

Synthèses

Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes

André Gallais



éditions
Quæ

Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes

Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes

André Gallais

Éditions Quæ
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Éthologie appliquée.

Comportements animaux et humains, questions de société

Alain Boissy, Minh-Hà Pham-Delègue, Claude Baudoin, coord.

2009, 264 p.

La forêt face aux tempêtes

Yves Birot, Guy Landmann, Ingrid Bonhême, coord.

2009, 472 p.

Génétique moléculaire des plantes

Frank Samouelian, Valérie Gaudin, Martine Boccara

2009, 208 p.

La multifonctionnalité de l'agriculture

Une dialectique entre marché et identité

Groupe Polanyi

2008, 360 p.

Virus des Solanacées.

Du génome viral à la protection des cultures

Georges Marchoux, Patrick Gognalons, Kahsay Gébré Sélassié, coord.

2008, 896 p.

Table des matières

Avant-propos	VII
Remerciements	XI

PREMIÈRE PARTIE. HÉTÉROSI ET DÉPRESSION DE CONSANGUINITÉ

1. Description des manifestations de l'hétérosis	3
Définition de l'hétérosis et de la dépression de consanguinité	3
L'hétérosis varie selon le système naturel de reproduction des espèces	8
L'hétérosis varie selon les caractères.....	12
L'hétérosis dépend du milieu	27
L'hétérosis dépend de la distance génétique entre les parents.....	32
L'hétérosis affecte aussi l'expression de la variabilité génétique.....	50
Conclusions	53
2. Les bases génétiques de l'hétérosis	55
La complémentation interlocus : les mécanismes de la dominance et de l'épistasie.....	55
La complémentation intralocus : le mécanisme de la superdominance..	75
Discussion des deux mécanismes de l'hétérosis	94
Conclusion de la première partie	133

DEUXIÈME PARTIE. L'UTILISATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE DANS LA SÉLECTION

3. Les variétés hybrides et leur sélection	139
Introduction	139
Justification des variétés hybrides.....	156
Type optimal d'hybrides entre lignées.....	162
Principe de la création des variétés hybrides	167
Principaux schémas de création de variétés hybrides	178

Le contrôle de l'hybridation à grande échelle et la production de semences	191
La gestion de la variabilité : constitution de groupes hétérotiques	203
L'inscription au catalogue des variétés hybrides et leur sélection conservatrice	205
4. La sélection récurrente et l'utilisation du temps en vue de la création de variétés hybrides	209
Bilan de la sélection généalogique pour la création d'hybrides.....	209
Les bases d'une stratégie intégrée de la sélection et de la création variétale	211
Les principaux schémas de sélection récurrente	217
L'utilisation de la stérilité mâle en sélection récurrente	245
La sélection récurrente assistée par marqueurs	249
La réponse à la sélection à long terme	263
5. Aspects économiques et socio-économiques du choix des variétés hybrides	273
Choix d'un type de variétés en fonction du potentiel génétique de production.....	273
Choix d'un type de variété en fonction de son intérêt économique	281
Hybrides vs population améliorée à long terme pour les plantes allogames de grande culture.....	293
Les aspects socio-économiques.....	295
Conclusion de la deuxième partie	299
Annexe 1. Quelques notions de génétique et d'amélioration des plantes.....	301
Notions de génétique	301
Notions de génétique des populations	303
Notions de génétique quantitative.....	305
Notions d'amélioration des plantes	311
Annexe 2. Table « Intensité de sélection ».....	315
Références bibliographiques.....	317
Glossaire	341
Liste des abréviations	351
Index.....	353

Avant-propos

L'hétérosis¹ est l'augmentation de vigueur observée au niveau de la descendance du croisement entre deux individus génétiquement éloignés. De façon plus précise, il correspond à la supériorité de l'hybride par rapport au meilleur parent. Il a pour corollaire la baisse de vigueur chez les individus issus de croisements entre apparentés. C'est une manifestation biologique universelle chez les organismes supérieurs qui traduit un avantage de l'hétérozygotie du génome. Bien que les grandes hypothèses pour expliquer cet avantage, dominance et superdominance, aient été formulées au début du xx^e siècle, il est encore difficile aujourd'hui de conclure avec précision sur l'importance relative de ces deux mécanismes ; l'hétérosis est même parfois considéré comme un phénomène mystérieux. Pourtant, de nombreux travaux pour en comprendre les bases génétiques ont été réalisés en près d'un siècle de recherches, avec des approches de génétique des populations, de génétique quantitative et des expériences de sélection. À partir des années 1990, le développement des marqueurs moléculaires a permis une étude plus analytique par l'identification de locus impliqués, alors que les expériences de génétique quantitative « statistique » et les expériences de sélection ne permettaient de conclure que de façon globale au niveau de l'ensemble de tous les gènes intervenant. Aujourd'hui, avec les progrès de la génomique fonctionnelle, les outils d'analyse sont devenus plus puissants et permettent d'étudier le fonctionnement des gènes en cause ; des pistes nouvelles apparaissent alors pour expliquer ou reformuler l'avantage de l'état hétérozygote à des locus particuliers ou sur l'ensemble du génome.

Malgré une compréhension encore assez imprécise des bases génétiques de l'hétérosis, c'est un phénomène très utilisé en amélioration des plantes. Son existence est même souvent avancée pour justifier le développement de variétés hybrides. Il est vrai que s'il est dû à l'avantage de l'état hétérozygote à un locus, les variétés hybrides s'imposent, alors que si cet avantage n'existe pas, il serait envisageable de développer des lignées homozygotes aussi bonnes que les hybrides. Pourtant, du point de vue de la méthodologie de la création de variétés, ce n'est pas ce phénomène qui fonde la sélection de ce type de variétés. En effet, le concept à la base des variétés hybrides est équivalent à celui des variétés clones ou des variétés lignées : c'est le concept « d'isolement » d'un génotype pour pouvoir reproduire à grande échelle le meilleur génotype d'une population. Ainsi, les hybrides simples entre lignées homozygotes permettent de reproduire à grande échelle des génotypes très performants d'une population ou d'un hybride de population. Cependant, c'est le corollaire de l'hétérosis, la dépression de consanguinité, qui fait que la voie lignée pure n'est pas développée chez la plupart des plantes où ce phénomène est

1. Dans cet ouvrage, consacrant un usage largement répandu et reconnu par l'Académie française, j'utilise hétérosis au masculin.

très marqué. Notre relative ignorance des bases de l'hétérosis n'a d'ailleurs pas été un obstacle à la mise au point de variétés hybrides très performantes.

Le sujet « variétés hybrides » n'a cependant pas qu'une dimension génétique et technique, il a aussi une dimension socio-économique importante. En effet, avec les variétés hybrides, pour bénéficier de la vigueur hybride maximum, l'agriculteur est pratiquement obligé de renouveler ses semences pour chaque semis, alors qu'il pourrait s'auto-provisionner dans une certaine mesure avec des variétés populations ou des variétés lignées. Le développement des variétés hybrides a donc affecté toute l'organisation de la sélection et de la production de semences et il amène à s'interroger sur le financement de l'amélioration génétique des variétés. Par ailleurs, les variétés hybrides ont souvent été associées à une agriculture qualifiée d'intensive ; aujourd'hui la remise en cause de cette agriculture se traduit par une controverse sur l'intérêt des variétés hybrides pour l'agriculteur. Pourtant, les variétés hybrides se sont imposées en amélioration des plantes et en amélioration des animaux domestiques (porc, volailles, poissons). En amélioration des plantes, elles ne sont pas limitées aux espèces allogames où l'hétérosis est le plus fort, elles sont aussi développées chez les plantes autogames. En fait, pour les plantes à reproduction sexuée, elles se sont développées dès que le contrôle du croisement à grande échelle est devenu techniquement et économiquement possible. Pourquoi ? Est-ce l'obtenteur qui les imposerait à l'agriculteur ou est-ce pour l'intérêt qu'elles représentent pour l'agriculteur ou l'utilisateur des productions de ces variétés ? Nous verrons que c'est souvent dans l'intérêt des trois parties : sélectionneur, agriculteur et utilisateur (consommateur ou industriel).

L'ensemble des résultats obtenus depuis un siècle sur l'hétérosis par différentes voies d'approche, le développement de nouveaux outils à la disposition du sélectionneur, ainsi que la remise en question par certaines analyses socio-économiques de l'intérêt des variétés hybrides justifiaient une mise au point, avec une synthèse des faits et connaissances sur les deux sujets : hétérosis et sélection des variétés hybrides. C'est à une telle mise au point que correspondent les deux parties de l'ouvrage. La première partie rappelle les faits expérimentaux, discute des différents mécanismes explicatifs de la vigueur hybride et montre ce que les très nombreuses études réalisées depuis près d'un siècle permettent de conclure sur l'importance respective des divers mécanismes en jeu. La seconde partie est consacrée à la justification et à la sélection des variétés hybrides. À ce niveau est intégrée l'utilisation d'outils puissants à la disposition du sélectionneur, tels que l'haplodiploïdisation et les marqueurs moléculaires. La discussion sur la recherche de l'efficacité à court terme et à long terme de la création variétale amène à une organisation particulière de l'ensemble du processus de sélection au centre duquel se trouve l'amélioration par sélection récurrente. Enfin, le dernier chapitre est consacré à la justification économique des variétés hybrides par rapport à d'autres types de variétés. Elle conduit à reposer le problème de l'organisation de la sélection pour que l'agriculteur ait bien toujours à sa disposition les variétés lui permettant d'avoir la meilleure marge économique.

Au niveau des deux parties, l'aspect historique n'est que brièvement évoqué. J'ai surtout voulu faire une synthèse suffisamment détaillée sur les connaissances du phénomène d'hétérosis et sur les bases scientifiques du développement des variétés hybrides, à court et à long termes, en y incluant certaines considérations économiques. Dans cette synthèse, particulièrement sur l'hétérosis, de nombreuses références sont citées. Elles témoignent de l'importance des recherches réalisées sur ce sujet dans le monde. Elles ne sont pourtant qu'une petite partie de tous les travaux publiés sur l'hétérosis et la

dépression de consanguinité ; en particulier, les travaux de génétique des populations sont très peu cités. Le lecteur pourra ainsi facilement retrouver les travaux et résultats originaux pour avoir plus de détails. Dans les exemples, le maïs est privilégié, car chez le maïs la vigueur hybride est très forte, et c'est chez cette espèce que les premières hypothèses pour expliquer ce phénomène ont été formulées et qu'il y a eu, et qu'il y a encore, le plus de recherches sur ce phénomène et le plus d'expériences de sélection pour étudier les diverses méthodes d'amélioration de la valeur des hybrides. Cependant, pour illustrer la généralité du phénomène d'hétérosis, d'autres exemples sont donnés, en particulier chez les plantes autogames (blé, riz, etc.).

Cet ouvrage est destiné à un public assez large. Il s'adresse à toute personne qui se pose des questions sur le phénomène d'hétérosis - son importance, son explication - ou sur les variétés hybrides - leur intérêt et leurs méthodes de sélection. Le niveau de la première partie devrait être accessible à un public avec un minimum de culture en biologie. Tous les aspects trop théoriques ont été évités, seules les conclusions des développements théoriques sont données. Le niveau des connaissances requises en génétique pour suivre les présentations est assez faible. Les principales notions sont toujours rappelées, soit dans le texte dans des encadrés, soit dans des « rappels » placés en annexe de l'ouvrage, donnant quelques bases en génétique, génétique des populations, génétique quantitative et amélioration des plantes. La deuxième partie est plus technique, avec certains aspects plus théoriques ou détaillés ; ceux-ci s'adressent plus aux lecteurs ayant déjà des bases en génétique des populations et génétique quantitative et qui s'interrogent sur les méthodes de sélection des variétés hybrides. En revanche, la justification des variétés hybrides par rapport à d'autres types de variétés, les principes des méthodes de sélection et les conclusions de tous les développements sur les méthodes sont accessibles à tout lecteur intéressé par le sujet. Dans l'ensemble de l'ouvrage, les étudiants en génétique, génétique des populations, génétique quantitative et amélioration des plantes devraient y trouver des éléments susceptibles de compléter leur formation. Les ingénieurs de sélection et les formateurs en génétique et amélioration des plantes pourront, les uns y puiser une présentation des concepts et méthodes pour justifier leurs choix, les autres, à côté des concepts, y trouver des exemples et des références pour enrichir leurs présentations sur les sujets abordés. Les synthèses réalisées et les exemples donnés devraient aussi intéresser les chercheurs en génétique et amélioration des plantes qui développent des travaux sur l'hétérosis ou sur la sélection des variétés hybrides.

Remerciements

Mes remerciements vont d'abord aux étudiants de l'AgroParisTech qui ont suivi la formation de Génétique et amélioration des plantes que j'ai animée de 1983 à 2005. Ils m'ont stimulé et m'ont beaucoup apporté par leurs questions et réflexions. Juste retour des choses, j'adresse en particulier cet ouvrage aux étudiants en amélioration des plantes.

Merci au département de Génétique et d'amélioration des plantes de l'Inra. J'ai beaucoup apprécié de travailler dans ce département, d'abord comme chercheur, puis comme professeur à l'AgroParisTech et directeur de la station de Génétique végétale du Moulon. J'ai pu y développer en toute liberté des recherches sur les méthodes d'amélioration des plantes et j'ai bénéficié de relations avec de nombreux collègues de ce département. Les travaux de la station de Génétique végétale du Moulon m'ont évidemment beaucoup apporté. Merci à Hélène Lucas, chef de ce département, pour son soutien à l'édition de l'ouvrage.

Merci à tous les sélectionneurs avec qui j'ai pu avoir des relations privilégiées dans le cadre de mes fonctions de professeur de Génétique et d'amélioration des plantes à l'AgroParisTech ou comme chercheur sur le maïs, avec des travaux en particulier dans le cadre de l'association PROMAIS. J'exprime plus particulièrement ma reconnaissance à tous les établissements qui ont bien voulu participer aux frais d'édition de l'ouvrage (voir la liste ci-dessous). Leur soutien est une nouvelle contribution à l'enseignement d'amélioration des plantes puisque, en permettant d'abaisser le prix de l'ouvrage, celui-ci sera plus accessible à de nombreux étudiants, enseignants, ingénieurs et chercheurs intéressés par l'amélioration des plantes, l'hétérosis et la sélection de variétés hybrides en particulier. Cette aide ne peut pas être vue comme une dépendance du contenu à l'égard des entreprises de sélection. Dans cet ouvrage, je me suis en effet exprimé en toute liberté avec, par exemple, certains commentaires assez critiques sur l'organisation actuelle de la sélection qui ne prépare pas suffisamment l'efficacité à long terme.

Merci aux collègues qui m'ont fourni des informations, des documents, ou des photos sur les sujets abordés. Comment ne pas en oublier ! Je pense en particulier à André Bervillé, Alain Charcosset, Mathilde Causse, Catherine Damerval, Marie-Christine Daunay, Régine Delourme, Catherine Dogimont, Claire Doré, Julie Fiévet, Mireille Faurobert, Joël Guiard, Louis Jestin, Jean-Claude Marcombe, Laurence Moreau, François-Xavier Oury, Michel Pitrat, Michel Renard, Pierre Roumet, Michel Rousset, Jean-Luc Sauvage, Felicity Vear, Philippe Verschave, Dominique de Vienne, Patrick Vincourt, Clémentine Vitte.

Merci à Stéphane Lemarié, du département SES de l'Inra pour les discussions très passionnantes sur l'économie des méthodes de sélection et pour tout ce qu'il a apporté dans ce domaine à mes étudiants.

Enfin, merci aux lecteurs officiels et non-officiels de tout ou partie du manuscrit, qui ont bien voulu m'en souligner certaines imperfections tant sur le fond que sur la forme : Henri Feyt, Jean-Pierre Henry, Julie Fiévet, Alain Charcosset, André Charrier, Stéphane Lemarié, Christophe Montagnon. J'ai essayé de tenir compte le plus possible de leurs observations.

Organismes ou établissements ayant contribué à l'édition de l'ouvrage

Département de Génétique et d'amélioration des plantes de l'Inra

Agri-Obtentions

Caussade Semences

CETIOM

Euralis Semences

Florimond-Desprez

FRASEMA

Gautier Semences

GNIS

Jouffray-Drillaud

KWS France

Limagrain Verneuil Holding

Maïsadour Semences

Monsanto

RAGT (R2n)

Rijk Zwaan

Saaten-Union France

Sakata Vegetables Europe

SECOBRA Recherches

SEPROMA

SERASEM

Syngenta

Première partie

Hétérosis et dépression de consanguinité

Chapitre 1

Description des manifestations de l'hétérosis

Dans ce chapitre, nous présentons les manifestations de l'hétérosis et de la dépression de consanguinité selon les espèces, leurs systèmes de reproduction et les caractères. Les interprétations physiologiques qui sont en fait des descriptions de ces manifestations sont incluses dans ce chapitre. De même, une première interprétation génétique concernant la liaison statistique entre la vigueur et le niveau de consanguinité est présentée puisqu'il s'agit encore d'une description de l'hétérosis. Les mécanismes génétiques explicatifs des manifestations de l'hétérosis sont présentés au chapitre suivant.

►► Définition de l'hétérosis et de la dépression de consanguinité

Historique et définition de l'hétérosis

La nécessité de la pollinisation était connue pour certaines plantes comme le palmier depuis l'Antiquité, au moins 1 000 ans avant J.-C. Toutefois, la découverte de la sexualité chez les plantes a été très tardive : ce n'est qu'en 1694 que le rôle du pollen fut démontré par Camerarius. Il a fallu attendre le XVIII^e siècle pour voir les premiers travaux sur les effets du croisement aux niveaux interspécifique et intraspécifique. En 1766, Koelreuter publia des résultats d'expériences montrant la vigueur des hybrides chez les plantes et remarqua qu'elle devait être liée à la dissimilarité des parents. Il s'agissait surtout de croisements interspécifiques au sein de différents genres (*Nicotiana*, *Datura*, *Dianthus*, etc.). Au XIX^e siècle, Darwin rassembla de nombreuses observations et expériences sur les effets du croisement et de la consanguinité chez les plantes : il compara de façon précise les performances de descendances en autofécondation et en croisement intraspécifique chez 57 espèces de plantes et conclut à la supériorité assez générale du croisement et aux effets néfastes de l'autofécondation. Dans un ouvrage remarquable, il conclut : « *The first and most important conclusion which may be drawn from the observations given in this volume is that cross-fertilization is generally beneficial and self-fertilization injurious* » (Darwin, 1876). Par autofécondation de croisements réalisés manuellement, Darwin observa aussi que les effets défavorables de la consanguinité étaient plus importants chez

certaines espèces que chez d'autres. En fait, les espèces les plus sensibles à la consanguinité correspondaient le plus souvent à celles à fécondation croisée, et les moins sensibles à celles s'autofécondant naturellement.

Au début du xx^e siècle, East et Shull constatèrent, de façon indépendante, que la consanguinité chez le maïs par autofécondations successives entraîne une diminution de la vigueur des plantes, parallèlement à un accroissement de la variation génétique entre familles et de la variation génétique totale. Il apparaissait impossible de « fixer¹ » par cette méthode la vigueur des meilleurs individus d'une population de maïs car il y avait « détérioration » de la valeur des familles issues des meilleures plantes. La technique de la sélection généalogique proposée par Louis Lévêque de Vilmorin (1856), largement mise en œuvre chez les autogames, ne pouvait pas être appliquée pour « isoler » le meilleur génotype. Shull (1908) suggéra alors que chez le maïs, espèce allogame, les meilleurs individus d'une population devaient correspondre à des génotypes fortement hétérozygotes ; il n'était pas possible de les reproduire par autofécondation ou croisement mais, en revanche, il était possible de reproduire de façon stable les lignées obtenues par autofécondation et ensuite de les croiser entre elles pour reproduire à grande échelle des individus hétérozygotes vigoureux qui existaient au départ dans la population (cf. Chapitre 3). Cette réflexion a été le point de départ de travaux importants sur les variétés hybrides ainsi que sur la vigueur hybride et la dépression de consanguinité.

En 1914, Shull définissait la vigueur hybride comme : « *l'accroissement de vigueur, de taille, de fertilité, de vitesse de développement, de résistance aux maladies et aux insectes, ou aux adversités climatiques de toutes sortes, manifesté par les organismes issus de croisement par rapport aux individus consanguins dont ils dérivent, et résultant spécifiquement d'une dissemblance dans la constitution des gamètes parentaux qui s'unissent* » (Gowen, 1952). Shull, en 1914, proposa alors le terme hétérosis par contraction de « hétérozygosis », d'abord proposé par East et Hayes en 1912, pour éviter un terme faisant trop penser à une hypothèse sur l'origine du phénomène. Dans ce qui suit, hétérosis et vigueur hybride seront considérés comme synonymes.

Bien que dans la définition de Shull il soit fait référence à des parents consanguins, les parents d'un hybride peuvent être de nature très variée : il peut s'agir de lignées homozygotes, de clones (chez les plantes à multiplication végétative), de populations ou de toute famille d'individus plus ou moins hétérozygotes. Ainsi, la quantification de l'hétérosis ne sera évidemment pas la même selon la nature des parents (qui servent de référence) ; la référence devrait donc toujours être précisée. Dans cet ouvrage, c'est essentiellement l'hétérosis entre parents lignées qui est considéré, mais les parents d'hybrides peuvent être plus ou moins hétérozygotes. L'hétérosis entre populations, entre familles consanguines non fixées ou entre clones est aussi abordé, surtout au niveau de la création variétale. Pour simplifier l'expression, lorsqu'il s'agira d'hybrides entre lignées pures, la référence ne sera pas précisée ; en revanche, lorsqu'il s'agira d'hybrides entre populations ou entre clones, elle sera toujours précisée.

La définition de l'hétérosis donnée par Shull n'est pas suffisamment précise pour permettre une quantification du phénomène d'hétérosis. Diverses définitions ont été proposées en précisant la référence, indispensable, pour quantifier l'expression de l'hétérosis. Les généticiens et surtout les sélectionneurs ont défini l'hétérosis, pour un

1. Fixer la vigueur signifie obtenir des lignées aussi vigoureuses que les hybrides ou que les plantes de départ.

caractère donné, comme la supériorité HP_{max} de l'hybride par rapport au meilleur de ses parents (quelquefois appelé *hétérobeliosis*) (Figure 1.1) :

$$HP_{max} = F_1 - P_{max},$$

F_1 représentant la valeur de l'hybride et P_{max} la valeur du meilleur parent.

C'est l'hétérosis « meilleur parent » qui peut être exprimé en valeur relative par rapport au meilleur parent. C'est la définition la moins ambiguë de l'hétérosis. Cependant, pour les études de génétique quantitative et le traitement statistique de l'hétérosis, l'écart HP_{moy} entre la valeur de l'hybride et la moyenne des deux parents est plus simple à considérer :

$$HP_{moy} = F_1 - (P_1 + P_2)/2,$$

P_1 et P_2 représentant les valeurs des parents.

C'est l'hétérosis « parent-moyen » du généticien quantitativiste qui peut aussi être exprimé en valeur relative par rapport à la moyenne des deux parents. Appeler cet écart hétérosis même si l'hybride n'est pas supérieur au meilleur parent est un abus de langage ; il importe donc, face à une expression de l'hétérosis, de toujours bien prendre garde à la référence prise : le parent-moyen ou le meilleur parent.

La « potence d'un croisement » (\mathcal{P}), proposée par Mather (1949), définie par le rapport de l'hétérosis parent-moyen à la différence des valeurs des deux parents (Ecochard et Huet, 1961), est un paramètre qui décrit parfaitement la situation de l'hybride par rapport aux parents :

$$\mathcal{P} = HP_{moy} / [(P_1 - P_2)/2], \text{ avec } P_1 > P_2.$$

En effet, $\mathcal{P} = 0$ correspond au cas où l'hybride est égal à la moyenne des deux parents ; $0 < \mathcal{P} < 1$ correspond au cas où la valeur de l'hybride est comprise entre la moyenne des parents et la valeur du meilleur parent ; si \mathcal{P} est égale à 1, l'hybride est égal au meilleur parent, et si \mathcal{P} est supérieure à 1, l'hybride est supérieur au meilleur parent, ce qui correspond à la situation où il y a hétérosis au sens du sélectionneur. Ce paramètre a aussi une signification génétique (de Vienne, communication personnelle). Cependant, ce n'est pas un paramètre qui mesure l'hétérosis au sens du sélectionneur. Il n'a été que rarement utilisé car, étant le résultat du rapport de deux différences, il est estimé avec une faible précision ; de plus, c'est une quantité difficile à considérer dans les études théoriques de génétique quantitative.

Deux autres expressions de l'hétérosis sont encore utilisées pour un ensemble de croisements et leurs parents :

– la différence entre la moyenne des hybrides F_1 et la moyenne de tous les parents. C'est la moyenne des hétérosis du généticien, encore appelé *hétérosis moyen*, qui n'implique pas la supériorité par rapport au meilleur parent : la moyenne des croisements peut être supérieure à la moyenne des parents, sans même qu'aucun croisement ne soit meilleur que le meilleur de ses parents ;

– *l'hétérosis économique* qui correspond à l'écart en valeur absolue ou en valeur relative, entre la valeur des meilleures F_1 et la valeur des meilleurs parents. C'est la seule expression de l'hétérosis qui permette au sélectionneur d'avoir une vision sur l'intérêt des hybrides par rapport aux lignées au sein d'une espèce améliorée.

L'hétérosis, dans son acception la plus générale, est donc défini au niveau phénotypique, sans hypothèse génétique. Malheureusement on trouve parfois, et aujourd'hui encore dans les travaux sur l'expression des gènes, une confusion entre hétérosis et

superdominance (qui correspond à l'hétérosis à un locus). Il s'agit pourtant de deux notions à bien distinguer :

- l'hétérosis, ou vigueur hybride pour un caractère phénotypique, polygénique est la supériorité de l'hybride par rapport au meilleur des deux parents ;
- la superdominance est la supériorité de l'hétérozygote à un locus donné (A_1A_2) par rapport au meilleur homozygote (A_1A_1 ou A_2A_2).

Pour un caractère monogénique, les deux notions se confondent évidemment ; mais pour un caractère contrôlé par plusieurs locus, ne manifestant pas tous de la superdominance, l'hybride entre deux génotypes homozygotes ne manifestera pas nécessairement de l'hétérosis (au sens de la supériorité de l'hybride par rapport au meilleur parent). De plus, l'hétérosis peut exister sans qu'il y ait superdominance à aucun des locus en cause. La superdominance est seulement l'un des mécanismes qui peut conduire à l'hétérosis (cf. Chapitre 2).

Il est à noter, comme le mentionnait Shull (1948), que l'hétérosis en tant que stimulation due à l'état hétérozygote ne peut pas être négatif, sauf si cette situation est due à un problème de sens de l'échelle de mesure ou est une conséquence d'une liaison négative avec un caractère affecté positivement par l'hétérosis. Si la F_1 n'est pas supérieure au meilleur parent, il est difficile de parler d'hétérosis, mais il est encore plus difficile de parler d'hétérosis si elle est inférieure au plus mauvais des parents. D'ailleurs, dans ce cas, les mécanismes en cause pourraient être différents de ce qu'ils sont lorsqu'il y a stimulation (voir par exemple l'étude d'une telle situation chez le haricot par Koinange et Gepts, 1992, ainsi que les commentaires sur ce sujet de Templeton, 1986 et de Burke et Arnold, 2001). Ces cas « d'hétérosis négatifs » ne sont pas considérés dans cet ouvrage.

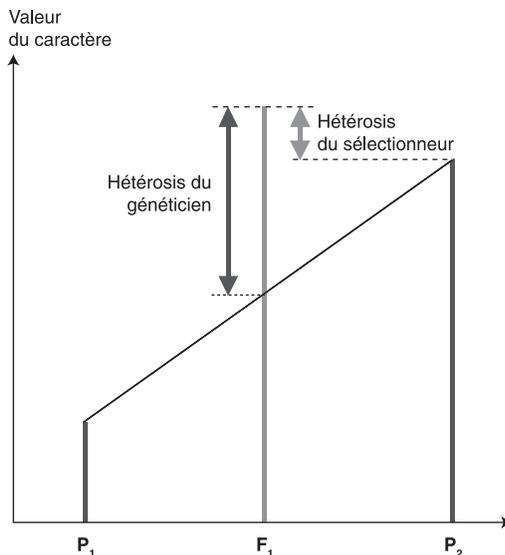


Figure 1.1. Les deux définitions de l'hétérosis : l'hétérosis meilleur parent (hétérobeltiosis), ou hétérosis du sélectionneur, et l'hétérosis parent-moyen, ou hétérosis du généticien.