qu'une seule espèce, les alloploïdes sont obtenus par la combinaison de génomes provenant de deux ou de plusieurs espèces.

#### 3.1.2.1. Alloploïdes naturels

Plusieurs espèces cultivées résultent de croisements interspécifiques. L'avoine, les blés, la canne à sucre et le coton se sont développés naturellement de cette façon. Les origines des différents génomes ne sont connues que pour certaines espèces. L'évolution du blé donne une idée intéressante de la manière dont ces espèces ont évolué.

Plusieurs espèces de blé, cultivées ou sauvages, existent. Une espèce diploïde, *Triticum monococcum* L. avec  $2n = 2x = 14$  chromosomes, possédant les génomes AA (A représente ici le nombre de chromosomes de base qui est égal à 7), s'est croisée spontanément avec une autre espèce sauvage inconnue (peut être n'existe-t-elle plus!), également diploïde avec  $2n = 2x = 14$  et possédant les génomes BB. Le croisement a donné un hybride diploïde ( $2n = 2x = 14$ ) possédant les génomes AB. Cet hybride est stérile parce que les génomes A et B ne sont pas homologues ce qui ne permet pas la formation de gamètes génétiquement équilibrés et viables. Il n'existe pas d'obstacles au croisement entre les deux espèces mais une barrière apparaît au niveau de la reproduction de l'hybride interspécifique. Le croisement a dû se reproduire un très grand nombre de fois avant qu'un doublement chromosomique spontané chez l'hybride stérile permette la formation d'une nouvelle espèce allotétraploïde fertile. Après doublement chromosomique, les génomes de l'hybride deviennent AABB. Cette espèce nouvelle est fertile puisque les génomes A, d'une part, et les génomes B, d'autre part, peuvent s'apparier entre eux. Cette nouvelle espèce allotétraploïde ( $2n = 4x = 28$ ) est le *Triticum turgidum* Desf. dont une variété (var. *durum*) est le blé dur. Cette espèce, créée par croisement interspécifique et doublement chromosomique spontané, s'est trouvée dans la nature côte à côte avec une autre espèce sauvage de blé, également diploïde ( $2n = 2x = 14$ ), *Triticum tauschii* (appelé auparavant *Aegilops squarrosa*). *Triticum tauschii* possède les génomes DD. Le croisement naturel entre les deux espèces a produit un hybride interspécifique triploïde ( $2n = 3x = 21$ ) de génomes ABD. Cet hybride est également stérile. Un doublement naturel des chromosomes de la même façon que pour le *Triticum turgidum* a donné un hybride allohexaploïde fertile ( $2n = 6x = 42$ ), possédant les génomes AABBDD. C'est le *Triticum aestivum* dont une variété (var. *aestivum*) est le blé tendre.

Pour les alloploïdes, au lieu de parler de groupes de chromosomes homologues comme chez les diploïdes ou les autopolloïdes, on parle de groupes de chromosomes homéologues. Chez le blé, il y a sept groupes de chromosomes homéologues (pour le groupe 1 on a 1A, 1B et 1D; pour le groupe 2 on a 2A, 2B et 2D, et ainsi de suite).

### 3.1.2.2. Allopléidie induite

L'allopléidie peut être artificiellement induite. Espèce allopléide créée artificiellement, le triticales combine des génomes du blé et du seigle. Son nom d'ailleurs, Triticale, est une combinaison de "Triti" issu de *Triticum* (blé) et de "cale" pour *Secale* (seigle). Le blé peut avoir des génomes AABB (blé dur) ou AABBDD (blé tendre). Le seigle a des génomes RR ( $2n = 2x = 14$ ). Le développement de triticales allohexaploïdes ( $2n = 6x = 42$ ) ou allooctoploïdes ( $2n = 8x = 56$ ) est possible selon que l'on croise le seigle avec le blé dur ou avec le blé tendre. Le croisement entre le seigle et le blé est suivi par un doublement artificiel des chromosomes par la colchicine. On obtient alors des triticales de génomes AABBRR ou des triticales de génomes AABBDDRR.

### 3.1.2.3. Caractéristiques des allopléides

Les caractéristiques décrites pour les autopléides telles que l'augmentation de volume pour les tiges et les racines sont également rencontrées chez les allopléides. Cependant, les allopléides n'ont pas de problèmes de stérilité. Leur génétique est également moins complexe que celle des autopléides car elle est généralement analogue à celle des diploïdes avec pour chaque locus deux allèles seulement. Toutefois, il peut exister des loci multiples avec une hérédité plus complexe. Chez le blé hexaploïde par exemple, plusieurs caractères sont contrôlés par trois loci, chaque locus provenant de chacune des trois espèces d'origine. Chez les espèces polyploïdes, les plantes présentant des caractères récessifs apparaissent avec des fréquences moindres que chez les espèces diploïdes. Par conséquent, le sélectionneur doit examiner une plus large population afin de découvrir les génotypes récessifs recherchés.

## 3.2. Aneuploïdie

L'aneuploïdie se différencie de l'euploïdie par le fait que la modification du nombre de chromosomes ne touche qu'une partie du génome. Ainsi, les individus aneuploïdes présentent des génomes incomplets. Il y a donc un gain ou une perte de quelques chromosomes. Des individus avec un chromosome supplémentaire ( $2n + 1$ ) sont appelés individus trisomiques; ceux qui ont deux chromosomes supplémentaires identiques ( $2n + 2$ ) sont appelés individus tétrasomiques. On peut également avoir la situation où un individu a deux chromosomes supplémentaires mais différents ( $2n + 1 + 1$ ). Il est appelé individu trisomique double. Parfois, on a des chromosomes en moins. Dans le cas où l'individu a perdu deux chromosomes identiques ( $2n - 2$ ), il est appelé individu nullisomique et dans le cas où il a perdu un seul chromosome ( $2n - 1$ ), il est appelé individu monosomique. Comme on a des trisomiques doubles, on a également des monosomiques doubles ( $2n - 1 - 1$ ). En utilisant la même nomenclature, un individu normal ( $2n$ ) peut être appelé individu disomique.

Les chromosomes exhibant un dosage anormal sont appelés des nullisomes, monosomes, trisomes ou tétrasomes respectivement pour les nullisomiques, les monosomiques, les trisomiques et les tétrasomiques.

Les trisomiques sont utilisés pour identifier des groupes de linkage chez le maïs, l'orge, le sorgho, la tomate et d'autres espèces. Pour identifier les chromosomes portant des gènes particuliers, il faut tout d'abord développer des trisomiques pour chaque paire de chromosomes. Chez l'orge par exemple, il faut avoir sept trisomiques différents. La variété possédant le gène à identifier doit ensuite être croisée à tous les trisomiques possibles. Le chromosome qui porte le gène en question est identifié à partir du croisement faisant intervenir le trisomique pour lequel le caractère est en ségrégation avec un ratio trisomique au lieu d'un ratio d'un diploïde normal.

Les monosomiques sont aussi utilisés pour identifier des chromosomes portant des gènes particuliers surtout chez les espèces polyploïdes. L'analyse monosomique a été utilisée chez l'avoine, le blé, le coton, le tabac et chez d'autres espèces polyploïdes. Chez le blé hexaploïde par exemple, les 21 monosomiques possibles ont été développés.

Les nullisomiques sont également développés chez le blé hexaploïde. Les espèces hexaploïdes tolèrent mieux la nullisomie que les tétraploïdes. Les nullisomiques peuvent être utilisés pour assigner des gènes aux chromosomes exactement comme la trisomie et la monosomie. Les plantes nullisomiques étant moins vigoureuses et moins fertiles que les plantes monosomiques, la technique des nullisomiques est moins pratiquée que celle des monosomiques.

#### 4. MUTATION ET AMÉLIORATION DES PLANTES

La mutation est l'une des sources de variation génétique dans une population. Elle peut être génique (ou factorielle), suite à des modifications de la structure du gène et à la formation d'allèles nouveaux, ou chromosomique, impliquant des changements au niveau des chromosomes (fragmentation, translocation, inversion, délétion, etc.) ou des chromosomes entiers (voir polyploïdie, paragraphe 3). Ici, on s'intéressera à la mutation génique seulement.

Les mutations peuvent se produire spontanément ou être artificiellement induites. La plupart sont nuisibles et la majorité d'entre elles donnent naissance à des gènes létaux. Les gènes mutés peuvent être de forme dominante (exemple a muté en A) ou récessive (A muté en a). Généralement, les mutations récessives sont plus fréquentes. Lorsqu'une mutation récessive se produit dans un génotype homozygote (AA muté en Aa), son effet ne se manifeste que dans la génération suivante après ségrégation (Aa -----> AA, Aa et aa). Si la mutation est dominante (aa muté en Aa), son effet est immédiatement visible. Si elle se produit dans un tissu somatique, seule une partie de la plante (exemple branche, talle, morceau de feuille ou de fruit), celle issue de la cellule où la mutation s'est produite, exhibera les effets de cette mutation si elle est dominante.

La fréquence d'apparition spontanée des mutations varie considérablement. Chez le maïs, la fréquence d'apparition dans un gamète de la mutation spontanée de R en r (de la couleur rouge à la non coloration de l'aleurone) a été estimée à environ 492 par million de gamètes analysés et la mutation de Sh à sh (d'une graine pleine à une graine à albumen rétracté) à 1,2 par million de gamètes. Non seulement la fréquence d'une mutation varie en fonction du gène mais aussi pour un même gène selon le génotype de l'individu dans lequel il se trouve.

Les mutations sont généralement obtenues à la suite de traitements physiques ou chimiques. Comme moyens physiques, les radiations tels que les rayons X, les rayons gamma, les neutrons et les ultraviolets sont le plus souvent utilisées. Plusieurs substances chimiques sont employées afin d'obtenir des mutations.

Les effets des agents mutagènes chimiques sont moins prononcés que ceux des radiations. L'utilisation des produits chimiques provoque, par conséquent, plus de mutations géniques et moins d'aberrations chromosomiques que si des radiations sont utilisées.

La première génération après un traitement par un agent mutagène est appelée M<sub>1</sub>. Les plantes M<sub>1</sub> obtenues à partir des graines traitées exhibent une faible vigueur et la plupart d'entre elles sont stériles. Si les plantes M<sub>1</sub> produisent des graines, les plantes issues de ces graines sont appelées M<sub>2</sub> et ainsi de suite.

L'utilisation de la mutagenèse comme complément à la méthode classique de recombinaison des gènes a fait l'objet de nombreuses recherches. L'objectif est l'élargissement de la gamme de variation disponible pour le sélectionneur.

La mutagenèse a été appliquée afin d'obtenir des modifications morphologiques et physiologiques des plantes, la production de nombreux allèles pour un gène donné, la recombinaison de gènes étroitement liés, le transfert de gènes ou de groupes de gènes d'une espèce à une autre, et l'augmentation du degré de croisements naturels chez les plantes autogames.

De nos jours, il existe de nombreux exemples de la valeur potentielle de la mutagenèse en sélection. En effet, la sélection associée à la mutagenèse a contribué à l'addition de certains caractères spécifiques aux arbres fruitiers et à d'autres espèces multipliées végétativement.

Cependant, la mutagenèse n'est pas sans inconvénients. L'un de ses problèmes est l'apparition d'effets secondaires indésirables et la nécessité de tester de larges populations. En effet, il est extrêmement difficile de faire muter un gène sans toucher aux autres gènes de l'individu en question.

## 5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander, D.E. 1957. The genetic induction of autotetraploidy: A proposal for its use in corn breeding. *Agron. J.* 49:40-43.
- Allard, R.W. 1960. *Principles of Plant Breeding*. John Wiley and Sons Inc. New York.
- Alon, H.J.K., and N. Kedar. 1974. Factors affecting penetrance of resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* in tomatoes. *Phytopathology* 64:455-461.
- Auerbach, C. 1967. The chemical production of mutants. *Science* 158:1141-1147.
- Brewbaker, J.L. 1964. *Agricultural Genetics*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Briggs, F.N., and P.F. Knowles. 1967. *Introduction to Plant Breeding*. Reinhold Publishing Corporation. New York.
- Demarley, Y. 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélio. Plantes* 13:307-400.
- East, E.M. 1936. Heterosis. *Genetics* 21:375-397.
- Eigoti, O.J., and P. Dustin, JR. 1955. *Colchicine in Agriculture, Medecine, Biology, and Chemistry*. Iowa State College Press, Ames.
- Frey, K.J., and P. Chandhanamutta. 1975. Spontaneous mutations as a source of variation in diploid, tetraploid and hexaploid oats (*Avena* spp). *Egypt. J. Genet. Cytol.* 4:238-249.
- Gaul, H. 1965. The concept of macro- and micro-mutations and results on induced micro-mutations in barley. In *The Use of Mutation in Plant Breeding*. Pergamon Press, London.
- Good, R.C., and A.R. Hallauer. 1977. Inbreeding depression in maize by selfing and full-sibbing. *Crop Sci.* 17:935-940.
- Gregory, W.C. 1966. Mutation breeding. p. 189-218. In K.J. Frey (ed.) *Plant Breeding*. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Habous, S., and B.S. Dahiya. 1974. A note on inheritance of busy mutant in chickpea. *Current Sci.* 43:731-732.
- Hallauer, A.R., and J.B. Miranda Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Hermesen, J.G.Th. 1981. Origin and breeding of polyploids. p. 85-95. In *Induced Variability in Plant Breeding*. Int. Sym. of the Section on Mutation and Polyploidy of EUCARPIA. Wageningen, the Netherlands, August 31-Sept. 4, 1981.

- International Atomic Energy Agency. 1966. Mutations in plant breeding. Proceedings of a panel on coordination of research on the production and use of mutations in plant breeding, Vienna, 1966. IAEA, Vienna.
- Janossy, A., and F.G.H. Lupton. 1976. Heterosis and Plant Breeding. American Elsevier Publishing Co., New York.
- Law, C.N. 1981. Aspects of the uses of aneuploid methods in wheat breeding. p. 62-73. In Induced Variability in Plant Breeding. Int. Sym. of the Section on Mutation and Polyploidy of EUCARPIA. Wageningen, the Netherlands, August 31-Sep. 4, 1981.
- Liang, G.H., C.R. Reddy, and A.D. Bayton. 1972. Heterosis, inbreeding depression, and heritability estimates in a systematic series of grain sorghum genotypes. *Crop Sci.* 12:409-411.
- Neuffer, M.G., L. Jones, and M.S. Zuber. 1968. The Mutant of Maize. *Crop Sci. Soc. Amer.*, Madison, Wisc.
- Poehlman, J.M. 1979. *Breeding Field Crops*. 2nd ed. AVI, Westport, Conn.
- Robinson, H.F., and C.C. Cockerham. 1961. Heterosis and inbreeding depression in populations involving two open-pollinated varieties of maize. *Crop Sci.* 1:68-71
- Sears, E.R. 1974. The wheats and their relatives. In K.C. King (ed.) *Handbook of Genetics*, Vol. 2. Plenum Press, New York.
- Shull, G.H. 1948. What is "Heterosis"? *Genetics* 33:439-446.
- Shull, G.H. 1952. Beginning heterosis. In Gowen, J.W. (ed.) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames.
- Simmonds, N.W. 1976. *Evolution of Crop Plants*. Longman, London.
- Sprague, G.F. 1963. Heterosis in maize: theory and practice. p. 47-70. In R. Frankel (ed.) *Heterosis. Reappraisal of Theory and Practice*. Springer Verlag.
- Sprague, G.F. 1966. Quantitative genetics in plant breeding. p. 315-354. In K.J. Frey (ed.) *Plant Breeding*. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Stadler, L.J. 1930. Some genetic effects of x-rays in plants. *J. Hered.* 21:3.29.
- Strickberger, M.W. 1976. *Genetics*. 2nd ed. Macmillan Publishing Co. Riverside, N.J.
- Unrau, J. 1950. The use of monosomics and nullisomics in cytogenetic studies of common wheat. *Sci. Agric.* 30:66-89.

## 6. QUESTIONS

1. Une plante femelle de génotype AA a été croisée avec une plante mâle de génotype aa.

- 1. Quels sont les génotypes résultant de ce croisement pour: (a) l'embryon, (b) l'albumen et (c) les enveloppes de la graine?
- 2. Mêmes questions si le génotype de la femelle était aa et celui du mâle AA.
- 3. Mêmes questions si le génotype de la femelle était AA et celui du mâle Aa.
- 4. Mêmes questions si le génotype de la femelle était Aa et celui du mâle AA.
- 5. Mêmes questions si les génotypes des deux parents étaient Aa.

2. Un croisement est réalisé entre une plante de génotype AABB et une plante de génotype aabb. Les gènes A et B sont indépendants.

- 1. Quelle est la probabilité pour qu'un grain de pollen produit par la F1 porte: (a) un allèle A, (b) un allèle A et un allèle B, (c) un allèle A ou un allèle B et (d) un allèle a et un allèle B?
- 2. Si la F1 est autofécondée, quelle est la probabilité pour que l'embryon possède: (a) deux allèles A, (b) un allèle A et un allèle a, (c) deux allèles a et deux allèles B, (d) un génotype AABb et (e) un génotype AaBb?

3. Un croisement entre deux plantes de pois a produit 75 plantes à fleurs roses, 37 à fleurs blanches et 38 à fleurs rouges.

- 1. Quels sont les phénotypes des parents pour la couleur de la fleur? Pourquoi?
- 2. Quels sont les phénotypes (avec proportions) qui seront produits lors des croisements suivants:
  - (a) plantes à fleurs blanches x plantes à fleurs rouges.
  - (b) plantes à fleurs rouges x plantes à fleurs rouges.
  - (c) plantes à fleurs roses x plantes à fleurs roses.

4. Quel est le nombre de types de gamètes produits par chacun des génotypes suivants:

- (a) AABBCC, (b) AABBcc, (c) AAbbCc, (d) AAbbCcDDEe, (e) AaBBCCdDEE, (f) AaBbCCDdEe et (g) AaBbCcDdEeFf?

5. Quels sont les types de gamètes produits par les génotypes suivants: (a) AAbb, (b) AaBB, (c) AaBb, (d) AABbCC, et (e) aaBbCc?

6. Une plante haute à fleurs blanches a été croisée avec une plante courte à fleurs rouges. Le caractère haut est dominant par rapport au caractère court et le caractère fleur rouge est dominant sur le caractère fleur blanche. Le gène de hauteur est désigné par H et le gène de couleur de la fleur est désigné par R. Les deux plantes sont considérées homozygotes. Supposons que les gènes H et R soient indépendants.

- 1. Quels sont le génotype et le phénotype de la  $F_1$ ?
- 2. Si une plante  $F_1$  est autofécondée, quelles sont les proportions des différents génotypes et phénotypes dans la  $F_2$ ?
- 3. Quelle est la proportion des plantes ayant le même génotype que le parent à fleurs rouges?
- 4. Quelle est la proportion des plantes ayant des fleurs blanches?
- 5. Théoriquement, quel est le nombre minimum nécessaire d'individus en  $F_2$  pour avoir au moins un individu double récessif?
- 6. D'un point de vue pratique, la taille de la population  $F_2$  est donnée par la formule:  $N = \log(1 - p) / \log(1 - q)$  où  $p$  est le niveau désiré de probabilité pour avoir un génotype particulier et  $q$  la fréquence de ce génotype dans la population. Répondre à la question 5 pour  $p = 0,90, 0,95, 0,99$  et 1. Quel serait  $N$  si on cherche à avoir cinq individus doubles récessifs avec une probabilité  $p = 0,95$ ?

Mêmes questions si les gènes  $H$  et  $R$  sont liés avec un taux de recombinaison de 20%. Quelles sont les conséquences de cette dernière situation?

7. Deux plantes homozygotes de maïs ont été croisées entre elles. En supposant que les génotypes des parents soient  $AABBccdd$  et  $aabbCCDD$  respectivement et que chacun des quatre loci, supposés être indépendants, contrôle un caractère, donner:

- 1. Le nombre de gamètes différents produits par la  $F_1$ .
- 2. Le nombre de génotypes dans la population  $F_2$ .
- 3. Le nombre de phénotypes dans la population  $F_2$  en supposant qu'il y ait dominance complète.
- 4. Les proportions des plantes  $F_2$  ayant les mêmes génotypes que les parents et la  $F_1$ .
- 5. Quelle est la proportion des gamètes produits par la  $F_1$  ayant des allèles dominants à tous les loci? Quelle est la proportion de ceux ayant deux allèles dominants et deux allèles récessifs?
- 6. Quelle est la probabilité pour qu'un individu  $F_2$  porte tous les allèles dominants? Tous les allèles récessifs? Les huit allèles?
- 7. Quelle est la proportion des  $F_2$  ayant un phénotype récessif pour les quatre loci? Quelle est la proportion des  $F_2$  homozygotes pour tous les loci?

8. Chez le maïs, la couleur de la graine, la hauteur et la réaction à la rouille sont contrôlées chacune par un seul gène. Les trois gènes sont indépendants. L'allèle  $P$  pour la couleur pourpre de la graine est dominant sur l'allèle  $p$  pour la couleur blanche; l'allèle  $H$  pour une plante haute est dominant sur l'allèle  $h$  pour une plante courte; l'allèle  $R$  pour la résistance à la rouille est dominant sur l'allèle  $r$  pour la sensibilité à la rouille. Une plante  $PPhhRR$  a été croisée avec une plante  $ppHHrr$ . La  $F_1$  a subi un test-cross.

- 1. Donner les génotypes de la  $F_1$  et des gamètes formés par cette  $F_1$ .
- 2. Donner les génotypes et les phénotypes de la descendance de ce test-cross.

-3. Combien de génotypes et de phénotypes seront produits dans la  $F_2$  par l'autofécondation de la  $F_1$ ? Donner le ratio phénotypique de la  $F_2$ .

9. Une plante  $F_1$  a subi un test-cross. Le ratio phénotypique de la descendance de ce test-cross était de 1:1:1:1.

-1. Combien de loci sont en question?

-2. Est-il possible de déterminer les types d'action de gènes à partir de ce test-cross? Sinon comment peut-on obtenir cette information?

-3. Quelles sont les autres informations qu'on peut obtenir à partir de ce test-cross?

10. Deux plantes de génotypes  $AAbb$  et  $aaBB$  ont été croisées entre elles. La  $F_1$  a subi un test-cross. Donner le ratio phénotypique de la descendance du test-cross pour chacun des ratios phénotypiques de la  $F_2$  suivants:

-1. 9:3:3:1

-2. 15:1

-3. 3:6:3:1:2:1

-4. 13:3

-5. 12:3:1

-6. 1:2:1:2:4:2:1:2:1

-7. 9:3:4.

11. La coloration pourpre de la graine du maïs est due au génotype  $R-P-$ , la coloration rouge au génotype  $R-pp$  et la coloration blanche aux génotypes  $rrP-$  et  $rrpp$ . On fait le croisement suivant:  $RRPP \times rrpp$

-1. Quelles sont les couleurs de la graine des parents et de la  $F_1$ ?

-2. Quels sont les phénotypes attendus en  $F_2$  si les  $F_1$  sont autofécondées et quelles sont leurs proportions?

-3. Quelle est l'action des gènes la plus probable?

-4. Si les individus rouges sont croisés entre eux au hasard, quelles sont les proportions génotypiques et phénotypiques de leur descendance?

-5. Même question si les individus blancs sont croisés entre eux au hasard.

-6. Même question si les individus rouges et blancs sont croisés entre eux au hasard.

-7. Même question si les individus pourpres sont croisés entre eux au hasard.

-8. Même question si tous les individus sont croisés entre eux au hasard.

12. Chez la courge, l'allèle dominant  $B$  contrôle la couleur blanche du fruit et l'allèle récessif  $b$  donne une plante produisant des fruits colorés. Chez les plantes de génotype  $bb$ , l'allèle dominant  $J$  donne une couleur jaune au fruit et l'allèle récessif  $j$  lui donne une couleur verte.

-1. Quelle serait le phénotype d'une plante  $F_1$  issue du croisement de  $BBjj$  avec une plante jaune homozygote?

-2. Quels sont les ratios génotypique et phénotypique de la  $F_2$ ? Quel type d'interaction génique est présent dans ce croisement?

-3. Si le croisement entre une plante à fruits jaunes avec une à fruits blancs donne 130 plantes à fruits blancs, 95 à fruits jaunes et 32 à fruits verts, déterminer les génotypes des parents.

13. Un caractère quantitatif dépend de six paires de gènes à effets cumulatifs et égaux. Les gènes sont indépendants.

-1. Classer les génotypes suivants par ordre quantitatif décroissant:

(a) AaBbccddeeff, (b) AABbCCddEEff, (c) AABbCCDDEEFF, (d) aabbccddeeff, (e) AaBbCcDdEeFf, (f) aabbccdeeFf et (g) AABbCCDDEEFF

-2. Quels sont le nombre de phénotypes et le ratio phénotypique dans une population  $F_2$  issue du croisement AABbCCddeEFF x aabbCCDDEEFF?

14. Un croisement est réalisé entre deux plantes de génotypes AABbCCdd et aabbccdd. En supposant que les quatre gènes soient indépendants:

-1. Quel est le pourcentage des loci homozygotes en  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $F_4$  et  $F_{10}$  en supposant que les générations soient avancées par autofécondation?

-2. Même question pour les individus homozygotes.

-3. Quels sont ces pourcentages si les générations sont avancées par croisements au hasard?

-4. Mêmes questions que 1, 2 et 3 si les parents sont différents par un, cinq et dix loci indépendants.

15. Un croisement est fait entre deux variétés de blé ( $P_1$  et  $P_2$ ). La longueur moyenne de l'épi de  $P_1$  est de 8 cm et celle de  $P_2$  de 14 cm. La moyenne de la  $F_1$  est de 11,5 cm et celle de la  $F_2$  de 11,75 cm. Deux groupes de plantes (A et B) ont été sélectionnés à partir de la  $F_2$ . Le groupe A avait une moyenne de 9 cm et le groupe B une moyenne de 13,25 cm. Le groupe A a donné des  $F_3$  avec une moyenne de 10,5 cm et le groupe B a donné des  $F_3$  avec une moyenne de 12,75 cm.

-1. Quelle est l'action de gènes la plus probable dans ce croisement?

-2. Calculer l'héritabilité du caractère épi long et celle du caractère épi court.

-3. Quel est le caractère sur lequel on fera plus de progrès par la sélection? Pourquoi?

16 Un croisement est réalisé entre deux variétés homozygotes d'orge  $P_1$  et  $P_2$ . Une partie de la population  $F_1$  a subi un backcross à chacun des parents et l'autre a été autofécondée. Le nombre de grains par épi a été déterminé pour  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ , BCP<sub>1</sub>, BCP<sub>2</sub> et  $F_2$ . Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 13.

Tableau 13. Distribution de fréquences du nombre de grains par épi d'orge

	Nombre de grains par épi																								
	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53		
P <sub>1</sub>			2	4	12	30	50	26	14	4	2	1													
P <sub>2</sub>														2	4	8	14	18	50	28	10	6			
F <sub>1</sub>							4	6	12	36	32	24	14	6	2										
BCP <sub>1</sub>	1	2	5	9	11	16	27	38	40	39	34	28	15	10	10	4	3	1							
BCP <sub>2</sub>					1	1	4	3	9	11	15	27	35	38	41	37	29	17	10	10	6	1	2		
F <sub>2</sub>	2	2	3	10	14	21	27	30	31	39	45	40	33	27	26	23	13	10	5	4	3	1	1		

- 1. Y a-t-il une variation génétique dans P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, BCP<sub>1</sub>, BCP<sub>2</sub> et F<sub>2</sub>? Pourquoi?
- 2. Donner une explication possible au fait que certains individus de la F<sub>2</sub> avaient moins de grains par épi que P<sub>1</sub> et certains avaient plus de grains par épi que P<sub>2</sub>. Comment appelle-t-on ce phénomène?
- 3. Calculer les moyennes et les variances des parents, de la F<sub>1</sub>, des backcross et de la F<sub>2</sub>. Quelles sont les informations supplémentaires qu'on peut tirer de ce calcul?
- 4. Donner les intervalles de confiance des moyennes des parents et de la F<sub>1</sub>.
- 5. Calculer l'héritabilité au sens large et l'héritabilité au sens étroit pour le nombre de grains par épi pour ce croisement. Qu'est-ce qu'on peut conclure de la comparaison de ces héritabilités?
- 6. En reprenant la variance de la F<sub>2</sub> donnée par l'équation 25, calculer la variance de la F<sub>3</sub> et comparer les deux variances. Qu'est-ce qu'on peut conclure de cette comparaison?

17. Lorsqu'on croise une souche de maïs à graines rouges (couleur de l'aleurone) et une souche à graines blanches, on obtient une population F<sub>1</sub> à graines rouges seulement. L'autofécondation des F<sub>1</sub> donne une population constituée de 335 plantes à graines rouges et 236 plantes à graines blanches. Déterminer si ce caractère est contrôlé par un seul gène avec dominance complète ou par deux gènes (cas d'épistasie).

18. Un croisement est réalisé entre une variété d'orge barbue et une variété encapuchonnée (fig. 9). La F<sub>2</sub> était constituée de 562 plantes encapuchonnées et 208 plantes barbues. Déterminer si ce caractère est contrôlé par un seul gène avec dominance complète ou par deux gènes (cas d'épistasie).

19. Un croisement est réalisé entre une variété d'orge barbue et résistante à l'oïdium et une variété encapuchonnée et sensible à l'oïdium. La F<sub>2</sub> était constituée de 390 plantes encapuchonnées et résistantes, 187 plantes encapuchonnées et sensibles, 194 plantes barbues et résistantes et sept plantes barbues et sensibles. Si on suppose que les deux caractères sont contrôlés chacun par un seul gène, déterminer si les deux gènes sont indépendants ou liés. Dans le cas où ils sont liés, donner une estimation du taux de recombinaison.

20. NILSON-EHLE a fait un croisement entre une variété de blé à graines rousses et une variété à graines "blanches". Les  $F_1$  avaient des graines rousses. Après autofécondation des  $F_1$ , NILSON-EHLE a obtenu 78 plantes  $F_2$ . Après autofécondation des  $F_2$ , huit plantes ont donné une descendance  $F_3$  composée de 307 plantes à graines rousses et 97 à graines "blanches"; 15 ont donné 727 plantes à graines rousses et 53 à graines "blanches"; sept ont donné 324 plantes à graines rousses et six à graines "blanches" et 48 n'ont donné que des plantes à graines rousses.

- 1. Donner une explication génétique à ces résultats.
- 2. En se basant sur les hypothèses formulées, donner les génotypes des parents.

21. Chez la tomate, trois gènes à effets égaux et cumulatifs contrôlent le poids du fruit. Une variété de génotype AABBBcc produit des fruits avec un poids moyen de 341 g et une autre variété de génotype aabbCC produit des fruits avec un poids moyen de 285 g. Les deux variétés ont été croisées entre elles et la  $F_1$  est autofécondée.

- 1. Calculer le poids moyen des fruits de la  $F_1$ .
- 2. Déterminer le nombre de différentes classes de poids moyens des fruits de la  $F_2$ . Quel est le poids du fruit le plus petit et celui du fruit le plus gros dans la  $F_2$ ? Quel est le poids moyen des fruits de la  $F_2$ ? Quelle est la proportion des fruits ayant un poids moyen supérieur ou égal au poids moyen de la  $F_2$ ?
- 3. Tracer l'histogramme de la distribution des poids moyens des fruits de la  $F_2$ .

22. Chez les espèces dioïques, un gène M détermine le sexe. Si la plante est de génotype mm, elle est de sexe femelle; autrement, elle est de sexe mâle (mâle dominant).

- 1. Quel est le génotype des plantes mâles dans une population de plantes dioïques?
- 2. Pourquoi dans une population dioïque, trouve-t-on 50% de mâles et 50% de femelles?

23. L'asperge est une espèce normalement dioïque avec des plantes mâles et des plantes femelles se produisant dans des proportions approximativement égales (50% pour chaque type). Occasionnellement, des étamines se développent dans des fleurs pistillées et vice-versa. Etant non fonctionnels la plupart du temps, des pistils de cette sorte donnent parfois des graines viables par autofécondation. Une expérimentation a montré qu'à partir de 61 plantes de ce type, 198 graines ont été obtenues. Lorsque ces graines ont été semées, 155 ont donné des plantes mâles et 43 des plantes femelles.

- 1. En utilisant ces données, proposer un système de contrôle génétique du sexe chez cette espèce.
- 2. Quand 25 plantes des 155 plantes mâles ont été croisées avec des plantes femelles, huit d'entre elles ont donné une descendance mâle et 17 une descendance constituée d'un mélange de plantes mâles et femelles dans un ratio de 1:1: (a) est-ce que ces résultats supportent votre hypothèse pour la question 1?, (b) est-ce que l'allèle produisant un sexe mâle est dominant ou récessif?, (c) en désignant le couple de chromosomes portant le locus déterminant le sexe par XX ou XY, démontrer que les résultats observés peuvent être expliqués par le mécanisme X et Y, et (d) certaines recherches indiquent que les plantes staminées (mâles) produisent environ 25% de plus que les plantes pistillées (femelles). Développer une méthode par laquelle des graines produisant seulement des plantes mâles peuvent être obtenues.

24. Chez le maïs, un gène récessif *ba* (barren stalk) rend les plantes uniquement mâles suite à l'absence d'épis (inflorescences femelles). Un autre allèle récessif *ts* (tassel seed) convertit l'inflorescence mâle en une inflorescence femelle. Déterminer comment vous pouvez manipuler ces deux gènes pour convertir le maïs d'une espèce monoïque en une espèce dioïque. Quelles sont les conséquences de cette conversion?

25. Supposons que chez une plante autotriploïde un locus *R* contrôle la couleur de la fleur. La couleur rouge est dominante sur la couleur blanche. Supposons que l'on ait fait le croisement suivant:  $RRr \times Rrr$ .

-1. Si on suppose que seuls les gamètes normaux ( $n = x$ ) du côté mâle soient viables et fonctionnels, donner la composition génotypique et phénotypique de la descendance de ce croisement. Même question avec le croisement réciproque.

-2. Mêmes questions si 20% des gamètes mâles anormaux ( $n = 2x$ ) sont viables et fonctionnels.

26. Supposons que la résistance à la rouille brune de l'orge soit contrôlée par un seul gène avec la résistance (*R*) dominante sur la sensibilité (*r*). Une plante femelle nullisomique sensible est croisée à une plante mâle disomique résistante. En supposant que seuls les gamètes normaux chez le mâle soient viables:

-1. Quels sont les génotypes et phénotypes de la  $F_2$  si le locus *R* est localisé sur le nullisome?

-2. Si la  $F_1$  monosomique pour le chromosome portant le locus *R* est croisée à une plante mâle disomique sensible, quelle serait la composition génotypique et phénotypique de la descendance?

-3. Si les descendances du croisement de la question 2 sont intercroisées entre elles, quelle serait la constitution génotypique et phénotypique de la descendance de cet intercroisement?

27. Chez la tomate, la couleur de la chair du fruit est contrôlée par un gène proche du centromère. L'allèle *R* pour la couleur rouge est dominant sur l'allèle *r* déterminant la couleur jaune. Des plantes diploïdes et des plantes tétraploïdes ont été croisées entre elles et les résultats suivants ont été obtenus:

-1. rouge x rouge -----> 388 rouges : 11 jaunes

-2. rouge x rouge -----> 98 rouges : 34 jaunes

-3. rouge x jaune -----> 158 rouges : 32 jaunes

-4. rouge x jaune -----> 349 rouges : 31 jaunes

À partir des ratios obtenus, établir pour chaque croisement si les parents sont diploïdes ou autotétraploïdes.

28. Chez le blé tendre des ratios phénotypiques à la  $F_2$  de 63:1 et 15:1 sont fréquents. Par contre chez l'orge, les ratios 63:1 n'ont jamais été observés et les ratios 15:1 sont rares. Pourquoi cette différence existe-t-elle entre ces deux espèces?

## CHAPITRE 4

**INCOMPATIBILITÉ ET STÉRILITÉ MÂLE****1. INCOMPATIBILITÉ**

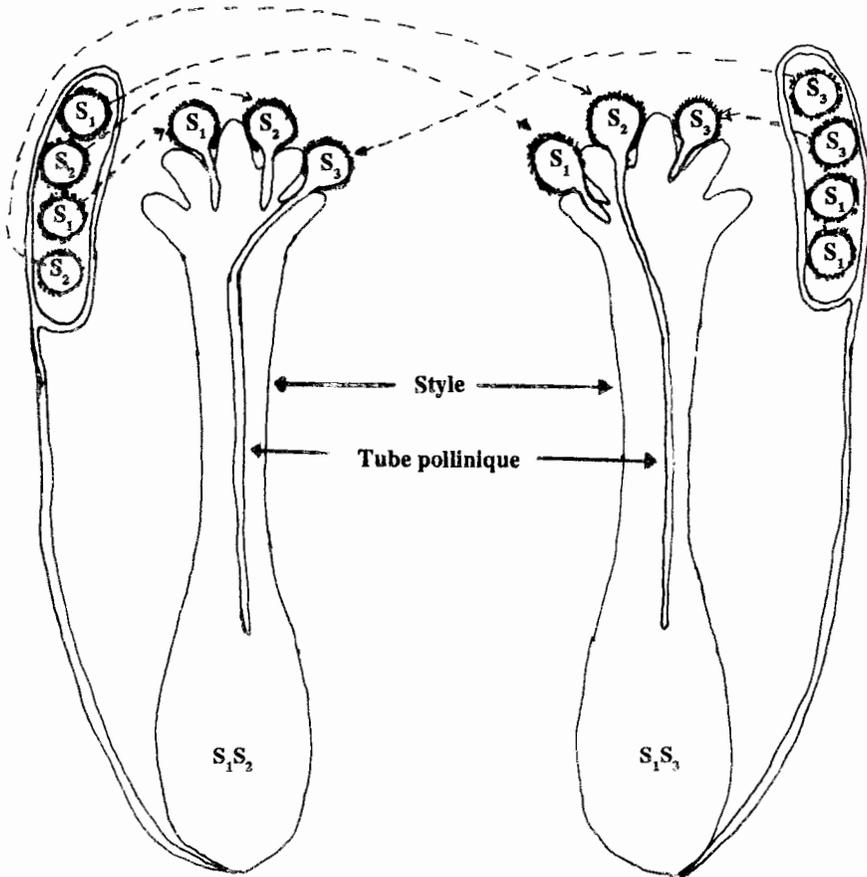
Il y a incompatibilité quand, après croisement de deux génotypes possédant des grains de pollen et des ovules normaux, la fécondation ne se produit pas. Dans ce cas, le tube pollinique après germination ne pénètre pas dans le style ou n'atteint pas le sac embryonnaire à temps pour que la fécondation se produise. L'incompatibilité limite l'autofécondation. Selon certaines estimations, le phénomène d'incompatibilité est présent chez plus de 3 000 espèces végétales distribuées dans une vingtaine de familles. Elle est présente chez plusieurs espèces cultivées. Une série d'allèles à un locus S détermine si le pollen sera fonctionnel ou non. Ces allèles ont été désignés par  $S_1, S_2, S_3, S_4, \dots, S_n$ . La combinaison du génotype diploïde du tissu du style du côté femelle et du génotype haploïde du grain de pollen du côté mâle détermine s'il y a croissance du tube pollinique ou non.

**1.1. Systèmes d'incompatibilité**

Deux systèmes d'incompatibilité ont été décrits chez les plantes: l'incompatibilité gamétophytique et l'incompatibilité sporophytique.

**1.1.1. Incompatibilité gamétophytique**

Dans ce système, il y a incompatibilité lorsque le grain de pollen possède un allèle S qui se trouve dans le génotype diploïde du style (fig. 16). Une plante de génotype  $S_1S_2$  produira des grains de pollen de type  $S_1$  ou  $S_2$ . Le tissu du style est de génotype  $S_1S_2$ . Si cette plante est pollinisée par son propre pollen, il y aura incompatibilité car  $S_1$  et  $S_2$  (génotypes du grain de pollen) sont présents dans le génotype du style ( $S_1S_2$ ). Supposons que cette plante soit maintenant pollinisée par une autre plante de génotype  $S_1S_3$ . Il y aura incompatibilité dans le cas où le pollen portant  $S_1$  est utilisé mais pas dans le cas où le pollen utilisé possède l'allèle  $S_3$  car ce dernier n'existe pas dans le génotype  $S_1S_2$  de la plante femelle. Le tableau 16 donne quelques exemples d'incompatibilité gamétophytique. Chez le trèfle violet et le trèfle blanc, 41 et 64 allèles au niveau du locus S ont été identifiés respectivement.



**Figure 16. Système d'incompatibilité gamétophytique**

Remarque que seul le tube pollinique du grain de pollen portant  $S_2$  est capable de croître sur le stigmate  $S_1S_3$  et que seul  $S_3$  croît sur  $S_1S_2$

### 1.1.2. Incompatibilité sporophytique

Dans ce cas, le génotype au locus S de la plante produit le grain de pollen qui détermine s'il y a compatibilité ou non. Dans ce système, des relations de dominance ou de compétition entre les allèles S peuvent déterminer lequel des allèles donnera au grain de pollen sa compatibilité ou son incompatibilité. Si, par exemple, on croise une plante  $S_1S_2$  (femelle) avec une plante  $S_1S_3$  (mâle), dans le cas de l'incompatibilité gamétophytique, le grain de pollen portant l'allèle  $S_3$  est bien compatible. Dans le système d'incompatibilité sporophytique, on peut imaginer le cas où  $S_1$  est dominant sur  $S_3$  chez le mâle. Dans ces conditions,  $S_3$  se comportera comme  $S_1$  et, par conséquent,

le croisement  $S_1S_2 \times S_1S_3$  sera incompatible. Le grain de pollen portant l'allèle  $S_1$  est incompatible puisque  $S_1$  est présent dans le génotype du style ( $S_1S_2$ ). Puisque  $S_3$  se comporte comme  $S_1$ , il sera également incompatible. Le tableau 14 donne quelques exemples d'incompatibilité sporophytique. Celle-ci est moins fréquente que l'incompatibilité gamétophytique. Il faut noter que dans les deux cas d'incompatibilité, on ne peut pas avoir d'autofécondation. Il faut également noter que des individus homozygotes pour le locus  $S$  sont possibles seulement dans le cas de l'incompatibilité sporophytique. Celle-ci a été trouvée chez certaines espèces telles que le chou, le chou de Bruxelles, le tournesol et d'autres espèces dicotylédones mais pas chez les espèces monocotylédones.

**Tableau 14. Quelques exemples de croisements entre génotypes pour les incompatibilités gamétophytique et sporophytique**

Type	Femelle x Mâle	Descendance
Gamétophytique	$S_1S_2 \times S_1S_2$	Pas de descendance
	$S_1S_2 \times S_1S_3$	$1/2S_1S_3+1/2S_2S_3$
	$S_1S_3 \times S_1S_2$	$1/2S_1S_2+1/2S_2S_3$
	$S_1S_2 \times S_3S_4$	$1/4S_1S_3+1/4S_1S_4+1/4S_2S_3+1/4S_2S_4$
Sporophytique*	$S_1S_2 \times S_1S_2$	Pas de descendance
	$S_1S_2 \times S_1S_3$	Pas de descendance
	$S_2S_3 \times S_1S_2$	$1/4S_1S_2+1/4S_1S_3+1/4S_2S_2+1/4S_2S_3$
	$S_1S_2 \times S_2S_3$	Pas de descendance
	$S_1S_2 \times S_3S_4$	$1/4S_1S_3+1/4S_1S_4+1/4S_2S_3+1/4S_2S_4$
	$S_3S_4 \times S_1S_2$	$1/4S_1S_3+1/4S_1S_4+1/4S_2S_3+1/4S_2S_4$

\* On suppose que  $S_1$  soit dominant sur  $S_2, S_3, \text{etc.}, S_2$  soit dominant sur  $S_3, S_4, \text{etc.}$  et ainsi de suite

### 1.1.3. Pseudo-auto-compatibilité

Parfois, les effets des allèles d'incompatibilité ne sont pas assez importants pour empêcher entièrement l'autofécondation. Pour certaines espèces, une fécondation peut se produire à partir d'une pollinisation par un grain de pollen portant un allèle  $S$  se trouvant dans le tissu du style du côté femelle. Cette situation est appelée pseudo-auto-compatibilité dont le degré est variable selon les effets de l'environnement et, en particulier, de la température. De plus, un allèle d'auto-fertilité ( $S_f$ ), s'il est présent, peut éliminer les effets des allèles  $S$ . Les allèles  $S_f$  font partie de la série des allèles  $S$  et peuvent être produits par mutations. Parfois, des espèces diploïdes auto-incompatibles peuvent devenir auto-compatibles par polyploïdisation.

## 1.2. Incompatibilité et amélioration des plantes

L'incompatibilité peut être utilisée pour faciliter les croisements entre lignées auto-incompatibles et produire des hybrides. Ce système a été développé chez le chou qui a un système d'incompatibilité sporophytique. Chez le trèfle violet, la production des semences hybrides par l'utilisation des lignées pseudo-auto-compatibles a été proposée.

## 2. STÉRILITÉ MÂLE (ANDROSTÉRILITÉ)

Il est nécessaire de distinguer la stérilité de l'incompatibilité. Comme nous l'avons vu, l'incompatibilité peut se produire même en présence de grains de pollen et d'ovules normaux. La stérilité, par contre, se traduit par l'absence totale de gamètes. La stérilité femelle se traduit par l'absence de l'ovaire ou de l'oosphère. La stérilité mâle résulte de l'avortement des grains de pollen (stérilité pollinique), de la malformation ou l'absence totale des étamines (stérilité staminale), ou de la non libération des grains de pollen (stérilité structurelle). Dans ce chapitre seule la stérilité mâle sera considérée.

La stérilité mâle empêche l'autofécondation même chez les plantes autogames. Elle peut être contrôlée par l'action des gènes spécifiques (stérilité mâle génique) ou peut être le résultat d'une interaction d'un cytoplasme donné avec des gènes donnés (stérilité mâle nucléo-cytoplasmique ou stérilité mâle cytoplasmique-génique).

### 2.1. Formes de stérilité mâle

#### 2.1.1. Stérilité mâle génique

Un seul gène récessif (*ms*) contrôle la stérilité mâle génique. Les individus *msms* sont mâles stériles et les individus *MsMs* ou *Msms* sont mâles fertiles. Le croisement d'un individu mâle stérile *msms* (qui sera bien sûr utilisé comme femelle) avec un individu mâle fertile *MsMs*, donnera naissance aux individus  $F_1$  mâles fertiles, *Msms*. L'autofécondation de ces individus donnera une population  $F_2$  constituée de  $1/4MsMs$ ,  $1/2Msms$  et  $1/4msms$ . La population aura donc  $3/4$  de mâles fertiles (*Ms-*) et  $1/4$  de mâles stériles (*msms*).

#### 2.1.2. Stérilité mâle nucléo-cytoplasmique

La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique dépend de l'interaction d'un cytoplasme particulier avec un gène (ou des gènes) particulier (s). Plusieurs symboles ont été utilisés pour désigner cette situation. Un cytoplasme stérile est représenté par "S" et un cytoplasme fertile par "F"\* (fertile). Un gène *Rf* (restaurateur de fertilité) restitue la

\* Parfois on utilise N à la place de F pour indiquer que le cytoplasme est normal

fertilité au cytoplasme stérile. Au niveau du noyau, on aura l'une des combinaisons géniques suivantes: RfRf, Rfrf et rfrf. Un cytoplasme du type "F" sera fertile quelque soit la combinaison génique dans le noyau (Rf- ou rfrf). Un cytoplasme du type "S" sera mâle stérile à moins que le génotype ne soit RfRf ou Rfrf. À titre d'exemple, le croisement  $rfrf(S)^* \times Rfrf(F)$  donne en F<sub>1</sub> les génotypes suivants : 1/2Rfrf(S), mâles fertiles et 1/2rfrf(S), mâles stériles. Notons que le cytoplasme "S" de la F<sub>1</sub> est donné par la femelle. La figure 17 schématise un exemple de croisement avec un système de stérilité mâle nucléo-cytoplasmique. Le tableau 15 donne les résultats de quelques croisements dans les mêmes conditions (ne pas oublier que la femelle est toujours représentée avant le signe "x").

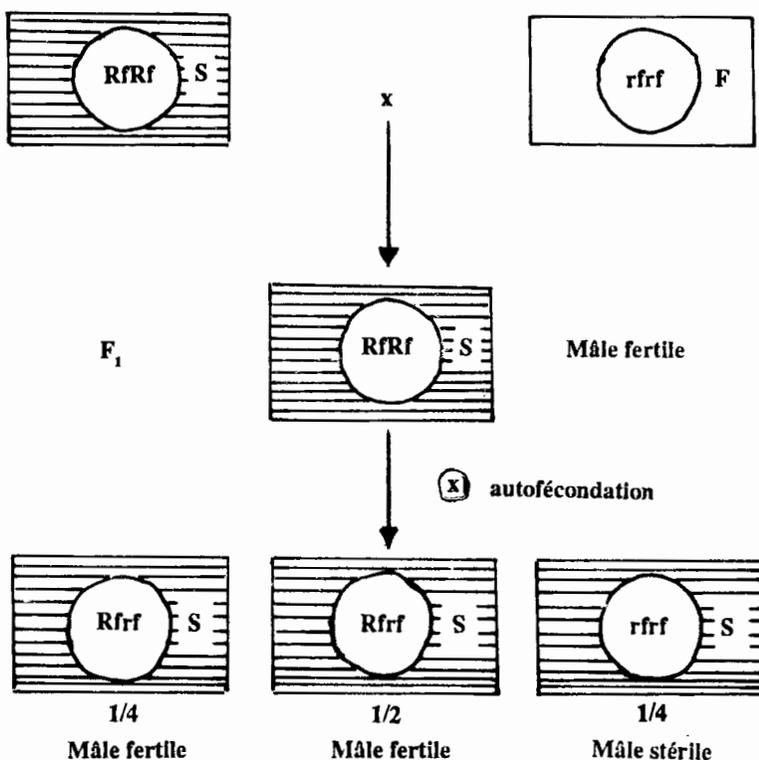


Figure 17. Croisement dans un cas de stérilité mâle nucléo-cytoplasmique

\* Le type de cytoplasme est indiqué entre parenthèses

**Tableau 15. Résultats d'exemples de croisements avec une stérilité mâle nucléo-cytoplasmique**

Croisements	Descendance
RfRf(S) x RfRf(S)	RfRf(S): mâles fertiles
RfRf(S) x RfRf(F)	RfRf(S): mâles fertiles
RfRf(S) x Rfrf(S)	1/2RfRf(S) + 1/2Rfrf(S): mâles fertiles
RfRf(S) x rfrf(F)	Rfrf(S): mâles fertiles
rfrf(S) x rfrf(F)	rfrf(S): mâles stériles
rfrf(F) x rfrf(F)	rfrf(F): mâles fertiles
RfRf(S) x rfrf(S)	Pas de descendance, rfrf(S) est mâle stérile
Rfrf(S) x Rfrf(F)	1/4RfRf(S) + 1/2Rfrf(S) + 1/4rfrf(S) 3/4 mâles fertiles et 1/4 mâles stériles
rfrf(S) x Rfrf(S)	1/2Rfrf(S) + 1/2rfrf(S) 1/2 mâles fertiles + 1/2 mâles stériles
rfrf(S) x rfrf(S)	Pas de descendance

## 2.2. Utilisation de la stérilité mâle

La stérilité mâle est utilisée par les sélectionneurs chez les plantes autogames et allogames pour faciliter les croisements naturels. D'ailleurs, chez les plantes autogames, la stérilité mâle entraîne l'ouverture des fleurs pour permettre au pollen étranger de s'y introduire et d'assurer la pollinisation.

La stérilité mâle génique a été identifiée chez le blé, le coton, le lin, le maïs, l'orge, la pomme de terre, le riz, le soja, le sorgho, le tabac et chez d'autres espèces cultivées. Chez l'orge, par exemple, environ 30 gènes non alléliques contrôlant la stérilité mâle ont été identifiés. Ces gènes ont été désignés par le symbole "ms" suivi par un numéro selon l'ordre dans lequel ils ont été trouvés (ms<sub>1</sub>, ms<sub>2</sub>, ms<sub>3</sub>, etc...). La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique a été utilisée pour produire des hybrides notamment chez la betterave à sucre, le blé, le maïs, l'oignon et le sorgho.

## 3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York.

Briggs, F.N. and P.F. Knowles. 1967. Introduction to Plant Breeding. Reinhold Publishing Corporation. New York.

Hockette, E.A. and R.F. Eslick. 1968. Genetic male sterility in barley. I. Nonallelic genes. Crop Sci. 8:218-220.

- Jones, D.F. 1956. Genetic and cytoplasmic control of pollen abortion in maize. Brookhaven Symposia in biology No. 9:101-112.
- Knox, R.B. and E.G. William. 1986. Pollen, pistil, and reproductive function in crop plants. p. 9-79. In Jules Janick (ed.) Plant Breeding Review. Volume 4, AVI Publishing Company. Inc. Westport, Connecticut.
- Leffel, R.C. and A.I. Muntjan. 1970. Pseudo-self-compatibility in red clover (*Trifolium pratense* L.). Crop Sci. 10:655-658.
- Lundqvist, A. 1956. Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploid. Hereditas 42:293-348.
- Lundqvist, A. 1965. The genetics of incompatibility. p. 637-647. In S.J. Geerts (ed.) Genetics Today. Proceeding XI International Congress Genetics, vol. 3.
- Roath, W.W. and E.A. Hockett. 1971. Genetic male sterility in barley. III. Pollen and anther characteristics. Crop Sci. 11:200-203.

#### 4. QUESTIONS

1. Donner la descendance (avec proportions) des croisements suivants:

(a)  $S_1S_2 \times S_1S_2$

(b)  $S_1S_2 \times S_2S_3$

(c)  $S_1S_2 \times S_3S_4$

(d)  $S_2S_3 \times S_1S_2$

(e)  $S_3S_4 \times S_1S_2$

-1. En supposant qu'on ait un système d'incompatibilité gamétophytique.

-2. En supposant qu'on ait un système d'incompatibilité sporophytique et que  $S_1$  soit dominant sur  $S_2$ ,  $S_3$ , et  $S_4$ ,  $S_2$  soit dominant sur  $S_3$ , et  $S_4$ , et  $S_3$  soit dominant sur  $S_4$ .

2. Supposons que l'allèle  $S_1$  soit complètement lié à l'allèle D (le locus D contrôle la hauteur) et que  $S_2$ ,  $S_3$ , et  $S_4$  soient complètement liés à d (les plantes D- sont hautes et les plantes dd sont courtes). En reprenant les croisements de la question 1, donner les hauteurs des parents et celles des descendance (ne pas oublier les proportions).

3. Même question que dans 2 en supposant que le taux de recombinaison entre le locus S et le locus D soit de 20% avec toujours  $S_1$  lié à D et  $S_2$ ,  $S_3$ , et  $S_4$  liés à d.

4. Soit le croisement suivant chez l'orge (une plante autogame):

$msms \times MsMs$

-1. Quel est le génotype et quel est le phénotype de la  $F_1$ ?

-2. Quels sont les génotypes et phénotypes de la  $F_2$ ? Donner les proportions.

- 3. En supposant que seules les graines des plantes msms de la  $F_2$  soient retenues pour être semées en  $F_3$ , quelle est la constitution génotypique et phénotypique de la  $F_3$ ? Donner les proportions.
- 4. Même question pour la  $F_4$  si on ne retient que des plantes msms à partir de la  $F_3$ .
- 5. Quel est le changement qui s'est produit entre la  $F_4$  et la  $F_3$ , et entre la  $F_5$  et la  $F_4$ , etc., en ne prenant toujours que les graines des plantes msms pour être semées dans la génération suivante?

5. Soit le même croisement que celui de la question 4.

- 1. Supposons que toutes les fleurs des plantes msms ne s'ouvrent pas et qu'il n'y ait pas de formation de graines sur ces plantes. Quelle serait la constitution génotypique et phénotypique de la  $F_3$  si on prend un échantillon au hasard de plantes  $F_2$  pour être semées en  $F_3$ ?
- 2. Même question si toutes les fleurs sur les plantes msms en  $F_2$  s'ouvrent et qu'il y ait pollinisation totale de ces fleurs.
- 3. Même question si on suppose que 50% seulement des fleurs sur les plantes msms en  $F_2$  s'ouvrent pour permettre à la pollinisation de se produire.
- 4. Même question si seulement 20% de ces fleurs s'ouvrent.

6. Soit le croisement suivant chez le maïs (une plante allogame): msms x MsMs.

En supposant que tous les croisements se produisent au hasard chez le maïs:

- 1. Quelle est la constitution génotypique et phénotypique de la  $F_2$ ?
- 2. Quelle est celle de la  $F_3$  en prenant un échantillon au hasard de la  $F_2$ ?
- 3. En supposant que les graines soient récoltées seulement sur des plantes  $F_2$  msms, quelle est la constitution génotypique et phénotypique de la  $F_3$ ?
- 4. Même question si on suppose que toutes les plantes msms aient été éliminées avant la récolte.

7. Donner la descendance (avec proportions) pour les croisements suivants et préciser si cette descendance est mâle stérile ou mâle fertile.

1) RfRf(S) x rfrf(F)

2) rfrf(F) x RfRf(S)

3) Rfrf(F) x rfrf(S)

4) Rfrf(F) x Rfrf(S)

5) Rfrf(S) x RfRf(F)

6) rfrf(S) x rfrf(F)

7) rfrf(F) x rfrf(F)

8) RfRf(F) x rfrf(S)

## CHAPITRE 5

## MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES AUTOGAMES

La dépression de consanguinité est très peu marquée chez les plantes autogames et, de ce fait, des lignées homozygotes peuvent être utilisées comme variétés agricoles sans craindre la perte de vigueur généralement observée chez les plantes allogames. D'ailleurs, le mode de reproduction (autofécondation) de ces espèces est la forme d'"inbreeding" qui permet d'évoluer rapidement vers l'homozygotie totale (voir chapitre 3, paragraphe 2.4.). La plupart des variétés des plantes autogames actuellement cultivées sont des lignées pures ou des mélanges de lignées pures.

### 1. THÉORIE DES LIGNÉES PURES

En 1903, le botaniste danois JOHANNSEN développa la théorie des lignées pures. Il s'est basé sur quelques expérimentations avec la variété "Princess" de haricot qui est une espèce hautement autogame. JOHANNSEN a examiné le poids des grains provenant de différentes plantes et a trouvé que ce poids variait de 25 à 85 centigrammes (cg) par graine avec une moyenne de 50 cg. Il sema des graines lourdes (80 cg) et des graines légères (30 cg). Les premières donnèrent des plantes qui ont produit des graines pesant en moyenne 65 cg et les secondes des plantes ayant des graines de 45 cg en moyenne. Il y avait donc une différence génétique entre les deux types de haricots. D'autre part, JOHANNSEN choisit 19 graines issues de plantes différentes et les sema séparément, puis détermina le poids moyen des graines pour chacune des 19 plantes obtenues; une moyenne particulière fut trouvée pour chacune. Il choisit alors à partir de chaque lot de graines (issues d'une seule plante), les plus lourdes et les plus légères, et les sema séparément. Pour chacun des 19 lots, les graines lourdes comme les graines légères, donnèrent sensiblement la même moyenne. Ainsi, dans un lot, les graines pesant 43 cg comme celles pesant 73 cg donnèrent une même moyenne de 64 cg. En appliquant une sélection pour le poids moyen de la graine, JOHANNSEN a réussi à établir différentes lignées pures. Une fois une lignée pure établie, la sélection à l'intérieur de celle-ci n'est plus efficace. Toute la variabilité observée à l'intérieur d'une lignée pure est d'origine environnementale. JOHANNSEN a conclu que la variété "Princess" de haricot était constituée d'un mélange de lignées pures. Il a défini la lignée pure comme étant la descendance par autofécondation d'une plante autogame homozygote.

## 2. VARIÉTÉS OU POPULATIONS LOCALES (OU POPULATIONS DE PAYS)

La variété "Princess" de haricot est un exemple de variété locale de plantes autogames. Les variétés locales sont généralement formées par un mélange de plantes homozygotes. En réalité, la plupart des plantes autogames présentent un certain niveau de croisements naturels conduisant à la présence de loci hétérozygotes dans la population. Des mutations peuvent également être à l'origine de l'hétérozygotie. Les variétés locales sont, la plupart du temps, très anciennes (parfois plusieurs dizaines d'années) et bien adaptées à leurs environnements. Le fait qu'elles soient formées de mélanges de différents génotypes, les variétés locales présentent une certaine plasticité vis-à-vis des fluctuations des conditions environnementales. Elles peuvent, en effet, avoir différentes formes de résistances à certaines maladies (races de maladies).

La plupart des variétés locales ne sont pas adéquates pour les types modernes de culture. Souvent, elles ne répondent pas à l'amélioration des conditions culturales. Une addition d'azote, par exemple, peut induire la verse chez la plupart des céréales. Les différentes formes et couleurs des graines qu'elles présentent les rendent non attractives pour la commercialisation. Le semis et la récolte mécaniques nécessitent également une bonne uniformité de la plupart des caractères de la plante (taille et forme de la graine, hauteur, maturité, etc.). Une autre particularité importante des variétés locales est d'avoir généralement de faibles potentiels de production.

## 3. MÉTHODES DE SÉLECTION

### 3.1. Sélection dans des populations hétérogènes

#### 3.1.1. *Sélection massale*

Parmi les méthodes de sélection les plus anciennes, la sélection massale est probablement à la base de la domestication de plusieurs espèces végétales. Elle est simple et très peu coûteuse. Il suffit de choisir les plantes phénotypiquement supérieures et identiques, et de mélanger la semence. Cette dernière est alors semée en vrac. Les agriculteurs qui utilisent leurs propres semences pratiquent une forme ou une autre de la sélection massale par le choix des meilleures plantes, des meilleurs épis ou des meilleures graines.

La sélection massale peut être également réalisée par une simple élimination des plantes non désirables de la population. Une version améliorée de cette méthode consiste en la sélection des plantes phénotypiquement supérieures, leur semis séparé en lignées pures où seules les meilleures et identiques seront mélangées pour établir une nouvelle variété. La sélection peut être répétée durant plusieurs cycles tant que la variabilité persiste et tant qu'il y a amélioration du caractère recherché. Elle peut être appliquée avec succès notamment pour éliminer des caractéristiques non désirables généralement trouvées dans des variétés locales.

La sélection moderne utilise la sélection massale pour maintenir les caractéristiques des variétés déjà établies. Généralement, ceci est réalisé par la récolte de 200 à 300 plantes ou épis typiques de la variété à maintenir et leur semis séparé, chaque plante ou chaque épi dans une ligne (Lorsqu'on parle de semis plante par ligne ou épi par ligne, cela veut dire que ce sont les graines de cette plante ou de cet épi qui sont semées dans une ligne). Les lignées qui présentent des déviations par rapport à la variété d'origine sont alors éliminées, de préférence avant la floraison. Les lignées restantes sont récoltées et la semence est mélangée. Ce processus est répété autant de fois nécessaires pour préserver les caractéristiques de la variété en question.

La sélection massale est également utilisée pour l'amélioration d'un caractère à travers un autre caractère. C'est une forme de sélection indirecte. Ceci a été utilisé par exemple chez l'avoine en sélectionnant, indirectement, pour la résistance à la rouille couronnée à travers la sélection pour la taille des graines. Le succès de cette méthode est dû au fait que les plantes résistantes produisent généralement des graines plus grosses que celles produites par les plantes sensibles.

Étant basée sur le phénotype seulement, la sélection massale présente un certain nombre d'inconvénients. Elle n'est pas efficace pour les caractères à faibles héritabilités qui sont influencés par l'environnement. Une grande partie de la variabilité isolée par sélection est perdue à la génération suivante suite au changement dans les conditions de l'environnement. La sélection massale ne permet également pas de séparer les plantes homozygotes des plantes hétérozygotes dans le cas où la dominance est complète. D'autres cycles de sélection sont nécessaires tant que des hétérozygotes sont présents dans la population sous sélection.

### **3.1.2. Sélection généalogique**

Cette méthode est également appelée sélection individuelle ou sélection par la méthode des lignées pures. Elle a été développée sur les bases de la théorie des lignées pures énoncée par JOHANNSEN. Elle est utilisée surtout pour l'amélioration des plantes autogames. La procédure suivante est généralement appliquée dans cette sélection .

La première étape consiste à choisir un nombre important de plantes ou d'épis au sein d'une population hétérogène. Le nombre dépend de l'espèce sélectionnée (pour les céréales, plusieurs centaines à quelques milliers de plantes sont choisies), du terrain et des moyens financiers disponibles.

La deuxième étape consiste à semer les descendances des plantes choisies (plante ou épi par ligne) pour une sélection visuelle. Souvent, des épidémies de maladies sont artificiellement créées pour éliminer les descendances sensibles. Les lignées défectueuses sont alors écartées et seules les lignées supérieures sont gardées. Si les plantes choisies

au départ sont homozygotes et génétiquement différentes, la sélection initiale permet d'établir des groupes génétiquement distincts et uniformes. Si une ou plusieurs lignées supérieures présentent une hétérogénéité (ségrégation surtout pour les caractères qualitatifs), un ou plusieurs cycles de sélection individuelle seront nécessaires à l'intérieur de ces lignées et de leurs descendances. Après élimination des types non désirables, chaque lignée homogène est récoltée et sa descendance est semée séparément durant une ou plusieurs années pour des observations supplémentaires dans différents environnements. Une réduction importante du nombre de lignées doit accompagner ces observations car l'étape finale (la troisième) est généralement plus coûteuse.

La troisième étape commence lorsque le sélectionneur ne peut plus choisir entre les lignées sur la seule base d'une sélection visuelle. Les lignées restantes (généralement très peu) sont alors comparées entre elles et avec une ou plusieurs variétés déjà établies. Les comparaisons se font généralement pour le rendement et pour d'autres caractères tels que la résistance aux maladies, la précocité, la hauteur, etc. La durée des essais dépend de plusieurs facteurs mais, généralement, cette étape dure au moins trois ans.

### **3.1.3. Comparaison entre la sélection massale et la sélection généalogique**

Les deux méthodes de sélection ne vont pas créer de génotypes nouveaux et se limitent seulement à l'isolement de certains déjà existants dans la population ou la variété de départ. Cependant, une variété développée par sélection généalogique est plus homogène qu'une variété développée par sélection massale. La première est une lignée pure parce qu'elle est développée à partir d'une seule plante supposée être homozygote alors que la seconde est un mélange de lignées pures. Une variété lignée-pure peut, cependant, devenir impure à la suite d'un mélange de semences, d'un croisement naturel avec d'autres variétés ou par mutations.

La sélection massale est relativement plus simple et moins coûteuse que la sélection généalogique. La durée de sélection est relativement plus courte pour la première méthode (en moyenne 7 à 8 ans pour la sélection massale contre 9 à 11 ans pour la sélection généalogique). La sélection massale est souvent utilisée par les agriculteurs alors que la sélection généalogique n'est généralement utilisée que par les sélectionneurs.

### **3.2. Sélection après hybridation**

La sélection massale et la sélection généalogique se limitent à l'isolement de certains génotypes déjà existants au sein d'une population hétérogène. Ces méthodes de sélection sont limitées par la variabilité existante dans la population initiale. Pour étendre l'éventail de la variabilité, les sélectionneurs ont recours aux croisements.

Afin de répondre aux objectifs du programme de sélection, les croisements se font entre deux parents choisis. La connaissance des procédures de croisement est extrêmement

importante pour le sélectionneur. Pour les plantes autogames, ces procédures peuvent être différentes d'une espèce à une autre mais se basent toutes sur le principe de la castration (élimination des étamines) de la plante choisie pour être utilisée comme parent femelle et la pollinisation de la fleur castrée par le pollen de la plante choisie comme parent mâle. Plusieurs techniques de castration sont utilisées mais la technique couramment employée est le prélèvement des anthères avant leur maturité (voir photo 2 en annexes). C'est la méthode généralement utilisée pour le blé, le coton, le lin, l'orge, le riz, le soja, le tabac et d'autres espèces. Pour l'orge, la méthode de castration consiste à sectionner la partie supérieure de la fleur (entre le tiers et la moitié de la fleur) à l'aide de ciseaux avant l'anthèse (libération des grains de pollen). Les anthères, qui sont alors accessibles, sont enlevées à l'aide de pinces fines. Généralement, six à quinze fleurs médianes sont castrées au milieu de l'épi. Les autres fleurs sont éliminées. L'épi castré est ensaché afin d'éviter une pollinisation accidentelle. Un à trois jours plus tard (selon la variété, le stade durant lequel la castration est faite, la température, etc.) le pollen est collecté sur la plante choisie comme parent mâle et la pollinisation des fleurs castrées est réalisée. Après pollinisation, le sachet protecteur est remis sur l'épi pollinisé afin d'éviter que le pollen étranger ne vienne s'ajouter au pollen choisi. Ainsi, le croisement entre les deux parents choisis est obtenu.

L'utilisation d'une stérilité mâle (nucléo-cytoplasmique ou génique) peut rendre inutile l'opération de castration. Les plantes mâles stériles sont utilisées comme femelles mais pour assurer un croisement spécifique, les épis doivent être protégés avant la maturité de la partie femelle. La pollinisation est alors faite comme si on avait castré les fleurs des plantes mâles stériles (femelles).

Si les parents sont homozygotes et différents, la génération  $F_1$  sera hétérozygote mais homogène. À ce stade, la population hybride ( $F_1$ ) ne présente aucune variabilité génétique. Aucune sélection n'est possible au niveau de la  $F_1$  car toutes les plantes sont génétiquement identiques. La ségrégation ne commence qu'en  $F_2$ . Ainsi, à la génération  $F_2$  (et aux générations suivantes) des génotypes nouveaux sont créés. Une variabilité nouvelle est alors disponible pour la sélection (voir photo 3 en annexes). Différentes méthodes de sélection peuvent être utilisées.

### 3.2.1. Sélection par la méthode Pedigree

Dans la méthode pedigree, la sélection commence en  $F_2$  (fig. 18). La procédure générale de sélection est la suivante:

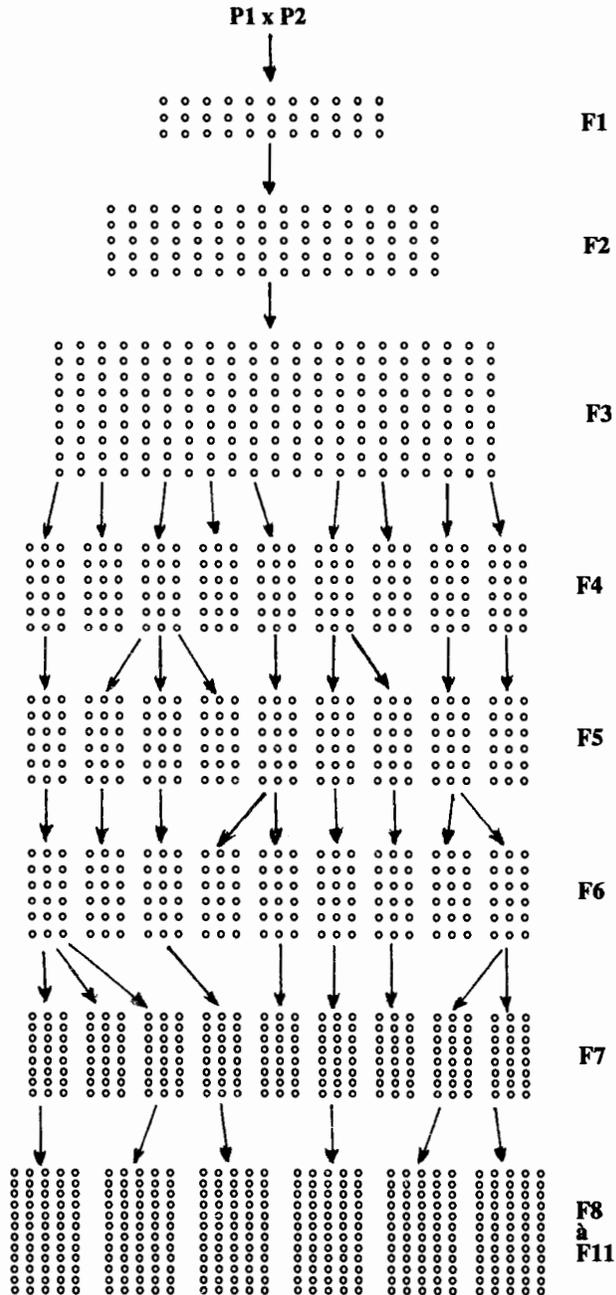
- Année 1 Choisir les parents et faire les croisements.
- Année 2 ( $F_1$ ) Semer 20 à 50 graines  $F_1$ .
- Année 3 ( $F_2$ ) Semer les  $F_2$  (2000 à 4000 plantes). Les plantes  $F_2$  sont individualisées (généralement les graines sont semées de 10 cm en 10 cm dans des lignes

distantes de 30 cm). Récolter séparément les plantes (200 à 300 plantes) qui combinent les caractéristiques désirables des deux parents.

- Année 4 (F3) Semer chaque plante F<sub>2</sub> récoltée en une ligne. Les plantes dans chaque ligne sont individualisées comme précédemment. Identifier les lignes supérieures et récolter les trois à cinq meilleures plantes par ligne sélectionnée. Généralement 50 à 100 familles F<sub>3</sub> sont retenues par croisement. Les informations sur les meilleures familles et les meilleures plantes à l'intérieur de ces familles sont conservées.
- Année 5 (F4) Semer chaque famille séparément, plante par ligne.  
Choisir les meilleures plantes dans les meilleures lignes et dans les meilleures familles.
- Année 6 (F5) Même procédure que pour la F<sub>4</sub>.
- Année 7 (F6) Même procédure que pour la F<sub>4</sub> et la F<sub>5</sub>. Les lignes uniformes (lignées) sont récoltées en masse mais séparément des autres lignes (25 à 30 lignées par croisement).
- Année 8 (F7) Si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.
- Années 9-12 Les lignées retenues à partir des essais préliminaires sont comparés sur la base du rendement.

L'exemple donné ici pour la méthode pedigree nécessite une génération par an. Plusieurs modifications à cette méthode peuvent être considérées. Les essais de rendement peuvent commencer dès la génération F<sub>3</sub> ou F<sub>4</sub>. Après la sélection des plantes individuelles, le reste de la famille peut être récolté en vrac et des essais de rendement effectués. Certaines familles ou même certains croisements peuvent être éliminés sur la base de ces essais. Comme autre exemple de modifications de la méthode, on peut stopper la sélection dès la F<sub>5</sub> si les lignes apparaissent uniformes ou on peut continuer la sélection jusqu'à la F<sub>7</sub> ou la F<sub>8</sub> si des ségrégations persistent au-delà de la F<sub>6</sub>. Un autre exemple consiste à utiliser des populations plus ou moins larges que ce qui a été indiqué précédemment. Les nombres de plantes, de familles ou de lignées donnés ici ne sont que des suggestions et chaque programme de sélection utilise le nombre qui lui convient (ce nombre dépend de plusieurs facteurs tels que le nombre de croisements de départ, la distance génétique entre les parents, les caractères sélectionnés, les moyens disponibles, etc.).

La méthode pedigree permet d'isoler rapidement des caractéristiques désirables dans le cas de caractères à hérédité qualitative tels que la résistance aux maladies, la couleur de la graine, la précocité, etc. Les caractères à hérédité quantitative, en particulier le rendement, sont plus difficiles à évaluer au cours des premières générations (F<sub>2</sub> et F<sub>3</sub>) sur la base d'une plante individuelle. Du fait du haut niveau d'hétérozygotie durant les premières générations, l'hétérosis peut affecter la performance des plantes surtout lorsqu'elles sont espacées. Cependant, les sélectionneurs tendent à choisir les plantes qui apparaissent les plus productives.



**Figure 18. Méthode de sélection par pedigree**

### 3.2.2. Sélection par la méthode "Bulk"

La procédure générale pour la sélection par la méthode Bulk (figure 19) est la suivante:

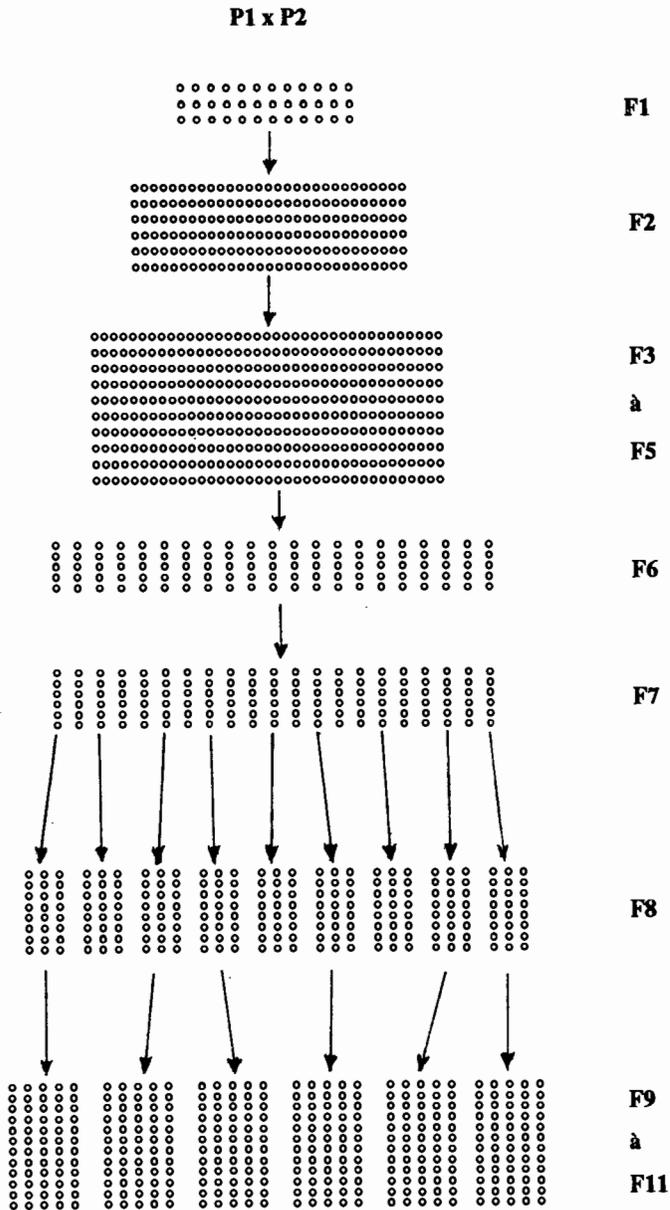
- Année 1 Choisir les parents et faire les croisements.  
Année 2 (F<sub>1</sub>) Semer 20 à 50 graines F<sub>1</sub>.  
Année 3 (F<sub>2</sub>) Semer les F<sub>2</sub> (2000 à 4000 plantes). Les plantes F<sub>2</sub> ne sont pas espacées comme pour la méthode pedigree. Une densité normale de semis est utilisée. Récolter le tout en vrac et prendre un échantillon pour le semer en F<sub>3</sub> (0,005 à 0,01 ha par croisement).  
Années 4-6 Pour les générations F<sub>3</sub> à F<sub>5</sub>, utiliser la même procédure que pour la F<sub>2</sub>.  
Année 7 (F<sub>6</sub>) Semer 3000 à 8000 graines F<sub>6</sub>. Les graines sont espacées. Choisir les 250 à 600 meilleures plantes. Récolter chaque plante sélectionnée séparément.  
Année 8 (F<sub>7</sub>) Semer les plantes choisies en F<sub>6</sub>, plante par ligne. Choisir les 25 à 30 meilleures lignes (lignées). Récolter chaque ligne choisie séparément.  
Année 9 (F<sub>8</sub>) Si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.  
Années 10-13 Essais comparatifs pour le rendement, comme dans le cas de la méthode pedigree.

Comme pour la méthode pedigree, la procédure donnée ici n'est qu'un exemple et plusieurs déviations de la méthode Bulk peuvent être rencontrées. Concrètement, les plantes peuvent être espacées et sélectionnées individuellement lors des générations antérieures (F<sub>3</sub> à F<sub>6</sub>) à celle indiquée ici.

Les lignées qui présentent des ségrégations sont alors resélectionnées. Une autre modification peut consister en la détermination du rendement des récoltes en vrac en même temps que l'on effectue un échantillonnage pour la génération suivante. Des croisements entiers peuvent être éliminés sur la base de ces rendements.

La méthode Bulk est simple et peu coûteuse. Peu d'efforts sont généralement engagés durant les premières générations. Cependant, la taille de la population doit être assez importante surtout lorsque les plantes sont individualisées durant la sélection.

La sélection naturelle est plus active dans le cas de la sélection par cette méthode. Les plantes hautes et les plantes tardives sont généralement favorisées par la méthode Bulk, ce qui peut être en contradiction avec les aspirations du sélectionneur. Cependant, la présence de maladies et d'insectes favorise la mise en évidence des plantes résistantes, généralement recherchées par le sélectionneur.



**Figure 19. Méthode de sélection par "Bulk"**

### 3.2.3. Sélection par la méthode SSD ("Single-Seed-Descent")

Cette méthode est également appelée sélection simple grain ou encore sélection par filiation unipare.

En supposant que l'on ne puisse réaliser qu'une seule génération par an, la procédure générale pour la sélection par la méthode SSD est décrite dans la figure 20.

- Année 1 Choisir les parents et faire les croisements.
- Année 2 (F<sub>1</sub>) Semer 20 à 50 graines F<sub>1</sub> en les espaçant pour permettre la production du maximum de semence.
- Année 3 (F<sub>2</sub>) Semer les F<sub>2</sub> (2000 à 3000 plantes) en les espaçant. Récolter une (parfois 2) graine par plante F<sub>2</sub>.
- Années 4-5 Pour les générations F<sub>3</sub> et F<sub>4</sub>, utiliser la même procédure que pour la F<sub>2</sub>.
- Année 6 (F<sub>5</sub>) Semer les F<sub>5</sub> comme dans les générations précédentes. Récolter chaque plante F<sub>5</sub> séparément.
- Année 7 (F<sub>6</sub>) Semer la semence de chaque plante récoltée en F<sub>5</sub>, plante par ligne. Si on commence avec 2500 plantes F<sub>2</sub> par exemple, on aura approximativement 2500 lignes F<sub>6</sub> (lignées). Chaque ligne sera issue d'une plante F<sub>2</sub>. Choisir et récolter les meilleures lignes.
- Année 8 (F<sub>7</sub>) Si la quantité de semence le permet, commencer les essais préliminaires pour le rendement.
- Années 9-12 Essais comparatifs pour le rendement.

Dans la procédure décrite ici, chaque plante F<sub>2</sub> contribue par une seule graine à la génération F<sub>3</sub>, chaque plante F<sub>3</sub> contribue par une seule graine à la génération F<sub>4</sub> et ainsi de suite. Le but est d'obtenir des lignées à partir d'un maximum de plantes F<sub>2</sub>. Ceci permet de réduire les risques de perte des génotypes supérieurs par sélection (artificielle ou naturelle) surtout pour les caractères à faibles héritabilités tels que le rendement. Cependant, cette procédure oblige à conserver une grande proportion de génotypes non désirables et ne permet pas la sélection des meilleurs génotypes parmi les familles issues des F<sub>2</sub> et des générations suivantes. La méthode est simple et peu coûteuse. Il suffit seulement de récolter une graine par plante et de semer l'ensemble à la génération suivante.

Une modification de cette méthode a été proposée. Au lieu d'espaçer les plantes en F<sub>2</sub> et dans les générations suivantes, des densités très fortes de semis sont utilisées. Plusieurs centaines de graines sont semées dans un m<sup>2</sup> (environ 2500 graines/m<sup>2</sup>). Dans ces conditions, les plantes produisent peu de semences. D'ailleurs, on n'a pas besoin de plus d'une graine par plante. Avec cette méthode, on court le risque d'élimination de certains génotypes supérieurs par la sélection naturelle. Sous cette densité de semis,

la compétition est tellement forte que seuls les génotypes à pouvoir compétitif élevé peuvent survivre et contribuer à la génération suivante. Les génotypes ayant des niveaux élevés de compétition ne sont pas nécessairement les meilleurs du point de vue rendement. Au contraire, certaines études ont montré que les meilleurs compétiteurs sont généralement les moins productifs (voir question 3).

La sélection par la méthode SSD est plus pratique lorsqu'on peut obtenir plus d'une génération par an. L'utilisation des serres et des pépinières en contre saison permettent d'avancer rapidement les générations. Nous verrons un exemple où trois générations par an sont possibles (voir chapitre 5, paragraphe 3.2.5.2.).

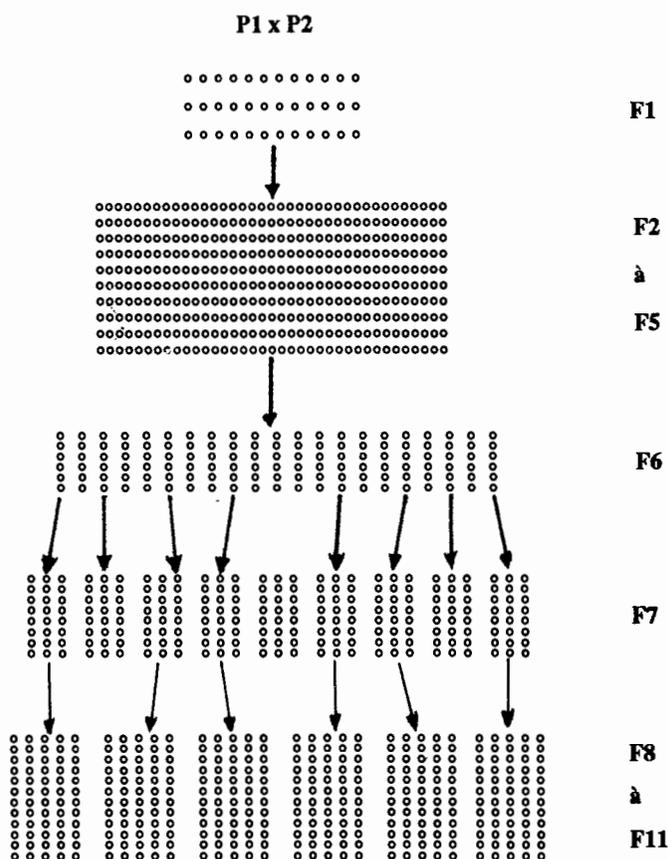


Figure 20. Méthode de sélection par SSD

### 3.2.4. Comparaison des trois méthodes de sélection

Pour la méthode Pedigree, la sélection commence en F<sub>2</sub>. La première sélection est faite parmi les plantes hétérozygotes. Pour la méthode Bulk, la première sélection est faite plus tard sur la base de plantes homozygotes. Par contre, pour la méthode SSD, la sélection est faite sur la base de lignées homozygotes (descendances de plantes homozygotes par autofécondation). La méthode Pedigree est plus coûteuse et plus laborieuse que les deux autres méthodes mais elle permet l'élimination rapide des génotypes inférieurs (certains génotypes supérieurs peuvent être accidentellement éliminés aussi) par la sélection durant les premières générations. La sélection naturelle est plus active dans le cas de la sélection par la méthode Bulk et peut aider le sélectionneur comme elle peut lui poser des problèmes. La sélection par la méthode SSD permet de garder la descendance d'un nombre maximum de plantes F<sub>2</sub>. Le goulot d'étranglement pour la méthode SSD est, cependant, le nombre élevé de lignées à tester pour le rendement (voir photo 4 en annexes).

Le choix de la méthode de sélection dépend de la plante en question, de la philosophie du sélectionneur, des objectifs du programme de sélection et des moyens disponibles (terrain, équipement, personnel, etc.).

### 3.2.5. Exemples de méthodes de sélection

Les procédures citées pour les trois méthodes de sélection sont générales, souvent décrites dans les livres de sélection. Aucun programme de sélection ne suit littéralement ces procédures et il n'existe pas de programmes qui suivent la même procédure. Il y a autant de méthodes de sélection que de programmes de sélection. Nous donnerons deux exemples de programmes de sélection d'orge. Le premier est celui du programme de sélection d'orge au Département d'Agronomie et Amélioration des Plantes à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II (IAV Hassan II), au Maroc et le deuxième est celui du programme de sélection d'orge au Département d'Agronomie et de Génétique des Plantes à l'Université de Minnesota, aux Etats-Unis (Ces deux exemples sont donnés parce que ce sont les deux programmes que je connais le mieux).

#### 3.2.5.1. Programme de sélection d'orge à l'IAV Hassan II

##### Année 1

- Printemps Choix des parents et croisements (100 à 150 croisements)
- Été F<sub>1</sub> en contre saison. Les plantes F<sub>1</sub> sont récoltées séparément.

##### Année 2

Les F<sub>2</sub> sont semées plante par ligne. Les plantes ne sont pas espacées mais semées à une densité relativement faible. Les observations (notées sur les

- maladies, la ségrégation, le type de croissance, la hauteur, la date de floraison, etc.) sont faites tout au long du cycle végétatif. Une sélection est faite parmi les différentes populations. Certains croisements sont alors éliminés. Juste au début de la maturité, des épis précoces (250 à 300 épis par population) sont choisis.
- Année 3 Les épis choisis dans la F<sub>2</sub> sont semés en F<sub>3</sub>, épi par ligne d'un mètre de longueur. Des observations sont faites sur chaque ligne. Une sélection est faite parmi les lignes et quatre à cinq épis sont pris par ligne choisie.
- Année 4 Les épis choisis en F<sub>3</sub> sont semés en F<sub>4</sub> dans deux stations, les graines de chaque épi en une ligne. Les observations sont faites sur chaque ligne et la sélection est basée sur les données collectées dans les deux stations. Quatre à cinq épis de chaque ligne choisie sont récoltés.
- Année 5 Les épis choisis en F<sub>4</sub> sont semés en F<sub>5</sub> dans une station avec les graines de chaque épi dans une ligne. Les observations sont faites et les lignes supérieures et uniformes sont récoltées en vrac ("bulk"). Si la ligne est hétérogène, une sélection supplémentaire d'épis (4 à 5 épis par ligne) peut être faite.
- Année 6 Essais préliminaires pour le rendement.

### 3.2.3.2. Programme de sélection d'orge à l'Université de Minnesota

#### Année 1

- Automne Choix des parents et croisements sous serre.
- Hiver F<sub>1</sub> sous serre.
- Eté Les F<sub>2</sub> sont espacées dans le champ. Sélection des plantes individuelles. On prélève une graine de chaque plante F<sub>2</sub> choisie.

#### Année 2

- Automne Les F<sub>3</sub> sont semées graine par graine sous serre. Toutes les plantes F<sub>3</sub> sont récoltées et l'on prend une graine de chaque plante.
- Hiver Les F<sub>4</sub> sont semées graine par graine sous serre. Toutes les plantes F<sub>4</sub> sont récoltées séparément.
- Eté Les F<sub>5</sub> sont semées dans le champ, plante par ligne. Une sélection parmi les lignes est effectuée. Cinq épis sont choisis dans chaque ligne sélectionnée.

#### Année 3

- Hiver Les épis choisis en F<sub>5</sub> sont envoyés à une station en contre saison (au début au Mexique et dernièrement au Texas) et semés, épi par ligne. Les lignes sont récoltées en vrac. Certaines lignes sont éliminées (pas beaucoup).
- Eté Essais préliminaires pour le rendement.

Les deux exemples nous montrent qu'il y a une grande différence dans la méthodologie suivie par les différents programmes de sélection. Ceci dépend bien sûr des objectifs de chaque programme et des moyens mis à sa disposition.

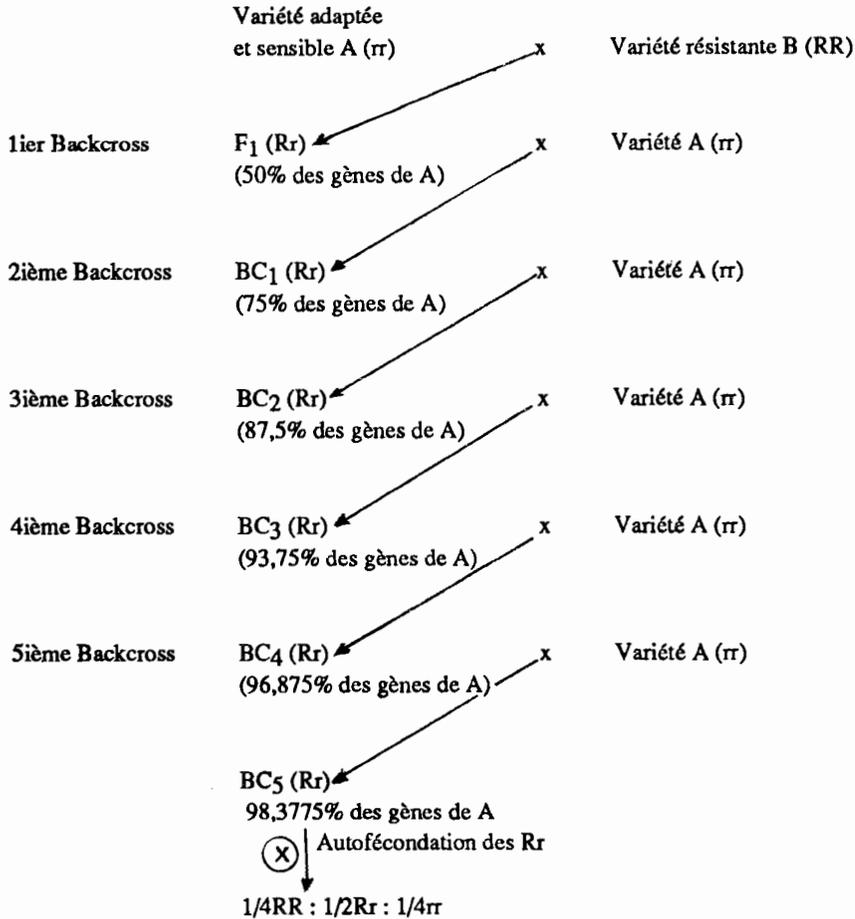
### 3.3. Backcross

Le Backcross, également appelé retrocroisement ou croisement en retour, est une forme d'hybridation récurrente durant laquelle une caractéristique désirable est transférée à une variété adaptée et productive. Généralement, le Backcross est utilisé lorsqu'une variété possédant des caractéristiques désirables présente une faiblesse (sensibilité à une maladie donnée par exemple) qui peut être corrigée par l'introduction d'un ou de quelques gènes.

La procédure consiste à croiser la variété adaptée dont on veut modifier une caractéristique donnée avec une variété qui possède cette caractéristique et de faire le Backcross de la descendance sur la variété adaptée. La descendance de ce Backcross subit un autre Backcross sur la variété adaptée et ainsi de suite. Dans le Backcross, la variété adaptée (qui entre toujours dans le croisement) est appelée parent récurrent ou parent receveur et la variété source (qui n'entre dans le croisement qu'une seule fois) est appelée parent non récurrent ou parent donneur. L'objectif du Backcross est de restituer au parent récurrent tous ses gènes, sauf le ou les gènes qui contrôle(nt) la caractéristique à transférer.

La procédure du Backcross peut être illustrée par l'exemple du transfert de la résistance à la rouille brune du blé à une variété sensible (fig. 21). La résistance à cette maladie est contrôlée par un seul gène. Le gène de résistance  $R$  est dominant sur le gène de sensibilité  $r$ . Le parent récurrent ( $rr$ ) est alors croisé avec le parent donneur ( $RR$ ). La  $F_1$  ( $Rr$ ), qui possède 50% des gènes du parent récurrent et 50% des gènes du parent donneur, est alors recroisée avec le parent récurrent ( $rr$ ). La descendance de ce premier Backcross,  $BC_1$  ( $1/2Rr : 1/2rr$ ) est constituée de génotypes résistants ( $Rr$ ) et de génotypes sensibles ( $rr$ ) et chaque plante contient 75% des gènes du parent récurrent. Les plantes du  $BC_1$  sont inoculées par la rouille brune et les plantes sensibles ( $rr$ ) sont éliminées. Seules les plantes résistantes ( $Rr$ ) subissent un Backcross sur le parent récurrent. Le processus est répété autant de fois que nécessaire. En principe, on s'arrête de faire des Backcross lorsqu'on ne peut plus distinguer la descendance du Backcross du parent récurrent. Le nombre de Backcross varie généralement de 1 à 5 ou même plus selon le degré souhaité de recouvrement des gènes du parent récurrent.

À la fin du Backcross, les plantes résistantes ( $Rr$ ) sont autofécondées. Cette autofécondation donne  $1/4RR : 1/2Rr : 1/4rr$ . Par simple inoculation, il est possible d'éliminer les génotypes sensibles ( $rr$ ), mais il n'est pas possible de distinguer les génotypes résistants  $RR$  de  $Rr$ . Pour les distinguer, on fait un Progeny test. Seules les plantes possédant le génotype  $RR$  sont alors gardées, multipliées et distribuées comme une nouvelle variété. Cette dernière ne doit être différente de la variété ancienne (parent récurrent) que pour la résistance à la rouille brune, sinon, des cycles supplémentaires de Backcross sont nécessaires.



**Figure 21. Procédure du Backcross dans lequel un gène de résistance à la rouille (R) est introduit de la variété B (parent donneur) à la variété A (parent récurrent)**  
 Dans ce Backcross, environ 98,4% des gènes du parent récurrent lui ont été restitués. Remarque que la variété A a été utilisée comme femelle et ceci pour maintenir son cytoplasme.

Le Backcross est plus facile si le caractère à transférer est dominant, hautement héritable et facilement reconnaissable dans la descendance hybride. Il est plus difficile si le gène en question est fortement lié à d'autres gènes non désirables et si le caractère à transférer est contrôlé par plusieurs gènes. Il n'est pas nécessaire de tester la variété développée par la méthode du Backcross pour le rendement. En principe, la performance des variétés développées par cette méthode est au moins égale à celle de la variété utilisée comme parent récurrent.

#### 4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Briggs, F.N. and R.W. Allard. 1953. The current status of the backcross method of plant breeding. *Agron. J.* 45:131-138.
- Briggs, F.N. and P.F. Knowles. 1967. Introduction to Plant Breeding. Reinhold Publishing Corporation. New York.
- Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. *Crop Sci.* 6:220.
- Cregan, P.B. and R.H. Busch. 1977. Early generation hybrid testing of adapted hard red spring wheat crosses. *Crop Sci.* 17:887-891.
- Harlan, H.V., and M.L. Martini. 1938. The effect of natural selection in a mixture of barley varieties. *J. Agric. Res.* 57:189-199.
- Harlan, H.V., and M.N. Pope. 1922. The use and value of backcross in small-grain breeding. *J. Heredity* 13:319-322.
- Johannsen, W. 1093. Ueber Erblichkeit in Populationen und in Reinen Leinen. Jena: Gustav Fischer. (Translation of summary in *Classic Papers in Genetics*, J.A. Peters (ed.). Englewood Cliffs, N.J. Prentice-Hall, Inc., 1960).
- Knott, D.R. and J. Kumar. 1975. Comparaison of early generation yield testing and a single seed descent procedure in wheat breeding. *Crop Sci.* 15:295-299.
- Poehlman, J.M. 1979. *Breeding Field Crops*. 2nd ed. AVI, Westport, Conn.
- Suneson, C.A. 1949. Survival of four barley varieties in mixture. *Agron. J.* 41:459-461
- Tiyawalee, D. and K.J. Frey. 1970. Mass selection for crown rust resistance in an oat population. *Iowa State J. Sci.* 45:217-231.

#### 5. QUESTIONS

1. JOHANNSEN a examiné plusieurs plantes de haricot issues chacune d'une graine de la variété "Princess". Cette variété présentait une variabilité énorme quant au poids des graines. À partir des graines de cette variété, il a obtenu les résultats présentés dans le tableau 16. Les essais l'ont conduit à énoncer la théorie des lignées pures. Décrire cette théorie et montrer comment les résultats présentés dans le tableau 16 peuvent la supporter.

Tableau 16. Poids (cg) des graines choisies et ceux de leur descendance entre 1902 et 1907

Année	Poids moyen de la graine (cg)			
	Graines sélectionnées		Graines de la descendance	
	Plus légères	Plus lourdes	Plus légères	Plus lourdes
1902	30	40	36	35
1903	25	42	40	41
1904	31	43	31	33
1905	27	39	38	39
1906	30	46	38	40
1907	24	47	37	37

D'après SRB, A.M., R.D. OWEN, and R.S. EDGAR. 1965. General Genetics, 2nd ed., Table 14.10, W.H. Freeman Company.

2. Un sélectionneur a fait un croisement entre deux variétés homozygotes d'orge et a produit 45 graines F<sub>1</sub>. Il a semé les F<sub>1</sub> et a produit 3240 graines F<sub>2</sub>. Il a ensuite semé ces graines et a produit 3090 plantes F<sub>2</sub>. Il a sélectionné 10% de ces F<sub>2</sub> qu'il a semé, les graines de chaque plante en une ligne F<sub>3</sub>. Parmi les F<sub>3</sub>, 49 lignes étaient trop tardives et n'ont pas été considérées pour la sélection. Parmi le reste, le sélectionneur a pris les meilleurs 15%. De chaque ligne F<sub>3</sub> choisie, il a récolté cinq épis. Ces épis ont été semés, les graines de chaque épi en une ligne en F<sub>4</sub>.

- 1. De combien de lignes F<sub>4</sub> le sélectionneur dispose-t-il?
- 2. Quelle est la méthode de sélection suivie jusqu'à présent?
- 3. Si les deux variétés parentales diffèrent par trois gènes seulement, pensez-vous que la sélection doit continuer au-delà de la F<sub>4</sub>? Pourquoi?
- 4. Même question si les deux variétés diffèrent par 50 gènes.

3. SUNESON et WIEBE (1942) ont mélangé quatre variétés d'orge distinctes et ont suivi pendant dix ans l'évolution des nombres de plantes pour chaque variété dans le mélange (tableau 17). Ils ont également cultivé les quatre variétés séparément et déterminé le rendement de chacune à l'état pur pendant huit ans. En utilisant le tableau 17, interpréter les résultats obtenus à partir de cette expérimentation.

**Tableau 17. Évolution du nombre de plantes dans un mélange de quatre variétés d'orge pendant dix ans (1932-1941) et du pourcentage du rendement total des quatre variétés à l'état pur (moyenne de 8 ans, 1933-1940)**

Variétés	Pourcentage des plantes dans le mélange						% du rendement total
	Années						
	1932	1933	1935	1937	1939	1941	
Vaughn	25	25,2	18,1	14,3	11,1	7,5	27,0
Atlas	25	25,4	47,4	49,2	47,7	65,5	25,1
Hero	25	24,7	15,9	12,2	13,7	7,7	24,0
Club Mariout	25	24,7	18,6	24,3	27,6	18,8	23,9

D'après SUNESON, C.A. and G.A. WIEBE. 1942. Survival of barley and wheat varieties in mixtures. Jour. Amer. Soc. Agron. 34:1052-1056.

4. Supposons qu'un sélectionneur ait fait un croisement entre une variété d'orge courte et une variété haute et que la différence de hauteur entre les deux variétés soit contrôlée par un seul gène avec le caractère haut dominant. Si le sélectionneur commence avec 5000 graines F<sub>2</sub> et maintient ce nombre constant pour toute les générations jusqu'à la F<sub>5</sub>, quel est le nombre approximatif de plantes courtes rencontrées en F<sub>5</sub> si:

- 1. La méthode SSD est utilisée.
- 2. Le sélectionneur prend seulement un échantillon de plantes hautes pour passer d'une génération à la suivante.
- 3. La méthode Bulk est utilisée et qu'il y a élimination, sous les effets de la sélection naturelle, de 25% des plantes courtes à chaque génération.
- 4. Le sélectionneur prend un échantillon constitué de 75% de plantes hautes et de 25% de plantes courtes pour passer d'une génération à la suivante.

5. Supposons qu'on ait voulu transférer, par Backcross, un gène de résistance à une maladie, d'une variété résistante à une variété sensible à cette maladie. En supposant que seule une génération par an soit possible, combien d'années faut-il pour transférer ce gène avec un recouvrement des gènes du parent récurrent à 98,4% environ, si:

- 1. Le gène de résistance est dominant.
- 2. Le gène de résistance est récessif. Que peut-on conclure de ceci?

---

 CHAPITRE 6

## MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES ALLOGAMES

### 1. QUELQUES RAPPELS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

#### 1.1. Définition de la population

Une population est une communauté d'individus se partageant le même pool de gènes dont la composition est constamment modifiée par les échanges entre ses membres. Ainsi, aucun individu de la population ne peut évoluer seul et c'est la communauté dans sa totalité qui constitue la seule entité capable d'évolution.

#### 1.2. Panmixie

Une population est dite panmictique lorsque chacun des individus qui la constituent a la même probabilité d'être croisé avec n'importe quel autre individu, de sexe opposé, de la même population. Tous les croisements se font au hasard.

#### 1.3. Loi de Hardy-Weinberg

Lorsque les croisements dans une population infiniment grande se font au hasard (panmixie), lorsque la population est fermée, c'est-à-dire qu'il n'y a ni immigration d'individus provenant d'autres populations ni émigration, lorsqu'il n'y a ni mutation ni sélection et lorsque la méiose est normale, il est possible de prédire la fréquence des différents zygotes à partir des fréquences des allèles dans la population parentale. Considérons un couple d'allèles A et a. Si la fréquence des gamètes portant l'allèle A dans la population est p et celle des gamètes portant l'allèle a est q, avec  $p + q = 1$ , et si les gamètes sont combinés deux à deux au hasard, on aura:

$$(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa \quad (\text{éq. 1})$$

Ainsi, à la génération suivante,  $p^2$  sera la fréquence attendue des individus homozygotes AA,  $2pq$  celle des individus hétérozygotes Aa et  $q^2$  celle des individus homozygotes aa. Il faut noter que:

$$p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = (1)^2 = 1 \quad (\text{éq.2})$$

Cette formule, qui exprime les fréquences attendues des différents génotypes après une génération de croisements au hasard à partir des fréquences des allèles dans la population parentale, est appelée loi de HARDY-WEINBERG. Si les conditions citées auparavant (population infiniment large, pas de mutation, pas de transfert de gènes par immigration ou émigration, pas de sélection et pas de méiose anormale) sont remplies, il ne doit pas y avoir, d'une génération à la suivante, de modifications des fréquences des différents allèles et génotypes. Une seule génération de croisements au hasard est suffisante pour atteindre l'équilibre de HARDY-WEINBERG.

#### 1.4. Calcul de la fréquence des gènes

Les combinaisons géniques dans une population pour un couple d'allèles A et a sont AA, Aa et aa. Soit un échantillon de N individus pris au hasard de la population. Dans N nous aurons D individus AA, H individus Aa et R individus aa avec  $N = D + H + R$ . Étant donné que les N individus sont diploïdes, on a 2N allèles dans l'échantillon. Chaque génotype AA possède 2 allèles A et 0 allèles a, chaque génotype Aa possède 1 allèle A et 1 allèle a et chaque génotype aa possède 0 allèles A et 2 allèles a. Si p est la fréquence de l'allèle A dans l'échantillon et q celle de l'allèle a, on aura:

$$p = (2D + H)/2N \quad (\text{éq.3})$$

$$q = (H + 2R)/2N \quad (\text{éq.4})$$

Cette méthode est utilisée pour calculer la fréquence des gènes dans le cas général et peut être appliquée à une population en équilibre selon la loi de HARDY-WEINBERG ou non. Si la population est en équilibre selon la loi précédente, le calcul de fréquence des gènes est simple et il suffit d'appliquer la formule  $p^2 + 2pq + q^2$ . La fréquence de l'allèle A serait donc p, c'est-à-dire  $D/N$  et celle de a serait  $R/N$  ou  $1 - p = q$ .

#### 1.5. Dérive génétique

Les fréquences des gènes dans une population peuvent varier de façon imprévisible. À chaque génération on trouve quelques génotypes en plus ou en moins du nombre prévu par la loi de HARDY-WEINBERG. La fréquence des allèles dans cette population est la fréquence probable de ces mêmes allèles à la génération suivante. Mais, il peut se produire de nouveau un changement de fréquence dans le même sens ou dans un sens opposé. On appelle dérive génétique ce changement erratique de la fréquence des gènes dans une population dû au simple effet du hasard. Il est possible que cette fréquence soit égale à 0, c'est-à-dire que le gène en question soit complètement éliminé de la population ou au contraire 1, c'est-à-dire que le gène soit fixé et se trouve chez tous les individus de la population.

Dans une population, les fréquences géniques (pour A et a) sont distribuées selon une courbe normale. La variance de ces fréquences est donnée par:

$$v = pq/2N \quad (\text{éq.5})$$

où N est le nombre d'individus qui se reproduisent dans la population.

Dans 95% des cas, la fréquence d'un allèle dans une population serait donc sa fréquence dans la population parentale plus ou moins deux fois l'écart-type ( $\pm 2 pq/2N$ ). La déviation autour de la moyenne est donc beaucoup plus importante quand l'effectif (N) est faible. La fixation ou l'élimination accidentelle d'un gène dans une population est d'autant plus probable que la population est petite. Calculée sur un grand nombre de générations, la probabilité pour que cet événement se produise est en moyenne de  $1/2N$  à chaque génération.

### 1.6. Inbreeding lié à la taille de la population

Les sélectionneurs travaillant sur des populations fermées, chez les plantes allogames, se demandent toujours quelles doivent être les tailles de ces populations. Éventuellement, tous les membres d'une population fermée peuvent devenir liés par parenté. Le temps nécessaire pour que ce phénomène apparaisse dépend de la taille de cette population.

Le niveau d'inbreeding se produisant dans une population avec croisements au hasard est déterminé par le nombre N d'individus non liés par parenté et dont les gamètes s'unissent au hasard. Dans une population de taille N, il a été démontré que la probabilité pour qu'un gamète s'unisse avec un autre provenant du même individu est de  $1/N$  et la probabilité pour qu'il s'unisse avec un gamète d'un autre individu est de  $(N - 1)/N$ . Ceci montre que la probabilité de croisements entre individus liés par parenté est élevée dans de petites populations.

## 2. CARACTÉRISTIQUES DES PLANTES ALLOGAMES

### 2.1. Hétérozygotie

Les populations des plantes allogames sont généralement hétérozygotes. Cette hétérozygotie est due au mode de reproduction (allogamie) de ces plantes. La nature hétérozygote des plantes allogames leur permet de maintenir une certaine variabilité potentielle cachée sous forme de génotypes hétérozygotes. Avec une dominance complète par exemple, il est impossible de distinguer le génotype Aa du génotype AA. Apparemment, il n'y a pas de variabilité à cet état mais une fois que la ségrégation pour le génotype Aa s'est produite, les génotypes AA et aa résultants s'exprimeront de façon différente et, par conséquent, il y a apparition d'une certaine variabilité dans la population. L'hétérozygotie est à la base du phénomène de l'hétérosis.

## 2.2. Hétérogénéité

La structure génétique des plantes allogames (mélange de génotypes) donne l'impression que leurs populations sont hautement hétérogènes en comparaison avec des populations des plantes autogames qui sont généralement constituées d'un seul ou d'un nombre faible de génotypes. Contrairement à ces prévisions, les variétés des plantes allogames présentent souvent une certaine homogénéité dans les conditions de culture. Seulement, lorsque les plantes sont espacées, l'hétérogénéité est apparente.

## 2.3. Effets de l'inbreeding

Les effets de l'inbreeding chez les plantes allogames se traduisent par une diminution de vigueur (dépression de consanguinité). De l'autofécondation, résultent des génotypes homozygotes récessifs avec parfois des effets néfastes sur le développement de la plante.

## 3. MÉTHODES D'AMÉLIORATION

La structure génétique des populations allogames est différente de celle des populations autogames. Contrairement aux plantes autogames, la sélection de plantes individuelles n'est pratiquement pas utilisée dans la création variétale chez les plantes allogames dont les variétés peuvent être hautement hétérozygotes. Deux groupes majeurs de variétés sont trouvés chez les plantes allogames:

- celui des variétés à pollinisation libre est constitué principalement de populations améliorées ou non;
- celui des variétés à pollinisation contrôlée est constitué de variétés hybrides et de variétés synthétiques.

Dans ce chapitre, nous discuterons les différentes méthodes d'amélioration à savoir l'amélioration des populations (à pollinisation libre) et la production des variétés hybrides et des variétés synthétiques.

### 3.1. Amélioration des populations

Dans la plupart des pays en voie de développement, la majorité des variétés de maïs, par exemple, est constituée de populations locales qui sont, pour la plupart, très anciennes. Les agriculteurs pratiquent un certain type de sélection (sélection massale) dans ces populations. Cette sélection empirique a permis de développer des populations distinctes notamment pour la couleur du grain, la hauteur, la maturité et d'autres caractères à hérédité qualitative. Généralement, cette sélection est faite sur la base des épis récoltés.

Les méthodes modernes d'amélioration des populations sont basées sur le principe de l'augmentation des fréquences des gènes favorables pour une caractéristique donnée. Différentes méthodes sont utilisées.

### 3.1.1. *Sélection massale*

La sélection massale est plus utilisée pour l'amélioration des plantes allogames que pour celle des plantes autogames. Elle a été à la base du développement de plusieurs variétés de plantes allogames (surtout le maïs) dans différents pays et, plus particulièrement, au début du développement de l'agriculture moderne. Elle est simple. Les plantes phénotypiquement supérieures sont récoltées au sein d'une population hétérogène et des quantités égales de semences, à partir de chaque plante choisie, sont mélangées. Le processus est répété aussi longtemps que la population présente une variabilité pour le caractère en question et que l'on observe une amélioration de cette caractéristique. Il est bon de noter que :

- l'évaluation et la sélection des plantes sont basées sur le phénotype;
- les descendances à partir des plantes sélectionnées sont utilisées en Bulk.

La sélection massale a été efficacement appliquée pour le changement de fréquences géniques et génotypiques de certains caractères qualitatifs tels que la maturité, la hauteur et la couleur du grain. Cependant, elle n'est pas efficace sous cette forme pour les caractères quantitatifs. Ceci l'a rendu impopulaire parmi les sélectionneurs.

Les problèmes de cette technique sont dus à plusieurs facteurs parmi lesquels on peut citer:

- 1. le non contrôle du parent mâle;
- 2. la variabilité du sol;
- 3. les données sont collectées dans des populations allogames pour lesquelles la dépression de consanguinité est très importante;
- 4. l'évaluation est souvent subjective.

Plusieurs modifications à cette méthode ont été proposées pour pallier à ces problèmes. Parmi elles, on peut citer le contrôle du parent mâle et le système des parcelles quadrillées proposé par GARDNER. Ce dernier a subdivisé la parcelle dans laquelle la sélection a été effectuée en plusieurs petites parcelles plus ou moins uniformes. Il a utilisé des parcelles de 40 plantes chacune et a pris les meilleurs 10% de chaque petite parcelle. Ainsi, il a réussi à subdiviser la variance environnementale totale à l'intérieur de la grande parcelle en variances entre et dans chacune des petites parcelles. En prenant le même nombre de plantes dans chaque petite parcelle, la partie de la variance environnementale totale due à des variances entre petites parcelles est éliminée. La variance environnementale est ainsi diminuée et l'héritabilité (héritabilité manipulée) est augmentée. La sélection sera donc plus efficace.

La sélection massale doit être efficace si:

- 1. l'action des gènes est en grande partie additive;
- 2. l'héritabilité (naturelle ou manipulée) du caractère en question est forte;
- 3. le caractère sélectionné et le caractère à améliorer (dans le cas d'une sélection indirecte) sont génétiquement corrélés (ceci peut inclure le même caractère dans des environnements différents);
- 4. la taille de la population sous sélection est relativement importante.

### 3.1.2 Sélection récurrente

La sélection récurrente est la méthode de sélection généralement utilisée pour les caractères à hérédité quantitative. Cette méthode vise à augmenter la fréquence des gènes favorables dans une population. Théoriquement, une plante possédant tous les gènes favorables peut être obtenue après une seule génération de sélection si le sélectionneur travaille sur une population de taille infinie. Du point de vue pratique, ceci n'est guère possible.

La sélection récurrente a été développée pour augmenter progressivement la fréquence des gènes favorables dans une population de taille finie. Ainsi, les chances d'obtenir le génotype désiré dans cette population sont augmentées. À titre d'exemple, supposons que les fréquences des allèles favorables A, B et C dans une population soient respectivement de 0,1, 0,2, et 0,3. La fréquence du génotype "idéal" (AABBCC) dans la population (si elle est en équilibre selon la loi de HARDY-WEINBERG) est de  $(0,1)^2 \cdot (0,2)^2 \cdot (0,3)^2 = 0,000036$ . La taille de la population pour avoir au moins un génotype "idéal", avec une probabilité de 90%, est de:  $N = \log(1 - 0,90) / \log(1 - 0,000036) = 63\ 960$  plantes.

Si on arrive à augmenter ces fréquences à 0,6, 0,7 et 0,8 pour A, B et C respectivement, la fréquence du génotype "idéal" serait de 0,113. La taille de la population pour avoir au moins un génotype "idéal", avec une probabilité de 90%, sera donc  $N = 20$  plantes. Une augmentation de fréquences des gènes favorables dans la population a fortement augmenté la fréquence du génotype "idéal" et, par conséquent, la taille de l'échantillon nécessaire pour sélectionner ce génotype est considérablement diminuée.

La méthodologie de la sélection récurrente se base sur une sélection cyclique dont chaque cycle est constitué de deux phases:

- 1. la sélection des génotypes possédant des gènes favorables;
- 2. l'intercroisement entre les génotypes sélectionnés.

La moyenne de la population pour le caractère sous sélection s'améliore progressivement après chaque cycle de sélection (fig. 22).

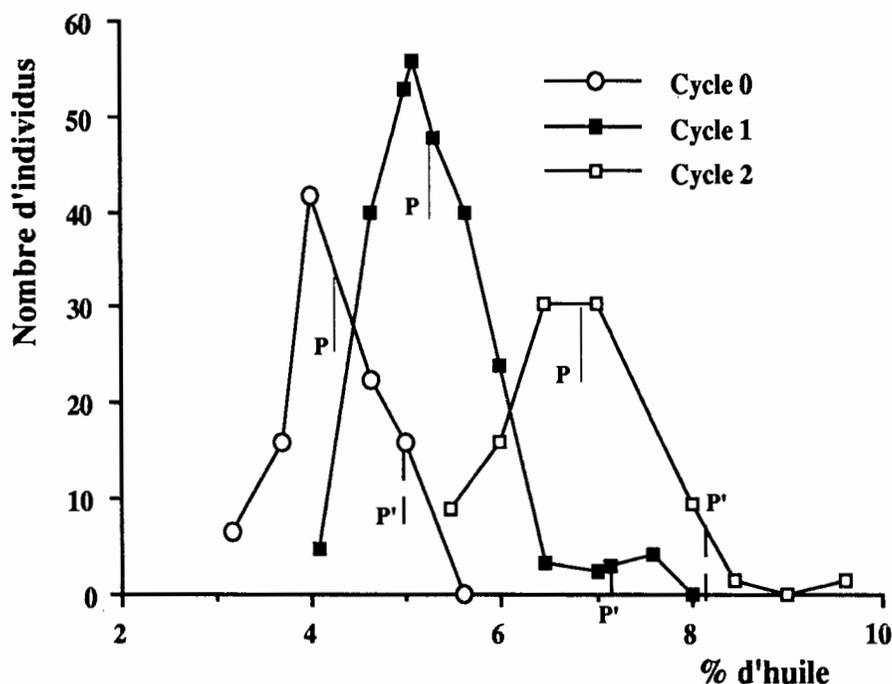


Figure 22. Réponse à la sélection récurrente du pourcentage d'huile dans une population de maïs (Cycle 0 = population d'origine)

P représente la moyenne de la population et P' la moyenne des dix meilleurs épis choisis comme parents pour le cycle suivant (D'après SPRAGUE *et al.*, 1952).

### 3.1.2.1. Sélection récurrente phénotypique ou simple

La procédure de la sélection récurrente phénotypique est représentée par la figure 23.

**Année 1** Sélectionner les meilleures plantes ( $S_0$ ) à partir de la population à améliorer (population source) et autoféconder les plantes choisies. Récolter les graines ( $S_1$ ) des plantes autofécondées séparément.

**Année 2** Semer les graines ( $S_1$ ) à partir des plantes ( $S_0$ ) choisies, épi par ligne. Intercroiser les plantes ( $S_1$ ) dans toutes les combinaisons possibles. Les croisements sont faits entre plantes à partir de différentes lignes. Récolter les épis résultant de ces intercroisements et mélanger la semence.

**Année 3** Semer la semence en Bulk et répéter le processus exactement comme dans l'année 1.

**Année 4** Même chose que pour l'année 2.

Chaque cycle de sélection dure deux ans. La première année consiste à choisir des plantes et à les autoféconder; la deuxième année consiste à faire des croisements dans différentes combinaisons entre les descendances des plantes autofécondées en première année. Vraisemblablement, cette méthode de sélection n'est efficace que pour des caractères hautement héritable car elle est basée sur le phénotype seulement. En réalité, ce n'est qu'une extension de la sélection massale.

### 3.1.2.2. Sélection récurrente génotypique

#### 3.1.2.2.1. Sélection par la méthode épi-ligne

La méthode de sélection par épi-ligne (ou plante-ligne) est simple. À partir d'une population (population source), des plantes phénotypiquement supérieures sont choisies et les épis sont récoltés séparément. La semence de chaque épi est divisée en deux lots, le premier est numéroté et conservé comme réserve de semence et l'autre lot est semé épi par ligne.

Les observations sont alors faites sur chaque ligne. Les lignes supérieures sont identifiées. Les réserves de semence à partir des épis qui ont donné les meilleures lignes sont alors mélangées et semées en Bulk et le processus est répété. Notons qu'un cycle dure deux ans.

La sélection par épi-ligne est une forme de sélection récurrente génotypique basée sur le Progeny test. La semence pour le cycle suivant n'est pas récoltée à partir des meilleures lignes mais à partir des réserves de semence prélevées au sein de la population de base. À chaque cycle de sélection on revient toujours à la population de base (population source).

Comparée à la sélection récurrente phénotypique, la sélection par la méthode épi-ligne est rapide (une année par cycle) et elle est basée sur le Progeny test au lieu d'être basée sur le phénotype seulement. Cependant, très peu de contrôle est exercé sur la pollinisation.

Un exemple classique du changement progressif de la fréquence des gènes dans une population est donné par la sélection pour la teneur en protéines dans une population de maïs (fig. 24). La sélection a été faite pendant plus de 70 générations avec l'utilisation de la méthode épi-ligne durant les 28 premières générations. Puis, suite à des difficultés de maintenir isolées les parcelles dans lesquelles la sélection est pratiquée, une sélection massale a été appliquée. Une réponse à la sélection a été observée à chaque génération. C'est le type même de réponse à la sélection que l'on obtient pour des caractères contrôlés par un grand nombre de gènes à effets mineurs.

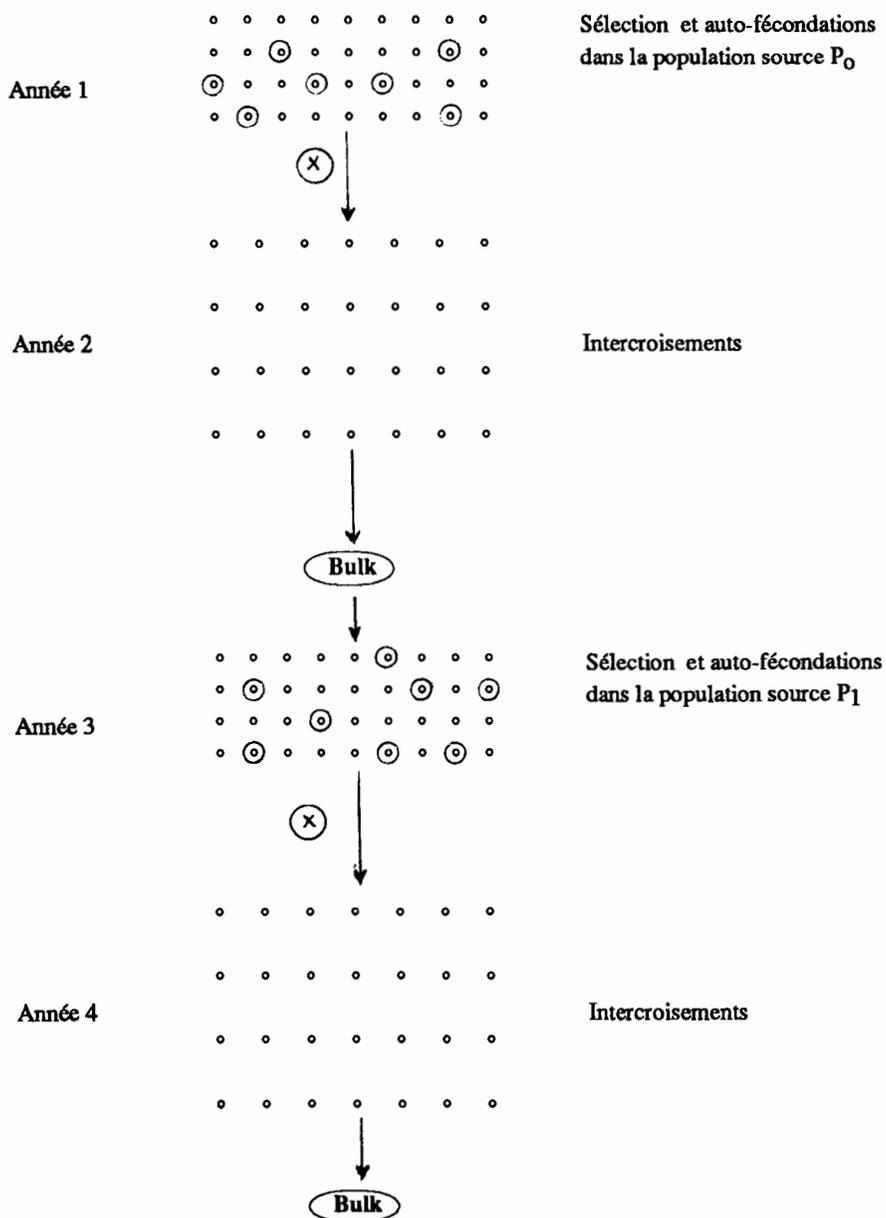
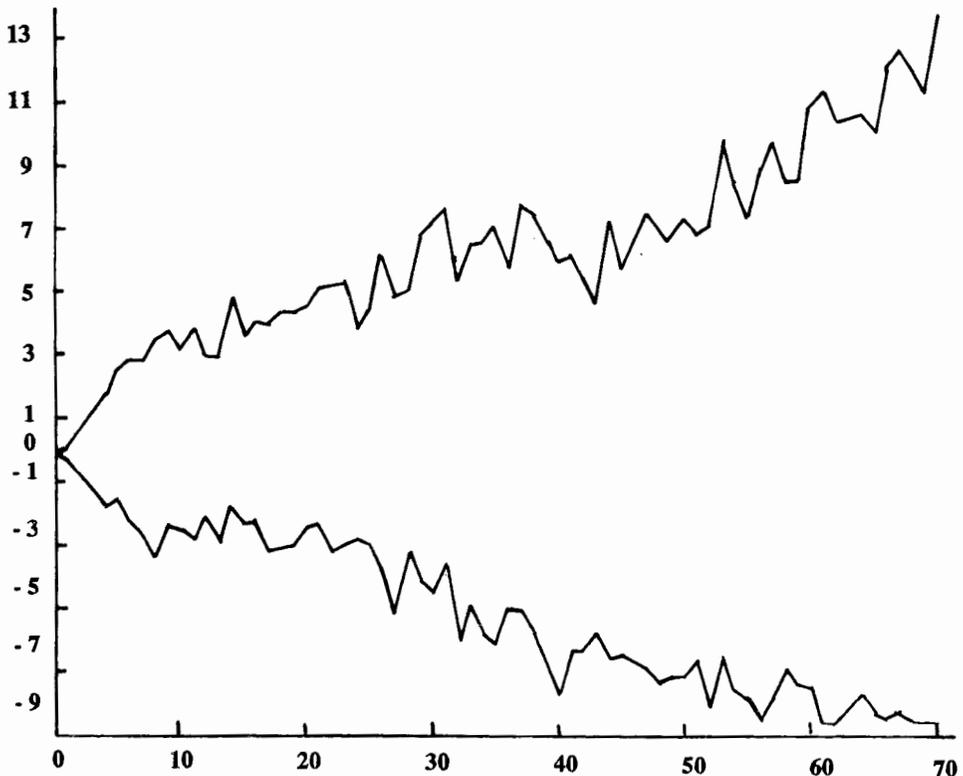


Figure 23. Schéma de la sélection récurrente phénotypique



**Figure 24.** Réponse à la sélection pour la teneur en protéines (moyenne ajustée)  
TE: sélection pour une teneur élevée; TF: sélection pour une teneur faible (D'après DUDLEY, 1974).

#### 3.1.2.2.2. Sélection par la méthode épi-ligne modifiée

La procédure de la sélection par la méthode épi-ligne modifiée est plus complexe que celle de la sélection par épi-ligne. À partir d'une population source, on choisit un certain nombre d'individus (300 à 400). La semence de chaque individu constitue une famille de demi-frères. Une partie de la semence de chaque famille est mise de côté puis mélangée pour constituer un seul lot. Ce qui reste est gardé séparément et semé épi par ligne dans différents environnements (3 à 4). Dans l'un d'eux, entre tous les quatre lignes adjacentes on sème deux lignes provenant du mélange de semence de toutes les familles. Ces deux lignes seront utilisées comme source de pollen pour toutes les familles qui seront castrées avant la pollinisation. La parcelle doit être isolée de toute autre source de pollen. Ensuite, on choisit un certain nombre d'individus dans chaque famille castrée. Enfin, on identifie les meilleures familles en se basant sur les données

collectées dans tous les environnements. Seuls les individus supérieurs provenant des meilleures familles (castrées) sont retenus pour le cycle suivant et le processus est répété.

Notons qu'un cycle dure deux ans. La méthode est rapide. Elle est plus efficace que les autres méthodes (sélection massale, sélection récurrente phénotypique et sélection par épi-ligne) pour les caractères à hérédités complexes car elle tient compte des interactions GxE (plusieurs environnements sont utilisés). C'est une méthode qui combine en même temps l'intercroisement et le Progeny test. L'inconvénient est que l'utilisation de cette méthode est difficile à mettre en œuvre et qu'elle est limitée à certaines espèces seulement (en particulier le maïs).

### 3.1.2.2.3. Sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison

Habituellement, on parle d'aptitude générale à la combinaison (ou AGC) et d'aptitude spécifique à la combinaison (ou ASC). ALLARD a défini l'AGC comme étant la moyenne d'une souche dans une série de croisements et l'ASC comme étant la déviation par rapport à la performance prévue sur la base de l'AGC. Dans une série de croisements entre différents parents, on peut essayer de déterminer avec quel degré la variation entre les croisements est due à la nature additive des parents ou à des effets d'interactions résiduelles. Cela veut dire que pour chaque croisement (exemple, entre parents A et B), la performance sera écrite sous forme:

$$X_{AB} = X + G_A + G_B + S_{AB} \quad (\text{éq.6})$$

X est la moyenne générale,  $G_A$  et  $G_B$  sont les AGC des parents A et B respectivement et l'interaction donnée par  $S_{AB}$ , spécifique pour le croisement de A par B, représente l'ASC pour A et B.

La procédure générale de la sélection récurrente pour l'aptitude générale à la combinaison est donnée dans la figure 25.

- |         |  |
|---------|--|
| Année 1 | À partir de la population source, choisir un certain nombre d'individus ( $S_0$ ). Autoféconder les individus choisis et en même temps les croiser avec un testeur hétérozygote (T). Récolter les semences hybrides ( $S_0 \times T$ ) et les semences issues de l'autofécondation ( $S_1$ ) de chaque plante $S_0$ choisie. |
| Année 2 | Semer la semence hybride ( $S_0 \times T$ ) épi par ligne. Garder les semences $S_1$ comme réserve. Identifier les croisements ( $S_0 \times T$ ) supérieurs.  |
| Année 3 | Semer les $S_1$ (réserve de semences) des plantes qui ont produit les meilleurs croisements ( $S_0 \times T$ ), épi par ligne. Récolter une quantité égale de semence au sein de chaque ligne et mélanger la semence.  |
| Année 4 | Semer la semence récoltée dans l'année 3 en Bulk. Refaire la même chose que dans l'année 1.  |
| Année 5 | Refaire la même chose que dans l'année 2.  |
| Année 6 | Refaire la même chose que dans l'année 3.  |

Notons qu'un cycle dure trois ans. La sélection peut être répétée au cours de plusieurs cycles jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de gain.

Cette méthode est, dans une certaine mesure, similaire à la méthode de sélection par épiligne. La seule différence est que les plantes  $S_0$  choisies ne sont pas autofécondées et le pollen est obtenu à partir d'un échantillon au hasard de la population sous sélection elle-même.

La sélection récurrente pour l'ASC et celle pour l'AGC sont similaires, sauf que, dans le premier cas, le testeur est une lignée consanguine homozygote (inbred) qui doit être utilisé durant tous les cycles de sélection. La technique a été proposée du fait que l'hétérosis est dû en grande partie à des interactions non linéaires des gènes à des loci différents.

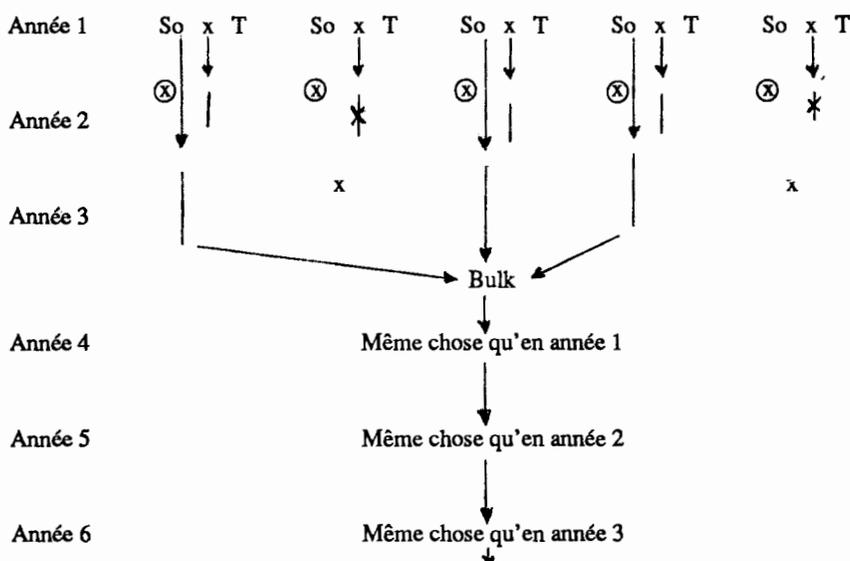


Figure 25. Schéma de la sélection récurrente pour l'AGC (T à base génétique large) et l'ASC (T à base génétique étroite)

#### 3.1.2.2.4. Sélection récurrente réciproque

La sélection récurrente réciproque a été proposée par COMSTOCK, ROBINSON et HARVEY en 1949. L'idée de base était de sélectionner en même temps pour l'AGC et pour l'ASC. La méthode de sélection fait intervenir deux populations sources hétérozygotes. Les deux populations sont en général génétiquement très distinctes l'une de l'autre. La procédure générale de la sélection récurrente réciproque est donnée dans la figure 26.

- Année 1 Semer deux populations (A et B) séparément. Un certain nombre de plantes de la population A sont choisies, autofécondées et, en même temps, croisées à un échantillon de plantes prises au hasard de la population B. De la même façon, un certain nombre de plantes de la population B sont choisies, autofécondées et, en même temps, croisées avec un échantillon de plantes prises au hasard de la population A.
- Année 2 Conduire deux essais comparatifs des descendance descroisements faits dans l'année 1 : un pour la population A et un pour la population B. Les essais sont semés épi par ligne. Garder les semences d'autofécondation ( $S_1$ ) comme réserve de semences. Identifier les meilleures lignes dans les deux essais.
- Année 3 Semer les semences  $S_1$  issues des plantes qui ont produit les meilleurs hybrides dans l'année 2. Dans chaque population (A et B), faire le maximum possible d'intercroisements entre les différentes descendance  $S_1$ .
- Année 4 Mélanger les semences hybrides des intercroisements de l'année 3. Chaque population est gardée séparément de l'autre population. Refaire la même chose que dans l'année 1.
- Année 5 Refaire la même chose que dans l'année 2.
- Année 6 Refaire la même chose que dans l'année 3.

La sélection est basée sur la comparaison des descendance des test-cross dans des essais avec répétitions. Chaque population sert de testeur pour l'autre population. Il faut trois ans par cycle. Des plantes doivent être sélectionnées en nombre suffisant à partir de chaque population pour maintenir la consanguinité à un niveau acceptable.

COMSTOCK, ROBINSON et HARVEY ont comparé, sur le plan théorique, la sélection récurrente réciproque avec les autres formes de sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison, pour les trois niveaux de dominance (partielle, complète et superdominance). Les conclusions étaient comme suit:

- 1. avec une dominance partielle, l'efficacité de la sélection récurrente pour l'AGC et celle de la sélection récurrente réciproque sont égales et supérieures à celle de la sélection récurrente pour l'ASC;
- 2. avec une dominance complète, les efficacités des trois méthodes de sélection sont identiques;
- 3. avec une superdominance, les efficacités de la sélection récurrente réciproque et de la sélection récurrente pour l'ASC sont égales mais toutes les deux sont supérieures à celle de la sélection récurrente pour l'AGC.

Les populations améliorées par les différentes méthodes de sélection peuvent être utilisées comme variétés à pollinisation libre ou comme populations sources pour le développement des lignées consanguines ou inbreds pour la production de variétés hybrides ou synthétiques.

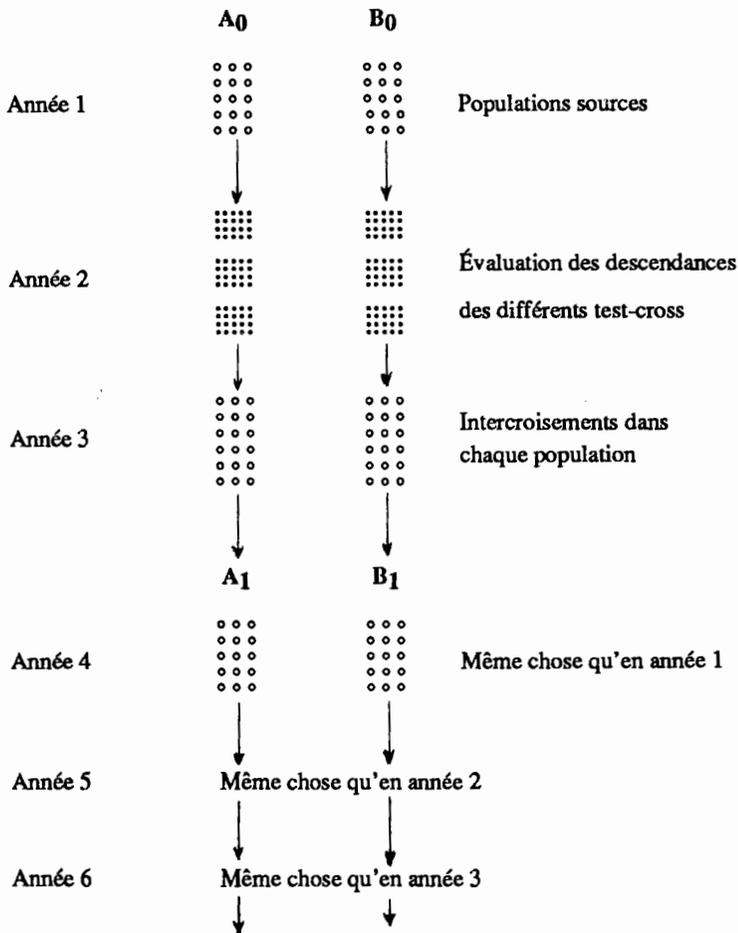


Figure 26. Schéma de la sélection réciproque récurrente

### 3.2. Variétés hybrides

Un hybride est la première génération ( $F_1$ ) d'un croisement de deux génotypes différents qu'ils soient des inbreds, des populations, des clones (un clone peut être défini comme un ensemble d'individus issus d'un seul individu par multiplication végétative) ou autres. La production des variétés hybrides est basée sur l'exploitation du phénomène de l'hétérosis. Le maïs servira comme exemple du développement de variétés hybrides dans ce chapitre.

La production d'hybrides chez le maïs nécessite différentes étapes à savoir:

- 1. le développement des inbreds;
- 2. le test de ces inbreds pour l'aptitude à la combinaison;
- 3. leur croisement pour le développement d'hybrides simples (croisement de 2 inbreds), d'hybrides trois voies (croisement d'un hybride simple avec un inbred) ou d'hybrides doubles (croisement de 2 hybrides simples);
- 4. le test puis le choix des meilleurs hybrides.

### **3.2.1. Développement des inbreds**

À partir d'une population source hétérozygote (généralement une population améliorée par la sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison ou par la sélection récurrente réciproque) des plantes  $S_0$  sont choisies et autofécondées. Les  $S_1$  sont semées épi par ligne et une sélection est pratiquée parmi les familles  $S_1$  et dans chacune. Les plantes choisies (1 à 3 par famille  $S_1$  sélectionnée) sont autofécondées et le processus est répété jusqu'à ce qu'il y ait uniformité à l'intérieur de chaque famille (généralement  $S_5$  à  $S_7$ ). À ce stade, chaque famille constitue une lignée consanguine homozygote ou inbred. Parfois, des essais de rendement sont effectués à des générations précoces ( $S_2$  ou  $S_3$ ) pour garder seulement les lignées supérieures. Durant le processus d'autofécondation et de sélection, il peut être intéressant d'exposer les lignées en cours de développement à des conditions sévères de maladies, de température, de sécheresse, d'attaques par les insectes, etc. Par cette méthode, il est possible de développer des inbreds qui minimisent les interactions  $G \times E$ .

### **3.2.2. Test des inbreds pour l'aptitude à la combinaison**

Si le but est la production des hybrides simples, les inbreds doivent être testés pour l'ASC. Tous les inbreds sont alors croisés avec un testeur à base génétique étroite (un inbred par exemple) et ceux présentant les meilleures ASC sont retenus. Si l'objectif est de produire des hybrides trois voies ou des hybrides doubles, les inbreds sont testés pour l'AGC et sont croisés avec un testeur à base génétique large (une population hétérozygote par exemple). Ceux présentant les meilleurs AGC sont retenus (voir Photo 5 en annexes).

### **3.2.3. Développement des hybrides simples**

Les croisements dans différentes combinaisons sont faits entre les inbreds retenus (un croisement diallèle où tous les inbreds sont croisés 2 à 2 peut être utilisé). Les hybrides simples possibles à partir des inbreds A, B, C et D par exemple sont:  $A \times B$ ,  $A \times C$ ,  $A \times D$ ,  $B \times C$ ,  $B \times D$  et  $C \times D$ , soient six hybrides. Le nombre d'hybrides simples possibles à partir de  $n$  inbreds est donné par  $n(n - 1)/2$ . Les hybrides simples ainsi développés subissent des essais préliminaires de rendement dans un à quatre environnements. Les meilleurs passent alors au niveau des essais avancés, réalisés généralement dans quatre à dix

environnements. Seuls les hybrides susceptibles de donner de nouvelles variétés sont retenus et passent aux essais finaux (dans plusieurs environnements) avant la commercialisation (voir Photo 6 en annexes).

### 3.2.4. Développement des hybrides trois voies et doubles

Les inbreds retenus après les tests pour l'AGC sont croisés dans différentes combinaisons (croisement diallèle) pour produire des hybrides simples qui seront testés dans deux à six environnements. Le but de ces croisements est d'essayer de prédire la performance des hybrides trois voies et des hybrides doubles. La prédiction de la performance d'un hybride trois voies, par exemple  $(A \times B) \times C$ , est faite sur la base de la performance des hybrides simples  $A \times C$  et  $B \times C$ . Pour prédire la performance de l'hybride double  $(A \times B) \times (C \times D)$ , on utilise la performance moyenne des hybrides simples suivants:  $A \times C$ ,  $A \times D$ ,  $B \times C$  et  $B \times D$ . On fait une prédiction car si le nombre d'inbreds est grand, il est impossible de produire et d'évaluer tous les hybrides trois voies et hybrides doubles que l'on peut obtenir à partir de ces inbreds. En effet, à partir de  $n$  inbreds, il est possible de produire:

$n(n - 1)(n - 2)/2$  hybrides trois voies;

$n(n - 1)(n - 2)(n - 3)/8$  hybrides doubles.

Si on a par exemple 10 inbreds, on a la possibilité de produire :

$10(10 - 1)/2 = 45$  hybrides simples;

$10(10 - 1)(10 - 2)/2 = 360$  hybrides trois voies;

$10(10 - 1)(10 - 2)(10 - 3)/8 = 630$  hybrides doubles.

D'après la prédiction de la performance des hybrides trois voies et/ou des hybrides doubles, les meilleurs hybrides (théoriques) sont alors produits. Ceux-ci sont testés dans quatre à dix environnements (voir Photo 7 en annexes). Seuls les meilleurs sont retenus pour les essais finaux (dans plusieurs environnements).

Au début de l'utilisation du maïs hybride, la majorité des variétés hybrides étaient des hybrides doubles ou des hybrides trois voies. La semence des hybrides simples était trop chère car elle est récoltée sur des inbreds qui avaient de très faibles niveaux de production (due à la dépression de consanguinité). C'était d'ailleurs la faible productivité de ces inbreds qui a poussé les sélectionneurs de maïs à produire des hybrides trois voies et des hybrides doubles car, dans ce cas, la semence commercialisée provient d'un hybride simple, très productif. Les hybrides trois voies et les hybrides doubles sont également intéressants par leurs stabilités supérieures de rendement du fait qu'ils présentent un certain degré d'hétérogénéité. La tendance actuelle, cependant (depuis les années 70), est l'utilisation de plus en plus d'hybrides simples et de moins en moins d'hybrides trois voies et d'hybrides doubles. Les sélectionneurs ont réussi à développer

des inbreds plus productifs (donc semence hybride moins chère) et des hybrides simples aussi stables que les autres types d'hybrides. Il est à noter que l'agriculteur doit acheter la semence hybride à chaque saison de culture car les effets dépressifs de l'inbreeding affectent sérieusement les rendements des générations ultérieures à la F<sub>1</sub>.

### 3.3. Variétés synthétiques

Une variété synthétique est une population (ou variété) artificielle, synthétisée par le sélectionneur à partir d'un certain nombre de composantes (parents). C'est une variété développée à partir de croisements entre des génotypes sélectionnés à cette fin. Ces génotypes peuvent être des inbreds, des clones, des populations ou autres. Les génotypes utilisés pour la production des variétés synthétiques doivent:

- 1. avoir une bonne AGC;
- 2. être maintenus pour la recréation de la même variété synthétique en cas de besoin;
- 3. être disposés dans le champ au moment de la création de la variété synthétique de telle sorte que chaque génotype (composante) ait la même chance d'être croisé avec n'importe quel autre génotype dans le groupe.

La procédure générale du développement des variétés synthétiques est la suivante:

- 1. choix des parents potentiels;
- 2. test des parents pour l'AGC;
- 3. prédiction de la performance des synthétiques;
- 4. formation et test des variétés synthétiques prometteuses.

#### 3.3.1. Pourquoi des variétés synthétiques au lieu des variétés hybrides?

Les raisons possibles de l'utilisation des variétés synthétiques au lieu des variétés hybrides sont dues au fait que:

- 1. elles peuvent fournir une alternative à court terme;
- 2. la difficulté du contrôle des croisements à l'échelle commerciale, surtout chez les plantes fourragères;
- 3. la stabilité de la performance à cause de la variabilité introduite par l'utilisation de plusieurs parents;
- 4. le faible degré d'inbreeding comme résultat d'utilisation de plusieurs parents;
- 5. le coût relativement faible par rapport aux variétés hybrides;
- 6. le manque de moyens pour la distribution à chaque saison de semences hybrides surtout dans les pays en voie de développement;
- 7. le niveau technologique de l'agriculteur, surtout dans les pays à agriculture moins développée, où les agriculteurs tendent à produire leurs propres semences pour plusieurs saisons;
- 8. la présence d'un niveau faible de l'ASC par rapport à l'AGC.

### 3.3.2. Estimation de la performance des variétés synthétiques

Trois questions sont généralement posées par les sélectionneurs à propos des variétés synthétiques:

- 1. Combien de parents doivent être utilisés pour la production d'une variété synthétique?
- 2. Lesquels de ces parents doivent être utilisés et comment doivent-ils être évalués ?
- 3. Quelle serait la performance de cette variété une fois produite et utilisée par les agriculteurs ?

Pour le développement des variétés synthétiques, les composantes (Syn-0) sont croisées dans différentes combinaisons pour produire la Syn-1. Les plantes de la Syn-1 sont alors cultivées dans une parcelle isolée pour produire la Syn-2. La Syn-1 est équivalente à la  $F_1$  et la Syn-2 est équivalente à la  $F_2$  (produite par pollinisation libre bien sûr).

WRIGHT a développé une formule pour prédire la performance de la deuxième génération (Syn-2) à partir des performances des parents et de celles de tous les hybrides  $F_1$  possibles à partir de ces parents. La formule donnée par WRIGHT est la suivante:

$$F_2 = F_1 - (F_1 - P)/n \quad (\text{éq.7})$$

où  $F_1$  représente la performance moyenne de tous les croisements simples possibles à partir des parents,  $P$  la performance moyenne de tous les parents et  $n$  le nombre des parents. Cette formule est applicable seulement dans le cas des espèces ayant un comportement diploïde, s'il n'y a pas d'épistasie et si les croisements se font au hasard pour passer de la  $F_1$  à la  $F_2$ .

La performance de la Syn-2 dépend donc de la performance des parents, de celle des hybrides  $F_1$  à partir de ces parents et du nombre de ces parents. La quantité  $(F_1 - P)/n$  est la perte due à la dépression de consanguinité. Cette perte diminue avec l'augmentation du nombre de parents qui varie généralement entre cinq et dix. À partir d'un nombre  $n$  de parents,  $2n - (n + 1)$  variétés synthétiques différentes sont possibles. Par exemple, à partir de quatre parents, 11 variétés synthétiques sont possibles.

### 3.3.3. Variétés synthétiques des plantes fourragères

Les variétés synthétiques sont utilisées surtout chez les plantes fourragères mais peuvent être aussi rencontrées chez la betterave à sucre, le maïs et d'autres espèces. Toutefois, le développement des variétés synthétiques chez les plantes fourragères implique plusieurs étapes.

#### 3.3.3.1. Test pour l'aptitude à la combinaison

Pour la plupart des espèces fourragères, il est difficile de faire des croisements artificiels et, par conséquent, on doit se baser uniquement sur les croisements naturels pour le test pour l'aptitude à la combinaison. Différentes formes de tests sont utilisées.

### 3.3.3.1.1. Progeny test des plantes à pollinisation libre

Pour ce test, des individus sont sélectionnés à partir d'une population en pollinisation libre. Sans considérer la source de pollen (qui est issu de la même population et probablement des plantes voisines de la plante choisie), la descendance de chaque plante choisie est semée plante par ligne. L'évaluation de ces plantes se fait sur la base de leurs descendance. Cette technique est similaire à la méthode de sélection par épi-ligne et constitue un test pour l'AGC. Les meilleures lignes sont probablement issues des plantes ayant les meilleures AGC.

### 3.3.3.1.2. Test Top-cross

Par définition, le Top-cross est le croisement d'une série de génotypes avec un génotype commun, appelé testeur, utilisé comme source de pollen. Les top-cross sont réalisés en cultivant les lignées ou les clones à tester en lignes en alternance avec le testeur (source de pollen). L'ASC est déterminée si les top-cross sont faits en utilisant une lignée ou un clone comme testeur. Par contre, si le testeur est une population à pollinisation libre ou un mélange de génotypes, on détermine l'AGC. L'aptitude à la combinaison est déterminée en évaluant les descendance des top-cross. Les descendance présentant les meilleures performances sont probablement issues des meilleures lignées ou des meilleurs clones.

### 3.3.3.1.3. Test à partir des croisements simples

Dans ce test, chaque clone choisi est croisé avec tous les autres clones sélectionnés. Avec  $n$  clones, on aura  $n(n - 1)/2$  croisements simples. Les croisements sont généralement réalisés par la culture des deux clones à croiser dans une parcelle isolée de toute autre source de pollen extérieur. Cette méthode est très exigeante en superficie car il faut avoir une distance suffisamment grande entre les parcelles afin que les risques de contamination par du pollen non désirable soient écartés ou minimisés. Une modification pour gagner de l'espace consiste à enfermer les inflorescences des clones à croiser dans un seul sac isolant. Pour chaque croisement, on détermine l'ASC. La performance moyenne d'un clone ou d'une lignée dans une série de croisements reflète son AGC.

### 3.3.3.1.4. Test Polycross

Ce test est développé par les sélectionneurs des plantes fourragères pour évaluer l'AGC. Il consiste à cultiver tous les clones sélectionnés dans des conditions où chacun a la même probabilité d'être croisé avec tous les autres clones. La méthode généralement suivie est de cultiver ces clones dans plusieurs répétitions avec une nouvelle randomisation pour chaque répétition. La descendance de chaque clone est testée dans plusieurs environnements avec plusieurs répétitions par environnement. La performance de cette descendance reflète l'AGC du clone dont elle est issue.

### 3.3.3.2. Exemple du développement d'une variété synthétique par l'utilisation du test polycross

Les étapes suivantes sont généralement rencontrées dans le développement d'une variété synthétique par l'utilisation du test polycross:

- Etape 1 Plusieurs clones (100 à 300) sont sélectionnés à partir de différentes populations sources. Ils sont ensuite évalués pendant un ou deux ans et les meilleurs (30 à 40) sont choisis pour le test polycross.
- Etape 2 Les clones choisis sont plantés dans une parcelle isolée avec plusieurs répétitions (4 à 10). Ils sont randomisés dans chaque répétition. Pour chaque clone, la semence est récoltée dans toutes les répétitions. Enfin, les semences provenant des différentes répétitions, appelées semences du polycross, sont mélangées.
- Etape 3 Pour chaque clone, une partie de la semence du polycross est conservée comme réserve et le reste est semé dans un essai répété plusieurs fois dans un ou plusieurs environnements. Cet essai constitue un Progeny test. Les meilleurs clones sont ainsi identifiés.
- Etape 4 Les réserves de semences des clones qui ont donné les meilleures descendances dans l'étape 3 (4 à 10 clones) sont semées dans un bloc de croisements avec répétitions afin d'obtenir leurs croisements au hasard. Ces clones constituent la Syn-0. Les blocs de croisements doivent être isolés. La semence est récoltée en vrac (Bulk) à partir de tous les clones.
- Etape 5 La semence récoltée dans l'étape 4 est cultivée, en Bulk comme Syn-1, dans une parcelle isolée pour une multiplication de semence.

Si la quantité de semence produite dans l'étape 5 n'est pas suffisante pour être distribuée aux agriculteurs comme Syn-2, d'autres étapes de multiplication seront nécessaires et ce sont les Syn-3 ou Syn-4 qui seront distribuées. À noter que chaque étape peut durer plus qu'une année notamment dans le cas de plantes pérennes.

Les variétés synthétiques sont généralement évaluées au niveau de la Syn-2 et de la Syn-3 en comparaison avec d'autres variétés commerciales. Une fois qu'une variété synthétique est développée, enregistrée dans le catalogue officiel, nommée et distribuée aux agriculteurs, ses composantes (parents) doivent être maintenues pour sa resynthèse à n'importe quel moment.

### 3.3.3.3. Comparaison de la Syn-1 avec les autres générations d'une variété synthétique

Les variétés synthétiques commerciales sont généralement des Syn-3, Syn-4 ou même parfois des Syn-5. Ces variétés sont, la plupart du temps, testées en Syn-2. Comme règle générale, et en l'absence de toute forme d'inbreeding, les rendements d'une variété

synthétique ne doivent pas diminuer après la Syn-2. L'inbreeding, cependant, peut se produire surtout quand un faible nombre de parents est utilisé. Il peut également se dérouler si l'une des composantes de la Syn-0 produit plus de pollen que les autres composantes ou si la floraison des différentes composantes n'a pas lieu en même temps.

Une étude comparant des rendements de la Syn-1 jusqu'à la Syn-4 a été faite pour la luzerne. Elle comprenait 16 variétés synthétiques formées à partir de quatre à six clones chacune et a montré que la Syn-1 a produit le rendement maximum. La plus grande diminution de rendement a été notée au niveau de la Syn-2. Cette dernière, Syn-3 et Syn-4 n'étaient pas différentes pour le rendement.

### 3.3.4. Variétés synthétiques de maïs

Dans les pays à agriculture développée, les variétés synthétiques de maïs ne sont pas aussi fréquemment utilisées que les variétés hybrides. Cependant, elles peuvent avoir une place importante dans l'agriculture des pays en voie de développement où l'infrastructure pour le développement des hybrides et la distribution des semences est presque inexistante. Au Mexique par exemple, l'utilisation des variétés synthétiques de maïs a été largement adoptée par les agriculteurs comme alternative à l'utilisation des variétés hybrides. La performance des variétés synthétiques après la Syn-1 a fait l'objet de plusieurs études. L'une d'entre elles a montré que les rendements moyens des Syn-3, Syn-4 et Syn-5 étaient respectivement de 108, 111 et 108% par rapport à la Syn-2.

## 4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Briggs, F.N. and P.F. Knowles. 1967. Introduction to Plant Breeding. Reinhold Publishing Corporation. New York.
- Comstock, R.E., H.F. Robinson, and P.H. Harvey. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both generale and specific combining ability. Agron. J. 41:360-367.
- Dudley, J.W. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein in maize. Crop Sci. Soc. Amer., Madison, WI.
- Gardner, C.O. 1961. An evaluation of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. Crop Sci. 1:241-245.
- Hallauer, A.R. 1981. Selection and breeding methods. p. 3-55. In K.J. Frey (ed.) Plant Breeding II. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.

- Hallauer, A.R. 1985. Compendium of recurrent selection methods and their application. p. 1-33. In B.V. Conger (ed.) *Critical Reviews in Plant Science*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- Hallauer, A.R. and J.H. Sears. 1969. Mass selection for yield in two varieties of maize. *Crop Sci.* 9:49-50.
- Hayes, H.K., E.H. Rinke and Y.S. Tsang. 1944. The development of synthetic varieties of corn from inbred lines. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 36:998-1000.
- Hull, F.H. 1945. Recurrent selection for specific combining-ability in corn. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 37:134-145.
- Hull, F.H. 1952. Recurrent selection and overdominance. p. 451-473. In J.W. Gowen (ed.) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- Kehr, W.R., H.O. Graumann, C.C. Lowe and C.O. Gardner. 1961. The performance of alfalfa synthetics in the first and advanced generations. *Nebr. Agr. Exp. Sta. Bull.* 200.
- Li, C.C. 1974. *Population Genetics*. Boxwood Press, Pacific Grove, Calif.
- Lonnquist, J.H. 1964. Modification of the ear-to-row procedure for improvement of maize populations. *Crop Sci.* 4:227.
- Lonnquist, J.H. and B.P. McGill. 1956. Performance of corn synthetics in advanced generations and after two cycles of recurrent selection. *Agron. J.* 48:249-253.
- Russell, W.A., S.A. Eberhart and Urbano A. Vega O. 1973. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.* 13:257-262.
- Simmonds, N.W. 1979. *Principles of Crop Improvement*. Longman Inc., London.
- Sprague, G.F. and S.A. Eberhart. 1977. Corn breeding. In G.F. Sprague (ed.) *Corn and Corn Improvement*. Amer. Soc. Agron., Madison, WI.
- Sprague, G.F., P.A. Miller and B. Brimhall. 1952. Additional studies on the effectiveness of two systems of selection for oil content of the corn kernel. *Agron. J.* 44:329-331.
- Sprague, G.F. and L.A. Tatum. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 34:923-932.

## 5. QUESTIONS

1. Une plante de maïs, hétérozygote pour l'allèle récessif  $w$  causant l'albinisme, a été autofécondée. La descendance était composée de 275 plantules vertes et 90 plantules sans couleur (les plantules sans couleur vont mourir après 3 semaines).

- 1. Les 275 plantes vertes ont été intercroisées et la semence qui en résultait a été semée sans que le nombre de graines semées fut déterminé. Six semaines plus tard, le sélectionneur a visité sa parcelle et a trouvé que sa population de maïs était constituée de 8 000 plantes vertes. Combien de plantules sans couleur ont été éliminées de la population après germination (par manque de chlorophylle)? Quelle est la fréquence du gène  $w$  dans cette population (considérer les plantes vertes seulement)?
- 2. Le comptage du nombre de plantes dans la génération suivante a été fait juste après émergence et a donné 8 000 plantules. Combien de plantules seront de couleur verte?
- 3. Combien de générations faut-il pour réduire la fréquence de l'allèle  $w$  à 0,05?

2. Une population de maïs est constituée de 394 plantes AA, 412 plantes Aa et 194 plantes aa. Cette population est-elle en équilibre selon la loi de HARDY-WEINBERG? S'il n'y a pas de migration, de mutation, de sélection et si les croisements se produisent au hasard dans cette population, quelles seront les fréquences des différents génotypes dans la génération suivante?

3. Soient deux sélectionneurs (A et B) de maïs, sélectionnant pour le même caractère mais utilisant deux populations différentes. Les deux utilisent chacun une population de 1 000 individus et en sélectionnent les 100 meilleurs. La population du sélectionneur A a une héritabilité de 0,54 pour le caractère sélectionné et celle du sélectionneur B une héritabilité de 0,49.

- 1. Lequel des sélectionneurs obtiendra le plus de gain par sélection? Pourquoi?
- 2. Le sélectionneur B a pensé qu'il pourrait gagner plus en ne sélectionnant que les dix meilleures plantes seulement. Qu'est ce que vous lui conseillez? Pourquoi?
- 3. Etant donné le gain par sélection  $G = ih^2 V_p$ , discuter comment peut-on augmenter  $G$ .

4. Soient les six inbreds suivants: A, B, C, D, E et F. Ces inbreds ont été croisés deux à deux pour produire 15 hybrides simples. Les rendements (théoriques) suivants ont été obtenus:

AxB: 100	AxC: 110	AxD: 115	AxE: 95	AxF: 85
BxC: 150	BxD: 105	BxE: 135	BxF: 100	CxD: 120
CxE: 130	CxF: 140	DxE: 145	DxF: 80	ExF: 75

- 1. Quel est le couple d'inbreds qui présente la meilleure ASC?
- 2. Quel est l'inbred qui a la meilleure AGC?
- 3. Quelle est la formule du meilleur hybride double à partir de ces inbreds?

5. Supposons que les inbreds A, B, C, D, E et F de la question 4 aient respectivement les rendements (théoriques) suivants: 36, 46, 40, 39, 37 et 42. En supposant que les hybrides simples soient développés à partir de ces inbreds et que pour chaque croisement une même quantité de semence F<sub>1</sub> ait été utilisée pour cultiver des plantes F<sub>2</sub> en Bulk et que les croisements entre les F<sub>1</sub> soient faits au hasard:

- 1. Calculer la valeur de la dépression de consanguinité.
- 2. Prédire la performance de la population F<sub>2</sub> issue des F<sub>1</sub> par croisements au hasard.

6. En reprenant les données des questions 4 et 5:

- 1. Déterminer le nombre de variétés synthétiques possibles à partir des six inbreds.
- 2. Déterminer quelle serait la meilleure variété synthétique (Syn-2) à partir de ces inbreds.
- 3. Discuter comment peut-on augmenter la performance d'une Syn-2

## CHAPITRE 7

## MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES À MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Les espèces à multiplication végétative, désignées également espèces clonales, peuvent être divisées en trois grands groupes selon leur durée de vie (cycle végétatif):

- 1. espèces annuelles (exemple manioc, patate douce, pomme de terre);
- 2. espèces pérennes dont la durée de vie peut s'étendre sur plusieurs dizaines d'années et dont la plupart n'entrent en production qu'après plusieurs années (arbres fruitiers par exemple);
- 3. espèces vivant quelques années seulement (exemple ananas, bananier, canne à sucre).

Une division supplémentaire de ces espèces clonales en un groupe cultivé essentiellement pour sa partie végétative (exemple, pomme de terre) et un groupe cultivé pour ses fruits (exemple, pommier) est nécessaire pour le sélectionneur. Chez le premier groupe, la floraison est généralement réduite, probablement comme conséquence indirecte d'une sélection pour la partie végétative. Chez la patate douce par exemple, plusieurs cultivars ne fleurissent jamais. Pour la plupart des cultivars de la pomme de terre, la floraison ne se produit pas dans les conditions normales de culture et seuls des traitements spéciaux tels que le prélèvement des tubercules ou le greffage sur un plant de tomate peuvent induire la floraison. Pour la canne à sucre, la floraison dépend de la longueur du jour et, par conséquent, de la latitude. À côté de ces problèmes de floraison, ces espèces sont également caractérisées par la présence de hauts degrés de stérilités et de polyploidie.

Pour le deuxième groupe, la floraison ne pose aucun problème mais la stérilité est aussi importante que chez le premier groupe. La polyploidie est courante chez le bananier, le poirier, le pommier et d'autres espèces. En plus de la stérilité du pollen, ces espèces peuvent également présenter des stérilités de la graine (avortement de l'embryon). Il semble que la sélection a favorisé le développement du fruit aux dépens de celui de la graine. Le cas extrême est rencontré chez le bananier qui produit des fruits par parthénocarpie. L'ananas est également parthénocarpique et auto-incompatible.

Toutes les espèces clonales, qu'elles soient cultivées pour leurs parties végétatives ou leurs fruits, présentent des problèmes de floraison et de stérilité. Ceci pose d'énormes

difficultés aux sélectionneurs dans la mesure où certains croisements ne peuvent pas être réalisés. Pour ces raisons, les méthodes de sélection des espèces clonales sont complètement différentes de celles utilisées pour la sélection des plantes à reproduction sexuée. Le fait que ces espèces soient multipliées végétativement leur donne, cependant, l'avantage de fixer la constitution génétique de la plantule résultant d'une graine après hybridation. Le génotype de cette plantule est maintenu par multiplication végétative. Les espèces clonales sont également hautement hétérozygotes et ne tolèrent pas les effets d'inbreeding (consanguinité). Différentes méthodes de sélection sont utilisées pour l'amélioration des espèces clonales.

## 1. SÉLECTION CLONALE

Toutes les plantes issues d'un clone sont génétiquement identiques. Cette similarité est due au fait qu'elles proviennent d'un seul parent par mitoses. Seules la méiose et la fécondation, mécanismes de la reproduction sexuée, permettent les recombinaisons de gènes et la création de génotypes nouveaux.

Toute variation entre les membres d'un clone est d'origine environnementale. Éventuellement, une variation génétique à l'intérieur d'un clone peut apparaître suite à des mutations qui sont d'ailleurs assez rares.

Les membres d'un clone sont hétérozygotes mais génétiquement identiques. La constitution génétique d'un clone dépend de celle de la plante parentale de départ. Les clones sont génétiquement aussi stables que les lignées pures et aucune ségrégation ne se produit dans leurs descendance. Une fois un clone supérieur identifié, sa constitution génétique peut être maintenue par multiplication végétative. Cependant, une dégénérescence est observée chez plusieurs variétés clonales. Se traduisant par une chute de rendement, elle est généralement due à des mutations somatiques ou à des maladies, notamment virales. En général, le risque de multiplication de mutants non désirables et des clones atteints de virus est toujours présent et peut poser d'énormes problèmes.

### 1.1. Sélection dans une population hétérogène

La sélection clonale peut être appliquée à une population formée d'un mélange de clones. L'unité de sélection dépend de l'espèce en question (tubercules pour la pomme de terre, éclats de souche pour le bananier, bulbes pour l'ail, boutures pour la canne à sucre, greffon pour l'oranger, etc.). La méthode de sélection consiste à choisir les clones phénotypiquement supérieurs de la population hétérogène et ensuite à les tester dans des conditions de culture. Les clones qui sont sensibles aux maladies ou qui présentent d'autres faiblesses sont éliminés. La sélection à l'intérieur d'un clone n'est jamais pratiquée à moins qu'une mutation ne se soit produite induisant ainsi une source de variabilité génétique.

Les meilleurs clones, retenus lors des essais préliminaires, sont comparés avec d'autres variétés colonales standard pour le rendement et d'autres caractéristiques. Les essais comparatifs sont généralement réalisés durant plusieurs années et dans plusieurs localités. Les clones supérieurs sont alors enregistrés dans le catalogue officiel, nommés, multipliés végétativement et distribués aux agriculteurs comme variétés nouvelles. Il faut noter que, comme pour la sélection individuelle chez les plantes autogames, la sélection clonale se limite à l'isolement des génotypes supérieurs déjà existants dans la population. Pour la création de nouveaux génotypes, l'hybridation entre clones doit être réalisée.

## 1.2. Sélection clonale après hybridation

La sélection clonale après hybridation commence par le choix des clones à croiser. Les parents choisis subissent parfois un degré modéré d'inbreeding (autofécondation ou croisement entre frères et sœurs dans le cas des espèces dioïques). Les espèces clonales ne tolèrent pas des degrés intenses d'inbreeding. Les croisements sont alors effectués entre les clones parentaux. Puisque les parents sont hétérozygotes, la ségrégation se produit dès la génération  $F_1$ . Chaque plante  $F_1$  constitue alors une source potentielle pour un clone nouveau. Pour produire des  $F_2$ , l'autofécondation des  $F_1$  est rarement pratiquée puisque l'inbreeding peut induire des pertes de vigueur.

Les plantes hybrides ( $F_1$ ) sont alors végétativement multipliées pour former des clones. Généralement, les premières générations clonales sont produites dans des micro-environnements dans des conditions différentes de celles souvent trouvées au niveau de la production commerciale. Pour la pomme de terre par exemple, les plantules issues des graines  $F_1$  sont cultivées dans un environnement bien contrôlé (souvent sous serre). La première génération clonale est cultivée en poquets dans le champ. Les distances entre poquets doivent être suffisamment grandes pour maintenir l'identité de chaque clone. Ce n'est qu'après la deuxième génération clonale qu'on a assez de tubercules pour commencer les essais au champ.

La descendance à partir de chaque croisement constitue alors une population hétérogène dans laquelle la sélection clonale est pratiquée. Lorsque le sélectionneur ne trouve pas parmi les clones établis les combinaisons voulues, d'autres croisements peuvent être faits. Il peut également refaire les mêmes croisements car, à cause de la nature hétérozygote des clones parents, de nouvelles recombinaisons génotypiques sont possibles.

Parfois des parents non adaptés (non cultivés) sont croisés avec des parents adaptés pour introduire certaines caractéristiques (en particulier la résistance aux maladies) chez ces derniers. Les  $F_1$  issues de ces croisements sont généralement moins productives que les parents cultivés du fait de la présence des gènes non désirables apportés par les parents

“non adaptés”. Dans ce cas, des Backcross avec les parents adaptés sont nécessaires. Puisque le Backcross est une forme d'inbreeding, il peut induire une perte de vigueur. Dans ce cas, plusieurs variétés cultivées sont utilisées comme parents récurrents. La  $F_1$ , résultante du croisement du parent adapté et du parent non récurrent, est alors croisée avec une autre variété utilisée comme parent récurrent et le processus continue avec le croisement de la descendance résultant du Backcross successivement avec chacune des variétés cultivées choisies comme parents récurrents. Chez la canne à sucre par exemple, deux à trois variétés cultivées sont utilisées comme parents récurrents dans un programme de Backcross.

### 1.3. Sélection clonale après mutation

L'objectif de la mutagenèse chez les espèces clonales est la production de modifications spécifiques chez les clones existants. Parfois, c'est le seul moyen de création de génotypes nouveaux (dans le cas où le croisement n'est pas possible à cause de la stérilité ou la non floraison par exemple). Puisque les espèces clonales sont hautement hétérozygotes, très peu de mutations géniques peuvent être détectées, la plupart d'entre elles étant récessives. Les mutations somatiques conduisent souvent à la formation des chimères qui ne sont pas souvent désirables (sauf peut être chez les plantes ornementales) et doivent être éliminées par sélection.

La première étape dans la sélection clonale, après traitement des jeunes bourgeons par des agents mutagènes, est la culture de plusieurs générations clonales en sélectionnant chaque fois pour les caractères mutés désirables et pour la stabilité végétative. Ce dernier critère n'est parfois atteint qu'après plusieurs générations clonales. Des clones homogènes peuvent être obtenus par des manipulations horticoles qui provoquent la production de méristèmes à partir des souches cellulaires mutées.

## 2. GREFFAGE

Le greffage est une pratique très ancienne qui introduit, cependant, des problèmes d'interactions entre le porte-greffes et le greffon à différents niveaux. Des tentatives d'étude de ces interactions par l'analyse diallèle sont rapportées dans la bibliographie. En supposant que l'on ait un certain nombre de génotypes (porte-greffes et greffons), on peut considérer la situation où des greffages sont faits dans différentes combinaisons (diallèle) y compris des greffages réciproques. L'analyse diallèle revient à interpréter le modèle suivant:

$$Y_{ij} = X + \alpha_i + \beta_j + \alpha_{ij} \quad (\text{éq. 1})$$

où  $Y_{ij}$  représente la performance de la combinaison du génotype  $i$  utilisé comme porte-greffes et du génotype  $j$  utilisé comme greffon,  $X$  la moyenne générale,  $\alpha_i$  l'effet du génotype  $i$ ,  $\beta_j$  l'effet du génotype  $j$ , et  $\alpha_{ij}$  l'interaction entre le porte-greffes  $i$  et le greffon  $j$ . À partir de l'équation 1, on peut calculer l'aptitude générale à l'association du

génotype  $i$  ( $AGA_i$ ), l'aptitude spécifique à l'association entre le génotype  $i$  et le génotype  $j$  ( $ASA_{ij}$ ), l'effet général de réciprocité pour le génotype  $i$  ( $EGR_i$ ) et l'effet spécifique de réciprocité pour les génotypes  $i$  et  $j$  ( $ESR_{ij}$ ) comme suit:

$$AGA_i = (\alpha_i + \beta_j)/2 \quad (\text{éq.2})$$

$$ASA_{ij} = (\theta_{ij} - \theta_{ji})/2 \quad (\text{éq.3})$$

$$EGR_i = (\alpha_i - \beta_j)/2 \quad (\text{éq.4})$$

$$ESR_{ij} = (\theta_{ij} + \theta_{ji})/2 \quad (\text{éq.5})$$

Un aspect critique de l'interaction porte-greffes/greffe est l'absorption et l'utilisation des nutriments et de l'eau du sol. Un autre aspect important est la résistance aux maladies et à d'autres stress du sol (sols calcaires, sols salés, asphyxie racinaire, etc.). L'utilisation des porte-greffes résistants ou tolérants à ces maladies et aux stress peut protéger des greffons sensibles. Des cas contraires où des greffons résistants sont greffés sur des porte-greffes sensibles sont également rencontrés.

### 3. FACTEUR TEMPS ET DURÉE DE VIE ÉCONOMIQUE

Le facteur temps est très important dans l'amélioration des espèces pérennes. La plupart d'entre elles n'entrent en production qu'après plusieurs années et, par conséquent, les données sur leur performance ne sont disponibles que lorsqu'elles atteignent l'âge de production. Le problème est encore plus important pour les espèces dioïques (exemple, dattier) pour lesquelles la moitié des clones à l'état jeune est constituée de mâles non productifs (dans le cas où le fruit constitue le produit final). Pour résoudre ces problèmes, les chercheurs essaient de développer des tests précoces leur permettant d'éliminer les génotypes non désirés à l'état juvénile (au stade plantule).

Un autre facteur important dans la sélection des espèces clonales pérennes est la durée de vie économique de l'espèce en question. Le remplacement d'un clone en production par un autre clone plus productif doit tenir compte de la durée de vie du clone à remplacer et du temps nécessaire pour le clone remplaçant à entrer en production. Un calcul économique tenant compte de ces facteurs, de l'inflation, de l'évolution du marché, etc., doit être fait avant le remplacement d'une variété clonale par une autre.

### 4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Hartmann, H.T. and D.E. Kester. 1975. Plant Propagation. Principles and Practices. 3rd ed. Printice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J.
- Lefort, P.L. and N. Legisle. 1977. Quantitative stock-scion relationship in vine. Preliminary investigations by the analysis of reciprocal graftings. *Vitis* 16:149-161.
- Mayo, O. 1980. The Theory of Plant Breeding. Clarendon Press, Oxford.

Simmonds, N.W. (ed.). 1976. Evolution of Crop Plants. Longman Inc., London.

Simmonds, N.W. 1979. Principles of Crop Improvement. Longman Inc., London.

Tai, G.C.C. 1974. A method for quantitative genetic analysis of early clonal generation seedlings of an asexual crop with special application to breeding population of potato (*Solanum Tuberosum* L.). Theoretical and Applied Genetics 45:150-156.

## CHAPITRE 8

# SÉLECTION POUR LA STABILITÉ, LA QUALITÉ ET LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES

### 1. SÉLECTION POUR LA STABILITÉ

Les changements dans les conditions environnementales entraînent souvent des fluctuations du rendement d'une variété donnée. La présence de maladies, par exemple, peut considérablement affecter le rendement d'une variété sensible à ces maladies. Les insectes, la sécheresse, le froid, les températures élevées, la longueur du jour, etc...peuvent affecter le niveau de production d'un cultivar. L'un des objectifs du sélectionneur est le développement de variétés qui minimisent les effets des fluctuations dans les conditions de l'environnement. Dans ce chapitre, deux aspects de stabilité seront considérés: la résistance aux facteurs biologiques (maladies cryptogamiques et insectes) et la tolérance aux stress physiques.

#### 1.1. Résistance aux maladies

Plusieurs types d'organismes peuvent être à l'origine des maladies. Parmi ceux-ci on peut citer les champignons, les virus et les bactéries. Ces micro-organismes attaquent presque toutes les espèces cultivées, provoquant ainsi différents types de dégâts.

L'un des effets de maladies est la réduction de la biomasse totale et, par suite, le rendement. L'importance des pertes de rendement varie d'une année à l'autre selon les facteurs climatiques et le type de variétés utilisées. Pendant les années normales, les pertes de rendement sont estimées à 10-25% ou parfois même moins. Par contre, durant certaines années, des épidémies peuvent se développer causant ainsi la destruction totale des variétés sensibles.

Deux méthodes de lutte contre les maladies sont disponibles:

- 1. la lutte phytosanitaire;
- 2. la résistance variétale.

La lutte phytosanitaire consiste à éliminer ou réduire les effets des agents pathogènes par des pratiques culturales telles que la rotation, l'éradication de l'hôte alternatif (exemple de la rouille noire de blé aux États-Unis), l'élimination des débris végétaux

hébergeant l'agent pathogène, etc...et par des traitements chimiques (fongicides) ou physiques (traitement des semences par de l'eau chaude par exemple). Toutes ces opérations coûtent relativement cher à l'agriculteur, à l'inverse de l'utilisation de variétés résistantes. Il est à noter que ni les méthodes de lutte phytosanitaire, ni la résistance variétale ne sont capables de protéger les cultures contre toutes les maladies. Parfois il est nécessaire de combiner les deux méthodes (lutte intégrée).

La sélection pour la résistance aux maladies est un programme à long terme qui nécessite un travail d'équipe et une connaissance approfondie de la sélection végétale, de la génétique et de la phytopathologie.

### 1.1.1. *Nature de la résistance aux maladies*

Par nature de la résistance aux maladies, nous entendons l'ensemble des mécanismes par lesquels les plantes luttent contre l'attaque des agents pathogènes. Quatre mécanismes sont utilisés par les plantes à cette fin:

- 1. le mécanisme de l'esquive (les plantes échappent à la maladie);
- 2. la tolérance;
- 3. l'hypersensibilité;
- 4. la résistance.

Le mécanisme de l'esquive se traduit par une résistance apparente qui résulte d'un décalage entre la période du développement de l'agent pathogène et celle caractérisée par la sensibilité maximale de l'hôte. Une croissance rapide et une maturité précoce peuvent aider la plante sensible à échapper à l'attaque parasitaire surtout pour les maladies qui se développent tardivement dans la saison. Ce phénomène peut être rencontré chez les blés précoces qui peuvent échapper à l'attaque de la rouille noire lorsque celle-ci apparaît vers la fin de la saison de culture. La sélection pour la précocité peut être effectivement utilisée comme moyen de sélection contre le développement de certaines maladies. Lorsque les plantes sélectionnées pour ce type de résistance sont exposées à une infection artificielle, elles peuvent exhiber de hauts degrés de sensibilité.

La tolérance est la capacité des plantes à supporter l'invasion des agents pathogènes sans conséquences importantes. Les plantes tolérantes sont capables de se développer malgré la présence parasitaire. Cette tolérance peut résulter d'effets de l'environnement. Chez certaines variétés de blés, la fertilisation phospho-potassique peut induire une tolérance aux rouilles et à l'oïdium. La fertilisation dans ce cas peut promouvoir la précocité et le développement d'une paille plus rigide et plus consistante permettant une tolérance à la présence du pathogène.

L'hypersensibilité se traduit par une mort brutale des cellules de la plante attaquée là où le pathogène a essayé de pénétrer dans le tissu. Une zone nécrotique localisée se forme et arrête le développement de la maladie. Ce mécanisme de résistance a été observé dans le cas de la rouille jaune des céréales.

La résistance est le mécanisme par lequel les plantes peuvent s'opposer à (ou surmonter) l'attaque des agents pathogènes. Elle est hautement variable et peut aller de la sensibilité totale à l'immunité (résistance complète). Une plante peut être plus ou moins sensible ou plus ou moins résistante mais jamais plus ou moins immune (elle est soit immune soit non immune). L'origine de la résistance peut être d'ordre anatomique (épaisseur des téguments, fermeture des stomates, etc.) ou peut résulter de la production par l'hôte de substances inhibitrices empêchant le développement de la maladie.

La résistance aux maladies dépend de deux facteurs:

- 1. l'environnement;
- 2. le génotype de la plante.

L'environnement ne peut assurer qu'une résistance temporaire (esquive, tolérance) alors que le génotype de la plante lui donne des éléments durables de résistance (morphologie, anatomie, physiologie, facteurs protoplasmiques, etc.).

### 1.1.2. *Génétique de la résistance aux maladies*

Contrairement aux autres caractères de la plante (maturité, rendement, hauteur, etc.), la résistance aux maladies constitue un facteur à deux dimensions. Dans la sélection pour la résistance, il faut tenir compte des rapports plante hôte/agent pathogène. Comme la plante hôte peut présenter différentes combinaisons génotypiques, les agents pathogènes sont aussi capables de présenter différentes combinaisons génotypiques. Un deuxième niveau de difficultés résulte de l'énorme variabilité du parasite qui peut se présenter sous formes de différentes races (races physiologiques). La plupart des champignons présentent une grande diversité de races qui ne peuvent être identifiées que par l'utilisation de variétés étalons. Avec  $n$  variétés étalons, on peut identifier  $2n$  races différentes. À ces difficultés vient s'ajouter le comportement des plantes vis-à-vis des parasites. Ce comportement est variable selon le stade de développement de la plante (stade jeune, stade adulte).

La génétique de la résistance varie selon les espèces végétales et le type de maladie. Dans certains cas, la résistance est dominante. Dans d'autres cas, elle est récessive. Chez certaines plantes et pour certaines maladies, la résistance est conditionnée par un seul gène (résistance monogénique); chez d'autres, elle résulte de l'interaction de plusieurs gènes (résistance polygénique).

Un autre problème posé est le fait que les gènes contrôlant la résistance peuvent être étroitement liés à d'autres gènes gouvernant des caractères ayant des valeurs agronomiques inférieures. Ceci constitue un handicap dans la production de variétés résistantes, productives et de bonne qualité. Il est à noter aussi que des variétés, résistantes à une maladie dans une localité, peuvent être sensibles à la même maladie dans une autre localité ayant des conditions climatiques différentes (les races physiologiques du pathogène peuvent être également différentes).

La génétique de l'interaction plante hôte/agent pathogène est assez complexe et ne sera pas traitée en détail dans cet ouvrage. Une forme simplifiée de la génétique de cette interaction, basée sur les travaux de FLOR, sera cependant présentée ici. FLOR a travaillé sur la rouille du lin et a développé le concept du gène-pour-gène. Il a démontré que la résistance à la rouille chez le lin est contrôlée par des allèles multiples à cinq loci différents. Ces loci ont été désignés par K, L, M, N et P. Deux allèles seulement sont connus pour le locus K mais onze pour le locus L, six pour le locus M, trois pour le locus N et quatre pour le locus P. La résistance à la rouille du lin est dominante sauf dans quelques cas pour lesquels la dominance n'est pas complète. La virulence de l'agent pathogène, avec une seule exception, est récessive. Pour illustrer la relation gène-pour-gène de FLOR, prenons un exemple simple où la plante hôte peut être soit résistante (génotype PP) soit sensible (pp) et où l'agent pathogène peut être soit avirulent (AA) soit virulent (aa). Dans ce cas, la résistance de l'hôte est dominante et la virulence de l'agent pathogène est récessive. La résistance ou la sensibilité (apparentes) de la plante hôte dépendra de sa résistance ou sensibilité (vraies) et de la virulence ou l'avirulence de l'agent pathogène. On aura les situations présentées dans le tableau 18.

**Tableau 18. Relation gène-pour-gène dans le cas de la résistance aux maladies**

Génotype pour		Réaction de l'hôte
Résistance/Sensibilité de l'hôte	Avirulence/Virulence du pathogène	
P-	AP-	Résistance
pp	AP-	Sensibilité
P-	aPaP	Sensibilité
pp	aPaP	Sensibilité

Il y a attaque par l'agent pathogène lorsque la plante hôte est sensible ou lorsque l'agent pathogène est virulent. Remarquons que le gène d'avirulence est noté AP. Ceci pour désigner que l'hôte et l'agent pathogène ont évolué ensemble et qu'à chaque gène de résistance ou de sensibilité chez l'hôte correspond un gène de virulence ou d'avirulence chez l'agent pathogène. Depuis que FLOR a formulé l'hypothèse du gène-pour-gène chez le lin, des interactions similaires sont mises en évidence chez d'autres espèces végétales.

La résistance peut être classée en résistance générale ou en résistance spécifique (résistance horizontale ou résistance verticale dans la terminologie de VAN DER PLANK). Du point de vue génétique, on peut avoir une résistance monogénique (gènes à effets majeurs) ou une résistance polygénique (gènes à effets mineurs). La stratégie

adoptée par le sélectionneur pour la sélection de la résistance dépendra des types disponibles de résistances et de la maladie en question. Les gènes à effets majeurs sont utilisés dans le contrôle de la résistance des plantes à une large gamme de champignons. Dans la plupart des programmes de sélection, la résistance monogénique est employée en premier lieu surtout quand il y a un besoin urgent de développement de variétés résistantes.

La résistance générale a été définie par certains comme étant "durable" ou "stable". Ce type de résistance n'est pas toujours polygénique, mais c'est souvent le cas. En principe, la résistance spécifique (résistance associée à un locus spécifique de virulence/avirulence chez le pathogène) peut être également polygénéiquement contrôlée. Elle peut être aussi durable. La résistance générale empêche un développement rapide de la maladie.

### 1.1.3. Origines des résistances aux maladies

Les origines des résistances aux maladies sont de deux types:

- 1. origine naturelle déjà existante;
- 2. mutations par lesquelles de nouvelles formes de résistances sont créées.

Les formes de résistance déjà existantes peuvent être rencontrées chez des variétés de la même espèce ou des espèces apparentées. Elles peuvent être observées chez des espèces cultivées comme chez des espèces sauvages. Les résistances trouvées chez les espèces cultivées sont généralement les plus faciles à utiliser et les plus bénéfiques car elles peuvent être facilement transférées par hybridation. Lorsque l'origine de résistance se trouve chez d'autres espèces, il faut recourir à des hybridations interspécifiques qui, d'une part, sont souvent assez difficiles à réaliser et, d'autre part, introduisent chez l'espèce à améliorer d'autres gènes de l'espèce source qui ne sont pas souvent désirables. Parfois, aucune résistance n'est observée chez la plante sélectionnée que ce soit sous forme cultivée ou sauvage. Dans ce cas, on doit recourir à la mutagenèse avec tous les problèmes que cette technique peut présenter.

### 1.1.4. Méthodes de sélection pour la résistance aux maladies

Les méthodes de sélection dans la résistance aux maladies sont similaires à celles utilisées pour n'importe quel autre caractère avec cependant une différence essentielle. Au lieu d'un seul organisme, deux (la plante et le pathogène) sont concernés. Cette différence n'introduit aucun changement fondamental dans la méthodologie de sélection mais modifie simplement les différentes étapes.

La première étape de la sélection pour la résistance aux maladies est la détection de la résistance. Une fois la source de résistance isolée, elle doit être complètement explorée pour mieux comprendre ses bases génétiques et physiologiques. La deuxième étape consiste à incorporer cette résistance par croisements et sélection en  $F_2$  et dans les générations suivantes ou par backcross après le croisement initial.

Il est actuellement bien établi que l'incorporation des résistances monogéniques (gouvernées par des gènes à effets majeurs) pour contrôler une souche prédominante d'un pathogène entraîne un changement dans la population du pathogène en favorisant une nouvelle souche virulente. Pour cette raison, la plupart des sélectionneurs essaient d'incorporer un plus grand nombre de gènes de résistance dans un seul cultivar.

L'exploitation systématique de la résistance multigénique a donné des résultats encourageants chez l'avoine et le lin. Plusieurs méthodes sont utilisées pour l'incorporation de ces types de résistances chez les plantes cultivées.

#### 1.1.4.1. Variétés multilignées

Une variété multilignée est constituée d'un mélange de plusieurs lignées dont chacune est résistante à une ou à plusieurs races physiologiques de l'agent pathogène prédominant. La formation de la variété multilignée commence par l'incorporation de différents gènes de résistance, à partir de différentes sources, dans un même génotype par une série de Backcross. Le génotype (variété) utilisé comme parent récurrent est initialement croisé avec différents parents donneurs et les plantes  $F_1$  subissent une série de Backcross sur le parent récurrent. Ainsi, une série de lignées presque isogéniques (lignées génotypiquement similaires sauf pour le ou les gènes qui contrôlent la résistance) sont développées. La deuxième étape consiste à mélanger ces lignées pour constituer la variété multilignée résistante aux différentes races de la maladie. L'idée de base dans l'utilisation des variétés multilignées est de stabiliser la structure d'une population de pathogènes par la minimisation du développement des races possédant des gènes multiples de virulence et d'utiliser la variété comme "piège à spores" car chaque plante sera attaquée par un seul génotype du pathogène et, par conséquent, la durée de vie des gènes de résistance sera prolongée.

#### 1.1.4.2. Pyramidisation des gènes de résistance

Le principe de la pyramidisation des gènes de résistance dans une lignée est simple. La méthode consiste à incorporer, dans une même lignée, des gènes de résistance à partir de différentes origines. Il faut noter, cependant, que ce processus est très long car l'incorporation des gènes de résistance se fait par étapes successives. Une fois qu'un gène est transféré à partir d'une origine, la lignée résultante est croisée avec une autre origine et ainsi de suite.

#### 1.1.4.3. Sélection stabilisatrice

La sélection stabilisatrice vise à incorporer une résistance contre les gènes de virulence qui n'ont pas été encore détectés chez l'agent pathogène. Ce principe suppose que lorsque le nombre de gènes de virulence (non nécessaires) que le pathogène possède est important, celui-ci sera moins adapté.

### **1.1.5. Comparaison entre la résistance monogénique et la résistance polygénique**

De nos jours, les sélectionneurs ont tendance à utiliser la résistance polygénique. Toutefois, le temps nécessaire pour le développement des variétés par une telle méthode est long par rapport à celui de l'incorporation des gènes majeurs de résistance. En amélioration des plantes, le facteur temps est très important. Les durées de vie moyennes des cultivars sont relativement courtes (5 à 10 ans). La sensibilité aux maladies joue un rôle important dans la limitation de cette durée de vie mais ce n'est pas le seul facteur. Parfois on change de variétés parce que le niveau technologique de la production a changé. Si les facteurs qui obligent l'agriculteur à changer de variété ne sont pas d'ordre purement pathologique, il est préférable pour le sélectionneur de ne pas investir tout son temps à développer des variétés à résistance polygénique. Des résistances monogéniques seront aussi rentables. Un autre argument contre l'utilisation exclusive des résistances polygéniques (gènes à effets mineurs) est qu'il existe des cas où des gènes majeurs (résistance monogénique) ont effectivement assuré une protection durable contre certaines maladies.

## **1.2. Résistance aux insectes**

Chez une grande partie des plantes cultivées, la résistance de la plante hôte est le moyen le plus efficace pour contrôler l'action des insectes. Chez le blé par exemple, la cécidomyie est contrôlée principalement par la résistance variétale.

### **1.2.1. Mécanismes de la résistance aux insectes**

L'antibiose est le mécanisme le plus important de la résistance des plantes à l'attaque des insectes. Elle est définie comme étant l'ensemble des facteurs de résistance ayant des effets qui perturbent le cycle de vie de l'insecte. La non-acceptance (ou non-préférence) constitue un autre mécanisme de résistance. L'insecte évite de se nourrir sur la plante possédant cette caractéristique. La tolérance, comme mécanisme de résistance, est trouvée également chez certaines plantes qui ont la capacité de croître, de se développer et de se reproduire malgré l'attaque des insectes. Dans ce cas, les pertes causées par les insectes ne sont pas aussi importantes que celles observées chez les plantes sensibles.

Le plus souvent, plusieurs mécanismes sont impliqués dans la résistance. Le sélectionneur doit généralement combiner, dans un seul cultivar, différents types de résistances. Cependant, si les insectes ont la possibilité de se nourrir sur plusieurs espèces végétales, un seul type de résistance suffira.

### **1.2.2. Génétique de la résistance aux insectes**

La génétique de la résistance aux insectes, du moins dans une certaine mesure, est similaire à celle des maladies cryptogamiques. Certaines différences existent cependant

en ce qui concerne les interactions entre le parasite (agent pathogène ou insecte) et la plante hôte. Les insectes peuvent exercer, et effectivement exercent, un choix sur le type de plantes à attaquer. Une autre différence est la durée de vie de l'insecte. Certains insectes peuvent avoir plusieurs générations par an. Tout cela a un effet sur la conduite du programme de sélection. Enfin, pour certaines plantes, plusieurs espèces d'insectes peuvent attaquer en même temps la plante et la résistance à un insecte particulier peut affecter d'autres espèces d'insectes.

### **1.2.3. *Persistence de la résistance***

Plusieurs facteurs peuvent affecter la durée pendant laquelle un cultivar résistant maintient sa résistance. Le nombre des différents biotypes dans la population d'insectes est d'une importance primordiale. L'environnement de l'insecte peut également affecter la durée de vie de la résistance d'un cultivar. Le mode d'exploitation des variétés résistantes (pratiques culturales) a également un effet important sur la performance de la résistance. La stratégie adoptée vise à réduire la pression de sélection sur un biotype particulier en vue de retarder l'apparition de biotypes nouveaux qui puissent attaquer et détruire la variété résistante. Comme la résistance aux maladies, l'utilisation des variétés multilignées peut, dans certaines mesures, stabiliser la résistance d'un cultivar.

## **1.3. Résistance à d'autres stress de l'environnement**

L'augmentation de la production agricole résulte d'une augmentation soit de la production par unité de surface (rendement) soit de la superficie cultivée. Pour la plupart des pays, l'augmentation de la superficie cultivée ne peut se faire que si l'on fait appel à des zones marginales. Généralement, ces zones présentent des problèmes chroniques d'acidité, d'aridité, de salinité, de températures basses ou élevées, de déficiences ou de toxicités minérales, etc. La sélection pour la résistance ou la tolérance à ces conditions hostiles de l'environnement permet d'augmenter et de stabiliser la production. Différentes approches sont utilisées pour sélectionner pour la résistance ou la tolérance aux effets du stress de l'environnement.

### **1.3.1. *Sélection indirecte pour la résistance aux stress***

La sélection pour le rendement dans des conditions variables de l'environnement peut permettre une forme de sélection indirecte pour la résistance aux différents stress se produisant dans les sites de sélection durant la saison de culture de la plante sélectionnée. Les lignées qui présentent une bonne performance sont généralement celles qui résistent ou tolèrent les stress qui ont sévi durant la sélection. Pour fixer les idées, la sélection des hybrides de maïs dans des conditions de fortes densités de semis a donné des hybrides qui produisent des rendements supérieurs, indiquant ainsi leur tolérance à l'encombrement. Ces hybrides ont montré une bonne stabilité de production dans différents milieux.

### **1.3.2. Sélection directe pour la résistance aux stress**

Une autre approche de sélection pour la résistance aux différents stress consiste à choisir les endroits où le test doit être fait. Le sélectionneur doit soigneusement choisir le lieu où le facteur de stress permet d'identifier les génotypes résistants ou tolérants. Les génotypes sensibles sont éliminés. Un exemple de cette technique est fourni par la sélection du blé au Brésil dans des conditions d'acidité et de toxicité qui est due à la présence d'aluminium dans le sol. Les cultivars de blé développés de cette façon sont cultivés dans des zones où il est impossible de produire du blé sans l'utilisation de variétés résistantes à l'aluminium.

### **1.3.3. Sélection dans des conditions contrôlées au laboratoire**

Les conditions au champ sont généralement assez variables d'une année à l'autre et d'un endroit à l'autre et ne sont pas souvent prévisibles. Pour plus de précision dans la procédure de sélection, surtout durant les premières étapes, le sélectionneur peut utiliser des conditions contrôlées au laboratoire. Les températures peuvent être bien régulées. Des solutions nutritives avec des degrés de salinité, d'acidité ou de concentrations en différents éléments minéraux préalablement établis peuvent être utilisées dans le processus de sélection. Des chambres de culture avec des températures, des degrés d'humidité et des régimes de lumières contrôlés sont souvent employées.

Des lignées d'orge ont été testées en serre en utilisant des solutions salines avec des niveaux de salinité aussi élevés que ceux des eaux de mer. Les génotypes qui ont survécu ont été testés dans des champs irrigués avec de l'eau de mer. Certaines lignées ont produit environ 20% des rendements qu'elles ont donné lorsqu'elles ont été cultivées dans des conditions normales.

### **1.3.4. Sélection pour les facteurs de résistance**

Une approche de sélection pour la résistance ou la tolérance aux différents facteurs de stress consiste à sélectionner pour les caractères physiologiques et/ou morphologiques qui permettent à la plante de résister ou d'échapper à ces stress. La sélection pour la précocité, par exemple, permet à la plante d'échapper à la sécheresse de fin de cycle qui caractérise les climats de type méditerranéen. La sélection pour un système racinaire bien développé peut être également utilisé comme critère de sélection pour la résistance à la sécheresse là où l'eau peut être stockée dans le sol mais à des profondeurs non exploitables par des plantes qui possèdent un système racinaire superficiel.

## **2. SÉLECTION POUR LA QUALITÉ DU PRODUIT**

La qualité nutritionnelle du produit est aussi importante que sa quantité (rendement). Pour cela, le sélectionneur a besoin:

-1. de connaître parfaitement la nature et les priorités des critères nutritionnels;

- 2. de méthodes appropriées d'analyse;
- 3. d'une source de variabilité génétique pour le caractère en question.

### 2.1. Caractères de qualité

La qualité peut être d'ordre organoleptique tel que le goût, la saveur, l'odeur, la texture, etc..., d'ordre chimique ou biologique tel que la teneur en protéines, en huile, en sucre, etc..., ou d'ordre physique tel que la capacité du matériel à être stocké, la résistance à la casse durant la récolte, la grosseur ou la couleur de la graine, etc... Les instruments de mesure diffèrent selon le type de qualité. La valeur nutritive d'une plante fourragère par exemple est déterminée par l'utilisation du caractère de croissance et de développement chez les animaux et par des instruments de mesure *in vitro*. La qualité chimique est déterminée par différents appareils de laboratoire.

### 2.2. Quelques exemples de sélection pour la qualité

#### 2.2.1. Teneur en protéines chez les céréales

Pour les céréales, la teneur en protéines varie d'une espèce à l'autre et, à l'intérieur d'une même espèce, d'une variété à l'autre (tableau 19). Un exemple de modifications génétiques de la composition chimique est donné par l'expérimentation de la sélection pour la teneur en protéines chez le maïs à l'Université d'Illinois, aux États-Unis (Fig.24, chapitre 6). Après 70 générations de sélection, les sélectionneurs ont pu, d'un côté, diminuer la teneur en protéines de 10,9 à 4,0% (sélection pour une teneur faible) et, d'un autre côté, augmenter cette teneur de départ (10,9%) à 23,5% (sélection pour une teneur élevée). Ceci montre qu'il y a une importante variabilité pour la teneur en protéines chez les céréales.

Généralement chez les céréales, cette teneur est négativement corrélée avec le rendement en grain. Cependant, il y a des exemples qui montrent qu'il est possible d'augmenter cette teneur sans trop affecter le rendement. Par exemple, des gènes à partir de la variété "Atlas 66" de blé ont été utilisés pour augmenter la teneur en protéines de cette céréale sans réduire le rendement.

**Tableau 19. Moyennes et intervalles de la teneur en protéines (%) pour différentes céréales (d'après MILLER, 1958)**

Céréale	Teneur en protéines	
	Moyenne	Intervalle
Avoine	13,3	7,4 - 23,2
Blé	12,0	8,1 - 18,0
Maïs	10,4	7,5 - 16,9
Orge	13,1	8,5 - 21,2
Seigle	12,5	8,7 - 16,8

### **2.2.2. Teneur en huile**

La valeur économique des huiles végétales a poussé les sélectionneurs à examiner la variabilité génétique pour ces huiles chez l'arachide, le carthame, le colza, le coton, le maïs, le soja, le sésame et le tournesol. En Russie, les sélectionneurs ont pu augmenter la teneur en huile chez le tournesol de 30 à 50% au cours d'une période de 50 ans. Ailleurs, chez le carthame, les sélectionneurs ont augmenté cette teneur de 37 à 50%. Chez le maïs, l'expérimentation de l'Université d'Illinois (même expérimentation que celle de la sélection pour la teneur en protéines citée auparavant) a permis d'augmenter la teneur en huile du maïs de 4,7 à 17% après 70 cycles de sélection.

Chez le carthame, le maïs et le tournesol, les gènes contrôlant la teneur en huile sont à effets additifs. Chez le sésame, ces gènes sont à effets principalement additifs avec des cas de dominance partielle.

### **2.2.3. Sélection pour la qualité fourragère**

Beaucoup de progrès ont été accomplis dans la sélection pour la qualité chez les graminées et les légumineuses fourragères. Le développement des variétés de plantes fourragères ayant une bonne qualité a permis d'améliorer la production animale par hectare. Les critères recherchés dans la sélection pour cette qualité sont la digestibilité, l'appétence, la valeur nutritive, etc. Un autre aspect important pour la qualité fourragère est la sélection contre les éléments antinutritionnels tels que les alcaloïdes.

Comme pour tout autre caractère de qualité, des méthodes d'analyse simples, rapides, peu coûteuses et fiables sont nécessaires pour mener à bien un programme de sélection de ce genre.

## **3. SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES**

### **3.1. Choix des caractères physiologiques**

Le choix des caractères physiologiques à considérer dans un programme de sélection pour des rendements élevés est très important. Chez les céréales, l'angle et la surface foliaires, la photosynthèse, le nombre de stomates, la présence ou l'absence des barbes, la réponse au photopériodisme, l'absorption et le métabolisme des éléments nutritifs, les composantes du rendement, etc... constituent des caractères physiologiques qui peuvent être génétiquement modifiés. Leur modification influence-t-elle le rendement? Tous les sélectionneurs doivent se poser cette question.

La contribution de ces caractères au rendement peut être déterminée par la comparaison de lignées isogéniques qui sont généralement identiques sauf pour le ou les gènes contrôlant le caractère à étudier. On peut comparer deux lignées isogéniques pour l'angle foliaire. Elles sont identiques pour tous les caractères sauf pour l'angle des feuilles.

### 3.2. Exemples de sélection pour les caractères physiologiques

Le développement des variétés semi-naines de blé et de riz a permis l'augmentation des rendements de ces céréales. En effet, les variétés semi-naines sont plus résistantes à la verse que les variétés hautes mais la résistance à la verse toute seule n'explique pas toute la différence de rendements qui existe entre les deux catégories de hauteurs.

Ces variétés sont plus productives même en l'absence de verse. La translocation des assimilats de la tige aux graines est supérieure pour les variétés semi-naines conduisant ainsi à des indices de récolte (ratio grain sur grain plus paille) élevés.

L'efficacité d'utilisation de l'eau peut être améliorée par l'emploi de quantités moindres d'eau pour produire un rendement constant ou par l'augmentation du rendement pour une même quantité d'eau.

La variabilité dans l'efficacité d'utilisation de l'eau à l'intérieur d'une même espèce est relativement faible par rapport à la différence qui existe entre différentes espèces mais elle est suffisamment importante pour justifier la sélection pour cette caractéristique.

La nutrition minérale peut affecter le développement et la croissance des plantes. Cet effet peut aller d'une augmentation du rendement résultant de l'addition des facteurs limitants jusqu'à la toxicité causée par certains éléments tels que l'aluminium.

Chez le blé, les hérédités pour la variation de l'accumulation du phosphore, de la potasse, du calcium et du manganèse dans la plante ont été évaluées et ont été trouvées assez élevées pour permettre une sélection efficace pour ces caractéristiques.

Le métabolisme de l'azote est très important pour la plante. L'activité enzymatique impliquée dans ce métabolisme peut être améliorée génétiquement. Ceci peut permettre une augmentation du rendement et de la teneur en protéines.

À cette fin, les sélectionneurs doivent travailler en collaboration avec les physiologistes pour mieux comprendre le comportement des caractères physiologiques et leurs relations avec le rendement. Une meilleure compréhension de ces caractères et leur utilisation dans des programmes de sélection augmenteront certainement la production.

## 4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Browning, J.A. and K.J. Frey. 1969. Multiple cultivars as a means of disease control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 7:355-382.

- Caldwell, R.M. 1968. Breeding for general and specific plant disease resistance. p. 263-272. In Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp. Aust. Acad. Sci., Canberra.
- Christiansen, M.N. and C.F. Lewis (ed.). 1982. Breeding Plants for Less Favorable Environments. John Wiley and Sons. New York.
- Da Silva, A.R. 1976. Application of the genetic approach to wheat culture in Brazil. p. 223-231. In Wright, M.J. (ed.) Proc. of Workshop on Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils, Beltsville, Md. Nov. 22-23, 1976.
- Day, P.R. 1974. The genetics of host pathogen interaction. W.H. Freeman, San Francisco.
- Esptein, E. 1976. Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress: Adaptation of crops to salinity. p. 73-82. In Wright, M.J. (ed.) Proc. of Workshop on Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils, Beltsville, Md. Nov. 22-23, 1976.
- Flor, H.H. 1955. Host-parasite interaction in flax rust. Its genetics and other implications. Phytopathol. 45:680-685.
- Knott, D.R. 1972. Using race-specific resistance to manage the evolution of plant pathogens. J. Env. Qual. 1:227-231.
- Maxwell, F.G. and P.R. Jennings (ed.). 1980. Breeding Plants Resistant to Insects. John Wiley and Sons. New York.
- Miller, D.F. 1958. Composition of cereal grains and forages. NAS-NRC Publ. 385, Washington, D.C.
- Nelson, R.R. (ed.). 1977. Breeding Plants for Disease Resistance. Concepts and Applications. The Pennsylvania State Univ. Press, Penn.
- Parlevliet, J.E. 1981. Disease resistance in plants and its consequences for plant breeding. p. 309-364. In Frey K.J. (ed.) Plant Breeding II. Iowa State Univ. Press, Ames.
- Pitrat, M. et H. Lecoq. 1982. Relations génétiques entre la résistance par non-acceptance et antibiose du melon à *Aphis gossypii*. Recherche de liaison avec d'autres gènes. Agronomie 2:503-508.
- Rasmusson, D.C. and B.G. Gengenbach. 1983. Breeding for physiological traits. p. 231-254. In Wood, D.R. (ed.) Crop Breeding. ASA, CSSA, Madison, Wisconsin.

Roelfs, A.P. 1982. Effects of barberry eradication on stem rust in the United States. *Plant Disease* 66:177-181.

Russell, W.A. 1974. Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. p. 81-101. In *Proc. 29th Annu. Corn and Sorghum Res. Conf.*, Chicago, Dec. 10-12, 1974.

Van der Plank, J.E. 1963. *Plant Diseases: Epidemics and Control*. academic Press, New York.

---

**CHAPITRE 9****GESTION D'UN PROGRAMME DE SÉLECTION.  
CAS DES PLANTES AUTOGAMES**

Comment conduire un programme de sélection? Évidemment, comme pour tout autre profession, on doit avoir la connaissance technique nécessaire pour mener à bien le programme. Cependant, la connaissance technique toute seule n'est pas suffisante. Il faut étudier les travaux des sélectionneurs expérimentés. Il faut lire leurs publications techniques, examiner en particulier la partie matériel et méthodes. Il faut également travailler avec eux le plus possible, apprendre d'eux. Par la combinaison de la connaissance technique et l'expérience pratique, on sera capable de développer un programme solide en matière de sélection.

Imaginez vous, le premier jour de votre travail en tant que sélectionneur. Vous avez une bonne formation en génétique, en agronomie, en biométrie, etc... Par où faut-il commencer?

**1. FORMULATION DES OBJECTIFS**

Chaque sélectionneur doit avoir des objectifs clairement définis, classés en objectifs à court, moyen et long termes. Les objectifs à court terme doivent être accomplis entre un et trois ans, ceux à moyen terme entre trois et cinq ans, et ceux à long terme sont généralement accomplis dans plus de cinq ans., Au fur et à mesure que le programme de sélection progresse, les objectifs à moyen terme deviennent à court terme et ceux à long terme deviennent à moyen terme. Des objectifs nouveaux peuvent être ajoutés à la liste.

**2. CHOIX DES PARENTS ET RÉALISATION DES CROISEMENTS**

Le choix des parents pour des croisements constitue la colonne vertébrale d'un programme de sélection. Ce choix et la combinaison des parents dans des hybrides déterminent le succès ou l'échec d'un tel programme. La planification des combinaisons dans des croisements est généralement dictée par les objectifs fixés. Par exemple, un

programme visant à développer des variétés résistantes à certaines maladies inclura tous les objectifs d'augmentation du rendement avec une focalisation sur la résistance à ces maladies. Pour cela, le sélectionneur doit croiser des variétés possédant cette résistance avec des variétés à haut potentiel de production.

Les parents peuvent être choisis sur la base de leur complémentarité les uns les autres. Des parents à hauts rendements et sensibles à la verse doivent être croisés avec des parents résistants à la verse pour développer des variétés productives et en même temps résistantes à la verse. Ils peuvent être également choisis sur la base de leur aptitude à la combinaison. On peut aussi utiliser l'historique de la performance d'une variété dans d'autres croisements comme critère de choix comme parent.

Les croisements doivent être assemblés selon l'objectif de chacun d'eux. Ils peuvent être groupés en croisements pour la résistance aux maladies, pour un rendement élevé, pour la résistance à la verse, pour la qualité, etc.

La culture des  $F_1$  peut être incluse dans cette phase du programme parce que chez les plantes autogames, la ségrégation et la sélection ne commencent qu'en  $F_2$  (si les parents sont homozygotes). Les plantes  $F_1$  sont généralement espacées pour produire le maximum de semence et pour pouvoir récolter chaque plante individuellement. Pour certains croisements, on peut déjà, au niveau de la  $F_1$ , savoir si le croisement a réussi ou non par une simple observation des plantes hybrides ( $F_1$ ).

### 3. POPULATIONS EN SÉGRÉGATION

La phase de sélection et de stabilisation commence en  $F_2$  et peut continuer jusqu'à la  $F_3$  ou la  $F_6$  ou même parfois plus (jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de ségrégations). La conduite des populations en ségrégation varie d'un programme de sélection à un autre, selon la méthode de sélection utilisée, etc.

Une bonne pratique serait de semer les  $F_2$ , plante ( $F_1$ ) par ligne. Ceci permet de s'assurer que toute la population  $F_2$  est en ségrégation. Si certaines lignes ne présentent pas de signes de ségrégation, elles sont vraisemblablement le résultat d'autofécondations et doivent être éliminées. Les autres lignes de la population peuvent être gardées.

Le sélectionneur doit essayer de produire plus d'une génération par an par l'utilisation des stations en contre saison ou des cultures sous serre. Au Maroc, il est possible de produire deux générations par an par l'utilisation des stations de montagnes permettant d'avancer les générations pendant l'été. Certains programmes arrivent même à produire trois générations par an par une combinaison de l'utilisation des stations en contre saison et des cultures sous serre.

## 4. ESSAIS DE RENDEMENT

Les essais de rendement constituent l'étape finale la plus importante de la sélection. Généralement, ils sont divisés en trois groupes:

- 1. les essais préliminaires;
- 2. les essais intermédiaires;
- 3. les essais avancés.

Ce groupement varie bien sûr selon les programmes de sélection. Certains sélectionneurs ne parlent que d'essais préliminaires et d'essais avancés.

### 4.1. Essais préliminaires

Ces essais commencent lorsque le matériel devient relativement homogène ( $F_4$  à  $F_6$ ). La quantité disponible de semences pour les essais préliminaires est généralement limitée. Par contre, le nombre de lignées à tester à ce stade est assez grand. Pour ces raisons, les nombres de localités et de répétitions sont généralement limités. Une à deux localités avec deux à trois répétitions par localité sont souvent utilisées. Les parcelles élémentaires se limitent à deux lignes longues de trois mètres dans la plupart des cas. Une à deux années sont suffisantes pour porter un jugement sur la performance des différentes lignées. Au bout d'une année, les lignées qui présentent les meilleures performances peuvent déjà être promues à l'étape suivante (essais intermédiaires). Dans le cas contraire (lignées à performance médiocre), elles doivent être immédiatement éliminées. Les lignées, pour lesquelles on n'a pas pu se faire une idée exacte sur la performance, peuvent rester une année supplémentaire au niveau des essais préliminaires. Aucune lignée ne doit rester plus de deux années à ce niveau d'essai.

### 4.2. Essais intermédiaires

Pour ces essais, le nombre de localités est généralement plus grand que celui des essais préliminaires. Trois à quatre stations avec trois répétitions par station sont généralement utilisées. La taille des parcelles élémentaires augmente tandis que le nombre de lignées à tester diminue. La parcelle élémentaire est généralement constituée de quatre lignes longues de trois à quatre mètres. Seules les deux lignes centrales sont généralement récoltées. Les deux lignes de l'extérieur sont éliminées pour réduire les effets de bordures. À chaque extrémité des lignes récoltées, 30 à 50 cm sont éliminés avant la récolte.

Les lignées sont généralement testées à ce niveau pendant deux années. Cependant, certaines lignées peuvent passer au niveau des essais avancés après une seule année de test (si leur performance est extrêmement bonne) ou peuvent rester à ce niveau pendant trois années.

### **4.3. Essais avancés**

Quatre à six stations (ou même plus) sont souvent utilisées pour les essais avancés. La procédure générale est l'utilisation de parcelles élémentaires de six lignes de cinq mètres de longueur. Trois à quatre répétitions par station sont utilisées. Seules les quatre lignes centrales sont récoltées avec l'élimination d'environ 50 cm à leurs extrémités. Il faut noter que le nombre de lignées à tester à ce niveau est relativement faible par rapport aux deux autres types d'essais.

Durant les essais de rendement, les notes sont prises sur la résistance aux maladies, l'uniformité de la parcelle élémentaire, la résistance à la verse, la date d'épiaison et de maturité, la hauteur, la biomasse totale, le rendement en grain, etc.

Des données sur la qualité du produit (grosseur et couleur de la graine, qualité boulangère, protéines, etc.) sont également prises. Les lignées à tester sont comparées entre elles et avec des variétés standard pour le rendement et pour tous les autres caractères d'intérêt agronomique.

## **5. PRODUCTION ET DISTRIBUTION DES SEMENCES**

### **5.1. Étapes de production et de distribution**

Le-but du sélectionneur est de produire des variétés améliorées. Sa tâche n'est pas accomplie tant qu'une quantité suffisante de semence de ces variétés n'est pas arrivée aux mains des agriculteurs pour qu'ils puissent les cultiver à l'échelle commerciale. Le sélectionneur doit se familiariser avec toutes les étapes qui suivent et complètent ses efforts de sélection.

Tant qu'un système permettant le maintien de la pureté variétale d'une variété nouvellement développée n'est pas mis en place, tous les efforts déployés par le sélectionneur pour la développer seront perdus. Ainsi, la plupart des pays ont développé des procédures pour multiplier, distribuer et maintenir le produit du sélectionneur (variétés nouvelles).

Généralement, le développement et la distribution des variétés améliorées impliquent trois phases différentes:

- 1. la sélection;
- 2. la certification;
- 3. la commercialisation de la semence pure.

Le rôle du sélectionneur est de développer des variétés nouvelles et d'assurer la première multiplication (à petite échelle) de leurs semences. L'organisme s'occupant de la certification des variétés nouvelles prend en charge toutes les opérations par lesquelles la semence est mise à la disposition des producteurs de semences et gère toutes les lois de leur production et de leur commercialisation pour assurer leur pureté et leur bonne qualité. La commercialisation des semences doit être sous la responsabilité d'un organisme spécialisé (des sociétés semencières, par exemple) en collaboration avec des producteurs de semences. Ces derniers doivent avoir les moyens et l'expérience pour produire, nettoyer et commercialiser des quantités importantes de semences.

## 5.2. Admission à la vente d'une variété nouvelle

Les différentes étapes impliquées dans la mise sur le marché d'une variété nouvelle se résument dans:

- 1. le choix par le sélectionneur du génotype à lancer comme variété nouvelle;
- 2. la décision du lancement de la variété par l'organisme chargé de son enregistrement dans le catalogue officiel;
- 3. le choix d'un nom par le sélectionneur pour sa nouvelle variété;
- 4. la production initiale de semence (semence du sélectionneur);
- 5. la production et la distribution des semences de base;
- 6. la production et la distribution des semences certifiées.

La décision du lancement d'une variété nouvelle est du ressort, dans la plupart des cas, d'un comité spécialisé. Le sélectionneur proposant la nouvelle variété doit fournir la preuve que le nouveau type permettra d'assurer une meilleure production et une meilleure qualité que les variétés déjà existantes dans une ou dans certaines régions spécifiques du pays.

La performance de ce nouveau type dans différentes conditions de l'environnement (différentes localités et différentes années) est utilisée pour juger sa valeur agronomique. Les différentes caractéristiques de la variété future telles que la réaction aux différentes maladies, la durée du cycle de culture (semis - maturité), la hauteur, la verse, la qualité, la réponse aux différentes pratiques culturales, etc., sont également considérées.

Une fois la nouvelle variété acceptée, le sélectionneur suggère un nom pour faciliter son identification. Ensuite, il doit faire la multiplication initiale d'une quantité limitée de semence. Cette semence initiale est alors présentée à l'organisme qui s'occupe de la production de semences de base.

L'étape suivante consiste à produire la semence de base et la distribuer aux producteurs de semences. Ces derniers produisent alors la semence certifiée. La semence est produite à grande échelle de façon à répondre à toutes les exigences (pureté et

uniformité) établies par l'organisme chargé de la certifier. Cet organisme public, généralement, ses exigences concernant la production de semences certifiées et s'assure de leur application par des inspections de la culture au champ à des stades différents de son développement et au moment de la récolte. Ces mesures assurent la production d'une semence à la fois pure et de bonne qualité.

## CHAPITRE 10

## TECHNIQUES NOUVELLES DE SÉLECTION

## 1. SÉLECTION PAR HAPLOÏDIE

Sur le plan génétique, une plante haploïde contient le nombre gamétique de chromosomes de la plante-mère. Pour l'orge ( $2n = 14$ ) par exemple, une plante haploïde aura 7 chromosomes. Par le doublement du nombre de chromosomes de cette plante, on aura immédiatement une plante diploïde homozygote.

Différentes méthodes peuvent être utilisées pour produire des plantes haploïdes. Elles peuvent apparaître spontanément. Cependant, ce phénomène est assez rare et très peu de plantes haploïdes sont rencontrées dans les populations naturelles. Récemment, des efforts ont été déployés pour produire artificiellement des haploïdes à grande échelle. Parmi les méthodes utilisées on peut citer:

- 1. l'hybridation interspécifique;
- 2. la culture des anthères ou des grains de pollen isolés (androgonèse);
- 3. la culture des ovaires non fécondés (gynogonèse).

## 1.1. Hybridation interspécifique

La fécondation des organes cultivées (*Hordeum vulgare* L.) par le pollen de *Hordeum bulbosum* L. (l'orge bulbeuse est une orge sauvage) se produit normalement. Au moment où l'embryon commence à se développer, les chromosomes de *H. bulbosum* sont rapidement éliminés. L'albume se développe pendant deux à cinq jours, puis dégénère.

Les embryons obtenus sont petits mais, s'ils sont extraits des ovaires et cultivés *in vitro* sur une solution minérale nutritive, ils peuvent poursuivre leur développement et germer. Les plantes qui en résultent sont haploïdes. Si on double leur nombre de chromosomes, des plantes diploïdes homozygotes seront produites. Ce processus est appelé haplo-diploïdisation. L'élimination des chromosomes de *H. bulbosum* est génétiquement contrôlée par des gènes localisés sur les chromosomes 2 et 3 de *H. vulgare*. Dans des programmes de sélection, la méthode appliquée à *H. bulbosum* est utilisée pour produire des lignées homozygotes de façon très rapide. Par la méthode classique,

après croisement de variétés différentes, les lignées homozygotes ne sont produites qu'après plusieurs générations d'autofécondations (F<sub>6</sub> à F<sub>10</sub>), ce qui prend beaucoup de temps entre le croisement initial et la production des lignées homozygotes nécessaires au test pour le rendement ou pour d'autres caractères de valeur agronomique. Donc, la méthode appliquée à *H. bulbosum* réduit considérablement la période qui sépare le croisement et le test des lignées homozygotes.

Dans la méthode précédente, deux variétés de *H. vulgare* sont croisées entre elles (comme dans la méthode classique) et des plantes F<sub>1</sub> sont produites. Ces F<sub>1</sub>, qui sont hétérozygotes, sont croisées (utilisées comme femelles) avec *H. bulbosum*. La culture des embryons donne des plantes haploïdes possédant seulement les chromosomes de *H. vulgare*. Si on double le nombre de chromosomes chez ces plantes haploïdes, des plantes diploïdes (*H. vulgare*) normales sont alors produites. Toutes ces plantes seront homozygotes et chacune d'elles constitue une source d'une lignée pure. Un nombre important de plantes haploïdes doit cependant être produit pour avoir une représentation suffisante de la variabilité génétique potentielle d'un croisement.

### 1.2. Culture des anthères et des grains de pollen

La culture des anthères pour la production des plantes haploïdes est actuellement pratiquée chez plusieurs espèces végétales (arbres fruitiers, canne à sucre, céréales, légumes, tabac, vigne, etc.). La production des plantes haploïdes et leur diploïdisation (haplo-diploïdisation) donnent immédiatement des plantes homozygotes (si la plante de départ a un comportement diploïde). Ceci permet, comme dans le cas de la technique "*bulbosum*", de produire des lignées homozygotes d'une façon relativement rapide par rapport à la technique classique du croisement et de l'avancement des générations par autofécondations successives (voir Photo 8 en annexes).

La production des haploïdes à partir des grains de pollen isolés est également utilisée. Cette technique a deux avantages par rapport à l'utilisation des anthères entières:

- 1. l'obtention d'une quantité importante de plantes à partir d'un nombre relativement faible d'anthères;
- 2. l'élimination de l'interférence des cals pouvant se développer à partir des cellules somatiques de la paroi des anthères.

La production des plantes homozygotes à partir des anthères n'est pas sans inconvénients. Chez les graminées, les plantes développées de cette façon présentent une haute fréquence de plantes albinos qui varie de 5 à 90% selon la variété et la température utilisée durant la culture des anthères.

### 1.3. Culture des ovaires

Pour produire des plantes haploïdes, la culture des ovaires non fécondés est actuellement utilisée chez plusieurs espèces végétales. Ceci a été réalisé chez le blé, l'orge, le riz et

le tabac. Ce sont les éléments du sac embryonnaire qui donnent des embryons haploïdes. Chez l'orge, l'oosphère ou les antipodes se développent en embryons; par contre, les synergides ne donnent que des proliférations qui se transforment en cals.

La culture des ovaires peut se faire soit *in vitro* dans un milieu artificiel (ou synthétique), soit *in vivo*. La production des haploïdes *in vivo* consiste à faire évoluer l'ovule non fécondé en embryon sans l'extraire de l'ovaire. Ceci peut être obtenu par les traitements suivants:

- pollinisation retardée,
- pollinisation avec du pollen irradié,
- utilisation du pollen d'une autre espèce,
- utilisation des chocs de température,
- utilisation des gènes induisant la parthénogenèse.

Dans la plupart des cas, le taux d'induction des haploïdes de cette façon est assez faible. L'haploïdie est généralement utilisée chez certaines espèces polyploïdes pour l'étude de l'hérédité de certains caractères. Chez la luzerne, la production des haploïdes à partir des plantes autotétraploïdes réduit l'espèce à l'état diploïde, ce qui simplifie l'analyse génétique de certains caractères puisqu'il est plus facile d'étudier l'hérédité des caractères ayant un comportement diploïde. Une fois l'étude terminée, le nombre de chromosomes est doublé pour retourner à l'état autotétraploïde car à l'état diploïde, la performance de la luzerne est très faible.

## 2. CULTURE DES CELLULES ET DE TISSUS

Des plantes entières peuvent être régénérées par la culture de cellules isolées ou par la culture de tissus. La majeure partie des céréales peut être multipliée *in vitro* de cette façon. Cependant, d'importants problèmes restent à étudier et à résoudre. En effet, quelques génotypes seulement pour chaque espèce sont capables de répondre favorablement aux stimulants morphogénétiques *in vitro*. De plus, ces génotypes tendent à perdre ce potentiel après quelques générations de régénération. Cette méthode a cependant l'avantage de permettre une sélection pour la résistance à certains stress (maladies, salinité, etc.) au moment de la culture.

## 3. HYBRIDATION SOMATIQUE

Des hybrides interspécifiques et intergénétiques, ne pouvant pas être produits par les méthodes classiques de sélection (croisements), ont été produits par la fusion des protoplastes. Cependant, chez les céréales, l'hybridation somatique n'est pas encore possible à cause de la difficulté de régénérer des plantes à partir de leurs protoplastes. Pour certaines espèces telles que *Datura* et *Nicotiana*, ce système a bien réussi. On note même la présence d'une vigueur hybride chez ces espèces.

La fusion des protoplastes peut avoir une application dans le transfert des caractères à hérédité cytoplasmique tels que la stérilité mâle cytoplasmique et la résistance à certaines maladies (cas de *Helminthosporium maydis*).

L'un des problèmes de l'hybridation somatique est de trouver un système de sélection qui permette d'identifier les quelques cellules hybrides du reste des cellules. Pour résoudre ce problème, on peut fusionner des protoplastes à partir des mutants sans chlorophylle avec des protoplastes de type sauvage (de couleur verte) et sélectionner les cellules hybrides de couleur verte mais de phénotypes différents de celles simultanément produites à partir des protoplastes de type sauvage.

La plupart des techniques nouvelles de sélection restent encore à l'état d'expérimentation et de validation. Leur potentiel est certainement important. Cependant, les sélectionneurs ne doivent pas voir en ces techniques une substitution aux méthodes classiques de sélection mais une complémentarité.

#### 4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Chih-Ching Chu. 1982. Haploids in plant improvement. p. 129-158. In Vasil, I.K., W.R. Scowcroft, and K.J. Frey (ed.), *Plant Improvement and Somatic Cell Genetics*. Academic Press, New York.
- Izhar, S. and A. Zelcer. 1986. Protoplast fusion and generation of hybrids for transfer of cytoplasmic male sterility. p. 589-599. In Vasil, I.K. (ed.) *Cell Culture and Somatic Cell Genetics of Plants*. Vol. 3. Academic Press, New York.
- Kasha, K.J. 1974. Haploids from somatic cells. p. 67-87. In Kasha, K.J. (ed.) *Haploids in Higher Plants: Advances and Potentials*. University of Guelph.
- Morrison, R.A. and D.A. Evans. 1988. Haploid plants from tissue culture: new plant varieties in shortened time. *BIO/TECHNOLOGY* 6:684-690.
- Subrahmanyam, N.C. and K.J. Kasha. 1973. Selective chromosome elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization. *Chromosoma* 42:11-125.
- Vasil, I.K. 1982. Plant cell culture and somatic cell genetics of cereals and grasses. p. 179-203. In Vasil, I.K., W.R. Scowcroft and K.J. Frey (ed.) *Plant Improvement and Somatic Cell Genetics*. Academic Press, New York.
- Williams, E.G., I.M. Verry and W.M. Williams. 1982. Use of embryo culture in interspecific hybridization. p. 119-128. In Vasil, I.K., W.R. Scowcroft, and K.J. Frey (ed.) *Plant Improvement and Somatic Cell Genetics*. Academic Press, New York.

## ANNEXE 1

## RÉPONSES AUX QUESTIONS

## Chapitre 2

## 1.I

- 1. (a) 7, (b) 14, (c) 21;
- 2. 56;
- 3.7;
- 4. 14;
- 5. 21;
- 6. 14.

## 1.II

- 1. 7;
- 2. 14;
- 3. 14
- 4. 14.

## 2. 40 et 10.

## 3.

- 1. BK ou CK;
- 2. BGH ou CGH;
- 3. BGH ou CGH;
- 4. ABC;
- 5. A, D, E, F, I et J.

## 4. 128, 1024 et 33554432.

5. (a) et (b)  $9,77 \times 10^{-4}$ , (c)  $2,46 \times 10^{-1}$ .

## 6.

- 1. 10 et 10;
- 2. 20 et 10;
- 3. 20 et zéro;
- 4. 10 et 10;
- 5. variable (entre zéro et 10): zéro et 10, 1 et 9, 2 et 8, 3 et 7, 4 et 6, 5 et 5, 6 et

4, 7 et 3, 8 et 2, 9 et 1, et 10 et zéro, avec des probabilités:  $9,77 \times 10^{-4}$ ,  $9,77 \times 10^{-3}$ ,  $4,39 \times 10^{-2}$ ,  $1,17 \times 10^{-1}$ ,  $2,05 \times 10^{-1}$ ,  $2,46 \times 10^{-1}$ ,  $2,05 \times 10^{-1}$ ,  $1,17 \times 10^{-1}$ ,  $4,39 \times 10^{-2}$ ,  $9,77 \times 10^{-3}$ , et  $9,77 \times 10^{-4}$ , respectivement.

## Chapitre 3

## 1.

- 1. (a) Aa, (b) AAa, et (c) AA.
- 2. (a) Aa, (b) Aaa, et (c) aa.
- 3. (a) AA ou Aa, (b) AAA ou AAa, et (c) AA.
- 4. (a) AA ou Aa, (b) AAa, et (c) Aa.
- 5. (a) AA, Aa, ou aa, (b) AAa ou Aaa, et (c) Aa.

## 2.

- 1. (a) 1/2, (b) 1/4, (c) 3/4, et (d) 1/4.
- 2. (a) 1/4, (b) 1/2, (c) 1/16, (d) 1/8, et (e) 1/4.

## 3.

- 1. Roses.
- 2. (a) 100% Roses, (b) 100% Rouges; et (c) 25% Rouges + 50% Roses + 25% Blancs.

## 4. (a) 1, (b) 1, (c) 2, (d) 4, (e) 8, (f) 16, et (g) 64.

## 5. (a) Ab, (b) AB et aB, (c) AB, Ab, aB, et ab, (d) ABC et AbC, et (e) aBC, aBc, abC, et abc.

## 6.I

- 1. HhRr, haute à fleurs rouges.
- 2. Génotypes: 1/16HHRR, 2/16HhRR, 2/16HHRr, 4/16HhRr, 1/16HHrr, 2/16Hhrr, 1/16hhRR, 2/16hhRr, et 1/16hhrr.  
Phénotypes: 9/16 hautes à fleurs rouges, 3/16 courtes à fleurs rouges, 3/16 hautes à fleurs blanches, et 1/16 courtes à fleurs blanches.
- 3. 1/16.
- 4. 1/4.
- 5. 16.
- 6. 36 plantes pour  $P = 0,90$ , 47 plantes pour  $P = 0,95$ , 72 plantes pour  $P = 0,99$  et une population de taille infinie pour  $P = 1,00$ .  $N = 233$  pour avoir 5 individus hhrr à  $P = 0,95$ .

## 6.II

- 1. HhRr, hautes à fleurs rouges.
- 2. 1% HHRR, 8% HhRR, 8% HHRr, 34% HhRr, 16% HHrr, 8% Hhrr, 16% hhRR, 8% hhRr et 1% hhrr.
- 3. 16%.
- 4. 25% ou 1/4.
- 5. 100.
- 6. 230 plantes pour  $P = 0,90$ , 299 plantes pour  $P = 0,95$ , 459 plantes pour  $P = 0,99$ , et une population de taille infinie pour  $P = 1,00$ .  $N = 1491$  pour avoir 5 individus hhrr à  $P = 0,95$ .

## 7.

- 1. 16,
- 2. 81,
- 3. 16,
- 4. 1/256, 1/256, et 1/16,
- 5. 1/16, et 3/8,
- 6. 1/256, 1/256, et 1/16,
- 7. 1/256, et 1/16.

## 8.

- 1. F1: PpHhRr; gamètes: PHR, PHr, PhR, pHR, phR, pHr, Phr, et phr.
- 2. Génotypes: 1/8PpHhRr, 1/8PpHhrr, 1/8PpphRr, 1/8ppHhRr, 1/8pphhRr, 1/8ppHhrr, 1/8Ppphrr, et 1/8pphhrr.  
Phénotypes: 1/8 PHR, 1/8 PHS, 1/8 PCR, 1/8 BHR, 1/8 BCR, 1/8 BHS, 1/8 PCS, et 1/8 BCS (avec P = pourpre, B = blanc, H = haut, C = court, R = résistant, et S = sensible).
- 3. 27 génotypes et 8 phénotypes. ratio: 27:9:9:9:3:3:3:1.

## 9.

- 1. 2,
- 2. Non,
- 3. les deux loci sont indépendants.

## 10.

- 1. 1:1:1:1,
- 2. 3:1,
- 3. 1:1:1:1,
- 4. 3:1,
- 5. 2:1:1,
- 6. 1:1:1:1,
- 7. 2:1:1.

## 11.

- 1. P1 (RRPP): pourpre, P2 (rrpp): blanc, et F1: pourpre.
- 2. 9/16 pourpres : 4/16 blancs : 3/16 rouges.
- 3. Epistasie (récessive).
- 4. 8/9 rouges : 1/9 blancs.
- 5. 100% blancs.
- 6. 8/49 pourpres : 25/49 blancs : 16/49 rouges.
- 7. 64/81 pourpres : 9/81 blancs : 8/81 rouges.
- 8. 9/16 pourpres : 4/16 blancs : 3/16 rouges.

12.

- 1. Blanc.
- 2. Ratio génotypique: 1:2:1:2:4:2:1:2:1.  
Ratio phénotypique: 12:3:1.
- 3. BbJj x bbJj ou bbJj x BbJj.

13.

- 1. (c), (g), (b), (e), (a), (f), et (d).
- 2. 13 phénotypes. Ratio phénotypique: 1:12:66:220:495:792:924:792:495:220:66:12:1

14.

- 1.  $F_2$ : 50%,  $F_3$ : 75%,  $F_4$ : 87,50% et  $F_{10}$ : 99,80%.
- 2.  $F_2$ : 12,50%,  $F_3$ : 42,19%,  $F_4$ : 66,99%, et  $F_{10}$ : 99,42%.
- 3. Loci: 50%; individus: 12,50% pour toutes les générations.
- 4.1.  $F_2$ : 50%,  $F_3$ : 75%,  $F_4$ : 87,50% et  $F_{10}$ : 99,80%.
- 4.2. 1 locus:  $F_2$ : 50%,  $F_3$ : 75%,  $F_4$ : 87,50% et  $F_{10}$ : 99,80%.  
5 loci:  $F_2$ : 3,13%,  $F_3$ : 23,73%,  $F_4$ : 51,29%, et  $F_{10}$ : 99,03%  
10 loci:  $F_2$ : 0,10%,  $F_3$ : 5,63%,  $F_4$ : 26,31%, et  $F_{10}$ : 98,06%.
- 4.3. Loci: 50% pour tous les loci.  
Individus: 50%, 3,13% et 0,10% pour 1, 5, et 10 loci respectivement pour toutes les générations:

15.

- 1. Additivité.
- 2.  $h^2 = 45$  et 67% pour épi court et épi long respectivement.
- 3. Epi long.  $h^2$  plus élevée.

16.

- 1. Pas de variation génétique pour  $P_1$ ,  $P_2$ , et  $F_1$ . Variation génétique pour BCP<sub>1</sub>, BCP<sub>2</sub>, et  $F_2$ .
- 2. Combinaison de gènes favorables des deux parents. Ségrégation transgressive.

-3. Variances:  $VP_1 = 2,23$ ,  $VP_2 = 2,70$ ,  $VF_1 = 2,71$ ,  $VBCP_1 = 9,28$ ,  $VBCP_2 = 9,77$ ,  $VF_2 = 15,90$ .

-4. Moyennes et intervalles:  $P_1 = 37,03 \pm 0,01$ ,  $P_2 = 47,79 \pm 0,01$ , et  $F_1 = 40,88 \pm 0,01$ .

-5.  $h^2_{sl} = 84\%$ , et  $h^2_{se} = 80\%$ .

-6.  $VF_2 = 1/2A + 1/4D + E$  et  $VF_3 = 3/4A + 3/16D + E$ . La part de la variance due à la dominance diminue par rapport à la part due à l'additivité en passant de la  $F_2$  à la  $F_3$ .

17. Chi-carrée pour un gène avec dominance (3:1) = 81,22. La probabilité pour que la différence entre la valeur observée et la valeur théorique soit due au seul fait du hasard est inférieure à 1/1000. Chi-carrée pour deux gènes avec épistasie (9:7) = 1,36. Ceci correspond à une probabilité d'environ 25%. Conclusion: ce caractère est contrôlé par deux gènes avec épistasie.

18. Un seul gène avec dominance complète (même procédure que dans 17).

19. Gènes liés avec un taux de recombinaison de 19% environ.

20.

-1. Le test Chi-carrée montre que huit plantes sont hétérozygotes pour un seul gène, 15 plantes sont hétérozygotes pour deux gènes, sept plantes sont hétérozygotes pour trois gènes, et 48 plantes sont homozygotes pour au moins un gène.

-2. Le test Chi-carrée montre que la  $F_1$  est hétérozygote pour trois gènes. Puisque l'un des parents est r1r1r2r2r3r3 ("blanc"), l'autre parent est forcément R1R1R2R2R3R3.

- 21.
- 1. 313 gr.
  - 2. Sept classes. Le fruit le plus petit pèse 229 g et le fruit le plus gros pèse 397 g. Poids moyen des  $F_2 = 313$  g et la proportion des fruits ayant un poids supérieur ou égal à la moyenne de la  $F_2$  est de 65,63%.
- 22.
- 1. Mm,
  - 2. Parce que mm x Mm donne toujours  $1/2mm + 1/2Mm$ .
- 23.
- 1. Le test Chi-carrée montre qu'un seul gène contrôle le sexe chez l'asperge (exemple, M- : mâle et mm : femelle).
  - 2.(a) oui.
  - 2.(b) dominant.
  - 2.(c) mâle = XY ou YY (supermâle) et femelle = XX. Si une plante mâle (XY) est autofécondée on aura  $1/4XX$  (femelle) :  $1/2XY$  (mâle normal) :  $1/4YY$  (supermâle), c'est-à-dire  $2/3XY$  :  $1/3YY$ . Le test Chi-carrée montre que c'est bien le cas puisque  $XX \times XY \rightarrow 1/2XX$  :  $1/2XY$  et  $XX \times YY \rightarrow XY$ .
  - 2.(d) Identifier les plantes mâles qui occasionnellement produisent des pistils dans les fleurs staminées. Autoféconder ces plantes ( $XY \rightarrow 1/4XX$  :  $1/2XY$  :  $1/4YY$ ). Identifier les supermâles (YY) et utiliser-les comme parents mâles dans des croisements ( $XX \times YY$ ) pour produire des plantes mâles hybrides (XY) plus productives.
24.  $tstsBaBa$  (femelle) x  $TsTsbaba$  (mâle)  $\rightarrow F_1$  :  $TstsBaba$  (monoïque)  
Autoféconder les  $F_1 \rightarrow F_2$  :  $9/16 Ts-Ba-$  (monoïques) :  $3/16Ts-baba$  (mâles) :  $4/16tsts$ — (femelles).  
De la  $F_2$  prendre une plante femelle double récessive,  $tstsBaba$ , et une plante mâle hétérozygote pour Ts et faire le croisement:  $tstsBaba$  (femelle) x  $TstsBaba$  (mâle) $\rightarrow 1/2TstsBaba$  (mâles) :  $1/2tstsBaba$  (femelles). Ainsi la population sera constituée de 50% de mâles et 50% de femelles. Ceci nous fait perdre une partie de la production car la moitié de la population (mâles) ne produira pas de graines.
- 25.
- 1.  $1RRR$  :  $4RRr$  :  $4Rrr$  :  $2RR$  :  $5Rr$  :  $2rr$ .  
17 rouges : 1 blanc.  
Croisement réciproque:  
 $4RRr$  :  $4Rrr$  :  $1rrr$  :  $2RR$  :  $5Rr$  :  $2rr$ .  
5 rouges : 1 blanc.
  - 2.  $2RRRr$  :  $5RRrr$  :  $2Rrrr$  :  $9RRR$  :  $40RRr$  :  $40Rrr$  :  $1rrr$  :  $18RR$  :  $45Rr$  :  $18rr$ .  
161 rouges : 19 blancs.  
Croisement réciproque:  
 $2RRRr$  :  $5RRrr$  :  $2Rrrr$  :  $1RRR$  :  $40RRr$  :  $40Rrr$  :  $9rrr$  :  $18RR$  :  $45Rr$  :  $18rr$   
51 rouges : 9 blancs.
- 26.
- 1.  $1/2RR$  (2n) +  $1/2R''r''$  (2n - 1).  
100% résistants.
  - 2.  $1/2Rr$  (2n) :  $1/2r''r''$  (2n - 1).  
 $1/2$  résistants :  $1/2$  sensibles.
  - 3.  $1RR$  (2n) :  $4Rr$  (2n) :  $1R''r''$  (2n - 1) :  $4rr$  (2n) :  $2r''r''$  (2n - 1).  
 $1/2$  résistants :  $1/2$  sensibles.
- 27.
- 1. Autotétraploïde x Autotétraploïde ( $RRrr \times RRrr$ ).
  - 2. Diploïde x Diploïde ( $Rr \times Rr$ ), ou Autotétraploïde x Autotétraploïde ( $Rrrr \times Rrrr$ ), ou Autotétraploïde x Diploïde ( $Rrrr \times Rr$ ).

-3. Autotétraploïde x Autotétraploïde (RRrr x rrrr).

-4. Autotétraploïde x Diploïde (RRrr x rr).

28. Le niveau de ploïdie est différent.

#### Chapitre 4

1.

-1 (a) pas de descendance, (b)  $1/2S_1S_3 + 1/2S_2S_3$ , (c)  $1/4S_1S_3 + 1/4S_2S_3 + 1/4S_1S_4 + 1/4S_2S_4$ , (d)  $1/2S_1S_2 + 1/2S_1S_3$  et (e)  $1/4S_1S_3 + 1/4S_1S_4 + 1/4S_2S_3 + 1/4S_2S_4$ .

-2. (a) et (b) pas de descendance, (c) et (e) même chose que la réponse 1 et (d)  $1/4S_1S_2 + 1/4S_1S_3 + 1/4S_2S_2 + 1/4S_2S_3$ .

2.

-1. (a) haut x haut ---> Pas de descendance.  
 (b) haut x court --> 1/2 hauts: 1/2 courts.  
 (c) haut x court --> 1/2 hauts: 1/2 courts.  
 (d) court x haut ---> 100% hauts.  
 (e) court x haut --> 1/2 hauts: 1/2 courts.

-2. (a) et (b), pas de descendance.  
 (c) et (e), même réponse que 1.  
 (d) descendance: 1/2 hauts: 1/2 courts.

3.

-1. (a) pas de descendance pour (b), (c) et (e). Elle est constituée de 1/2 hauts et 1/2 courts pour chaque cas et pour (d) la descendance est constituée de 4/5 hauts et 1/5 courts.

-2. (a) et (b) pas de descendance. Pour (c), (d) et (e) les descendance sont constituées de 1/2 hauts et 1/2 courts pour chaque cas.

4.

-1. Msms, mâles fertiles.  
 -2.  $1/4MsMs : 1/2Msms : 1/4msms$ .

3/4 mâles fertiles : 1/4 mâles stériles.

-3.  $2/3Msms : 1/3msms$

2/3 mâles fertiles : 1/3 mâles stériles.

-4.  $1/2Msms : 1/2msms$ .

1/2 mâles fertiles : 1/2 mâles stériles.

-5. Pas de changements.

5.

-1a  $3/6MsMs : 2/6Msms : 1/6msms$ .

-2.  $9/24MsMs : 10/24Msms : 5/24msms$ .

-3.  $21/48MsMs : 18/48Msms : 9/48msms$ .

-4.  $57/120MsMs : 42/120Msms : 21/120msms$ .

7.

-1.  $1/4MsMs : 1/2Msms : 1/4msms$ .

-2.  $2/6MsMs : 3/6Msms : 1/6msms$ .

-3.  $2/3Msms : 1/3msms$ .

-4.  $4/9MsMs : 4/9Msms : 1/9msms$ .

#### Chapitre 5

1. voir paragraphe 1, chapitre 5

2.

-1. 195.

-2. Pedigree.

-3. Non, niveau d'homozygotie assez élevé.

-4. Oui, niveau d'hétérozygotie assez élevé.

3. voir paragraphe 2, chapitre 5

4.

-1. 2344,

-2. 278,

-3. 1404,

-4. 1459.

5. en maintenant un effectif élevé de la population
- 1. 8 ans,
  - 2. 9 ans (ne pas oublier l'autofécondation et le Progeny test à la fin). Augmenter l'héritabilité en diminuant la variation environnementale et en augmentant la variance génétique.
- Chapitre 6
1. 4.
- 1. 1000, 3/4W et 1/4w.
  - 2. 7500.
  - 3. 18 générations.
2. Non. Fréquences: 0,36 AA, 0,48 Aa et 0,16 aa.
3. 5.
- 1. A. Héritabilité plus élevée.
  - 2. Il faut maintenir une taille importante de la population à cause du risque de dérive génétique.
  - 3. Augmenter l'intensité de sélection tout
4. 6.
- 1. B, C.
  - 2. C.
  - 3. (B x D) x (C x E) (ou croisements réciproques).
5. 6.
- 1. 12,06,
  - 2. 100,28.
6. 6.
- 1. 57.
  - 2. C x B, C x E, C x D, B x E, B x D et E x D et les croisements réciproques: B x C, E x C, D x C, E x B, D x B et D x E.

## ANNEXE 2

## GLOSSAIRE

*Dans ce glossaire, autant que possible, sont donnés entre parenthèses les noms des auteurs qui ont utilisé le terme en question pour la première fois et la date à laquelle ils l'ont utilisé.*

**Abréviations:**      **adj.** = adjectif      **f.** = féminin      **l.** = locution  
                          **m.** = masculin      **n.** = nom      **v.** = voir

**Acide désoxyribonucléique ou ADN** l.m. - Molécule géante, stable, douée d'autoréplication et qui contient l'information génétique de toutes les cellules. Les gènes sont localisés le long d'une molécule d'ADN.

**Adaptation** n.f. - Processus par lequel des individus, des populations ou des espèces subissent des changements de formes ou de fonctions pour mieux fonctionner dans un environnement donné et augmenter leur chance de survie.

**Additif** adj. - Se dit d'un gène faisant partie d'un ensemble de gènes contrôlant un caractère. L'interaction de ces gènes ne montre pas de dominance dans le cas de gènes alléliques ou d'épistasie dans le cas de gènes non alléliques. Les effets de ces gènes sont cumulatifs.

**Additivité** n.f. - Situation où les effets des gènes sont additifs.

**Admission à la vente** l.f. - Mise d'une variété nouvelle ou d'un inbred nouveau à la disposition du public.

**ADN** - v. acide désoxyribonucléique.

**AGC** - v. aptitude à la combinaison.

**Albinos** adj. - Se dit d'une plante sans chlorophylle (non colorée).

**Albumen** n.m. - Tissu nourricier entourant la plantule (embryon) dans certaines graines d'angiospermes. L'albumen se développe après fécondation de la cellule centrale (noyaux polaires) par un noyau spermatique.

**Aleurone n.f.** - Couche externe de l'albumen d'une graine, de nature azotée.

**Allèle (JOHANNSEN, 1909) n.m.** - Forme alternative d'un gène susceptible de remplacer une autre forme située en même position (locus) sur un chromosome. Un individu monoploïde a un seul allèle, un diploïde deux et un polyplôïde plus de deux.

**Allélique (JOHANNSEN, 1909) adj.** - Relatif à la relation qui existe entre allèles d'un même gène.

**Allogamie n.f.** - Situation où la fécondation naturelle est préférentiellement accomplie entre individus différents.

**Allopolyploïde ou alloplôïde (CLAUSEN, KECK et HIESEY, 1945) adj.** - Se dit d'un individu dont les génomes en nombre supérieur à deux sont issus d'espèces différentes.

**Anaphase (STRASBURGER, 1884) n.f.** - Phase de la division cellulaire caractérisée par le clivage des centromères des chromosomes et la séparation des chromatides soeurs.

**Androgenèse (VERWORN, 1891) n.f.** - Parthénogenèse mâle, c'est-à-dire le développement d'un embryon haploïde à partir d'un noyau mâle.

**Andromonoïque ou androhermaphrodite adj.** - Se dit des espèces ou des plantes qui possèdent, à côté des fleurs hermaphrodites, des fleurs mâles. Si à côté des fleurs hermaphrodites on a des fleurs femelles, on parle d'espèces ou de plantes gynomonoïques ou gynohermaphrodites.

**Anémophile adj.** - v. pollinisation.

**Aneuploïde (TACKHOLM, 1922) adj.** - Se dit des cellules, tissus ou individus dont le nombre de chromosomes n'est pas un multiple du nombre de base ( $x$ ). Dans le cas des diploïdes, l'aneuploïdie inclut des nullisomiques (perte d'une paire de chromosomes,  $2n - 2$ ), des disomiques (diploïdes normaux,  $2n$ ), des trisomiques (présence d'un chromosome supplémentaire,  $2n + 1$ ), et des tétrasomiques (présence de 2 chromosomes supplémentaires,  $2n + 2$ ). Si la perte ou l'addition de chromosomes touche deux chromosomes différents, on parle de "monosomique double" ( $2n - 1 - 1$ ), de "trisomique double" ( $2n + 1 + 1$ ), etc.

**Angiospermes n.f.** - Plantes dont les ovules sont contenus dans un ovaire fermé. Ce sont des plantes à fleurs.

**Anthère n.f.** - Structure en forme de sac trouvée à l'intérieur de la fleur et dans laquelle se forme le pollen.

**Anthérozoïde n.m.** - v. noyau spermatique.

**Anthèse n.f.** - Période de la floraison et de l'émission du pollen.

**Antibiose n.f.** - Association où deux organismes antagonistes ont des effets négatifs sur le développement normal de l'un et de l'autre.

**Antipodes n.f.** - Un des groupes de trois noyaux haploïdes trouvés dans le sac embryonnaire mature.

**Apomictique adj.** - Qui se produit par apomixie.

**Apomixie (WINKLER, 1906) n.f.** - Forme de reproduction asexuée pour laquelle l'embryon se forme sans qu'il y ait union entre gamètes, mâle et femelle. Plusieurs formes d'apomixie existent. Parmi ces formes on peut citer: (1) Aposporie: l'embryon et l'albumen se développent à partir d'une cellule somatique de l'ovule non réduite, (2) Diplosporie: l'embryon se développe à partir d'une cellule-mère du mégaspore, (3) Embryonnie adventive: l'embryon se développe à partir d'une cellule somatique de l'ovule, des téguments ou de la paroi de l'ovaire par divisions mitotiques et (4) Parthénogenèse: l'embryon se développe à partir d'une oosphère non fécondée.

**Aposporie (DRUERY, 1886; BOWER, 1886) n.f.** - v. apomixie.

**Appariement n.m.** - On parle d'appariement chromosomique lorsque, durant la méiose, on a association, deux par deux, des chromosomes. Durant cet appariement, ces chromosomes homologues peuvent s'échanger des segments de chromatides (crossing-over).

**Aptitude à la combinaison l.f.** - Propriété caractérisant un individu (ou génotype) en tant que parent dans un croisement. On parle d'aptitude générale à la combinaison (AGC) qui est traduite par la performance moyenne d'un génotype dans une série de croisements, et d'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) qui est traduite par la déviation de la performance prévue sur la base de l'AGC.

**ASC - v.** aptitude à la combinaison.

**Autofécondation n.f.** - Union des gamètes, mâle et femelle, produits par un même individu.

**Autogamie** n.f. - Situation où la fécondation a lieu entre gamètes produits par le même individu. La fécondation se produit généralement à l'intérieur de la même fleur.

**Auto-incompatibilité** (STOUT, 1917) n.f. - Impossibilité de production de zygote viable par fécondation entre gamètes (mâle et femelle) produits par le même individu.

**Autoploïde ou autopolyploïde** (CLAUSEN, KECK et HIESEY, 1945) adj. - Se dit des cellules, des tissus ou des individus ayant des stocks de chromosomes identiques (chromosomes homologues) provenant de la même espèce. Les termes autodiploïde, autotriploïde, autotétraploïde, etc., sont utilisés lorsqu'on a deux, trois, quatre, etc., stocks de chromosomes homologues dans la cellule. Des individus ayant des génomes en nombre supérieur à deux sont appelés autopolyploïdes.

**Autotétraploïde** adj. - v. autoploïde.

**Asexué** adj. - Non sexué. Caractérise une reproduction par l'intermédiaire des parties végétatives d'une plante sans l'intervention de ses gamètes.

**Avirulent** adj. - v. virulent.

**BC<sub>1</sub>, BC<sub>2</sub>, BC<sub>3</sub>, ...** - Symboles désignant la première, deuxième, troisième, ..., génération après le premier, deuxième, troisième, ..., Backcross.

**Backcross** n.m. - Egalement appelé retrocroisement ou croisement en retour. C'est le croisement entre un individu hybride et l'un de ses parents.

**Barbe** n.f. - Arête des enveloppes florales chez les graminées.

**Biomasse** n.f. - Masse de matière organique totale produite par un peuplement de plantes.

**Biotique** adj. - Se dit d'un facteur biologique.

**Bordure** n.f. - v. effet de bordure.

**Cal** n.m. - Massif de cellules non différenciées se développant à partir du tissu d'une plante placée dans un milieu nutritif.

**Calice** n.m. - Ensemble des sépales d'une fleur.

**Caractère** (BATESON, 1907) n.m. - Propriété héréditaire identifiable d'un organisme telle que la couleur, la hauteur, la résistance aux maladies, etc.

**Caractère mendélien** l.m. - Qui se transmet héréditairement suivant les lois de Mendel.

**Castration** n.f. - Action d'enlever l'organe mâle (exemple panicule terminale d'une plante de maïs ou étamines d'une fleur d'orge) avant que le pollen ne commence à s'échapper.

**Cellule-oeuf** n.f. - v. oosphère.

**Centromère** (WALDEYER, 1903) n.m. - Région permettant à chaque chromosome de s'attacher aux fibres du fuseau achromatique durant la méiose ou la mitose. Le centromère, s'il n'est pas situé tout au bout du chromosome (télocentrique), le divise en deux bras de longueurs plus ou moins inégales.

**Chimère** (WINKLER, 1907) n.f. - Plante ou partie de plante composée de tissus génétiquement différents issus soit d'une mutation, soit d'un greffage.

**Chlorophylle** n.f. - Substance organique présente dans des cellules végétales leur permettant d'assurer la photosynthèse.

**Chromatide** (MCCLUNG, 1900) n.f. - L'une des deux sous-unités d'un chromosome en réplication (moitié de chromosome). Les chromatides deviennent visibles entre la prophase et la métaphase de la mitose et entre le stade diplotène (un des stades de la prophase) et la seconde métaphase de la méiose. Normalement, les chromatides des chromosomes homologues portent les mêmes gènes.

**Chromosome** (WALDEYER, 1888) n.m. - Structure linéaire spécifique pour chaque espèce portant l'information génétique (gènes) et qui se trouve dans les noyaux des cellules de cette espèce. Le chromosome est visible (au microscope optique) au moment de la division cellulaire. Chaque chromosome constitue un groupe ou une liaison de linkage.

**Chromosome homéologue** (HUSKINS, 1932) l.m. - Chromosomes partiellement homologues, généralement rencontrés chez les espèces allopolyploïdes.

**Chromosomes homologues** l.m. - Chromosomes identiques quant à leur constitution génétique (portant les mêmes loci dans la même séquence) et à leur morphologie.

**Certification de semences** l.f. - Moyens de maintenir des sources de semences pures et de bonne qualité. La certification de semences se fait grâce à des contrôles sur champs et des contrôles de la moisson et du nettoyage des lots de semences.

**Cléistogamie** n.f. - Propriété des espèces ou plantes dont les fleurs ne s'ouvrent jamais.

**Clone** (WEBBER, 1903) n.m. - Population issue d'un même individu par multiplication végétative. Tous les membres d'un clone sont génétiquement identiques entre eux et identiques à l'individu de départ (parent).

**Coefficient de variation ou de variabilité** l.m. - C'est le rapport écart-type sur moyenne pour un caractère donné dans une population.

**Colchicine** n.f. - Substance chimique permettant le doublement des chromosomes des cellules en multiplication par suppression de la formation des fibres du fuseau achromatique.

**Consanguin** adj. - Se dit d'une plante ou d'une population de plantes développée par autofécondations successives.

**Consanguinité** n.f. - Méthode de reproduction consistant à croiser entre elles des plantes plus ou moins apparentées. On utilise également le terme anglais "Inbreeding" pour désigner la même chose.

**Corolle** n.f. - Ensemble des pétales d'une fleur.

**Cotylédon** n.m. - Partie de la graine constituant l'ébauche de la première feuille. Un seul cotylédon est présent chez les monocotylédones et deux (parfois plus) chez les dicotylédones.

**Croisement** n.m. - Processus artificiel ou naturel, conduisant à la fécondation entre gamètes provenant d'individus de génotypes différents.

**Croisement diallèle** l.m. - Système de croisement dans lequel une série de génotypes sont combinés deux à deux. Avec  $n$  génotypes on aura  $n^2$  croisements si on compte les autofécondations et  $n(n - 1)$  croisements si on ne compte pas les autofécondations.

**Croisement en retour** l.m. - v. Backcross.

**Croisements multiples** l.m. - Croisements faisant intervenir plus de deux génotypes.

**Croisement réciproque** (MENDEL, 1865) l.m. - Se dit d'un second croisement (B x A) qui est analogue à un premier croisement (A x B) mais pour lequel les rôles des parents (comme mâle ou femelle) sont interchangés.

**Cryptogamique adj.** - Qui se rapporte aux cryptogames et en particulier aux champignons parasites des végétaux.

**Cultivar n.m.** - Population ou variété cultivée développée par le processus de sélection (de l'expression anglaise, cultivated varieties).

**Cytoplasme (STRASBURGER, 1882) n.m.** - Contenu de la cellule, exception faite de la fraction contenant les chromosomes (noyaux ou autres) et qui est généralement d'origine maternelle.

**Demi-frères n.m.** - Individus ayant un seul parent en commun.

**Délétion (PAINTER et MULER, 1929) n.f.** - Changement de la structure d'un chromosome (mutation chromosomique) résultant de la perte d'une partie du matériel et de l'information génétique contenus dans ce chromosome.

**Dépression de consanguinité l.f.** - Perte de vigueur résultant de la consanguinité imposée aux individus qui sont normalement allogames.

**Dérive génétique (WRIGHT, 1921) l.f.** - Fluctuations aléatoires des fréquences des gènes d'une génération à l'autre dans une population.

**Diallèle adj.** - v. croisement diallèle.

**Dichogame (SPRENGEL, 1793) adj.** - Se dit des plantes (ou fleurs) dont les organes mâles et femelles ne sont pas matures en même temps résultant ainsi dans une fécondation croisée. On parle de protandrie si les organes mâles sont matures avant les organes femelles et de protogynie dans le cas contraire.

**Dicotylédone n.f.** - Plante ayant deux cotylédons dans la plantule (graine) et dont la feuille est généralement formée d'un limbe plus ou moins large à nervation ramifiée.

**Différentielle de sélection l.f.** - Supériorité moyenne de la valeur phénotypique d'un groupe d'individus sélectionnés pour être utilisés comme parents, par rapport à la moyenne de la valeur phénotypique de la population dans laquelle la sélection a été faite.

**Dihybridisme n.m.** - v. hybridisme.

**Dioïque adj.** - Se dit des plantes ayant seulement des organes mâles ou seulement des organes femelles. Le sexe est déterminé par individu (on a des plantes mâles et des plantes femelles).

**Diploïde** (STARSBURGER, 1905) adj. - Se dit des cellules, tissus ou organismes ayant deux jeux de chromosomes (ou génomes) symbolisés par  $2x$ .

**Diplosporie** n.f. - v. apomixie.

**Disomique** (BLAKESLEE, 1921) adj. - v. aneuploïde.

**Division méiotique** l.f. - Méiose.

**Division mitotique** l.f. - Mitose.

**Dominance** n.f. - Interaction inter-allélique de telle sorte qu'un allèle, à l'état hétérozygote pour le locus portant cet allèle, se manifeste plus ou moins que son allèle alternatif.

**Dominance complète** l.f. - Situation où, à l'état hétérozygote, un allèle (allèle dominant) masque complètement l'effet de son allèle alternatif (allèle récessif). Par exemple le génotype  $Aa$  a le même effet sur le phénotype que le génotype  $AA$ .

**Dominance partielle ou incomplète** l.f. - Situation où l'allèle dominant ne masque pas complètement l'effet de l'allèle récessif. La valeur phénotypique du génotype  $Aa$  est comprise entre la valeur phénotypique du génotype  $AA$  et la moyenne des génotypes  $AA$  et  $aa$ .

**Dominant** (MENDEL, 1865) adj. - Se dit d'un gène ou d'un caractère, masquant au niveau du phénotype, l'effet d'un allèle ou d'un caractère qualifié de récessif.

**Double fécondation** (NAVASHIN et GUIGNARD, 1899) l.f. - v. fécondation.

**Duplex** (BLAKESLEE, BELLING et FARNHAM, 1923) adj. - Se dit d'un polyploïde ayant deux allèles dominants au niveau d'un locus donné (exemple  $AAa$ ,  $AAaa$ ).

**Écart-type** n.m. - Mesure de la variabilité. Mathématiquement, c'est la racine carrée de la variance (v. variance).

**Échantillon** n.m. - Série finie d'observations prises dans une large population.

**Effet de bordure** l.m. - Effet exercé sur la périphérie des parcelles expérimentales dû aux différences d'éclairement, des quantités d'eau et de minéraux disponibles pour les plantes à l'intérieur et à l'extérieur des parcelles. Généralement, les plantes se trouvant sur la bordure bénéficient d'un milieu plus riche que celles situées à l'intérieur de la parcelle.

**Embryon** n.m. - Chez les plantes, c'est le jeune sporophyte résultant de la fécondation. Généralement, l'embryon résulte de l'union d'un noyau spermatique mâle et de l'oosphère. Dans le cas de la reproduction asexuée par la graine, l'embryon peut être développé sans qu'il y ait union entre gamètes mâle et femelle (v. apomixie).

**Embryonnie adventive** l.f. - v. apomixie.

**Endosperme** n.m. - v. albumen.

**Entomophile** adj. - v. pollinisation.

**Environnement** n.m. - Ensemble des conditions externes à un organisme mais liées à son développement. L'interaction de l'environnement d'un individu avec son génotype détermine son phénotype.

**Épi** n.m. - Inflorescence formée par un axe plus ou moins allongé portant des fleurs.

**Épiaison** n.f. - Sortie de l'Épi hors de la gaine.

**Épistasie** (BATESON, 1907) n.f. - Forme d'interaction entre deux ou plusieurs gènes non alléliques où on a un effet inhibiteur d'un gène sur l'expression d'un caractère contrôlé par un autre gène au niveau d'un autre locus. Le gène inhibiteur est dit épistatique par rapport au gène inhibé et le gène inhibé est dit hypostatique par rapport au gène inhibiteur.

**Espèce** (RAY, 1670) n.f. - Groupe d'organismes étroitement apparentés.

**Étamine** n.f. - Partie mâle de la fleur. L'étamine est constituée d'une anthère et d'un filet.

**Euploïde** (TACKHOLM, 1922) adj. - Se dit des cellules, tissus ou individus ayant un stock de chromosomes (génome) complet ("monoploïde") ou un multiple de ce stock ("diploïde", "polyploïde"). Chaque chromosome est représenté une seule fois par génome.

**Évolution** n.f. - Changement dans la composition génétique d'une population, ce qui entraîne une transformation de la forme et du mode d'existence des membres de cette population de telle sorte que les descendants ne ressemblent plus à leurs ascendants.

**Expressivité** (VOGT, 1926) n.f. - Expression phénotypique d'un gène ou d'un génotype pénétrant et qui peut être qualifiée de faible, moyenne ou forte. Cette expression dépend du génotype et de l'environnement de l'individu en question.

**F** - Symbole utilisé pour désigner un cytoplasme fertile.

**F<sub>1</sub>** - Symbole utilisé pour désigner la première génération d'un croisement.

**F<sub>2</sub>** - Symbole utilisé pour désigner la deuxième génération obtenue par l'autofécondation ou l'intercroisement des individus F<sub>1</sub>.

**F<sub>3</sub>** - Symbole utilisé pour désigner la descendance obtenue par l'autofécondation des individus F<sub>2</sub>.

**Famille n.f.** - Ensemble d'individus issus des mêmes parents.

**Fécondation n.f.** - Fusion des noyaux des gamètes mâle et femelle. Durant la fécondation, un noyau mâle fusionne avec l'oosphère pour produire l'embryon et un autre fusionne avec les noyaux polaires pour produire l'albumen. C'est ce qu'on appelle une double fécondation.

**Fécondation croisée l.f.** - Union des gamètes, mâle et femelle, produits par des individus différents.

**Filet n.m.** - Partie de l'étamine qui supporte l'anthère.

**FS** - Symbole utilisé pour désigner des plein-frères (du terme anglais Full-sibs).

**Funicule n.m.** - Cordon reliant l'ovule au placenta chez les plantes.

**Gamète (STRASBURGER, 1877) n.m.** - Cellule sexuelle haploïde mature.

**Gamétogenèse n.f.** - Formation des gamètes mâles et femelles.

**Gamétophyte (HOFMEISTER, 1851) n.m.** - Génération sexuelle haploïde d'un individu durant laquelle les gamètes sont formés. On parle de phase gamétophytique d'un individu (postérieure à la méiose).

**GxE** - v. interaction génotype-environnement.

**Gène (JOHANNSEN, 1909) n.m.** - Unité héréditaire occupant une place bien déterminée (locus) sur un chromosome et qui produit un phénotype spécifique. Un gène peut se transformer par mutation en différentes formes.

**Gènes indépendants l.m.** - Gènes situés sur différents chromosomes (ou à une distance relativement importante sur le même chromosome)

**Gènes liés** l.m. - Gènes situés sur le même chromosome.

**Génétique** (BATESON, 1905) n.f. - Étude scientifique de l'hérédité.

**Géniteur** n.m. - Individu utilisé comme parent dans un croisement.

**Génome** n.m. - Ensemble des chromosomes (et donc des gènes) présents dans les gamètes d'un individu diploïde. Le génome d'une espèce constitue le nombre de base de chromosomes (désigné par  $x$ ) pour cette espèce.

**Génotype** (JOHANNSEN, 1909) n.m. - Ensemble de l'information génétique (gènes) pour un locus, un individu, une population ou une espèce, et qui, de pair avec l'environnement, contrôlent les caractères.

**Génotypique** adj. - Concernant le génotype.

**Glumelle** n.f. - Bractée entourant les fleurs des graminées.

**Greffage** n.m. - Méthode de multiplication végétative consistant à provoquer la soudure de deux génotypes (individus) de façon à ce que l'un d'eux fournisse le support racinaire et l'autre la variété qui produit les fleurs et/ou les fruits.

**Greffon** n.m. - Partie d'un végétal qu'on implante sur un autre végétal appelé porte-greffes.

**Groupe de linkage ou liaison de linkage** (MORGAN, 1911) l.m. - v. linkage.

**Gynomonioïque ou gynohermaphrodite** adj. - v. andromonoïque.

**Haploïde** (STRASBURGER, 1905) adj. - Dont les cellules somatiques ne contiennent que le nombre gamétique de chromosomes.

**Hérédité** (SPENCER, 1863) n.f. - Processus par lequel les ascendants passent certaines de leurs caractéristiques à leurs descendants. Il y a conservation de la spécificité du matériel génétique durant la reproduction (duplication).

**Hérédité cytoplasmique** l.f. - Hérédité dépendant des unités héréditaires du cytoplasme.

**Hérédité qualitative** l.f. - Hérédité des caractères dont la variation est discontinue. Peu de gènes sont généralement impliqués dans ce type d'hérédité.

**Hérédité quantitative** l.f. - Hérédité des caractères dont la variation est continue et ne peut être classée en catégories distinctes. Le nombre de gènes impliqués dans ce type d'hérédité est généralement important.

**Héritabilité** (LUCH, 1949) n.f. - Proportion de la variabilité génétique dans la variabilité totale (phénotypique) du caractère considéré, symbolisée par  $h^2$ .

**Hétérosis** (SHULL, 1949) n.m. - Excès de vigueur de certains hybrides par rapport à celles de leurs parents.

**Hétérozygote** (BATESON et SAUNDERS, 1902) adj. - Se dit des individus ayant des allèles différents à un ou à plusieurs loci homologues (exemple, Aa, AaBb).

**Hexaploïde** adj. - Possédant six génomes (6x).

**Homozygote** (BATESON et SAUNDERS, 1902) adj. - Se dit d'un individu ayant les mêmes allèles à des loci homologues (exemple AA, AA $bb$ ).

**HS** - Symbole utilisé pour désigner des demi-frères (du terme anglais Half-sibs).

**Hybridation** n.f. - Croisement. Processus biologique produisant des hybrides.

**Hybride** n.m. - Toute descendance résultant d'un croisement de deux génotypes différents.

**Hybride double** l.m. - Individu ou population d'un croisement entre deux hybrides simples.

**Hybride intergénérique** l.m. - Hybride entre deux genres différents.

**Hybride interspécifique** l.m. - Hybride entre deux espèces différentes.

**Hybride simple** l.m. - Individu ou population provenant d'un croisement entre deux lignées issues d'autofécondations successives (inbreds).

**Hybride trois voies** l.m. - Individu ou population provenant d'un croisement entre un hybride simple et un inbred.

**Hybridisme** n.m. - Mot généralement accompagné d'un préfixe pour indiquer le nombre de couples de caractères par lesquels diffèrent les parents dans un croisement. Monohybridisme: les parents diffèrent au niveau d'un seul caractère; dihybridisme: les parents diffèrent au niveau de deux caractères; polyhybridisme: les parents diffèrent au niveau de plusieurs caractères.

**Hydrophile** adj. - v. pollinisation.

**Hypostasie** n.f. - v. épistasie.

**Inbred** n.m. - v. lignée autofécondée.

**Incompatibilité** (STOUT, 1918) n.f. - Impossibilité de production de zygotes viables par l'utilisation de certains types de gamètes. On a deux types d'incompatibilité: l'incompatibilité gamétophytique et l'incompatibilité sporophytique.

**Inoculation** n.f. - Application des agents pathogènes à une plante ou à une communauté de plantes dans le but de création d'une maladie.

**Intensité de sélection** l.f. - Pourcentage d'individus choisis à partir d'une population.

**Interaction de gènes** l.f. - Modification de l'action d'un gène par un ou plusieurs gènes non alléliques (v. épistasie).

**Interaction génotype-environnement** l.f. - Situation où une série de génotypes ne se comportent pas de la même façon dans une série d'environnements.

**Interphase** (LUNDEGARDH, 1912) n.f. - Phase de repos de la division cellulaire durant laquelle il y a une activité de métabolisme et de synthèse sans qu'il y ait de signes visibles de division.

**In vitro** - Indiquant que le processus biologique est accompli expérimentalement à l'extérieur de l'organisme vivant.

**In vivo** - Dans l'organisme vivant.

**Isogénique** (JOHANNSEN, 1926) adj. - Se dit d'un groupe d'individus génétiquement uniforme. Également de lignées différentes par un ou peu de gènes.

**Létal** adj. - Se dit d'un gène ou d'un génotype qui, lorsqu'il est exprimé, entraîne la mort de l'individu qui le porte.

**Lignée** n.f. - Groupe d'individus provenant d'un ancêtre commun.

**Lignée autofécondée** l.f. - Lignée obtenue par autofécondations successives d'une plante allogame, appelée aussi lignée consanguine ou inbred.

**Lignée pure** (JOHANNSEN, 1903) l.f. - Descendance d'un individu autogame homozygote par autofécondation. Tous les membres d'une lignée pure sont génétiquement identiques.

**Linkage** (MORGAN, 1910) n.m - Association entre deux ou plusieurs gènes sur différents loci. Deux gènes sont liés lorsqu'ils montrent un taux de recombinaison inférieur à 50%. Lorsque des gènes (loci) sont placés dans un ordre linéaire et présentent différents degrés de liaisons entre eux, on parle de groupe ou liaison de linkage. Un groupe de linkage spécifique correspond à un chromosome spécifique.

**Locus** (MORGAN, STURTEVANT, MULLER et BRIDGES, 1915) n.m. - Position qu'occupe un gène sur un chromosome. Loci au pluriel.

**Lutte intégrée** l.f. - Système de régulation d'une population de ravageurs. Le système utilise des techniques et méthodes aussi compatibles que possible pour maintenir la population de ravageurs à un niveau non nuisible à la culture à protéger. Ce système peut utiliser des moyens biologiques, chimiques et physiques pour le contrôle des ravageurs.

**M1, M2, M3, ...** - Symboles utilisés pour désigner la première, deuxième, troisième, ..., génération après traitement par un agent mutagène.

**Maladie cryptogamique** l.f. - Maladie provoquée par un champignon.

**Marcottage** n.m. - Technique de multiplication végétative consistant à provoquer l'enracinement d'une partie d'un végétal encore attaché au pied-mère et de la séparer une fois qu'elle a développé ses propres racines.

**Mégaspore** n.f. - Spore haploïde femelle produite après méiose. Par divisions successives, la mégaspore se développe en un sac embryonnaire mature.

**Mégasporogénèse** n.f. - Formation, chez les angiospermes, des gamètes femelles et production des sacs embryonnaires matures.

**Méiose** (FARMER et MOOR, 1905) n.f. - Divisions successives du noyau des cellules reproductrices conduisant à la formation des gamètes et s'accompagnant d'une réduction de moitié du nombre de chromosomes.

**Mendélien** adj. - Qui se rapporte aux lois de Mendel.

**Méristème** n.m. - Région de divisions cellulaires rapides chez les plantes. Le méristème peut être constitué d'une cellule ou d'un groupe de cellules.

**Métaphase** (STRASBURGER, 1884) n.f. - Phase de la division cellulaire correspondant à la disposition des centromères sur la plaque équatoriale du fuseau achromatique.

**Micropyle** n.m. - Ouverture par laquelle le tube pollinique s'introduit dans le sac embryonnaire.

**Microspore** n.f. - Spore haploïde mâle produite par le processus de la gamétogenèse. Chez les plantes à graines, la microspore donne naissance au grain de pollen.

**Microsporogenèse** n.f. - Formation, chez les angiospermes, des microspores et des grains de pollen à partir d'une cellule diploïde appelée cellule-mère du grain de pollen.

**Migration** n.f. - En génétique, c'est le transfert de l'information génétique entre différentes populations par le mouvement d'individus d'une population (Émigration) dans une autre population (immigration). La migration peut conduire à un changement des fréquences des gènes dans les populations en question.

**Mitose** (FLEMMING, 1882) n.f. - Division cellulaire, produisant à partir d'une cellule, deux cellules identiques entre elles et identiques à la cellule-mère de départ. La mitose est à la base de l'accroissement du tissu vivant.

**Monocotylédone** n.f. - Se dit d'une plante ayant un seul cotylédon dans la plantule (graine) et dont les feuilles aux nervures parallèles sont généralement étroites et allongées.

**Monogénique** adj. - Se dit d'un caractère contrôlé par des allèles à un seul locus.

**Monohybride** (DE VRIES, 1900) adj. - v. hybridisme.

**Monoïque** (DARWIN, 1877) adj. - Se dit des plantes dont les sexes, mâle et femelle, sont séparés dans des fleurs différentes portées par le même individu.

**Monoploïde** (LANGLET, 1927) adj. - Se dit d'un individu ayant le nombre de chromosomes de base (génome) dans ses cellules somatiques.

**Monosomique** (BLAKESLEE, 1921) adj. - v. aneuploïde.

**Multilignée** adj. - Se dit d'une variété constituée d'un mélange de lignées.

**Multiplication végétative** l.f. - Multiplication d'une plante à partir de ses organes végétatifs et non de graines, donnant ainsi des plantes génétiquement identiques à la plante-mère.

**Mutagène** adj. - Se dit d'un agent physique ou chimique capable de provoquer des mutations.

**Mutagenèse** n.f. - Processus entraînant la production de mutations.

**Mutant** adj. - Se dit d'un gène qui a subi une mutation.

**Mutation** (DE VRIES, 1901) n.f. - Changement du matériel génétique qui ne résulte pas de ségrégation ou de recombinaison génique mais d'une modification d'un gène, d'un chromosome ou d'un génome causé par un agent mutagène. La mutation entraîne l'apparition d'un ou de plusieurs caractères nouveaux et peut être naturelle ou artificiellement induite.

**Niveau de ploïdie** l.m. - Nombre de génomes trouvés dans le noyau des cellules somatiques d'un individu.

**Nombre de base de chromosomes** l.m. - Nombre qui représente le plus petit nombre possible de chromosomes (génome) chez une espèce. Ce nombre est représenté par x. On parle d'individus monoploïde (1x), diploïde (2x), triploïde (3x), etc.

**Noyau** (BROWN, 1831) n.m. - Partie de la cellule entourée d'une membrane (membrane nucléaire) et qui contient l'information génétique (ADN nucléaire).

**Noyaux polaires** l.m. - Deux noyaux haploïdes se trouvant dans le sac embryonnaire et qui, après fusion avec un noyau spermatique, forment l'albumen de la graine.

**Noyau spermatique** l.m. - Un des deux noyaux mâles haploïdes trouvés dans le tube pollinique et qui sert à féconder l'oosphère ou les deux noyaux polaires. Egalement appelé anthérozoïde ou spermatozoïde.

**Noyau végétatif** l.m. - Noyau permettant le cheminement du tube pollinique tout au long du style.

**Nucelle** n.m. - Ensemble de cellules constituant l'ébauche de l'ovule et se transformant, parfois, en un tissu nourricier (périsperme).

**Nucléo-cytoplasmique** adj. - Qui dépend en même temps du noyau et du cytoplasme d'une cellule.

**Nulliplex** (BELLING, BLAKESLEE et FARNHAM, 1923) adj. - Se dit d'un individu polyploïde pour lequel tous les chromosomes homologues portent le même allèle récessif d'un gène (exemple aaa, aaaa).

**Nullisomique** (BLAKESLEE, 1921) adj. - v. aneuploïde.

**Octoploïde** adj. - Polyploïde possédant huit génomes dans les cellules somatiques.

**Ornithophile** adj. - v. pollinisation.

**Oosphère** n.f. - Un des huit noyaux haploïdes trouvés dans un sac embryonnaire mature et qui, après fécondation par un noyau spermatique, donne l'embryon. L'oosphère est aussi appelé cellule-oeuf.

**Ovaire** n.m. - Partie basale du pistil dans laquelle les graines sont formées. À maturité, l'ovaire se transforme en un fruit.

**Ovule** n.m. - Partie de la fleur contenant le gamète femelle et qui, après fécondation, se transforme en une graine. L'ovule comprend le nucelle et les téguments.

**Panmixie** (WEISMANN, 1895) n.f. - Propriété d'une population dans laquelle tous les croisements se font d'une façon aléatoire (au hasard).

**Parent donneur** l.m. - C'est le parent qui, dans un backcross, n'est utilisé que pour le croisement initial. C'est le parent qui donne la caractéristique à transférer chez l'autre parent (parent récurrent).

**Parent récurrent** l.m. - C'est le parent qui, dans un backcross, est utilisé dans tous les croisements afin de lui transférer une caractéristique d'un autre parent (parent donneur).

**Parthénocarpie** (NOLL, 1902) n.f. - Développement du fruit sans fécondation. Le fruit développé de cette façon est généralement sans graines (pépins).

**Parthénogenèse** (OWEN, 1949) n.f. - v. apomixie.

**Pathogène** n.m. - Champignon causant la maladie d'une plante.

**Pedigree** n.m. - Registre généalogique. Une méthode de sélection.

**Pénétrance** (VOIGT, 1926) n.f. - Fréquence (en %) avec laquelle un gène (ou un groupe de gènes) se manifeste dans le phénotype de l'individu qui le porte.

**Pépinière** n.f. - Parcelle d'expérimentation.

**Pérenne** adj. - Se dit d'un végétal à floraisons multiples et dont la durée de vie est longue (également appelé vivace) par opposition à un végétal annuel dont la durée de vie est inférieure à une année et qui ne fleurit qu'une seule fois. Si le cycle végétatif d'un végétal se termine dans deux ans, on parle de végétal bisannuel.

**Perte de vigueur** l.f. - Diminution de la performance (production, hauteur, volume, etc.) due essentiellement aux effets de consanguinité.

**Périsperme** n.m. - voir nucelle.

**Pétale** n.m. - Chacune des pièces formant la corolle d'une fleur.

**Phase gamétophytique** l.f. - v. gamétophyte.

**Phase sporophytique** l.f. - v. sporophyte.

**Phénotype** (JOHANNSEN, 1909) n.m. - Ensemble des propriétés visibles (structurales ou fonctionnelles) d'un organisme, produites par l'interaction entre son potentiel génétique (génotype) et les effets de l'environnement.

**Photosynthèse** n.f. - Phénomène physiologique par lequel les végétaux (possédant de la chlorophylle et exposés à des sources d'énergie solaire) fixent du CO<sub>2</sub> de l'atmosphère.

**Phytopathologie** n.f. - Etude de tout ce qui concerne les maladies des plantes.

**Photopériodisme** n.m. - Réaction ou sensibilité des plantes ( et des animaux) aux longueurs relatives des périodes quotidiennes de la lumière et de l'obscurité.

**Phytosanitaire** adj. - Relatif à la santé des plantes.

**Pistil** (CLUSIUS, 1601) n.m. - Partie femelle d'une fleur constituée de l'ovaire, du style et du stigmate.

**Plein-frères** n.m. - Individus ayant les deux parents (mâle et femelle) en commun.

**Pléiotropie** (PLATE, 1910) n.f. - Situation où un seul gène contrôle plus d'un caractère.

**Pollen** n.m. - Gamétophyte qui, après germination, libère les noyaux mâles. On parle également de grain de pollen.

**Pollinisation** n.f. - Transfert, naturel ou artificiel, du pollen des anthères aux stigmates. La pollinisation peut être assurée par plusieurs moyens. Elle peut être assurée par le vent (pollinisation anémophile), par les insectes (pollinisation entomophile), par l'eau (pollinisation hydrophile), par les oiseaux (pollinisation ornithophile), etc.

**Pollinisation libre** l.f. - Pollinisation non artificiellement contrôlée dans une population de plantes allogames.

**Polygénique** (PLATE, 1913) adj. - Se dit d'un caractère contrôlé par plusieurs gènes.

**Polyploïde** (STRASBERGER, 1910) adj. - Se dit d'un individu ayant trois (triploïde), quatre (tétraploïde), cinq (pentaploïde), six (hexaploïde) etc., génomes au lieu de deux (diploïde).

**Polyploïdisation** n.f. - Multiplication du nombre de chromosomes.

**Pool de gènes ou pool génique** (DOBZHANSKY, 1951) l.m. - Information génétique totale trouvée dans la totalité des gènes d'une population en reproduction à une période donnée. C'est le patrimoine génique de cette population. Les gamètes de tous les individus en reproduction dans une population fournissent le pool génique à partir duquel les gènes de la génération suivante sont choisis.

**Population** (JOHANNSEN, 1903) n.f. - Ensemble d'individus d'une même espèce présents dans une localité et se partageant le même pool génique.

**Porte-greffes** n.m. - v. greffon.

**Pourcentage de recombinaison** l.m. - Taux de recombinaison. C'est le ratio du nombre de gamètes recombinés sur le nombre total de gamètes.

**Progeny test** - Test sur descendance. Une méthode d'évaluation du génotype d'un individu (ou d'un groupe d'individus) en se basant sur la performance de sa descendance dans des conditions contrôlées.

**Prophase** (STRASBURGER, 1884) n.f. - Phase de la division cellulaire pendant laquelle les chromosomes s'individualisent et deviennent visibles au microscope optique. À la fin de la prophase on peut même distinguer les deux chromatides soeurs d'un chromosome.

**Protandrie** n.f. - v. dichogamie.

**Protogynie** n.f. - v. dichogamie.

**Protoplaste** (HANSTEIN, 1880) n.m. - Unité vivante d'une cellule et qui est constituée d'un cytoplasme entouré d'une membrane et d'un noyau.

**Pseudo-auto-compatibilité** (DARLINGTON et MATHER, 1949) l.f. - Situation où, dans certaines conditions environnementales ou génotypiques, l'autofécondation est normalement impossible suite à des mécanismes d'incompatibilité.

**Pyramidisation des gènes de résistance** l.f. - Situation où, par croisements successifs avec différentes sources de résistances à une maladie, on accumule dans un même génotype, différents gènes de résistance à cette maladie.

**Quadruplex** (BLAKESLEE, BELLING et FARNHAM, 1923) adj. - Se dit d'un individu ayant quatre allèles dominants pour un locus donné (exemple, AAAA).

**Qualitatif** adj. - v. hérédité qualitative.

**Quantitatif** adj. - v. hérédité quantitative.

**Race** n.f. - Subdivision de l'espèce et dont les individus constituent une population isolée d'autres populations par des barrières génétiques, géographiques, écologiques, physiologiques, biologiques, morphologiques, etc.

**Race physiologique** l.f. - Race caractérisée par certains caractères physiologiques au lieu de caractères morphologiques.

**Rachis** n.m. - Axe d'un épi.

**Ratio génotypique** l.m. - Proportions des différents génotypes dans une descendance.

**Ratio phénotypique** l.m. - Proportions des différents phénotypes dans une descendance.

**Récessif** (MENDEL, 1865) adj. - Se dit d'un allèle (ou caractère) qui ne peut s'exprimer qu'à l'état homozygote. À l'état hétérozygote, il est masqué par l'allèle (ou caractère) dominant.

**Réciproque** adj. - v. croisement réciproque.

**Recombinaison des gènes ou des caractères** l.f. - Réarrangement des structures chromosomiques se produisant durant la méiose.

**Récurrent** adj. - v. parent récurrent.

**Réduction chromatique** l.f. - Phénomène associé à la méiose par lequel le nombre de chromosomes est réduit de moitié (passage de  $2n$  à  $n$ ).

**Rendement** n.m. - Poids, volume ou nombre d'organes végétaux produits par unité de surface.

**Répétition** n.f. - Unité statistique comportant tous les traitements d'une expérience. Chaque traitement est présent une seule fois par répétition.

**Résistance** n.f. - Capacité d'une espèce végétale ou d'une variété à résister au développement nuisible d'un ravageur ou d'une maladie grâce à certains caractères morphologiques, génétiques, etc.

**Rétrocroisement** n.m. - v. Backcross.

**Rf** - Symbole utilisé pour désigner le gène restaurateur de fertilité à un cytoplasme stérile (S).

**Rhizome** n.m. - Tige souterraine vivace portant des bourgeons et émettant des racines.

**Rouille** n.f. - Maladie des plantes causée par un champignon du groupe des urédinées.

**S** - Symbole utilisé pour désigner un cytoplasme stérile. Aussi utilisé pour désigner l'autofécondation (selfing).

**S<sub>0</sub>** - Symbole utilisé pour désigner la plante initiale artificiellement autofécondée chez une espèce naturellement allogame.

**S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>, etc.** - Symboles utilisés pour désigner respectivement la première génération d'autofécondation (descendance d'une S<sub>0</sub>), la deuxième génération (descendance d'une S<sub>1</sub>), la troisième génération (descendance d'une S<sub>2</sub>), etc. On utilise également I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, etc. pour désigner la même chose.

**Sac embryonnaire** l.m. - Gamétophyte femelle, contenant généralement huit noyaux haploïdes (parfois plus). Le sac embryonnaire se développe à partir d'une mégaspore par divisions mitotiques successives.

**Sac pollinique** l.m. - Sac contenant les grains de pollen. Anthère.

**Ségrégation** (BATESON et SAUNDERS, 1902) n.f. - Séparation des allèles homologues et leur distribution dans différentes cellules. Par exemple, un génotype hétérozygote pour une paire d'allèles (Aa) donnera par ségrégation méiotique deux types de gamètes, A et a. Par union aléatoire de ces gamètes, trois génotypes sont possibles: AA, Aa, et aa.

**Ségrégation transgressive** l.f. - Ségrégation produisant des génotypes (dans la F<sub>2</sub> ou dans les générations suivantes) dont les valeurs sont en dehors de l'intervalle des deux parents.

**Sélection** (DARWIN, 1858) n.f. - Ensemble d'épreuves permettant de choisir, à partir d'une population hétérogène, un certain nombre d'individus convenant à l'utilisation prévue par le sélectionneur.

**Sélection artificielle** l.f. - Sélection exercée sous le contrôle de l'homme.

**Sélection naturelle** l.f. - Sélection exercée naturellement dans une population hétérogène favorisant les génotypes les plus adaptés aux conditions existantes. C'est la conséquence des différences qui existent entre différents génotypes quant à leur capacité de reproduction.

**Semence** n.f. - Graine mature avec l'embryon, les téguments, et souvent une certaine quantité de réserve nutritive. Dans la pratique, on distingue la semence de la graine.

**Semence de base** l.f. - Source primaire de semences d'une variété améliorée, à partir de laquelle se font toutes les multiplications.

**Semi-nain** adj. - Se dit d'un individu de hauteur moyenne (par rapport à un individu haut et un individu court).

**Sépale** n.m. - Une des pièces, habituellement de couleur verte, constituant le calice d'une fleur.

**Serre** n.f. - Galerie close et vitrée (parfois en plastique), utilisée pour cultiver des plantes dans des conditions contrôlées de température, de lumière, d'humidité, etc.

**Sexué** adj. - Se dit du processus impliquant la méiose et la fécondation par lesquelles il y a recombinaison génétique durant la reproduction. Impliquant deux sexes (mâle et femelle).

**Simplex** (BLAKESLEE, BELLING et FARNHAM, 1923) adj. - Se dit d'un individu polyploïde ayant un seul allèle dominant à un locus donné (exemple Aaa, Aaaa).

**Soie** n.f. - Stigmate et style de la fleur femelle du maïs, à travers lesquels pousse le tube pollinique pour atteindre le sac embryonnaire.

**Somatique** adj. - Se dit de toutes les parties d'un organisme à l'exception des cellules sexuelles.

**Souche** n.f. - Groupe d'individus apparentés et qui, par certains caractères, se distingue d'autres groupes.

**Sporophyte** n.m. - Génération diploïde d'un individu chez les plantes ayant une alternance de générations. Chez certaines plantes, les sporophytes diploïdes portent des gamétophytes haploïdes.

**SSD** - Symbole utilisé pour désigner une méthode de sélection dans laquelle, durant les générations en ségrégation, on prend une seule graine de chacune des plantes de la population en question pour passer d'une génération à la suivante (SSD = Single Seed Descent). La méthode est également appelée sélection simple grain ou sélection par filiation unipare.

**Stérilité** n.f. - Impossibilité d'accomplir la fécondation et de produire la graine due à des grains de pollen ou des ovules défectueux ou à d'autres aberrations.

**Stigmate** n.m. - Partie du pistil qui reçoit le pollen.

**Style** n.m. - Tige du pistil se trouvant entre le stigmate et l'ovaire.

**Superdominance** (HULL, 1946) n.f. - Situation où l'hétérozygote (Aa) est supérieur au meilleur des deux homozygotes (AA ou aa).

**Syn-0** - Symbole utilisé pour désigner l'ensemble des parents utilisés dans la création d'une variété synthétique.

**Syn-1, Syn-2, Syn-3, etc.** - Symboles utilisés pour désigner respectivement la première, la deuxième, la troisième, etc., génération d'une variété synthétique.

**Synergide** n.f. - L'un des deux noyaux haploïdes entourant l'oosphère dans un sac embryonnaire.

**Synthétique** adj. - v. variété synthétique.

**Tégument** n.m. - Une des couches cellulaires d'origine maternelle qui entourent le sac embryonnaire et qui donnent plus tard l'écorce de la graine mûre.

**Télophase** (HEIDENHAIN, 1894) n.f. - Phase finale de la division cellulaire durant laquelle une cellule en division présente deux pôles chacun regroupant un jeu de chromosomes. Les deux jeux de chromosomes sont identiques.

**Test-cross** (BRIDGES, 1934) - Croisement d'un hétérozygote (hybride) avec un individu récessif pour estimer le taux de recombinaison entre différents gènes liés. Un test-cross peut être également utilisé pour évaluer le potentiel génétique d'un individu et ceci en le croisant à un génotype donné appelé testeur et en examinant la performance de la descendance de ce test-cross.

**Testeur** n.m. - v. test-cross.

**Tétrade** (NEMEC, 1910) n.f. - Ensemble des quatre cellules haploïdes produites par méiose à partir d'une seule cellule.

**Tétraploïde** (NEMEC, 1910) adj. - Possédant quatre génomes (4x).

**Tétrasonique** (BLAKESLEE, 1921) adj. - v. aneuploïde.

**Top-cross** - Croisement d'une série de lignées, d'inbreds, de clones, etc., à une source commune de pollen.

**Tolérance** n.f. - Capacité d'une plante ou d'une variété à survivre en présence d'agents pathogènes, d'insectes, ou de conditions environnementales, présents à des seuils destructifs.

**Triplex** (BLAKESLEE, BELLING et FARNHAM, 1923) adj. - Se dit d'un polyploïde ayant trois allèles dominants à un locus donné (exemple AAA, AAAa).

**Triploïde** (NEMEC, 1910) adj. - Possédant trois génomes (3x).

**Trisomique** (BLAKESLEE, 1921) adj. - v. aneuploïde.

**Tubercule** n.m. - Renflement souterrain de la tige ou de la racine contenant des substances de réserve.

**Variance** n.f. - Moyenne de la somme des carrés des écarts autour de la moyenne d'une population pour un caractère donné.

**Variété** n.f. - Subdivision d'une espèce.

**Variété agricole** l.f. - Groupe de plantes similaires, mais par ses caractéristiques structurelles, sa performance, etc., se distingue d'autres groupes de la même espèce (aussi appelée cultivar).

**Variété hybride** l.f. - Variété agricole constituée de la descendance d'un croisement entre deux génotypes différents.

**Variété synthétique** l.f. - Variété agricole constituée de la descendance de croisements multiples entre différents génotypes (v. Syn-0, Syn-1, Syn-2, Syn-3, etc.).

**Vigueur hybride** l.f. - v. hétérosis.

**Virulent** adj. - Se dit d'un agent pathogène ayant la capacité de provoquer une maladie chez une variété ou une plante même si celle-ci possède des gènes de résistance. Le contraire de virulent est avirulent.

**Zygote** (BATESON, 1902) n.m. - Cellule produite par la fusion de deux gamètes.

Tableau 1. Principales espèces végétales cultivées. Céréales

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Amidonnier	Emmer (wheat)	Graminées	<i>Triticum turgidum</i> L. var. <i>dicoccum</i>	7	4x
Avoine (commune)	Oats (common)	Graminées	<i>Avena sativa</i> L.	7	6x
Avoine nue	Naked oats	Graminées	<i>Avena nuda</i> L.	7	6x
Blé dur	Durum wheat	Graminées	<i>Triticum turgidum</i> L. var. <i>durum</i>	7	4x
Blé tendre	Bread wheat	Graminées	<i>Triticum aestivum</i> L. var. <i>aestivum</i>	7	6x
Eleusine (cultivée)	Finguer millet	Graminées	<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	9	4x
Engrain	Einkorn wheat	Graminées	<i>Triticum monococcum</i> L. var. <i>monococcum</i>	7	2x
Maïs	Corn, maize	Graminées	<i>Zea mays</i> L.	10	2x
Mil à chandelle	Pearl millet	Graminées	<i>Pennisetum americanum</i> (L.) Leeke	7	2x
Millet (commun)	Proso millet	Graminées	<i>Panicum miliaceum</i> L.	9	4x
Millet à grappe	Foxtail millet	Graminées	<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.	9	2x
Orge	Barley	Graminées	<i>Hordeum vulgare</i> L.	7	2x
Riz	Rice	Graminées	<i>Oryza sativa</i> L.	12	2x
Riz (africain)	African rice	Graminées	<i>Oryza glaberrima</i> Steud.	12	2x
Sarrasin (blé noir)	Buckwheat	Polygonacées	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	8	2x
Seigle	Rye	Graminées	<i>Secale cereale</i> L.	7	2x
Sorgho	Sorghum	Graminées	<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	10	2x
Teff	Teff	Graminées	<i>Eragrostis tef</i> (Zucc.) Trotter	10	4x
Triticale	Triticale	Graminées	<i>X Triticosecale</i> Wittmack	7	(6,8)x*

\* (6,8)x = 6x,8x

Tableau 2. Principales espèces végétales cultivées. Légumineuses alimentaires

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Fève	Broad bean	Légumineuses	<i>Vicia faba</i> L. var. <i>major</i> Harz.	6	2x
Féverole	Field bean	Légumineuses	<i>Vicia faba</i> L. var. <i>minor</i> (Pieter.) Harz.	6	2x
Haricot (commun)	Bean (common)	Légumineuses	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	11	2x
Haricot anguleux	Adzuki bean	Légumineuses	<i>Phaseolus angularis</i> (Willd.) Wight	11	2x
Haricot de Lima	Lima bean	Légumineuses	<i>Phaseolus lunatus</i> L.	11	2x
Lentille	Lentil	Légumineuses	<i>Lens culinaris</i> Merik.	7	2x
Niébé, pois à vache	Cowpea	Légumineuses	<i>Vigna sinensis</i> (L.) Savi ex Hassk.	12	2x
Pois (petit)	Pea (garden)	Légumineuses	<i>Pisum sativum</i> L.	7	2x
Pois d'angole, cajan	Pigeon pea	Légumineuses	<i>Cajanus cajan</i> (L.) Millsp.	11	2x
Pois chiche	Chickpea	Légumineuses	<i>Cicer arietinum</i> L.	8	2x

Tableau 3. Principales espèces végétales cultivées. Graminées fourragères

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Agropyre	Crested wheatgrass	Graminées	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	7	2x
Alpiste	Canary grass	Graminées	<i>Phalaris canariensis</i> L.	6	2x
Alpiste roseau	Reed canary grass	Graminées	<i>Phalaris arundinacea</i> L.	7	(2,4,6)x
Brome dressé	Upright brome	Graminées	<i>Bromus erectus</i> Huds.	7	(6,8,10)x
Brome inerme	Smooth brome	Graminées	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	7	8x
Cynodon dactyle	Bermuda grass	Graminées	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	9	(2,4)x
Dactyle pelotonné	Cocksfoot	Graminées	<i>Dactylis glomerata</i> L.	7	4x
Fétuque élevée	Tall fescue	Graminées	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	7	6x
Fétuque des prés	Meadow fescue	Graminées	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	7	2x
Fléole des prés	Timothy	Graminées	<i>Phleum pratense</i> L.	7	6x
Pâturin des prés	Kentucky bluegrass	Graminées	<i>Poa pratensis</i> L.	2n = 36-123, 38-96	
Ray-grass anglais	Perennial ryegrass	Graminées	<i>Lolium perenne</i> L.	7	2x
Ray-grass d'Italie	Italian ryegrass	Graminées	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	7	2x
Sorgho d'Alep	Johnson grass	Graminées	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	10	(2,4)x
Sudan-grass	Sudan grass	Graminées	<i>Sorghum sudanense</i> (Piper) Stapf.	10	2x

Tableau 4. Principales espèces végétales cultivées. Légumineuses fourragères

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Fenugrec	Fenugreek	Légumineuses	<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	8	2x
Féverole fourragère	Horse bean	Légumineuses	<i>Vicia faba</i> L. var. <i>equina</i> Pers.	6	2x
Lotier des près	Birdsfoot trefoil	Légumineuses	<i>Lotus corniculatus</i> L.	12	2x
Lupin blanc	White lupine	Légumineuses	<i>Lupinus albus</i> L.	2n = 30, 40, 48, 50	
Lupin bleu	Blue lupine	Légumineuses	<i>Lupinus angustifolius</i> L.	2n = 40, 48	
Lupin jaune	Yellow lupine	Légumineuses	<i>Lupinus luteus</i> L.	2n = 46, 48, 52	
Luzerne (commune)	Alfalfa, lucerne	Légumineuses	<i>Medicago sativa</i> L.	8	4x
Mélicot blanc	White sweet clover	Légumineuses	<i>Melilotus albus</i> Medik.	8	2x
Mélicot des champs	Yellow sweet clover	Légumineuses	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	8	2x
Pois fourrager	Field pea	Légumineuses	<i>Pisum arvense</i> L.	7	2x
Sainfoin	Sainfoin	Légumineuses	<i>Onobrychis viciaefolia</i> Scop.	7	(2,4)x
Trèfle d'Alexandrie	Egyptian clover	Légumineuses	<i>Trifolium alexandrinum</i> L.	8	2x
Trèfle blanc	White clover	Légumineuses	<i>Trifolium repens</i> L.	8	4x
Trèfle hybride	Alsike clover	Légumineuses	<i>Trifolium hybridum</i> L.	8	2x
Trèfle incarnat	Crimson clover	Légumineuses	<i>Trifolium incarnatum</i> L.	7	2x
Trèfle du Japon	Lespedeza (common)	Légumineuses	<i>Lespedeza striata</i> Hook.	10	2x
Trèfle de Perse	Persian clover	Légumineuses	<i>Trifolium resupinatum</i> L.	8	2x
Trèfle violet	Red clover	Légumineuses	<i>Trifolium pratense</i> L.	7	2x
Vesce (commune)	Vetch (common)	Légumineuses	<i>Vicia sativa</i> L.	6, 7	2x

Tableau 5 a. Principales espèces végétales cultivées. Légumes (y compris les légumes feuillus, racines et tubercules)

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Ail	Garlic	Liliacées	<i>Allium sativum</i> L.	8	2x
Artichaut	Artichoke	Composées	<i>Cynara scolymus</i> L.	17	2x
Asperge	Asparagus	Liliacées	<i>Asparagus officinalis</i> L.	10	2x
Aubergine (douce)	Eggplant, aubergine	Solanées	<i>Solanum melongena</i> L.	12	2x
Betterave rouge	Red beet	Chénopodiacées	<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>conditiva</i> Alef.	9	2x
Brocoli	Broccoli	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i> Plenck	9	2x
Carotte	Carrot	Ombellifères	<i>Daucus carota</i> L.	9	2x
Céleri	Celery	Ombellifères	<i>Apium graveolens</i> L. var. <i>dulce</i> (Mill.) DC.	11	2x
Chayotte	Chayote	Cucurbitacées	<i>Sechium elude</i> (Jacq.) Swartz	12	2x
Chicorée (frisée)	Endive (curled)	Composées	<i>Cichorium endiva</i> L. var. <i>crispum</i>	9	(2,4)x
Chou	Cabbage	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>capitata</i> L.	9	2x
Chou de Bruxelles	Brussels sprouts	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>gemmifera</i> Zenk.	9	2x
Chou-fleur	Cauliflower	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>botrytis</i> L.	9	2x
Chou-rave	Kohlrabi	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>gongylodes</i> L.	9	2x
Chou vert	Kale	Crucifères	<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> DC.	9	2x
Ciboule	Welsh onion	Liliacées	<i>Allium fistulosum</i> L.	8	2x
Ciboulette	Chives	Liliacées	<i>Allium schoenoprasum</i> L.	8	(2,4)x
Citrouille	Pumpkin	Cucurbitacées	<i>Cucurbita pepo</i> L.	20	2x
Concombre	Cucumber	Cucurbitacées	<i>Cucumis sativus</i> L.	7	2x
Courge musquée	Musky squash	Cucurbitacées	<i>Cucurbita moschata</i> (Duch.) Duch. ex Poir	20	2x
Courge salebasse	Bottle gourd	Cucurbitacées	<i>Lagenaria siceraria</i> (Molina) Standl.	11	2x
Courgette	Zucchini	Cucurbitacées	<i>Cucurbita pepo</i> L. var. <i>melopepo</i>	20	2x
Cresson de fontaine	Water cress	Crucifères	<i>Nasturtium officinale</i> R. Br.	16	2x
Echalote	Shallot	Liliacées	<i>Allium cepa</i> L. var. <i>aggregatum</i>	8	2x

Tableau 5 b. Principales espèces végétales cultivées. Légumes (y compris les légumes feuillus, racines et tubercules) (suite et fin)

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Endive	Endive	Composées	<i>Cichorium endiva</i> L.	9	2x
Epinard	Spinach	Chénopodiacées	<i>Spinacia oleracea</i> L.	6	2x
Gombo	Okra	Malvacées	<i>Hibiscus esculentus</i> L.	2n = 72, 120, 130, 132	
Igname ailée	White yam	Dioscoréacées	<i>Dioscorea alata</i> L.	10	(4,6,7,8)x
Igname de Chine	Chinese yam	Dioscoréacées	<i>Dioscorea batatas</i> Decne	10	(4,6,7,8,10)x
Laitue	Lettuce	Composées	<i>Lactuca sativa</i> L.	9	2x
Maïs sucré	Sweet corn	Graminées	<i>Zea mays</i> L. var. <i>saccharata</i> Sturt.	10	2x
Manioc	Cassava, manioc	Euphorbiacées	<i>Manihot esculenta</i> Grantz	2n = 36	
Mouloukhia	Jew's mallow	Tiliacées	<i>Corchorus olitorius</i> L.	7	2x
Navet	Turnip	Crucifères	<i>Brassica rapa</i> L.	10	2x
Oignon	Onion	Liliacées	<i>Allium cepa</i> L. var. <i>cepa</i>	8	2x
Panais	Parsnip	Ombellifères	<i>Pastinaca sativa</i> L.	11	2x
Patate douce	Sweet potato	Convolvulacées	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Poir in Lam.	15	6x
Persil	Parsely	Ombellifères	<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) Nym.	11	2x
Piment, poivron	Pepper (common)	Solanées	<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>annuum</i>	12	2x
Piment fort	Hot pepper	Solanées	<i>Capsicum frutescens</i> L.	12	2x
Poireau	Leek	Liliacées	<i>Allium porrum</i> L.	8	4x
Pomme de terre	Potato (common)	Solanées	<i>Solanum tuberosum</i> L.	12	4x
Potiron	Winter squash	Cucurbitacées	<i>Cucurbita maxima</i> Duch. ex Lam.	20	2x
Radis	Radish	Crucifères	<i>Raphanus sativus</i> L.	9	2x
Rhubarbe (anglaise)	English rhubarb	Polygonacées	<i>Rheum rhaponticum</i> L.	11	4x
Rutabaga, chou-navet	Swede, rutabaga	Crucifères	<i>Brassica napobrassica</i> (L.) Mill.	2n = 4x = 38	
Taro	Taro	Aracées	<i>Colocasia esculenta</i> (L.) Schott	14	(2,3)x
Tomate	Tomato	Solanées	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	12	2x
Topinambour	Jerusalem artichoke	Composées	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	17	6x

Tableau 6 a. Principales espèces végétales cultivées. Arbres fruitiers

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Abricotier	Apricot tree	Rosacées	<i>Prunus armeniaca</i> L.	8	2x
Amandier	Almond tree	Rosacées	<i>Prunus amygdalus</i> Batsch.	8	2x
Anacardier	Cashew tree	Anacard.	<i>Anacardium occidentale</i> L.	2n = 42	
Ananas	Pineapple	Bromeliacées	<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.	25	(2,3,4)x
Avocatier	Avocado tree	Lauracées	<i>Persea americana</i> Mill.	12	2x
Banancier	Banana	Musacées	<i>Musa cavendishii</i> Lam. ex Paxton	11	(2,3,4)x
Banancier plantain	Plantain tree	Musacées	<i>Musa paradisiaca</i> L.	11	(2,3,4)x
Bigaradier	Sour orange tree	Rutacées	<i>Citrus aurantium</i> L.	9	2x
Caroubier	Locust tree	Légumineuses	<i>Ceratonia siliqua</i> L.	12	2x
Cassis	Black currant bush	Saxifragacées	<i>Ribes nigrum</i> L.	8	2x
Cédratier	Citron tree	Rutacées	<i>Citrus medica</i> L.	9	2x
Cerisier (acide)	Cherry tree (sour)	Rosacées	<i>Prunus cerasus</i> L.	8	4x
Cerisier (doux)	Cherry tree (sweet)	Rosacées	<i>Prunus avium</i> L.	8	(2,3,4)x
Châtaignier d'Europe	Sweet chestnut tree	Fagacées	<i>Castanea sativa</i> Mill.	12	2x
Châtaignier d'Amérique	American chestnut tree	Fagacées	<i>Castanea dentata</i> (Marsh.) Borkh.	12	2x
Citronnier	Lemon tree	Rutacées	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. fil.	9	2x
Clémentinier	Clementine tree	Rutacées	<i>C. reticulata</i> x <i>C. salicifolia</i>	9	..
Cognassier	Quince tree	Rosacées	<i>Cydonia oblonga</i> Mill.	17	2x
Dattier	Date palme	Palmiers	<i>Phoenix dactylifera</i> L.	18	2x
Figuier	Fig tree (common)	Moracées	<i>Ficus carica</i> L.	13	2x
Fraisier	Strawberry	Rosacées	<i>Fragaria</i> x <i>Ananassa</i> Duch.	7	8x
Framboisier	Raspberry bush	Rosacées	<i>Rubus idaeus</i> L.	7	2x
Goyavier	Guava (common)	Myrtacées	<i>Psidium guajava</i> L.	11	(2,3)x
Grenadier	Pomegranate tree	Punicacées	<i>Punica granatum</i> L.	8	2x

Tableau 6 b. Principales espèces végétales cultivées. Arbres fruitiers (suite et fin)

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Groseillier à maquereau	Gooseberry bush	Saxifragacées	<i>Ribes grossularia</i> L.	8	2x
Limettier	Lime tree	Rutacées	<i>Citrus aurantifolia</i> (Christm.) Swing.	9	2x
Mandarinier	Mandarine tree	Rutacées	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	9	(2,4)x
Manguier	Mango tree	Anacard.	<i>Mangifera indica</i> L.	20	2x
Melon	Muskmelon, cantaloupe	Cucurbitacées	<i>Cucumis melo</i> L.	12	2x
Murier blanc	White mulberry tree	Moracées	<i>Morus alba</i> L.	14	2x
Murier noir	Black mulberry tree	Moracées	<i>Morus nigra</i> L.	14	2x
Murier rouge	Red mulberry tree	Moracées	<i>Morus rubra</i> L.	14	2x
Nectarine	Nectarine	Rosacées	<i>Prunus persica</i> L. var. <i>nectarina</i>	8	2x
Noisetier	Filbert tree	Bétulacées	<i>Corylus maxima</i> Mill.	11	2x
Noyer (royal)	Walnut tree	Juglandacées	<i>Juglans regia</i> L.	18	2x
Oranger (doux)	Orange tree (sweet)	Rutacées	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	9	(2,3,4,5)x
Pacancier	Pecan tree	Juglandacées	<i>Carya pecan</i> (Marsch.) Engl. & Graebn.	2n = 32	
Pamplemoussier	Pummelo tree	Rutacées	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr.	9	(2,4)x
Papayer	Papaya tree	Caricacées	<i>Carica papaya</i> L.	9	2x
Pastèque	Watermelon	Cucurbitacées	<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	11	2x
Pêcher	Peach tree	Rosacées	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch.	8	2x
Pistachier	Pistachio tree	Anacard.	<i>Pistacia vera</i> L.	15	2x
Poirier	Pear tree	Rosacées	<i>Pyrus communis</i> L.	17	(2,3,4)x
Pomelo	Grapefruit	Rutacées	<i>Citrus paradisi</i>	9	..
Pommier	Apple tree	Rosacées	<i>Malus pumila</i> Mill.	17	(2,3,4)x
Prunier	Plum tree	Rosacées	<i>Prunus domestica</i> L.	8	6x
Tangéline	Tangerine	Rutacées	<i>Citrus reticulata</i> x <i>Citrus sinensis</i>	9	(2,4)x
Vigne	Grapes (common)	Vitacées	<i>Vitis vinifera</i> L.	19	(2,4)x

Tableau 7. Principales espèces végétales cultivées. Plantes oléagineuses

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Arachide	Peanut, groundnut	Légumineuses	<i>Arachis hypogaea</i> L.	10	4x
Arganier	Argan tree	Sapotacées	<i>Argania sideroxylon</i> ( <i>Argania spinosa</i> )	2n = 20	
Carthame	Safflower	Composées	<i>Carthamus tinctorius</i> L.	12	2x
Cocotier	Coconut palm	Palmiers	<i>Cocos nucifera</i> L.	16	2x
Colza	Rapeseed	Crucifères	<i>Brassica napus</i> L.	2n = 4x = 38	
Lin	Flax	Linacées	<i>Linum usitatissimum</i> L.	15, 16	2x
Navette	Bird rape	Crucifères	<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i>	10	2x
Oeillette	Poppy seed	Papavéracées	<i>Papaver somniferum</i> L. var. <i>nigrum</i>	11	2x
Olivier	Olive tree	Oléacées	<i>Olea europaea</i> L.	23	2x
Palmier à huile	Oil palm	Palmiers	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	16	2x
Ricin	Castor bean	Euphorbiacées	<i>Ricinus communis</i> L.	10	2x
Sésame (blanc)	Sesame	Pédaliacées	<i>Sesamum indicum</i> L.	13	2x
Soja	Soybean	Légumineuses	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	20	2x
Tournesol	Sunflower	Composées	<i>Helianthus annuus</i> L.	17	2xs

**Tableau 8. Principales espèces végétales cultivées. Plantes sucrières**

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Betterave à sucre	Sugar beet	Chénopodiacées	<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>altissima</i> Döll	9	(2,3)x
Canne à sucre	Sugarcane	Graminées	<i>Saccharum officinarum</i> L.	2n = 64, 80	
Erable à sucre	Sugar maple	Acéracées	<i>Acer saccharum</i> Marsh.	13	2x
Sorgho sucré	Sugar sorghum	Graminées	<i>Sorghum dochna</i>	10	2x
Palmier à sucre	Sugar palm	Palmiers	<i>Arenga pinnata</i> (Wurmb.) Merr.	2n = 32	

Tableau 9. Principales espèces végétales cultivées. Plantes aromatiques, condimentaires, médicinales et à parfums

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Anis	Anise	Ombellifères	<i>Pimpinella anisum</i> L.	2n = 18, 20	
Cannelier	Cinnamon tree	Lauracées	<i>Cinnamomum zeylanicum</i> Breyn.	12	2x
Caprier	Caper bush	Capparacées	<i>Capparis spinosa</i> L.	2n = 24, 38	
Coriandre	Coriander	Ombellifères	<i>Coriandrum sativum</i> L.	11	2x
Cumin	Cumin	Ombellifères	<i>Cuminum cyminum</i> L.	7	2x
Cumin des prés	Caraway	Ombellifères	<i>Carum carvi</i> L.	10	2x
Estragon	Tarragon	Composées	<i>Artemisa dracunculus</i> L.	9	2x
Gingembre	Ginger	Zingibéracées	<i>Zingiber officinale</i> Rosc.	11	2x
Giroflier	Clove tree	Myrtacées	<i>Eugenia caryophyllus</i> (Spen.) Bul. & Har.	..	..
Gombo	Okra	Malvacées	<i>Hibiscus esculentus</i> L.	2n = 72, 120, 130, 132	
Jasmin (officinal)	Jasmine	Oléacées	<i>Jasminum officinale</i> L.	2n = 26	
Lavande (officinale)	Lavander	Labiées	<i>Lavandula officinalis</i> Chaix	2n = 54	
Menthe des champs	Menthol	Labiées	<i>Mentha arvensis</i> L.	2n = 12, 54, 60, 72	
Menthe poivrée	Peppermint	Labiées	<i>Mentha piperita</i> L.	2n = 36, 64, 66, 68, 70	
Menthe verte	Spearmint	Labiées	<i>Mentha viridis</i> L.	2n = 36, 48, 84	
Moutarde blanche	White mustard	Crucifères	<i>Sinapis alba</i> L.	12	2x
Moutarde noire	Black mustard	Crucifères	<i>Brassica nigra</i> (L.) Koch.	8	2x
Muscadier	Nutmeg tree	Myristicacées	<i>Myristica fragrans</i> Houtt.	7	6x
Poivrier (noir)	Black pepper tree	Piperacées	<i>Piper nigrum</i> L.	2n = 48, 52, 104, 128	
Romarin	Rosemary	Labiées	<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	2n = 24	
Safran	Saffron	Iridacées	<i>Crocus sativus</i> L.	2n = 14, 16, 24, 40	
Sauge (officinale)	Sage	Labiées	<i>Salvia officinalis</i> L.	7	2x
Thym	Thyme	Labiées	<i>Thymus vulgaris</i> L.	15	2x
Vaniller	Vanilla	Orchidacées	<i>Vanilla fragrans</i> (Salisb.) Ames.	16	2x
Verveine	Vervain	Verbénacées	<i>Verbena officinalis</i> L.	7	2x

Tableau 10. Principales espèces végétales cultivées. Plantes textiles

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Chanvre (commun)	Hemp	Cannabinaées	<i>Cannabis sativa</i> L.	10	2x
Chanvre Gambo	Kenaf	Malvacées	<i>Hibiscus cannabinus</i> L.	18	(2,4)x
Chanvre indien	Indian hemp	Cannabinaées	<i>Cannabis indica</i> L.	10	2x
Cotonnier (herbacé)	Cotton	Malvacées	<i>Gossypium herbaceum</i> L.	13	2x
Cotonnier (Egyptien)	Egyptian cotton	Malvacées	<i>Gossypium barbadense</i> L.	13	4x
Cotonnier (velu)	Upland cotton	Malvacées	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	13	4x
Jute	Jute, white jute	Tiliacées	<i>Corchorus capsularis</i> L.	7	2x
Lin	Flax	Linacées	<i>Linum usitatissimum</i> L.	15, 16	2x
Ramie (blanche)	Ramie (white)	Urticacées	<i>Boehmeria nivea</i> (L.) Gaud.	7	2x
Sisal	Sisal	Agavacées	<i>Agave sisalana</i> Perr.	2n = 5x = 138-149	

Tableau 11. Principales espèces végétales cultivées. Plantes stimulantes

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Cacaoyer	Cacao tree	Byttneriacées	<i>Theobroma cacao</i> L.	10	2x
Caféier (d'Arabie)	Coffee (Arabica)	Rubiacées	<i>Coffea arabica</i> L.	11	4x
Cocaier	Coca tree	Erythroxylicées	<i>Erythroxylum coca</i> Lam.	12	2x
Houblon	Hop	Moracées	<i>Humulus lupulus</i> L.	10	2x
Khât	Arabian tea, kat	Célastracées	<i>Catha edulis</i> Forsk.	..	..
Kolatier	Cola tree	Sterculiacées	<i>Cola acuminata</i> (P. Br.) Scott. & Endl.	10	4x
Mâte	Paraguay tea	Aquifoliacées	<i>Ilex paraguariensis</i> St. -Hil.	10	4x
Pavot somnifère	Opium poppy	Paraveracées	<i>Papaver somniferum</i> L.	11	(2,4)x
Tabac (commun)	Tobacco (common)	Solanées	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	12	4x
Tabac rustique	Tobacoo (green)	Solanées	<i>Nicotiana rustica</i> L.	12	4x
Théier	Tea (common)	Théacées	<i>Camellia sinensis</i> (L.) O. Kuntze	15	2x

Tableau 12. Principales espèces végétales cultivées. Plantes gommifères, tinctoriales et tannantes

Nom en Français	Nom en Anglais	Appartenant à la famille des	Nom botanique	Chromosomes de base (x)	Niveau de ploïdie
Accacia à gomme	Gum arabic tree	Légumineuses	<i>Acacia senegal</i> (L.) Willd.	2n = 26	
Figuier élastique	Indian rubber fig	Moracées	<i>Ficus elastica</i> Roxb.	13	3x
Gambier	Gambir gum	Rubiacées	<i>Uncaria gambir</i> (Hunt.) Roxb.	..	..
Hénné	Henna plant	Lythracées	<i>Lawsonia inermis</i> L.	2n = 24	
Hévéa	Rubber tree	Euphorbiacées	<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd.) Muell.-Arg.	18	2x
Indigotier	True indigo plant	Légumineuses	<i>Indigofera tinctoria</i> L.	8	2x
Safran	Saffron	Iridiacées	<i>Crocus sativus</i> L.	2n = 14, 16, 24, 40	

## ANNEXE 4

## INDEX ALPHABÉTIQUE

Abricotier	25	Antibiose	143, 149, 169
Acidité	144-145	Apomixie	15, 28, 29, 169-170
Additivité	45,46,50,62	Aposporie	29, 31, 169-170
Admission à la vente	155	Aptitude à la combinaison	117, 119, 121, 124-125, 168, 152, 170
ADN	11, 201, 214, 171, 167, 177	Aptitude spécifique	
Aegilops squarrosa	68	à la combinaison	117, 170
Agronomie	100, 116, 149, 151	Arachide	25, 147
Agrumes	25, 29	Aridité	144
Ail	28, 132	Artichaut	26
Alcaloïdes	147	Asperge	13, 24, 78, 164
Allogamie	24, 26, 109	Aubergine	25-26
Allopoloïdie	69	Auto-incompatibilité	26, 28, 170
Allopollen	24, 28	Autofécondation	24-26, 28, 34, 37, 43-44, 46-48, 64, 169
Aluminium	141, 148	Autogamie	24, 26, 170
Amélioration des populations	110-111	Autoploïdie	67
Analyse diallèle	134	Autopollen	24
Ananas	131	Avirulence	140-141
Anaphase	17, 20, 169	Avocatier	26
Androgenèse	157, 169	Avoine	16-17, 25, 68, 70, 91, 142, 146
Andromonoïque	169, 178	Azote	13, 63, 90, 148
Androstérilité	84	Backcross	à revoir 64, 65, 85, 118-121, 159, 169, 203, 205, 215, 218
Aneuploïdie	66, 69, 169	Bananier	26, 131-132
Angiospermes	23, 159, 168-169, 180-181		
Anthère	15, 20, 23-24, 28, 37, 169		
Anthèse	93, 169		

Betterave	10, 13, 16-17, 21, 26, 86, 124	Colza	15, 25, 147, 199
Betterave à sucre	10, 16-17, 21, 26, 67, 86, 124	Comstock	119, 127
Biométrie	12, 151	Concombre	23, 26, 195
Blé	10-13, 15, 20, 23, 25-26, 28, 42, 44, 46-47, 53, 56-57, 68-70, 86, 102, 137-138, 143, 145-146, 148	Consanguinité	53-54, 89, 110-111, 119, 123, 130, 132, 172, 173
Blés	68, 138	Cornichon	23
Bulk	96, 100, 106, 111, 113, 117, 126, 130	Coton	15, 17, 29, 68, 70, 86, 147
Caféier	25	Cotonnier	25, 202
Camerarius	9	Courbe de Gauss	58
Canne à sucre	21, 26, 68, 131-132, 134	Courge	53, 76
Carotte	13, 26, 28, 195	Covariance	63
Carthame	26, 147, 199	Croisement diallèle	121-122, 172-173
Castration	93, 171	Croisement en retour	63, 102, 170, 172
Catalogue officiel	126, 133, 155	Croisement monohybride	36
Cécidomie	140	Croisement réciproque	34, 80, 170, 172
Céleri	26, 195	Crossing-over	17, 31, 40-42, 169
Céréales	10-12, 90-91, 138, 146-148, 191	Cultivar	144-145, 148, 173, 190
Chanvre	23, 26, 202	Cultivars	11, 131, 137
Chi-carrée	163-164	Culture de tissus	158
Chimère	134, 171	Culture des anthères	157-158
Chimères	134	Culture des cellules	158
Chlorophylle	51, 129	Culture des ovaires	1157-158
Chou	26, 83-84, 195	Cytoplasme	84-86, 173, 176-177, 185, 187
Chou de Bruxelles	26, 195	Dattier	21, 23, 135
Chromosome homéologue	171	Datura	160
Chromosomes homologues	68, 171	de Vries	9, 14, 181-182
Citrouille	26, 53, 195	Demi-frères	53-54, 116, 173, 178
Cléistogamie	172	Dépression de	
Clone	121, 123, 125-127, 132-135, 172, 190	consanguinité	53-55, 85, 102, 104, 173
Clones	121, 123, 125-126, 132-135, 172, 190	Dérive génétique	108, 160
Coefficient de variation	59, 172	Développement des inbreds	124
Colchicine	66, 69, 72, 172	Dichogamie	27, 205
		Dicotylédones	83, 172

Différentielle de sélection	64, 173	Essais intermédiaires	153-154
Dihybridisme	37-38, 173, 179	Essais préliminaires	94, 96, 98, 101, 121, 133-134, 153-154
Dioïque	23, 26, 79, 133, 135, 173	Essais préliminaires pour le rendement	94, 96, 98, 101
Diplosporée	29, 31, 169, 174	Estimation de l'héritabilité	59, 63
Disomique	69, 80, 174	Euploïdie	66, 69
Domestication	9, 14, 90	Evolution	10, 13, 106, 149, 170, 175
Dominance	34, 36, 39-40, 45-46, 48, 50, 52, 56, 60, 67, 75, 78, 80, 82, 91, 109, 140, 146, 163, 167, 174	Expressivité	51, 78, 170
Dominance complète	36, 39-40, 44, 50, 52, 56, 60, 67, 75, 109, 140, 163, 174	Fécondation	17, 66, 84, 157, 169, 172
Dominance partielle	34, 40, 41, 91, 146, 174	Fécondation croisée	23-26, 173, 177
Duplex	67, 174	Fétuques	25
East	10, 54, 72	Fève	25
Ecart-type	58-59, 174	Fleur complète	17
Effet général de réciprocité	135	Fleur imparfaite	17
Effet spécifique de réciprocité	135	Fleur incomplète	16
Effets mineurs	49-50, 114, 141, 143	Fleur parfaite	16, 17
Eleusine	25	Fleurs pistillées	17, 78
Embryonnaire adventive	29, 31, 169, 175	Fleurs staminées	17, 164
Endive	25	Flor	140, 149
Entomologie	12	Fraisier	28
Epistasie	43, 45, 48, 56, 79, 175	Framboisier	26
Epistasie dominante	48	Frankel	10, 14, 30, 72
Epistasie récessive	48	Frederic Hallett	10
Equilibre de Hardy-Weinberg	107-108, 112	Fusariose	55
Espèces clonales	131-135	Gain par sélection	124
Espèces dioïques	23, 79, 133, 135	Gamétogenèse	15, 17, 176, 181
Espèces monoïques	22	Gardner	111, 121-122
Essais avancés	121, 153-154	Gènes à effets cumulatifs	48, 50, 52, 56
Essais comparatifs	94, 96, 134	Gènes à effets multiplicatifs	47
Essais comparatifs pour le rendement	94, 96	Gènes de résistance	142-143, 187
Essais de rendement	94, 124, 153-154	Gènes indépendants	37-39, 43, 48, 176
		Gènes létaux	56, 65

Gènes liés	40-42, 176, 187	Héritabilité réalisée	64
Gènes majeurs	55	Hétérosis	53-56, 94, 109, 117, 121, 128, 178, 190
Gènes modificateurs	54-55	Hétérozygotie	53, 90, 94, 109, 165
Génétique des populations	107, 112	Homozygotie	53-54, 90, 165
Géniteur	175	<i>Hordeum bulbosum</i>	157
Génome	66-67, 69, 175-177	<i>Hordeum jubatum</i>	66
Grain de pollen	20-22, 30-31, 74, 81-84, 179, 181	<i>Hordeum nodosum</i>	66
Grains de pollen	20-22, 28, 33, 69, 181, 184	<i>Hordeum vulgare</i>	65, 66, 157
Graminées	21, 29, 147, 158, 175	Houblon	23, 28
Greffage	28, 131, 134, 171, 177	Huile	113, 146-147
Greffon	132, 134-135, 177, 185	Hybridation interspécifique	157
Groupe de linkage	40, 178-179	Hybridation somatique	159-160
GxE	60-61, 116-117, 176	Hybride intergénérique	178
Gynogenèse	157	Hybrides doubles	122-123, 178
Gynomonoïque	177	Hybrides simples	9, 121, 123, 178
<i>H. bulbosum</i>	157-158	Hybrides trois voies	122-123, 178
<i>H. vulgare</i>	157-158	Inbred	117-118, 121-122, 128-129, 167, 178-179
Haplo-diploïdisation	53, 157-158	Inbreeding	53-54, 109-110
Haploïdie	157, 159	Incompatibilité	26-27, 81-84, 87, 179, 185
Haricot	10, 12, 26, 89-90, 104	Incompatibilité gamétophytique	81-83, 87, 179
Harlan	9, 14, 104	Incompatibilité sporophytique	81-84, 87, 179
Harvey	117, 119, 127	Intensité de sélection	64, 179
Henry de Vilmorin	10	Inter-allélique	46, 174
Hérédité cytoplasmique	160, 178	Interaction génotype-environnement	177, 179
Hérédité monogénique	34	Interactions	44, 46, 48, 60, 117, 121, 140, 179
Hérédité qualitative	33, 42, 95, 110, 177-178, 186	Interactions GxE	61, 117, 121
Hérédité quantitative	42-43, 178, 186	Interactions inter-locus	48
Héritabilité	59- 64, 178	Interphase	18-21, 179
Héritabilité au sens étroit	62, 65, 78	Intervalle de confiance	60-61
Héritabilité au sens large	62, 78	Johannsen	10, 17, 89, 90, 92
Héritabilité au sens strict	62	Jones	9, 73, 87

Laitue	13, 25	Monocotylédones	83, 181
Le Couteur	9	Monogénique	141-143, 181
Lentille	25	Monogéniques	142-143
Létalité	51	Monoïque	26, 80, 164, 181
Liaison de linkage	169, 180	Monosomes	69-70
Lignée pure	10, 90, 93, 180	Monosomie	70
Lignées consanguines	119	Monosomique	69, 81, 168, 181
Lignées isogéniques	148	Moutarde	25
Lignées pures	89-93, 105, 132	Multigénique	142
Lin	16-17, 27, 87, 94, 202	Multiplication végétative	14, 27-28, 131-132, 181
Linkage	42, 66, 101, 180	Mutagenèse	71, 134, 141, 182
Loi de Hardy-Weinberg	107-108	Mutation	51, 57, 70-72, 107, 132, 182
Louis de Vilmorin	10	Mutations géniques	70, 134
Lupin	13	Mutations somatiques	132, 134
Lutte intégrée	138, 180	Navet	67
Luzerne	13, 21, 27, 28, 127, 194	Nectarine	25
Mais	9, 13-14, 16-17, 20, 25, 27, 30, 34, 36-37, 41-42, 44, 47, 54, 56-57, 59-60, 62, 65-66, 72-73, 75, 77, 79, 81, 86-88, 90, 93, 95, 97, 101, 103, 109-111, 113, 119, 121, 131, 136-137, 139-142, 191	<i>Nicotiana</i>	159, 203
Manioc	25, 131	Niébé	25
Marcottage	28, 180	Nilson-Ehle	48, 77
Mécanismes de l'allogamie	25	Niveau de dominance	46
Mégasporogénèse	20, 181	Niveau de ploïdie	67, 165, 182
Méiose	18, 21, 25, 27, 31-32, 39-40, 72, 107-108, 132, 180, 186	Noyer	26
Mendel	10, 33, 42, 171-172, 174, 180, 186	Nulliplex	61, 182
Mesure de la variabilité	60, 172	Nullisomes	69
Métaphase	18-21, 171, 181	Nullisomie	70
Microsporogénèse	20, 181	Nullisomique	69, 183
Mitose	17-19, 171, 181	<i>Oidium</i>	77, 139
Mode d'action des gènes	45	Oignon	15, 26, 28, 87
		Oranger	133
		Orge	9, 11, 14, 16-17, 24, 27, 29, 32-33, 39-40, 43, 47, 49, 56, 59, 63, 67, 68, 86-87, 100-101, 105-106, 145-146, 157-159, 191

Origines de la variabilité	57	Polycross	125-126
Pennis	25	Polyploïdie	66, 70, 131
Panmixie	108, 183	Polyploïdisation	66, 84, 184
Parthénocarpi	132, 183	Pomme de terre	15-16, 21, 25, 27-28, 57, 131, 133-135, 137, 139, 196
Parthénogénèse	29, 31, 183	Sélection clonale	132-135
Pastèque	53	Sélection généalogique	91-93
Patate douce	131	Sélection indirecte	91
Pathogène	138, 183	Sélection massale	90-93, 110-111, 114
Pêcher	25	Sélection naturelle	116-118
Pénétrance	51, 72, 183	Sélection par épi-ligne	114, 116-117
Persil	13, 26	Sélection par filiation unipare	98
Perte de vigueur	53, 184	Sélection par haploïdie	157
Phase gamétophytique	23, 184	Sélection par la méthode Bulk	96, 99, 101
Phase sporophytique	23, 184	Sélection par la méthode épi-ligne	114, 116
Photopériodisme	57, 147, 184	Sélection par la méthode	
Photosynthèse	148, 170, 184	épi-ligne modifiée	116
Phytopathologie	13, 139, 184	Sélection par la méthode Pedigree	93
Piment	25, 196	Sélection par Pedigree	94
Pistil	15, 16, 21, 27-28, 30, 87, 183	Sélection par SSD	98
Plante fourragère	146	Sélection pour la qualité	145-146
Plantes fourragères	57, 123-125, 146, 193-194	Sélection récurrente	112-119
Plein-frères	53, 177, 184	Sélection récurrente génotypique	114
Pléiotropie	54, 184	Sélection récurrente	
Poirier	131	phénotypique	113-115
Pois	20, 25, 33, 54-55, 74	Sélection récurrente pour l'AGC	118-119
Pois chiche	25, 53	Sélection récurrente pour l'aptitude	
Pollinisation	21-22, 56, 64, 83, 86, 88, 93, 110, 114, 119, 124-125, 184	à la combinaison	117-119
Pollinisation anémophile	184	Sélection récurrente pour l'ASC	119-121
Pollinisation entomophile	184	Sélection récurrente réciproque	118-121
Pollinisation hydrophile	184	Sélection simple grain	98
Pollinisation libre	56, 64, 110, 116, 124-125, 184	Semence	27, 90, 96, 102, 104, 110-113, 188
		Semence de base	155, 188

Semences 9, 11, 90, 92, 102, 117, 122, 124, 126, 188	Tomate	13, 18, 25, 27, 70, 196
Semences certifiées 155	Top-cross	125, 190
Semences de base 155	Tournesol	26, 147, 199
Sésame 25, 147	Toxicité	144, 149
Shirreff 10	Trèfle	25-26, 67, 82, 84
Shull 10	Triplex	67, 190
Simplex 67, 188	Trisomes	69
Soja 13, 16-17, 37, 56-57	Trisomie	69, 70
Solanfe 27	Trisomiques	69, 190
Sorgho 14, 16, 17-18	Triticale	69, 191
Sporophytique 23, 84, 88,	<i>Triticum aestivum</i>	68
SSD 98, 106, 109	<i>Triticum monococcum</i>	68
Stabilité 137	<i>Triticum turgidum</i>	68
Stérilité 27, 69, 81, 84-86, 88, 189	Utilisation de l'héritabilité	64
Stérilité mâle génique 84, 85, 86	Van der Plank	140, 180
Stérilité mâle nucléo- cytoplasmique 84, 85, 86	Variabilité 27, 123, 145-146, 149, 158	
Suneson 1104, 106	Variance 58, 60-65, 190	
Superdominance 51-52, 56, 189	Variance génétique 60-64	
Systèmes d'incompatibilité 81	Variance phénotypique 60-63	
Tabac 16-17, 27, 158-159, 203	Variations chromosomiques 65	
Taux de recombinaison 42, 44, 86	Variété agricole 190	
Télophase 18-21, 189	Variété multilignée 14, 143	
Teneur en huile 146-147	Variétés clonales 132	
Teneur en protéines 116, 146	Variétés hybrides 110, 122, 124, 127-128, 190	
Test polycross 125-126	Variétés multilignées 110, 112	
Test top-cross 125	Variétés synthétiques 110, 123-125, 190	
Test-cross 37, 42, 47-48, 71-72, 119-120, 189	Variétés synthétiques de maïs 127	
Testeur 37, 42-43, 117, 119, 122, 128, 189	Vavilov 9, 14	
Tétrasones 69	Verse 13, 148	
Tétrasoniques 69, 190	Vesces 25	
	Vigne 158, 198	
	Vigueur 53, 56, 160, 173, 190	

Vigueur hybride	53, 160, 190	Wright	124, 149, 173
Virulence	140-142	Zygote	17, 22-23, 31, 170, 190
Wiebe	105		

## Table des matières

<b>Préface</b>	<b>7</b>
<b>CHAPITRE 1. RÔLE ET PLACE DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES DANS LA SOCIÉTÉ</b>	<b>9</b>
1. HISTORIQUE	9
2. DÉFINITION	10
3. BUT	11
3.1. Productivité	11
3.2. Adaptation	11
3.2.1. <i>Adaptation au milieu physique</i>	11
3.2.2. <i>Adaptation au milieu biologique</i>	12
3.3. Qualité	12
4. FORMATION DES SÉLECTIONNEURS	12
5. RÉALISATIONS	12
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	14
<b>CHAPITRE 2. LA REPRODUCTION CHEZ LES PLANTES</b>	<b>15</b>
1. MODE SEXUÉ	15
1.1. Gamétogenèse	17
1.1.1. <i>Divisions cellulaires</i>	17
1.1.1.1. Mitose	17
1.1.1.2. Méiose	17
1.1.2. <i>Microsporogenèse</i>	20
1.1.3. <i>Mégasporogenèse</i>	20
1.2. Pollinisation et fécondation	21
1.3. Formation de la graine	22
1.4. Alternance des phases chez les angiospermes	23
1.5. Détermination du sexe chez les angiospermes	23
1.6. Modes de reproduction chez les angiospermes	24
1.6.1. <i>Mécanismes de l'autogamie</i>	26
1.6.2. <i>Mécanismes de l'allogamie</i>	26
1.6.2.1. Séparation des sexes dans l'espace	26

1.6.2.2. Séparation des sexes dans le temps	26
1.6.2.3. Barrières morphologiques	28
1.6.2.4. Stérilité et incompatibilité	28
<b>2. MODE ASEXUÉ</b>	28
2.1. Multiplication végétative	28
2.2. Apomixie	29
2.2.1. <i>Aposporie</i>	29
2.2.2. <i>Diplosporie</i>	29
2.2.3. <i>Embryonnie adventive</i>	29
2.2.4. <i>Parthénogenèse</i>	29
<b>3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	30
<b>4. QUESTIONS</b>	30
<b>CHAPITRE 3. VARIATION GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DES PLANTES</b>	33
<b>1. GÉNÉTIQUE MENDÉLIENNE ET HÉRÉDITÉ QUALITATIVE</b>	33
1.1. Hérité monogénique (hérité à un seul gène)	34
1.2. Test-cross	36
1.3. Epreuve sur descendance ou Progeny test	37
1.4. Hérité à deux gènes (dihybridisme)	37
1.4.1. <i>Recombinaison de deux gènes indépendants</i>	37
1.4.2. <i>Recombinaison de deux gènes liés</i>	40
2. Hérité quantitative	42
2.1. Exemple d'hérité quantitative	42
2.2. Ségrégation transgressive	44
2.3. Modes d'action des gènes	45
2.3.1. <i>Interactions intra-locus</i>	45
2.3.1.1. Additivité	45
2.3.1.2. Dominance	45
2.3.1.2.1. Dominance complète	45
2.3.1.2.2. Dominance partielle	45
2.3.1.2.3. Superdominance	45
2.3.2. <i>Interactions inter-allélique et inter-locus</i>	46
2.3.2.1. Effets additifs	46
2.3.2.2. Effets multiplicatifs	47
2.3.3. <i>Interactions inter-locus</i>	48
2.3.3.1. Epistasie	48
2.3.3.1.1. Epistasie dominante	48
2.3.3.1.2. Epistasie récessive	48

2.3.3.1.3. Interaction entre un gène dominant et un gène récessif s'exprimant par le même phénotype	48
2.3.3.1.4. Deux gènes à effets cumulatifs	48
2.3.3.1.5. Deux gènes dominants sans effets cumulatifs	49
2.3.3.1.6. Deux gènes récessifs se traduisant par le même phénotype	49
2.3.3.2. Gènes modificateurs à effets mineurs	49
2.3.4. <i>Autres modes d'action des gènes</i>	
2.3.4.1. Pléiotropie	49
2.4. Inbreeding (consanguinité) et hétérosis (vigueur hybride)	53
2.4.1. <i>Inbreeding</i>	53
2.4.2. Hétérosis	54
2.4.2.1. Explication de l'hétérosis	54
2.4.2.1.1. Théorie de la superdominance	54
2.4.2.1.2. Théorie de la dominance	56
2.4.2.1.3. Théorie de l'épistasie	56
2.4.2.2. Utilisation de l'hétérosis	56
2.5. Origines de la variabilité	57
2.5.1. <i>Variabilité due à l'environnement</i>	57
2.5.2. <i>Variabilité génétique</i>	57
2.6. Mesure de la variabilité	58
2.6.1. <i>Paramètres statistiques d'une population</i>	58
2.6.2. <i>Héritabilité</i>	59
2.6.2.1. Estimation de l'héritabilité	59
2.6.2.1.1. Méthode de comparaison des variances	60
2.6.2.1.2. Méthode de la régression	63
2.6.2.1.3. Héritabilité réalisée	64
2.6.2.2. Estimation du gain dû à la sélection	64
3. VARIATIONS CHROMOSOMIQUES	65
3.1. Euploïdie	66
3.1.1. <i>Autopolyploïdes ou autopolloïdes</i>	66
3.1.1.1. Production des autopolloïdes	66
3.1.1.2. Caractéristiques des autopolloïdes	66
3.1.2. <i>Allopolyploïdes ou allopolloïdes</i>	68
3.1.2.1. Allopolloïdes naturels	68
3.1.2.2. Allopolloïdie induite	69
3.1.2.3. Caractéristiques des allopolloïdes	69
3.2. Aneuploïdie	69
4. MUTATION ET AMÉLIORATION DES PLANTES	70
5. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	72
6. QUESTIONS	74

<b>CHAPITRE 4. INCOMPATIBILITÉ ET STÉRILITÉ MÂLE</b>	<b>81</b>
1. INCOMPATIBILITÉ	81
1.1. Systèmes d'incompatibilité	81
1.1.1. <i>Incompatibilité gamétophytique</i>	81
1.1.2. <i>Incompatibilité sporophytique</i>	82
1.1.3. <i>Pseudo-auto-compatibilité</i>	83
1.2. Incompatibilité et amélioration des plantes	84
2. STÉRILITÉ MÂLE (ANDROSTÉRILITÉ)	84
2.1. Formes de stérilité mâle	84
2.1.1. <i>Stérilité mâle génique</i>	84
2.1.2. <i>Stérilité mâle nucléo-cytoplasmique</i>	84
2.2. Utilisation de la stérilité mâle	86
3. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	86
4. QUESTIONS	87
<b>CHAPITRE 5. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES AUTOGAMES</b>	<b>89</b>
1. THÉORIE DES LIGNÉES PURES	89
2. VARIÉTÉS OU POPULATIONS LOCALES (ou populations de pays)	90
3. MÉTHODES DE SÉLECTION	90
3.1. Sélection dans des populations hétérogènes	90
3.1.1. <i>Sélection massale</i>	90
3.1.2. <i>Sélection généalogique</i>	91
3.1.3. <i>Comparaison entre la sélection massale et la sélection généalogique</i>	92
3.2. Sélection après hybridation	92
3.2.1. <i>Sélection par la méthode Pedigree</i>	93
3.2.2. <i>Sélection par la méthode "Bulk"</i>	96
3.2.3. <i>Sélection par la méthode SSD ("Single-Seed-Descent")</i>	98
3.2.4. <i>Comparaison des trois méthodes de sélection</i>	100
3.2.5. <i>Exemples de méthodes de sélection</i>	100
3.3. Backcross	102
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	104
5. QUESTIONS	104

<b>CHAPITRE 6. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES ALLOGAMES</b>	<b>107</b>
1. QUELQUES RAPPELS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS	107
1.1. Définition de la population	107
1.2. Panmixie	107
1.3. Loi de Hardy-Weinberg	107
1.4. Calcul de la fréquence des gènes	108
1.5. Dérive génétique	108
1.6. Inbreeding lié à la taille de la population	109
2. CARACTÉRISTIQUES DES PLANTES ALLOGAMES	109
2.1. Hétérozygotie	109
2.2. Hétérogénéité	110
2.3. Effets de l'inbreeding	110
3. MÉTHODES D'AMÉLIORATION	110
3.1. Amélioration des populations	110
3.1.1. <i>Sélection massale</i>	111
3.1.2. <i>Sélection récurrente</i>	112
3.1.2.1. Sélection récurrente phénotypique ou simple	113
3.1.2.2. Sélection récurrente génotypique	114
3.1.2.2.1. Sélection par la méthode épi-ligne	114
3.1.2.2.2. Sélection par la méthode épi-ligne modifiée	116
3.1.2.2.3. Sélection récurrente pour l'aptitude à la combinaison	117
3.1.2.2.4. Sélection récurrente réciproque	118
3.2. Variétés hybrides	120
3.2.1. <i>Développement des inbreds</i>	121
3.2.2. <i>Test des inbreds pour l'aptitude à la combinaison</i>	121
3.2.3. <i>Développement des hybrides simples</i>	121
3.2.4. <i>Développement des hybrides trois voies et doubles</i>	122
3.3. Variétés synthétiques	123
3.3.1. <i>Pourquoi des variétés synthétiques au lieu des variétés hybrides?</i>	123
3.3.2. <i>Estimation de la performance des variétés synthétiques</i>	124
3.3.3. <i>Variétés synthétiques des plantes fourragères</i>	124
3.3.3.1. Test pour l'aptitude à la combinaison	124
3.3.3.1.1. Progeny test des plantes à pollinisation libre	125
3.3.3.1.2. Test Top-cross	125
3.3.3.1.3. Test à partir des croisements simples	125
3.3.3.1.4. Test Polycross	125
3.3.3.2. Exemple du développement d'une variété synthétique par l'utilisation du test polycross	126
3.3.4. <i>Variétés synthétiques de maïs</i>	127

4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	127
5. QUESTIONS	129
<b>CHAPITRE 7. MÉTHODES D'AMÉLIORATION DES PLANTES À MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE</b>	<b>131</b>
1. SÉLECTION CLONALE	132
1.1. Sélection dans une population hétérogène	132
1.2. Sélection clonale après hybridation	133
1.3. Sélection clonale après mutation	134
2. GREFFAGE	134
3. FACTEUR TEMPS ET DURÉE DE VIE ÉCONOMIQUE	135
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	135
<b>CHAPITRE 8. SÉLECTION POUR LA STABILITÉ, LA QUALITÉ ET LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES</b>	<b>137</b>
1. SÉLECTION POUR LA STABILITÉ	137
1.1. Résistance aux maladies	137
1.1.1. <i>Nature de la résistance aux maladies</i>	138
1.1.2. <i>Génétique de la résistance aux maladies</i>	139
1.1.3. <i>Origines des résistances aux maladies</i>	141
1.1.4. <i>Méthodes de sélection pour la résistance aux maladies</i>	141
1.1.4.1. Variétés multilignées	142
1.1.4.2. Pyramidisation des gènes de résistance	142
1.1.4.3. Sélection stabilisatrice	142
1.1.5. <i>Comparaison entre la résistance monogénique et la résistance polygénique</i>	143
1.2. Résistance aux insectes	143
1.2.1. <i>Mécanismes de la résistance aux insectes</i>	143
1.2.2. <i>Génétique de la résistance aux insectes</i>	143
1.2.3. <i>Persistance de la résistance</i>	144
1.3. Résistance à d'autres stress de l'environnement	144
1.3.1. <i>Sélection indirecte pour la résistance aux stress</i>	144
1.3.2. <i>Sélection directe pour la résistance aux stress</i>	145
1.3.3. <i>Sélection dans des conditions contrôlées au laboratoire</i>	145
1.3.4. <i>Sélection pour les facteurs de résistance</i>	145
2. SÉLECTION POUR LA QUALITÉ DU PRODUIT	145
2.1. Caractères de qualité	146

2.2. Quelques exemples de sélection pour la qualité	146
2.2.1. Teneur en protéines chez les céréales	146
2.2.2. Teneur en huile	147
2.2.3. Sélection pour la qualité fourragère	147
3. SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES	147
3.1. Choix des caractères physiologiques	147
3.2. Exemples de sélection pour les caractères physiologiques	148
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	148
CHAPITRE 9. GESTION D'UN PROGRAMME DE SÉLECTION. CAS DES PLANTES AUTOGAMES	151
1. FORMULATION DES OBJECTIFS	151
2. CHOIX DES PARENTS ET RÉALISATION DES CROISEMENT	151
3. POPULATIONS EN SÉGRÉGATION	152
4. ESSAIS DE RENDEMENT	153
4.1. Essais préliminaires	153
4.2. Essais intermédiaires	153
4.3. Essais avancés	154
5. PRODUCTION ET DISTRIBUTION DES SEMENCES	154
5.1. Étapes de production et de distribution	154
5.2. Admission à la vente d'une variété nouvelle	155
CHAPITRE 10. TECHNIQUES NOUVELLES DE SÉLECTION	157
1. SÉLECTION PAR HAPLOÏDIE	157
1.1. Hybridation interspécifique	157
1.2. Culture des anthères et des grains de pollen	158
1.3. Culture des ovaires	158
2. CULTURE DES CELLULES ET DE TISSUS	159
3. HYBRIDATION SOMATIQUE	159
4. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	160
ANNEXE 1. RÉPONSES AUX QUESTIONS	161

<b>ANNEXE 2. GLOSSAIRE</b>	167
<b>ANNEXE 3. PRINCIPALES ESPÈCES VÉGÉTALES CULTIVÉES</b>	191
<b>INDEX ALPHABÉTIQUE</b>	205
<b>TABLE DES MATIÈRES</b>	213

### LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX DANS LE TEXTE

Figure 1. Schéma de la structure d'une fleur	16
Figure 2. Mitose	18
Figure 3. Méiose	19
Figure 4. Schéma d'un ovaire montrant un ovule avec un sac embryonnaire mature	21
Figure 5. Germination du grain de pollen et développement du tube pollinique	22
Figure 6. Alternance des phases chez le maïs	24
Figure 7. Schéma représentant deux plantes de maïs (A et B) avec la possibilité d'autofécondation (B x B) et de fécondation croisée (A x B)	25
Figure 8. Schéma de la fleur d'une graminée (orge), d'une légumineuse (luzerne) et d'une solanée (tomate)	27
Figure 9. Schéma de graines d'orge à six rangs, à deux rangs et à six rangs avec représentation d'une graine latérale	34
Figure 10. Appariement chromosomique durant la méiose	41
Figure 11. Distribution de fréquences de la F <sub>2</sub> dans le cas de l'hérédité de la couleur du grain de blé	44
Figure 12. Distribution d'une population pour un caractère à hérédité quantitative	47
Figure 13. Évolution de l'homozygotie en fonction de différentes formes d'inbreeding et effets des autofécondations successives sur la hauteur et le rendement du maïs	55
Figure 14. Schéma théorique de l'interaction GxE	61
Figure 15. Distribution de la F <sub>2</sub> et de la F <sub>3</sub> obtenue à partir d'un certain nombre d'individus sélectionnés à la F <sub>2</sub>	65
Figure 16. Système d'incompatibilité gamétophytique	82
Figure 17. Croisement dans un cas de stérilité mâle nucléo-cytoplasmique	85
Figure 18. Méthode de sélection par pedigree	95
Figure 19. Méthode de sélection par "Bulk"	97
Figure 20. Méthode de sélection par SSD	99

Figure 21. Procédure du Backcross dans lequel un gène de résistance à la rouille (R) est introduit de la variété B (parent donneur) à la variété A (parent récurrent)	103
Figure 22. Réponse à la sélection récurrente du pourcentage d'huile dans une population de maïs	113
Figure 23. Schéma de la sélection récurrente phénotypique	115
Figure 24. Réponse à la sélection pour la teneur en protéines (moyenne ajustée)	116
Figure 25. Schéma de la sélection récurrente pour l'AGC et l'ASC	118
Figure 26. Schéma de la sélection récurrente réciproque	120
Tableau 1. Relation entre la structure de la fleur et celle de la graine mûre chez les angiospermes	23
Tableau 2. Liste de certaines espèces autogames	25
Tableau 3. Liste de certaines espèces allogames	26
Tableau 4. Illustration de la production des générations F <sub>1</sub> et F <sub>2</sub> à partir d'un croisement monohybride	36
Tableau 5. Croisement pour un cas de dihybridisme avec deux gènes indépendants	38
Tableau 6. Distribution de fréquences de génotypes et phénotypes (F <sub>2</sub> ) à partir d'un croisement dihybride avec deux gènes indépendants et dominance complète	39
Tableau 7. Méthode de combinaison de génotypes (F <sub>2</sub> ) dans un croisement dihybride (2 gènes indépendants)	39
Tableau 8. Détermination du taux de recombinaison entre deux gènes liés Cas du nombre de rangs et de la couleur de la glumelle inférieure chez l'orge	42
Tableau 9. Illustration d'un cas d'hérédité quantitative avec trois gènes indépendants	43
Tableau 10. Quelques types d'action des gènes pour un modèle à deux loci (A et B) avec deux allèles par locus	50
Tableau 11. Quelques formules pour la détermination des nombres de gamètes, de génotypes et de phénotypes, et des ratios génotypiques et phénotypiques dans le cas de ségrégation de n loci indépendants	52
Tableau 12. Évolution de l'homozygotie par autofécondation	53
Tableau 13. Distribution de fréquences du nombre de grains par épi d'orge	78
Tableau 14. Quelques exemples de croisements entre génotypes pour les incompatibilités gamétophytique et sporophytique	83
Tableau 15. Résultats d'exemples de croisements avec une stérilité mâle nucléo-cytoplasmique	86
Tableau 16. Poids (cg) des graines choisies et ceux de leur descendance entre 1902 et 1907	105

Tableau 17. Évolution du nombre de plantes dans un mélange de quatre variétés d'orge pendant dix ans (1932-1941) et du pourcentage du rendement total des quatre variétés à l'état pur (moyenne de 8 ans, 1933-1940)	105
Tableau 18. Relation gène-pour-gène dans le cas de la résistance aux maladies	140
Tableau 19. Moyennes et intervalles de la teneur en protéines (%) pour différentes céréales	146

### LISTE DES TABLEAUX EN ANNEXES

Tableau 1. Principales espèces végétales cultivées. Céréales	191
Tableau 2. Principales espèces végétales cultivées. Légumineuses alimentaires	192
Tableau 3. Principales espèces végétales cultivées. Graminées fourragères	193
Tableau 4. Principales espèces végétales cultivées. Légumineuses fourragères	194
Tableau 5a. Principales espèces végétales cultivées. Légumes (y compris les légumes feuillus, racines et tubercules)	195
Tableau 5b. Principales espèces végétales cultivées. Légumes (y compris les légumes feuillus, racines et tubercules) (suite à fin)	196
Tableau 6a. Principales espèces végétales cultivées. Arbres fruitiers	197
Tableau 6b. Principales espèces végétales cultivées. Arbres fruitiers (suite à fin)	198
Tableau 7. Principales espèces végétales cultivées. Plantes oléagineuses	199
Tableau 8. Principales espèces végétales cultivées. Plantes sucrières	200
Tableau 9. Principales espèces végétales cultivées. Plantes aromatiques, condimentaires, médicinales et à parfums	201
Tableau 10. Principales espèces végétales cultivées. Plantes textiles	202
Tableau 11. Principales espèces végétales cultivées. Plantes stimulantes	203
Tableau 12. Principales espèces végétales cultivées. Plantes gonifières, tinctoriales et tannantes	204

### PLANCHES EN COULEURS

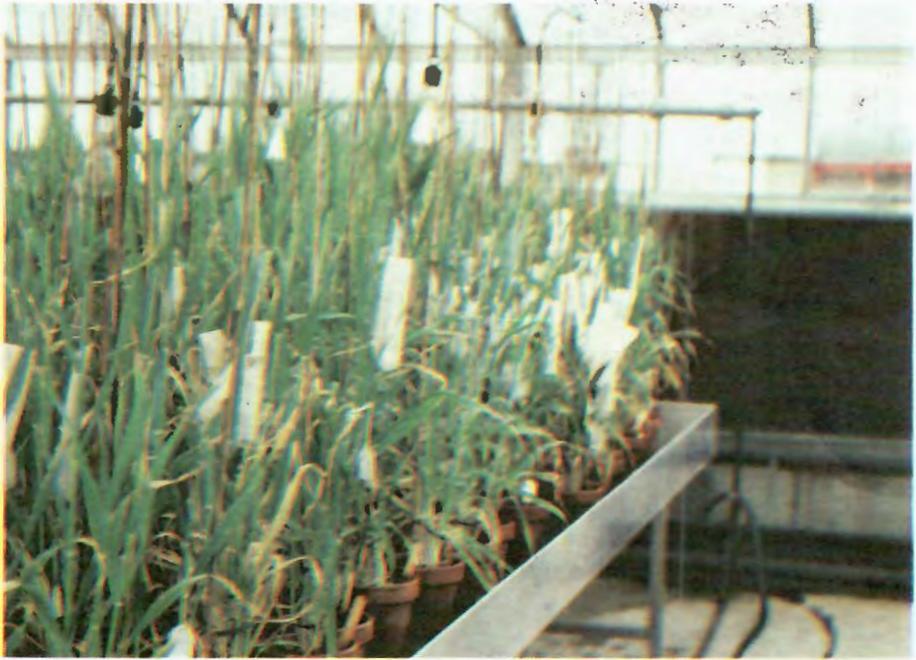
Photo 1. Effet de la dépression de consanguinité chez le maïs	223
Photo 2. Castration d'un épi de blé	224
Photo 3. Bloc de croisement d'orge dans une serre	225
Photo 4. Semis dense pour la méthode SSD	226
Photo 5. Ensachage d'une inflorescence mâle de maïs pour la collecte du pollen	227
Photo 6. Pollinisation artificielle d'un épi de maïs	228
Photo 7. Protection de l'inflorescence femelle après pollinication chez le maïs	229
Photo 8. Différents groupes de linkage d'une orge haploïde développée par la technique de <i>bulbosum</i>	230



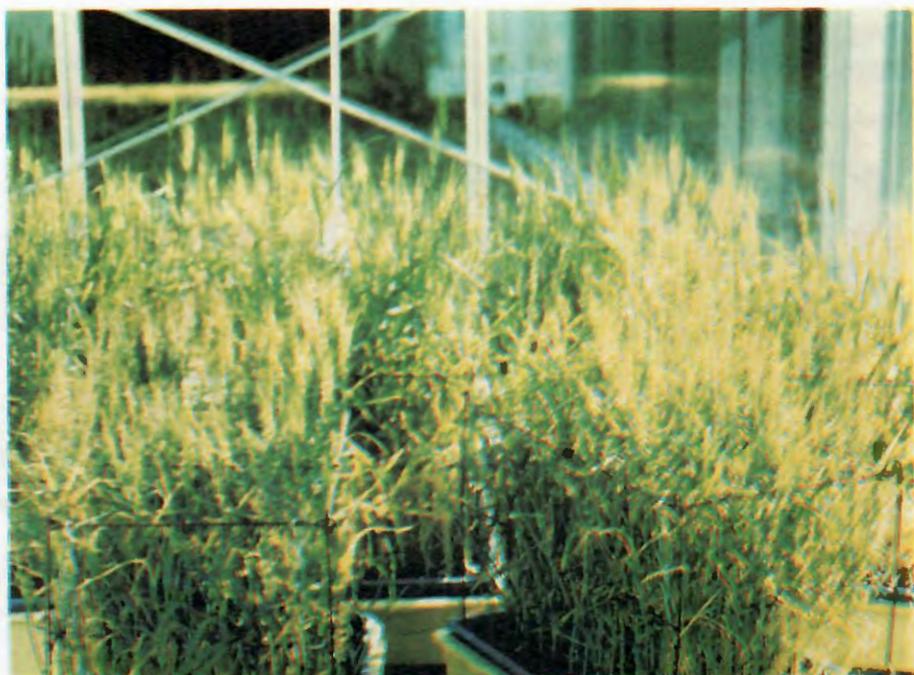
**Effet de la dépression de consanguinité chez le maïs**



**Castration d'un épi de blé**



**Bloc de croisement d'orge dans une serre**



**Semis dense pour la méthode SSD**



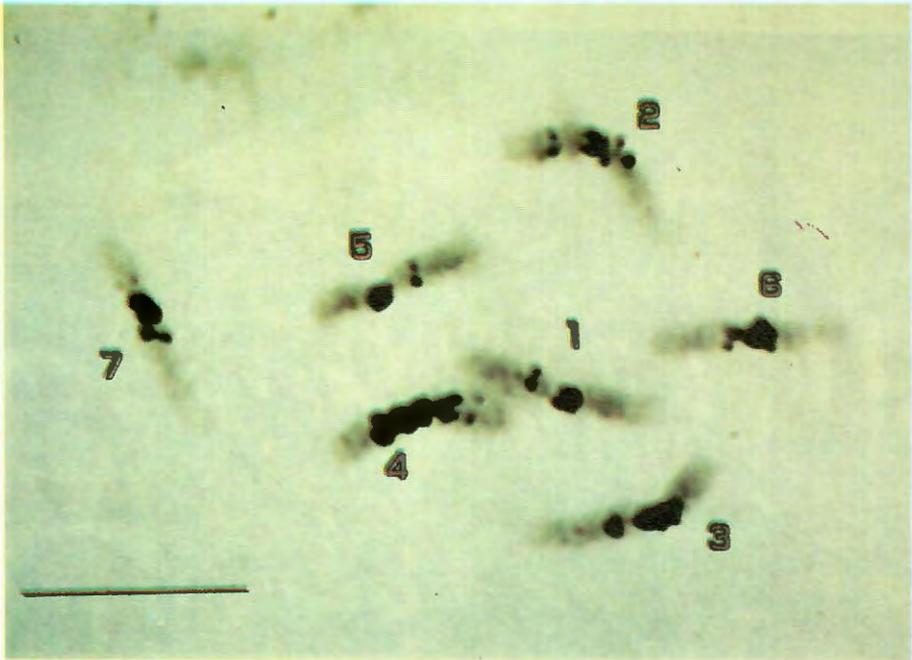
**Ensachage d'une inflorescence mâle de maïs pour la collecte du pollen**



**Pollinisation artificielle d'un épi de maïs**



**Protection de l'inflorescence femelle après pollinisation chez le maïs**



Différents groupes de linkage d'une orge haploïde développée par la technique de *bulbosum*

# Parus chez Actes Éditions

## ...Revue

Actes de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II (ISSN 0851-0466) Périodique Scientifique et Technique Multidisciplinaire Trimestriel paraissant en Anglais ou Français avec résumés en Arabe, Anglais et Français (12ème année)

## ...Proceedings

Sécheresse, gestion des eaux et production alimentaire

(Actes de la Conférence d'Agadir, 1985) 1988

Constitution de réseaux thématiques de recherche agricole au Maghreb

A. BIROUK, A. OUHSINE & T.E. AMEZIANE (Éds), 1989

8th Congress of the Mediterranean Phytopathological Union, 1990 (épuisé)

Ley Farming, Maria AMINE (éd.), 1991

Conservation des ressources végétales, M. REJDALI & V.H. HEYWOOD (Éds), 1991

## ...dans la collection Manuels Scientifiques & Techniques (MST)

Les maladies infectieuses du mouton, T. I & II par M. FASSI-FEHRI, 1988

L'élevage du mouton dans un pays à climat méditerranéen. Le système agro-pastoral du Maroc par A. KABBALI & Y. M. BERGER (éd.), 1990

## ...dans la collection Travaux Sur le Terrain (TST)

Réflectance spectrale des sols de Settat (Chaoula, Maroc) par M. HINSE, Q.H.J. GWYN, F. BONN, A. MERZOUK, M. BADRAOUI & L. SERRAOÛ, 1989

## ...dans la collection Thèmes & Travaux de Recherche (TTR)

L'Olivier et ses dérivés, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, 1990

## ...dans la collection Documents Scientifiques & Techniques (DST)

L'Amandier et sa culture au Maroc

par R. LOUSSERT, H. MOUSSAOUI & D. M. WALALI-LOUDIYI, 1989

Phoracantha par A. FRAVAL & M. HADDAN, 1989

*Lymantria dispar* par A. FRAVAL (Éd.), 1989

L'Amandier au Maroc (Collection de diapositives) par R. LOUSSERT, 1989

À la Découverte de la forêt de la Mamora (couverture en liège)

par Gh. CHLYEH, A. FRAVAL, J. NADORI & C. VILLEMANT, 1990

Les noms des plantes au Maroc par P. Y. BERTRAND, 1991

**Les mauvaises herbes du Sous**

par C. BOULET, M. BOUHACHE, M. WAHBI & A. TALEB, 1991

**Le patrimoine végétal des Provinces sahariennes du Maroc**

par A. BIROUK, J. LEWALLE & M. TAZI, 1991

**La faune du Chêne-lège**, C. VILLEMANT & A. FRAVAL (Éds.), 1991

**...dans la collection Documents Scientifiques & Techniques (DST)  
Logiciels**

**GIRAF (Guide Informatique des Ravageurs des Arbres Fruitières)**

par A. FRAVAL & S. MERZOUK, 1989, (sur disquette 5,25"ou 3, 5")

**LEPISM (Logiciel d'Enseignement des produits Phytosanitaires avec Index des Spécialités Marocaines)** par A. FRAVAL & S. MERZOUK, 1991 (sur disquette)

**...dans la collection Agriculture et Développement (ED)**

**Productions fourragères et systèmes animaux** par F. GUESSOUS, 1991

**Le secteur des légumineuses alimentaires au Maroc**, 1992

**...dans la collection Économie et Développement (ED)**

**Agriculture et revenus** par M. RAKI, 1991

**L'Impôt, l'état et l'ajustement** par N. AKESBI, 1992

**...dans la collection Stages**

**Stage en entreprise agricole en France** par A. ZOUGGARI, 1991

**...En préparation**

**Les Ravageurs des arbres fruitiers** par M. HMIMINA & A. FRAVAL (Éds.)

**L'Olivier** par R. LOUSSERT, D. M. WALALI-LOUDIYI & H. MOUSSAOUI

**Le Bananier** par R. LOUSSERT & D. M. WALALI-LOUDIYI (Éds.)

**Arbres et arbustes du Maroc** par J. LEWALLE (Éd.)

**L'Apiculture** par E. MOHSSINE & A. FRAVAL (Éd.)

**Les mauvaises herbes du Gharb** par A. TALEB *et al.*

Pour plus d'informations, contacter :

**Pr. M. ETTALIBI**, Éditeur en Chef, Actes Editions, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, B.P. 6202 Rabat-Institut RABAT (Maroc),

Tél. (07) 77 43 51; Telex AGROVET 368 73 M ou 360 89 M ; Fax (07) 77 81 10 ou 77 58 38

Achévé d'imprimer  
3ème trimestre 1992  
Imprimerie El Maârif Al Jadida  
Rabat



## ملخص

يتناول هذا الكتاب المبادئ الرئيسية للتحسين الوراثي للنبات. وقد روعي التوازن بين المبادئ النظرية و التطبيقية.

## Abstract

This document is an introductory textbook of plant breeding. It presents in a balanced manner the theoretical and applied aspects.

## Résumé

Cet ouvrage traite les principes de base de l'amélioration génétique des plantes. Il présente de façon équilibrée les aspects théoriques et appliqués.

## Resumen

Se trata en este documento de los principios de base de la mejoría genética de plantas. Se presenta de manera equilibrada los aspectos teoríticos y aplicados.

Né en 1951 à Oulad Taïma (Agadir), Dr Ahmed Zahour a fait ses études primaires et secondaires à Agadir. Il a fait ses études universitaires à l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II à Rabat et à l'Université du Minnesota (USA). Ingénieur Agronome Améliorateur en 1977 (L.A.V. Hassan II), Ahmed Zahour a obtenu le grade de Docteur d'état ès-Sciences Agronomiques (L.A.V. Hassan II) et de PhD (Univ. Minnesota) en 1985.

Sur le plan activités d'enseignement et de recherche, Ahmed a été recruté par l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II en tant que Professeur en Amélioration génétique au Département d'Agronomie et Amélioration des Plantes et ce de 1977 à 1987. Son intérêt et son succès dans le Programme National sur l'Amélioration de l'Orge lui ont valu le poste d'Améliorateur d'Orge à l'ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) en Syrie de 1987 au 8 juillet 1990, date à laquelle il trouva la mort à la suite d'un accident sur la route.

En tant que Professeur et Chercheur de talent, Dr ZAHOUR a encadré au moins une douzaine de mémoires d'ingénieur d'état en Amélioration Génétique des Plantes. Son travail de qualité au Maroc et son expérience internationale en Asie de l'Ouest et en Afrique du Nord lui ont valu une renommée internationale dans le domaine de l'amélioration de l'orge.

Dr Zahour a laissé deux jeunes filles Hajar et Ayah, vivant actuellement à Casablanca avec leur maman Laïla.

Avant sa mort, il avait achevé la rédaction de cet ouvrage qui perpétuera, sans aucun doute, sa volonté d'améliorer les plantes pour le bien-être de l'homme.

Actes Éditions, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II

B.P. 6202, Rabat-Instituts, RABAT (MAROC)

Télex AGROVET 368 73 M ou 360 89 M ; Fax 77 81 10 ou 77 58 38 ; Tél. (07) 77 43 51