



HAL
open science

Selection recurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures : une revue bibliographique

J. Kervella, Isabelle I. Goldringer, Philippe P. Brabant

► **To cite this version:**

J. Kervella, Isabelle I. Goldringer, Philippe P. Brabant. Selection recurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures : une revue bibliographique. *Agronomie*, 1991, 11 (5), pp.335-352. hal-02716076

HAL Id: hal-02716076

<https://hal.inrae.fr/hal-02716076>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Sélection récurrente chez les autogames pour l'amélioration des variétés lignées pures : une revue bibliographique

J Kervella ¹, I Goldringer ², P Brabant ²

¹ INRA, station de recherches fruitières méditerranéennes, domaine Saint-Paul, 84143 Montfavet Cedex;
² INRA-UPS-CNRS, station de génétique végétale, ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette, France

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
INRA - DOCUMENTATION
10 Rue Sully - B.V. 1540
21034 DIJON CEDEX
0380.63.30.02

(Reçu le 28 novembre 1990; accepté le 10 mars 1991)

Résumé — Les améliorateurs de plantes autogames pratiquent une forme de sélection récurrente. Mais ce sont des croisements simples entre lignées pures précédemment sélectionnées qui sont la base d'un nouveau cycle de sélection et de croisements. La durée du cycle, les nombreuses générations d'autofécondations avant l'intercroisement et l'étroitesse de la base génétique de départ risquent d'être des facteurs limitants du progrès génétique à long terme. Pour éviter ces inconvénients, de nombreux expérimentateurs ont appliqué à des espèces autogames des schémas de sélection récurrente plus proches de ceux utilisés dans l'amélioration des allogames. Afin d'évaluer l'intérêt de tels schémas pour l'amélioration de la valeur en lignée des autogames, nous avons effectué une revue bibliographique des expériences. Celle-ci, non exhaustive, concerne un grand nombre d'espèces : avoine, blé, orge, sorgho, soja, haricot, coton et tabac, pour une période allant jusqu'en 1989. Après une étude des modalités d'application des principes de la sélection récurrente, nous faisons un bilan des résultats obtenus et nous en discutons la portée.

sélection récurrente / progrès génétique / variabilité génétique / autogame / valeur en lignées

Summary — **Recurrent selection for the breeding of autogamous species with pure line varieties: a critical review.** *Breeders of autogamous species traditionally apply a sort of recurrent selection scheme. But the genitors of a new cycle of selection and intercrossing are pure lines, and intercrossing consists of a few single crosses. The length of such cycles, the high number of selfing generations before intercrossing and the narrow genetic base tend to limit the long-term genetic gain. To avoid these drawbacks, recurrent selection schemes closer to those used in the breeding of allogamous species have been applied to autogamous species in many experiments. In order to evaluate the interest of such schemes for improving pure line value of autogamous species, a set of experiments, carried out up to 1989, has been reviewed which concern a large number of species: oat, wheat, barley, sorgho, soybean, bean, tobacco and cotton. After an analysis of the modalities used in the recurrent selection schemes applied (table I and II), a synthesis of the results obtained is presented (table III) and their significance discussed.*

recurrent selection / genetic gain / genetic variability / autogamous species / pure line value

INTRODUCTION : AMÉLIORATION TRADITIONNELLE DES PLANTES AUTOGAMES ET SÉLECTION RÉCURRENTÉ

L'amélioration des espèces autogames a longtemps été basée sur la sélection généalogique, où l'on pratique simultanément la fixation par autofécondation et la sélection, sur du matériel issu le plus souvent du croisement de 2 lignées. D'autres méthodes (*bulk*, *single seed descent* (SSD), haplo-diploïdisation) qui diffèrent la sélection après l'obtention de matériel très homozygote, ont été également appliquées.

En fait avec ces méthodes, les sélectionneurs de plantes autogames pratiquent depuis longtemps une forme de sélection récurrente : les lignées performantes retenues à l'issue de la sélection sont utilisées comme géniteurs pour un nouveau cycle de croisements suivi de sélection (McProud, 1979; Busch et Kofoïd, 1982). Mais les modalités de cette sélection ne permettent sans doute pas d'utiliser au mieux la variabilité existante.

En effet, l'étroitesse de la base génétique, constatée par McProud (1979) sur l'orge et Galais (1990) sur le blé, limite dès le départ la varia-

bilité génétique. Les introductions ultérieures de matériel sont limitées et les géniteurs retenus peu nombreux, ce qui conduit rapidement à un fort apparemment au sein du matériel travaillé.

Les lignées intercroisées ayant subi de nombreuses générations d'autofécondation, on augmente les risques d'avoir perdu des gènes favorables au moment de l'intercroisement, surtout si ces gènes sont présents à faible fréquence ou s'ils codent pour des caractères faiblement héréditaires et sont liés à des gènes défavorables codant pour des caractères fortement héréditaires (Gallais, 1977). Dans ce dernier cas, les risques sont encore accrus lorsque l'on pratique une sélection pendant la phase de fixation (sélection généalogique). La rareté des recombinaisons efficaces se traduit par une fixation par blocs chromosomiques parentaux.

L'intérêt de ces recombinaisons a été discuté (Bos, 1974; Pederson, 1977; Silvela et Diez-Barra, 1985) : elles risquent de provoquer des ruptures de liaisons favorables ("coupling"), ce qui peut être dommageable à court terme. Mais cela semble être le prix à payer pour la création de nouvelles associations de gènes favorables par rupture des liaisons défavorables («répulsion»), qui peuvent exister dans le matériel de départ et dont la fréquence tend à augmenter dès que l'on pratique une sélection (Falconer, 1989).

Dans la pratique traditionnelle de l'amélioration des autogames, les opportunités d'apparition de nouvelles associations sont réduites pour 2 raisons. Les croisements peu nombreux, entre lignées pures, ne permettent qu'un brassage limité; et surtout, la division par 2 à chaque génération d'autofécondation, de la fréquence faible des recombinaisons efficaces et le nombre élevé de ces générations diminuent encore les possibilités d'apparition de nouvelles associations à chaque unité de temps.

L'élargissement de la base génétique ainsi que son renouvellement, et la réduction de la durée du cycle par diminution du nombre de générations d'autofécondation, vont permettre de déboucher sur la sélection récurrente proprement dite, telle qu'elle a été définie par les sélectionneurs de plantes allogames.

Cette sélection récurrente, consistant en une succession de cycles courts de sélection et d'intercroisements généralisés, est appliquée depuis longtemps pour la création de variétés hybrides chez les allogames, et en particulier le maïs. Elle a montré son intérêt (Hallauer et Miranda, 1981),

qui est d'autant plus grand que l'on travaille sur plusieurs caractères et sur des caractères polygéniques. Elle permet d'améliorer le niveau général de la population sans réduire trop la variabilité génétique.

Chez les autogames, on retrouvera le schéma général d'un cycle comprenant 2 phases (Gallais, 1990) : la phase de sélection, elle-même constituée de la production du matériel qui servira à l'appréciation de la valeur génétique et de l'appréciation proprement dite, et la phase d'intercroisement des unités sélectionnées. Mais le but sera ici d'améliorer la valeur en lignées des populations (Gallais, 1979).

DIFFICULTÉS D'APPLICATION DES PRINCIPES DE LA SÉLECTION RÉCURRENTÉ AUX AUTOGAMES

La mise en œuvre du schéma de sélection récurrente chez les espèces autogames se heurte à des difficultés pratiques. Celles-ci sont liées à leur mode de reproduction : l'autofécondation. Le faible taux de multiplication de la plupart des autogames pour lesquelles les variétés sont des lignées pures renforce encore ces difficultés.

Réalisation de l'intercroisement

Du fait même de la biologie florale des plantes autogames, le sélectionneur est obligé d'intervenir pour réaliser l'intercroisement. Le temps et le coût nécessaires à la réalisation (le plus souvent manuelle) d'un nombre suffisant de croisements a longtemps été un frein à l'application de la sélection récurrente aux autogames (Burton et Brim, 1981; Gupton, 1981; Avey *et al*, 1982; Rose, 1983; Payne *et al*, 1986). Si le nombre de parents sélectionnés est faible, un diallèle est le mode de croisement qui se rapproche le plus de la panmixie.

Quel que soit le plan de croisement choisi, le nombre de croisements réalisables est limité, et l'on comprend tout l'intérêt de l'utilisation de systèmes de stérilité mâle, naturels ou provoqués par l'application d'ACH (agents chimiques d'hybridation). Actuellement, les molécules d'ACH ne sont pas facilement utilisables plante à plante dans des populations génétiquement hétérogènes. Ce sont donc plutôt des stérilités génétiques, le plus souvent stérilités géniques récessives (Dogget, 1972; Burton et Brim, 1981;

Habgood et Rafique Uddin, 1984; Obilana, 1985; Carver *et al*, 1986), mais aussi stérilités géniques dominantes (Knapp et Cox, 1988) que l'on trouvera dans certains schémas de ces programmes.

Dans de tels systèmes, la récolte sur les mâles stériles uniquement permet un réel brassage au hasard des gamètes et de plus grandes possibilités de réassociation. Les problèmes se situent à 2 niveaux : l'introduction des gènes de stérilité dans la population et la gestion du système (repérage des mâles stériles à l'intercroisement, jugement des familles en disjonction pour la stérilité mâle (Knapp et Cox, 1988), sorties vers la création variétale, etc). Il est également difficile de contrôler l'intercroisement et de vérifier que tous les parents y participent.

Sélection précoce

Pour que la durée du cycle soit minimale, la sélection doit opérer le plus tôt possible après l'intercroisement (première, deuxième ou troisième génération). Mais la sélection précoce chez les autogames pose 2 types de problèmes :

- le niveau d'hétérozygotie élevé ne permet pas de juger précisément de la valeur en lignée d'un génotype, de plus;
- le faible taux de multiplication de la plupart de ces espèces limite le nombre de semences disponibles par génotype, ce qui réduit le nombre de répétitions et surtout la taille des parcelles élémentaires (Brabant *et al*, 1989a). Dans ces conditions, il risque de se développer des phénomènes de compétition intraparcellaire (Fasoulas, 1983) et interparcellaire (Azaïs *et al*, 1984).

Cependant, les données du problème pourraient être modifiées par le développement de l'haplo-diploïdisation. En effet, cette méthode permet d'obtenir des lignées en 1 ou 2 ans, à l'issue de l'intercroisement (Patel *et al*, 1985). L'évaluation de la valeur en lignée se fait directement et la corrélation entre la valeur des individus testés et la valeur en lignée des individus issus d'intercroisement est maximisée (Gallais, 1988). Mais cela risque de développer à l'intérieur de la population une sélection sur l'aptitude à l'haplo-diploïdisation.

Jusqu'à présent, ces difficultés, prévisibles au niveau de l'intercroisement puis de la sélection, expliquent que, malgré les bons résultats obtenus par les sélectionneurs de maïs, les sélectionneurs de plantes autogames pour des variétés lignées pures n'aient pas appliqué les schémas de

sélection récurrente à cycle court. De nombreuses expériences ont cependant été tentées. Nous allons dans cet article en faire une revue en analysant d'abord plus particulièrement l'application des principes de la sélection récurrente. Puis nous dresserons un bilan des résultats obtenus et nous en analyserons la portée.

REVUE DES EXPÉRIENCES DÉJÀ RÉALISÉES

Modalités des expériences

Création de la population de base (tableau I)

Dans leurs expériences de sélection récurrente, les sélectionneurs de plantes autogames partent généralement d'une base génétique assez large (tableau I). Dans la plupart des cas, le nombre de lignées à l'origine de la population est de l'ordre de 10–20, parfois nettement supérieur : 40 (Sumarno et Fehr, 1982; Gai et Fehr, 1984; Guimaraes, 1986), 118 (Habgood et Rafique Uddin, 1984) et 158 (Dogget, 1972). Certains auteurs partent d'une population composite déjà existante (Habgood et Rafique Uddin, 1984; Obilana, 1985; Stuart, 1986; Parlevliet et Van Ommern, 1988a, b); d'autres cependant (Miller et Rawlings, 1967; Byrne et Rasmusson, 1974; Redden et Jensen, 1974; Randhawa et Gill, 1978; Brim et Burton, 1979; Nanda *et al*, 1981; Madhy, 1988a, b; Sanguineti *et al*, 1988) travaillent sur une population issue du croisement de 2 lignées homozygotes. Comme dans les pratiques traditionnelles, fréquemment l'une d'elle est «exotique».

Les lignées utilisées comme parents sont généralement d'origines très diverses, de façon à réunir des qualités très différentes.

Les populations aux bases génétiques les plus larges ont pu être formées grâce à des systèmes de stérilité mâle (Dogget, 1972; Habgood et Rafique Uddin, 1984; Obilana, 1985). L'utilisation de celle-ci se fait par croisement des parents avec une ou plusieurs lignées mâle stériles (Dogget, 1972; Burton et Brim, 1981; Carver *et al*, 1986). Puis, soit le brassage génétique est poursuivi pendant une ou plusieurs générations en récoltant à chaque fois sur les plantes mâle stériles, soit la sélection commence immédiatement.

Les autres populations ont été obtenues par croisements manuels. Dans ce cas, les croise-

Tableau I. Modalités de création de la population de base.

| Auteurs | Années | Code * | Lignées «parents» | Type de croisement |
|------------------------------|--------|--------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| <i>Avoine</i> | | | | |
| Khadr et Frey | 1965 | 1 | 5 | dialèle |
| Payne <i>et al</i> | 1986 | 2 | 12 bien adaptées | dialèle non réciproque (-2 combinaisons) |
| Bregitzer <i>et al</i> | 1987 | 3 | idem | idem |
| <i>Blé, orge</i> | | | | |
| Byrne et Rasmusson | 1974 | 4 | 2 opposées pour le caractère sélectionné | croisement simple |
| Redden et Jensen | 1974 | 5 | 2 d'origines différentes | croisement simple |
| <i>Blé</i> | | | | |
| McNeal <i>et al</i> | 1978 | 6 | 12 dont 9 intéressantes pour le caractère sélectionné | croisements simples «exotique» - adaptée |
| Randhawa et Gill | 1978 | 7 | 2 complémentaires | croisement simple |
| Nanda <i>et al</i> | 1981 | 8 | 2 complémentaires | croisement simple |
| Busch et Kofoed | 1982 | 9 | 10 | dialèle + 2 générations de croisements au hasard |
| Avey <i>et al</i> | 1982 | 10 | 16 diverses | croisements simples, doubles, 3 voies + 1 génération de croisements |
| Löffler <i>et al</i> | 1983 | 11 | 10 de bon niveau | dialèle entre hybrides simples |
| Madhy (b) | 1988 | 12 | 2 complémentaires | croisement simple |
| Barbant <i>et al</i> (a) | 1989 | 13 | | |
| Thomas | 1986 | 14 | 16 dont 12 françaises | croisement pyramidal |
| Kervella <i>et al</i> | 1988 | 15 | | |
| Kervella | 1987 | 16 | | |
| <i>Orge</i> | | | | |
| Habgood et Rafique Uddin | 1984 | 17 | 3 populations à base génétique très large | «panmixie (croisements au hasard avec la stérilité mâle) |
| Patel <i>et al</i> | 1985 | 18 | 7 bien adaptées | dialèle |
| Delogu <i>et al</i> | 1988 | 19 | 6 + 1 naine | croisements simples suivis d'un dialèle non réciproque |
| Stanca et Marocco | 1985 | 20 | idem | idem |
| Bockelman et Sharp | 1986 | 21 | 26 | croisements simples |
| Maich <i>et al</i> | 1987 | 22 | 5 et 6 | dialèle non réciproque |
| Sanguineti <i>et al</i> | 1988 | 23 | 4 | 2 croisements simples |
| Parlevliet et Van Ommern (b) | 1988 | 24 | 2 populations : 8 parents, 1 composite | hybride octuple |
| Parlevliet et Van Ommern (a) | 1988 | 25 | idem | idem |

ments sont parfois réalisés selon un plan diallèle (sans réciproque) entre les parents de départ ou bien entre les hybrides simples de ces parents (Khadr et Frey, 1965; Matzinger et Wernsman, 1968; Miller et Fehr, 1979; Gupton, 1981; Busch et Kofoid, 1982; Löffler *et al*, 1983; Walker et Schmitthenner, 1984; Patel *et al*, 1985; Stanca et Marocco, 1985; Payne *et al*, 1986; Bregitzer *et al*, 1987; Maich *et al*, 1987; Delogu *et al*, 1988) ou bien selon un plan diallèle partiel lorsque le nombre de lignées de départ est plus élevé (Sumarno et Fehr, 1982; Gai et Fehr, 1984; Guimaraes, 1986; Lyons *et al*, 1987; Piper et Fehr, 1987). Pour un nombre intermédiaire de parents, le système pyramidal équilibré (Thomas, 1986) fait intervenir chaque parent une seule fois comme mâle ou comme femelle et permet d'obtenir une population où les individus contiennent, en moyenne, une proportion égale du génotype nucléaire de chaque parent (dans ce cas précis, hybrides à 16 parents ayant subi 4 étapes de recombinaisons). Enfin, certaines populations ont été formées à partir de croisements simples, doubles ou 3 voies, réalisés au hasard, souvent entre un parent adapté et un parent «exotique» (McNeal *et al*, 1978; Prohaska et Fehr, 1981; Avey *et al*, 1982; Bello, 1985; Bockelman et Sharp, 1986; Kelly et Adams, 1987; Parlevliet et Van Ommern, 1988 (a et b)).

Comme dans le cas de l'utilisation d'une stérilité mâle, le brassage génétique est parfois poursuivi pendant une (Avey *et al*, 1982) ou 2 générations de croisements au hasard (Miller et Fehr, 1979; Prohaska et Fehr, 1981; Busch et Kofoid, 1982; Sumarno et Fehr, 1982; Gai et Fehr, 1984; Guimaraes, 1986).

Sélection (tableau II)

Les modalités exactes de la sélection (génération de test du matériel, nombre de nature des unités candidates, intensité, critères de choix) varient d'une étude à l'autre. Cependant, quelques règles peuvent être dégagées.

La sélection est généralement précoce : dans la plupart des cas, elle a lieu en S_1 , voire en S_0 . Mais on note des sélections plus tardives : S_3 et S_4 (Miller et Rawlings, 1967; McNeal *et al*, 1978; Sumarno et Fehr, 1982; Gai et Fehr, 1984; Guimaraes, 1986; Piper et Fehr, 1987) ou même S_5 (Payne *et al*, 1986; Bregitzer *et al*, 1987). Une seule expérience (Patel *et al*, 1985) utilise l'haplodiploïdisation et l'évaluation se fait alors directement sur les lignées. Certains systèmes sont basés sur l'observation de familles de demi-

frères (Burton et Brim, 1981; Carver *et al*, 1986), obtenues par la pollinisation libre des plantes mâle stériles. Cette méthode, en théorie du moins, sera moins efficace que la sélection sur descendance S_1 pour améliorer la valeur en lignée (Gallais, 1990).

La recherche d'un équilibre entre précision et coût du test se traduit par des variations du nombre d'unités testées et du taux de sélection, en fonction de la méthode employée.

C'est lorsqu'une sélection massale est pratiquée (en S_0 ou en S_1), que l'effectif d'unités candidates est le plus élevé (plusieurs centaines à quelques milliers de plantes observées), ce qui permet alors une intensité de sélection forte; le pourcentage d'unités retenues est souvent inférieur à 10% : 5 à 10% (Redden et Jensen, 1974), 1,6 à 3% (Busch et Kofoid, 1982), 5% (Obilana, 1985) et 2,4% (Kelly et Adams, 1987).

Lorsque la sélection se fait en S_1 ou S_2 , il s'agit rarement de sélection massale (excepté pour Byrne et Rasmusson, 1974; Redden et Jensen, 1974; Busch et Kofoid, 1982; Kelly et Adams, 1987); les auteurs utilisent la structure familiale. Ils pratiquent alors soit une sélection entre familles seule (McNeal *et al*, 1978; Brim et Burton, 1979; Kenworthy et Brim, 1979; Miller et Fehr, 1979; Prohaska et Fehr, 1981; Löffler *et al*, 1983; Walker et Schmitthenner, 1984; Bello, 1985; Obilana, 1985; Stanca et Marocco, 1985; Stuart, 1986; Delogu *et al*, 1988; Parlevliet et Van Ommern, 1988 (a et b)), soit une sélection «individu dans famille» afin de maintenir toutes les origines et d'éviter de retenir des plantes apparentées (Burton et Brim, 1981; Gupton, 1981; Carver *et al*, 1986), soit une sélection combinée «famille-individu dans famille» (Thomas, 1986; Kervella, 1987; Lyons *et al*, 1987; Kervella *et al*, 1988; Madhy, 1988b; Brabant *et al*, 1989a) qui permet alors d'utiliser la totalité de l'information.

Pour les expériences où la sélection se fait en génération avancée (ou sur des lignées obtenues par haplodiploïdisation), les familles obtenues sont très homogènes et la sélection n'opère qu'entre familles. Par contre, au nombre élevé de générations d'autofécondations risque de correspondre une perte de la variabilité génétique de départ. Afin de minimiser cette perte, les familles ou lignées sont obtenues par SSD (Sumarno et Fehr, 1982; Gai et Fehr, 1984; Guimaraes, 1986; Payne *et al*, 1986; Piper et Fehr, 1987), bulk (Miller et Rawlings, 1967) ou haplodiploïdisation (Patel *et al*, 1985).

Afin d'augmenter la précision des tests d'évaluation, ceux-ci se font souvent avec répétitions

et parfois dans plusieurs lieux. Certains auteurs ont même effectué 2 générations consécutives de tests (Guimaraes, 1986; Piper et Fehr, 1987; Madhy, 1988b).

Un problème de la sélection précoce est l'évaluation des unités candidates : les conditions de culture sont souvent éloignées de celles de la pratique agricole à cause de la faible disponibilité en graines ou pour la commodité de l'essai. Or certains caractères sont fortement affectés par les conditions de culture (densité de semis, voisinage, traitements, etc.) et l'on risque alors de se trouver en situation de sélection indirecte. C'est par exemple le cas pour le rendement mesuré en microparcelles (Brabant *et al*, 1989b), sur des poquets (Sumarno et Fehr, 1982; Bello, 1985; Patel *et al*, 1985; Piper et Fehr, 1987) ou sur des plantes isolées (Busch et Kofoid, 1982). Certains auteurs tiennent compte du problème, par exemple pour la sélection pour la résistance au phytophthora chez le soja : les premiers tests précoces de tolérance en pots sont validés par un second au champ réalisé avec les individus retenus (Walker et Schmitthenner, 1984).

On peut noter également que la sélection porte rarement sur plusieurs caractères; quand c'est le cas, il s'agit souvent de la prise en compte en plus du caractère sélectionné, de caractères phénotypiques individuels comme la hauteur et la précocité (caractères agronomiques dans le tableau II) par élimination des extrêmes. Quelques articles relatent la sélection de 2 caractères en parallèle ou par niveaux indépendants (McNeal *et al*, 1978; Habgood et Rafique Uddin, 1984; Kelly et Adams, 1987), et très peu l'utilisation d'un index (Stanca et Marocco, 1985; Thomas, 1986; Kervella 1987; Maich *et al*, 1987, De-logu *et al*, 1988).

Intercroisement (tableau II)

L'intercroisement peut avoir lieu sur les unités sélectionnées si la sélection est possible avant floraison. C'est le cas pour le poids des feuilles chez le tabac (Matzinger et Wernsman, 1968; Gupton, 1981), pour le tallage herbacé chez le blé et l'orge (Redden et Jensen, 1974), pour la précocité d'épiaison chez le blé (Avey *et al*, 1982) et chez l'orge (Sanguineti *et al*, 1988) et pour la tolérance au phytophthora et la résistance à la chlorose ferrique chez le soja (Prohaska et Fehr, 1981; Walker et Schmitthenner, 1984).

Sinon, l'intercroisement a lieu entre les descendances des unités sélectionnées. Dans ce

cas, si les descendances sont des familles S_1 ou S_2 et qu'on ne dispose pas de système de stérilité mâle, on ne peut faire intervenir toutes les plantes dans l'intercroisement. Il faut donc choisir un ou quelques individus dans chaque descendance sélectionnée pour «représenter» la famille. Busch et Kofoid (1982) intercroisent les individus S_2 obtenus par SSD des plantes S_1 sélectionnées. Dans le cas de familles S_3 , S_4 ou S_5 ou de lignées HD, cette opération est facilitée par leur plus grande homogénéité.

Les unités intercroisées sont au moins au nombre de 10, sauf dans 2 études assez anciennes (Miller et Rawlings, 1967; Byrne et Rasmusson, 1974) et l'étude de Patel *et al* (1985) utilisant des lignées haploïdes doublées. Elles ne dépassent 30 que dans un faible nombre de cas, en particulier lorsque les auteurs utilisent une stérilité mâle.

Comme lors de la création de la population de base, il y a opposition entre le nombre d'unités retenues et le nombre moyen de croisements réalisables par unité. Les diallèles complets permettent d'exploiter au mieux la variabilité des unités retenues, mais sans doute au détriment de toute la variabilité intéressante présente dans la population de départ : le nombre de lignées retenues ne peut être élevé dans ce cas. Les sélectionneurs leur préfèrent souvent des diallèles incomplets (Payne *et al*, 1986; Lyons *et al*, 1987) ou des croisements au hasard entre les unités sélectionnées (Matzinger et Wernsman, 1968; Redden et Jensen, 1974; Gupton, 1981; Avey *et al*, 1982; Busch et Kofoid, 1982), qui permettent l'intervention d'un plus grand nombre de lignées (20–250 dans les expériences rapportées), pour un nombre de croisements un peu inférieur (50–100) ou éventuellement supérieur : 240 croisements avec 80 individus sélectionnés (Thomas, 1986; Kervella, 1987; Kervella *et al*, 1988; Brabant *et al*, 1989a). Notons que certains inconvénients des croisements au hasard peuvent être évités : on s'assure que les lignées participent toutes à des croisements (Löfler *et al*, 1983), les croisements entre unités apparentées sont évités (Burton et Brim, 1981; Avey *et al*, 1982).

L'utilisation de la stérilité mâle permet de combiner un grand nombre d'unités retenues (de 100 à plusieurs centaines) et un grand nombre de croisements pour chaque unité.

Dans presque tous les cas, une seule génération d'intercroisement est effectuée. Toutefois, certains auteurs ont essayé d'évaluer l'effet de plusieurs générations d'intercroisements consécutives (Guimaraes, 1986; Piper et Fehr, 1987).

Tableau II. Modalités de la sélection

| Code * | Sélection multicaractère | Caractères sélectionnés | Modalités de la sélection | | % d'unités retenues |
|------------------|--------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|------------------|---------------------|
| | | | Génération | Unités observées | |
| | | | Type | Nombre | |
| Avoine | | | | | |
| 2 | - | rendement en grain | familles | 640 | 3,3% |
| 3 | - | idem | idem | idem | idem |
| Blé, orge | | | | | |
| 4 | - | teneur en strontium | plantes | 120-160 | 9-16% |
| 5 | - | nombre de talles | plantes | 500-2 000 | 5-10% |
| Blé | | | | | |
| 6 | + | teneur en protéines | familles | 8 400 | 3% |
| 7 | - | puis rendement | familles | 240 | 7% |
| 9 | - | teneur en protéines | - | - | - |
| 10 | - | poids de 1 000 grains | plantes | 700 à 1 300 | 1,6-3% |
| 11 | - | précocité | plantes | 500 à 670 | 27-35% |
| 12 | - | teneur en protéines | familles | 300-500 | 4-8% |
| 13 | - | teneur en protéines | familles + individu/famille | 90 | 9% |
| 14 | +, index | résistances aux maladies | plantes | 1 500-2 000 | 15-20% |
| 15 | idem | rendement | familles + | 300 | 27% |
| 16 | idem | caractères agro | individu/famille | | |
| 16 | idem | qualité technologique | | | |
| Orge | | | | | |
| 17 | + | grains non échaudés | plantes | 1 000 | 12,5% |
| | | nombre de grains/épi en parallèle | plantes | 1 000 | 10% 18 |
| | + | rendement en grain, caractères agro | lignées | 398 | 2% |
| 19 | +, index | rendement en grain, | plantes | 700 | 47% |
| | | caractères agro | familles | 329 | 4,5% |
| 20 | idem | idem | idem | idem | idem |
| 21 | + | résistances aux maladies | - | 10 000 | - |
| 22 | +, index | valeur agronomique | plantes | - | - |
| 23 | - | précocité | - | - | - |
| 24 | + | résistances aux rouilles | plantes | 5 000 | 6,8-8,2% |
| | | à l'oïdium | familles | 300-400 | 3 ou 37% |
| | | caractères agro | familles | 100-150 | 9,8% |

| | | | | | | | | |
|----------------|---|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------|------------------------------------------------|--|--|
| <i>Sorgho</i> | | | | | | | | |
| 26 | - | rendement | S ₀ ou S ₀ + S ₁ | plantes familles | 1 000 ou 4 500 + 1 300 | 25-35% 2% | | |
| 27 | - | rendement | S ₀ ou S ₁ | plantes familles | 10 000 200 à 500 | 5 à 10% | | |
| 28 | - | rendement | S ₁ | familles | - | 40% | | |
| <i>Soja</i> | | | | | | | | |
| 29 | - | teneur en protéines | S ₁ | familles | 100 ou 300 | 10% | | |
| 30 | - | rendement en grain | S ₁ | familles | 180 | 11% | | |
| 31 | - | teneur en protéines | S ₁ | familles | 100 | 10% | | |
| 32 | - | teneur en lipides | F ₁ + F ₂ | plantes | - | - | | |
| 33 | - | résistances à la chlorose ferrugine | S ₁ | plantes | 560 | 5% | | |
| 34, 35 | - | rendement en grains | S ₃ et S ₄ | familles | 100 | 10% | | |
| 36, 37 | - | idem | idem | familles | 300 | 10% | | |
| 38 | - | tolérance au phytophthora | S ₁ | idem | idem | idem | | |
| 39 | - | rendement en grain | S ₁ | familles | 100-150 | 6-20% | | |
| 40 | - | qualité de l'huile | S ₀ ou F ₁ + F ₂ | familles plantes plantes | - 30 à 240 140 à 240 | - 9 à 52% 9 à 14% - 11 à 12,5% 16% | | |
| <i>Haricot</i> | | | | | | | | |
| 41 | - | résistance à <i>S sclerotiorum</i> | S ₁ | familles + individus/famille | 30 | 33% | | |
| 42 | + | taille des grains, architecture de la plante | S ₁ | plantes | 13 000 | 2/famille 2,1% | | |
| <i>Tabac</i> | | | | | | | | |
| 43 | - | poids des feuilles | S ₀ | plantes | 1 000 | 11% | | |
| 44 | - | poids des feuilles et teneur en alcaloïdes (2 populations) | S ₁ | plantes/ familles | 980 | 3/famille (8,35%) | | |
| <i>Coton</i> | | | | | | | | |
| 45 | - | rendement en fibres | S ₃ et S ₄ | familles | 80-90 | 7% | | |

* Codes correspondant aux références bibliographiques et définis dans le tableau I.

Dans leurs expériences de sélection récurrente, les améliorateurs de plantes autogames se rapprochent ainsi des méthodes de sélection des plantes allogames. Mais la sélection reste parfois tardive et le nombre d'unités retenues pour l'intercroisement risque encore d'être un goulot d'étranglement pour la variabilité génétique de la population.

RÉSULTATS OBTENUS

Évolution de la valeur moyenne de la population

Le succès d'une expérience de sélection récurrente se juge d'abord sur l'évolution de la valeur moyenne de la population (tableau III).

Caractères soumis à la sélection

La mesure du progrès dépend beaucoup des conditions de l'évaluation. De nombreux auteurs comparent directement les parents ou les familles S_1 des différents cycles (Gupton, 1981; Avey *et al*, 1982; Sumarno et Fehr, 1982; Obilana, 1985; Stanca et Marocco, 1985; Guimaraes, 1986; Stuart, 1986; Thomas, 1986; Payne *et al*, 1986; Bregitzer *et al*, 1987; Maich *et al*, 1987; Piper et Fehr, 1987; Delogu *et al*, 1988; Parlevliet et Van Ommern, 1988a, b; Sanguineti *et al*, 1988). Il s'agit alors du progrès sur la valeur propre et non sur la valeur en lignée. Quelques uns cependant tirent des lignées par SSD ou *bulk* pour évaluer le progrès réalisé (Burton et Brim, 1981; Busch et Kofoed, 1982; Löffler *et al*, 1983; Lyons *et al*, 1987; Kervella, 1987; Kervella *et al*, 1988) afin de mieux estimer la valeur en lignée de la population.

De plus l'évaluation devrait se faire dans des systèmes se rapprochant le plus possible des conditions de monoculture et non de celles de la sélection comme c'est souvent le cas. On peut citer Redden et Jensen (1974) qui, pratiquant une sélection pour le nombre de talles chez le blé et l'orge, se placent pour la sélection et pour l'évaluation du progrès en conditions de faible densité; d'autres travaillant sur le rendement de l'avoine (Payne *et al*, 1986) et de l'orge (Delogu *et al*, 1988), utilisent des poquets ou des petites parcelles pour la sélection et l'évaluation du progrès; certains travaillent dans les mêmes conditions de peuplement dans les 2 cas, pour la sélection pour le poids des feuilles chez le tabac (Matzinger et Wernsman, 1968) et la teneur en protéines chez le soja (Miller et Fehr, 1979).

Dans le cadre de ces systèmes d'évaluation, les expériences entreprises chez les plantes autogames se sont rarement soldées par des résultats nuls ou négatifs. Nanda *et al* (1981) rapportent que la valeur de la population issue de l'intercroisement est plus faible que celle de la descendance du matériel de départ en autofécondation. Mais dans cette expérience, il n'y a pas eu sélection préalable à l'intercroisement. Sumarno et Fehr (1982) rapportent un autre échec sans pouvoir l'expliquer : la sélection pour le rendement a été inefficace dans leur population de précocité intermédiaire.

Parfois, la réponse à la sélection est nettement plus forte pour le premier cycle que pour les suivants. C'est le cas de la sélection pour le rendement chez le soja menée par Kenworthy et Brim (1979) : ils expliquent ce phénomène par des changements dans les modalités de la sélection pratiquée. Une autre hypothèse est invoquée par Avey *et al* (1982), obtenant les mêmes résultats avec une sélection pour la précocité d'épiaison chez le blé : lorsqu'un caractère est en partie contrôlé par des gènes majeurs, il est possible que la sélection joue essentiellement sur ces gènes au cours du premier cycle et conduise à leur fixation; les progrès obtenus ultérieurement, par accumulation de gènes à effet mineur, sont alors moins spectaculaires.

Dans la plupart des expériences, la réponse est significative et constante durant toute l'étude, qui dure jusqu'à 8 cycles. Cela se traduit par une augmentation de la valeur moyenne de la population, linéaire en fonction du nombre de cycles (Miller et Rawlings, 1967; Matzinger et Wernsman, 1968; Brim et Burton, 1979; Prohaska et Fehr, 1981; Busch et Kofoed, 1982), et allant jusqu'à 25% (Lyons *et al*, 1987) de la valeur moyenne initiale, par cycle.

Brim et Burton (1979) ne mettent pas en évidence d'effet à court terme du nombre d'unités intercroisées ni du nombre d'individus par croisement sur cette efficacité. Par contre, une plus grande diversité génétique au départ semble augmenter la réponse à la sélection. Par l'utilisation de 4 populations différentes de départ, Obilana (1985) met en évidence l'effet de la base génétique et de la variabilité disponible au départ.

Piper et Fehr (1987) comparent 4 stratégies de sélection : 1 ou 2 années d'évaluation combinées à 1 ou 3 intercroisements. Les stratégies comptant 2 années d'évaluation se révèlent supérieures, que le progrès génétique soit exprimé par cycle ou par an, grâce à une meilleure prise

en compte des interactions génotype-milieu mais également grâce au système de test, plus précis dans ce cas (parcelles en rang au lieu de poquet). Par contre, 3 intercroisements n'apportent aucun bénéfice sur le progrès génétique. Cela confirme les résultats de l'article théorique de Bos (1974) (cas d'un couple de loci où les gènes favorables sont dominants) : un intercroisement supplémentaire en F_2 n'augmente pas la probabilité d'obtenir des génotypes favorables aux 2 loci en F_3 ou F infini.

La multiplicité des facteurs intervenant dans une stratégie de sélection rend délicate les comparaisons entre études et donc la mise en évidence de l'effet d'un facteur par ce moyen.

Caractères non sélectionnés

Mais une sélection peut aussi avoir des effets indirects sur des caractères qui n'ont pas été pris en compte par le sélectionneur dans l'évaluation des unités candidates. C'est pourquoi la plupart se sont également intéressés à l'évolution de la distribution de certains caractères non directement sélectionnés.

Les sélectionneurs observent très fréquemment des effets secondaires de la sélection sur ces caractères. Parfois l'effet constaté est favorable : augmentation de la teneur en protéines du grain parallèlement au poids de 1 000 grains chez le blé (Busch et Kofoid, 1982) et du poids de 1 000 grains parallèlement au rendement chez le soja (Sumarno et Fehr, 1982); diminution du taux d'acide linoléique (de mauvaise qualité nutritionnelle) parallèlement à l'augmentation du taux d'acide oléique chez le soja (Carver *et al*, 1986), de la teneur en alcaloïdes parallèlement à l'augmentation du poids de feuilles chez le tabac (Gupton, 1981) et du nombre de grains ridés parallèlement à l'augmentation du nombre de grains par épi chez l'orge (Habgood et Rafique Uddin, 1984). Ces 4 derniers cas représentent des effets recherchés par le sélectionneur, celui-ci se plaçant volontairement en situation de sélection indirecte.

Mais le plus souvent, ces effets secondaires sont néfastes. Ils peuvent aller jusqu'à remettre en question l'intérêt du progrès réalisé sur le caractère sélectionné. Ainsi, la sélection pour la richesse en protéines peut s'accompagner d'une chute de rendement telle que la production de protéines totale augmente peu ou pas du tout (Randhawa et Gill, 1978; Brim et Burton, 1979; Löffler *et al*, 1983; Madhy, 1988b) ou même tende à diminuer (McNeal *et al*, 1978). Les

mêmes observations sont faites par Burton et Brim (1981) dans le cadre d'une sélection pour la richesse en lipides chez le soja. De même, une sélection pour le poids de 1 000 grains peut être contrebalancée par une diminution du nombre de grains par épi, le rendement en grain ne progresse alors pas du tout (Busch et Kofoid, 1982). Et, si Redden et Jensen (1974) réalisent une sélection efficace pour le nombre de talles chez le blé et l'orge, la diminution parallèle de la proportion de talles montant se traduit en définitive par un nombre d'épis fertiles pratiquement identique.

D'une manière plus générale, même si globalement le niveau de la population a été amélioré pour un caractère, cela s'accompagne presque toujours d'effets parasites sur des caractères annexes comme la hauteur et la précocité (par exemple pour la sélection sur le rendement). Ce phénomène est dû à l'aspect unicaractère de la plupart de ces schémas et non lié à la sélection récurrente elle-même.

En effet, certains auteurs n'observent pas d'effets secondaires néfastes de la sélection (Stanca et Marocco, 1985; Thomas, 1986; Delogu *et al*, 1988) ou bien des effets négligeables (Maich *et al*, 1987) : il s'agit de schémas basés sur une sélection multicaractère avec index. Il existe peu de cas où le principal caractère sélectionné ne soit corrélé avec aucun autre caractère et seule la sélection multicaractère permet de contrôler un ensemble de caractères et d'obtenir un progrès général.

Madhy (1988a) compare différentes procédures de sélection uni- et multicaractère chez le blé et conclut que la première permet souvent le meilleur progrès sur le caractère considéré mais à cause d'effets indésirables sur les autres, est globalement moins intéressante. Le classement des méthodes multicaractères (index, sélection par niveaux indépendants, etc) prenant en compte la hauteur, la précocité, le rendement et certaines de ses composantes chez le blé, varie suivant l'étude (Wells et Kofoid, 1986; Madhy, 1988a).

Quoi qu'il en soit, il semble que dans le cadre des méthodes de sélection récurrente considérées ici, l'intégration de l'aspect multicaractère soit indispensable, au moins pour contrôler les effets secondaires de la sélection, l'utilisation de caractères associés (de peu d'intérêt chez le blé) (Madhy, 1988a, Brabant *et al*, 1989a) étant à considérer dans chaque cas particulier.

Tableau III. Réponses à la sélection récurrente.

| Code * | Caractères sélectionnés | Résultats | | | Autre caractères modifiés |
|------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------------------|---|-------------------------------------------------------------------|
| | | Progrès/cycle | Variabilité génétique | | |
| <i>Avoine</i> | | | | | |
| 1 | rendement en grain | + | accrue | — | hauteur, précocité |
| 2 | rendement en grain | + 3,8% | maintenue | — | taille des organes |
| 3 | rendement en grain | + 4,5% | — | — | — |
| <i>Blé, orge</i> | | | | | |
| 4 | teneur en strontium | + 7-12% | maintenue | — | Ca dans la feuilles et les graines |
| 5 | nombre de talles | + 5-8% | — | — | % de talles fertiles et précocité |
| <i>Blé</i> | | | | | |
| 6 | teneur en protéines | + 4,9% | — | — | rendement en grain |
| 7 | teneur en protéines | + 4,4% | accrue | — | poids de grain/épi, nombre de grain/épi |
| 9 | poids de 1 000 grains | + 2,8% | accrue | — | rendement en protéines, précocité, longueur et fertilité de l'épi |
| 10 | précocité | + 2,6% | maintenue | — | — |
| 11 | teneur en protéines | + 1,9% | maintenue | — | rendement, poids de 1 000 grains |
| 12 | teneur en protéines | + 6,3% | maintenue | — | rendement, poids de 1 000 grains, hauteur, maturité |
| 13 | rendement en grain, | positif | maintenue ou | — | aucun |
| 14 | qualité boulangère, | positif | diminuée | — | — |
| 15 | résistances | nul ou positif | — | — | — |
| 16 | aux maladies | — | — | — | — |
| <i>Orge</i> | | | | | |
| 18 | rendement en grain, caractères agronomiques | + 2,1% | maintenue | — | précocité |
| 19 | rendement en grain, | + 22% | divisée par 2 | — | aucun |
| 20 | caractères agronomiques | — | — | — | — |
| 21 | résistances aux maladies | positif | — | — | précocité |
| 22 | valeur agronomique | positif | — | — | humidité de l'épi, hauteur, extrusion de l'épi |
| 23 | précocité | > 1 jour | diminuée | — | précocité |
| 24 | résistances aux rouilles, oïdium, | très élevé | — | — | — |
| 25 | et caractères agronomiques | + 10% | — | — | — |

| | | | | | |
|----------------|------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------------------|--|
| <i>Sorgho</i> | | | | | |
| 26 | rendement | + 2,5% (S ₀) + 9% (S ₀ + S ₁) + 12,8 à 13,5% positif | maintenue maintenue - | hauteur hauteur hauteur | |
| 27 | rendement | | | | |
| 28 | rendement | | maintenue | | |
| <i>Soja</i> | | | | | |
| 29 | teneur en protéines | + 0,6 à 1,2% | maintenue | teneur en azote de la graine, teneur en huile | |
| 30 | rendement en grain | + 5,4% | maintenue | teneur en protéines | |
| 31 | teneur en protéines | + 3,4% | - | richesse en glucides, précocité | |
| 32 | teneur en lipides | + 2% | maintenue | - | |
| 33 | résistance à la chlorose ferrique | + 10% | - | - | |
| 34, 35 | rendement en grain | + 0 à 5% suivant la stratégie | - | hauteur, maturité, verse | |
| 36, 37 | | + 3,3%, + 7% - ou + suivant la stratégie | - | - | |
| 38 | tolérance au phytophthora | | | | |
| 39 | rendement en grain | + 1,1 à 2,6% | maintenue | maturité, poids d'un grain | |
| 40 | qualité de l'huile | | | | |
| <i>Haricot</i> | | | | | |
| 41 | résistance à <i>S sclerotiorum</i> | + 15,5 à 25% positif | maintenue | | |
| 42 | taille des graines, architecture | | maintenue | | |
| <i>Tahac</i> | | | | | |
| 43 | poids de feuilles | + 4,3% | maintenue | nombre de feuilles, hauteur, précocité | |
| 44 | poids de feuilles | + 4 à 10% | maintenue | teneur en alcaloïdes, hauteur | |
| | teneur en alcaloïdes (sur 2 populations) | - 4,5% | maintenue | poids de feuilles, précocité | |
| <i>Coton</i> | | | | | |
| 45 | rendement en fibres | + 10% | maintenue | longueur et solidité de la fibre, poids de fruit | |

• Codes correspondant aux références bibliographiques et définis dans le tableau I.

Perspectives pour la poursuite de la sélection

Ce bilan positif pour les premiers cycles de sélection est encourageant. Mais il ne faut pas oublier que l'intérêt de la sélection récurrente est essentiellement de permettre un progrès à long terme. Et pour cela, il faut que soit maintenue au sein de la population travaillée une variabilité suffisante (tableau III).

L'étude de l'évolution de la variabilité génétique des populations au cours des cycles successifs a été entreprise fréquemment par le calcul des variances génétiques, phénotypiques, des coefficients de variation ou des héritabilités (Brim et Burton, 1979; Burton et Brim, 1981; Avey *et al*, 1982; Busch et Kofoed, 1982; Löffler *et al*, 1983; Stanca et Marocco, 1985; Stuart, 1986; Lyons *et al*, 1987; Delogu *et al*, 1988; Madhy, 1988b; Sanguineti *et al*, 1988). Pour les autres expériences, l'étude de l'évolution de la réponse à la sélection peut en donner une idée. En effet, celle-ci est un indicateur *a posteriori* de la variabilité génétique de la population : linéaire en fonction du nombre de cycles, elle est le signe du maintien de la variabilité génétique.

Quelques résultats sont négatifs: Nanda *et al* (1981) observent une variance génotypique nettement plus faible à l'issue de l'intercroisement qu'en autofécondation. Mais ces variances ne sont pas de même nature dans les 2 populations, dont les niveaux d'hétérozygotie diffèrent : la variance de la population peut avoir été augmentée par autofécondation, sans, bien sûr, que sa variabilité génétique n'ait augmenté. Seules quelques études montrent une diminution réelle de la variabilité génétique (Miller et Rawlings, 1967; Stanca et Marocco, 1985; Delogu *et al*, 1988; Sanguineti *et al*, 1988) pour le caractère sélectionné. Cela peut être dû à une base génétique de départ trop étroite (tableau I) ainsi qu'à une trop forte intensité de sélection (Miller et Rawlings, 1967) (tableau II). Cette tendance ne remet toutefois pas en cause un progrès ultérieur car la variabilité disponible reste encore suffisante.

Prohaska et Fehr (1981) constatent après 2 cycles qu'il n'est plus possible de continuer la sélection dans l'environnement où se sont déroulés les 2 premiers cycles. Mais cela résulte vraisemblablement d'une forte augmentation de la résistance à la chlorose (caractère sélectionné), rendant difficile la mise en évidence de différences génotypiques : en effet, la réponse à la sélection redevient du même ordre qu'au cours des 2 pre-

miers cycles, lorsque l'observation du matériel végétal a lieu dans un environnement plus discriminant.

Les autres résultats font état d'une stabilité voire d'une augmentation (Khadr et Frey, 1965; Randhawa et Gill, 1978; Busch et Kofoed, 1982) de la variabilité génétique au cours des cycles successifs. L'étude de Brim et Burton (1979) met en évidence l'intérêt d'utiliser des géniteurs plus nombreux et d'origines diverses : les populations dérivant de 2 lignées (populations I) ont une variabilité génotypique plus faible que celles fondées à partir de 10 lignées (populations II). Cette étude montre aussi l'effet de l'effectif d'unités intercroisées : les sous-populations où il est le plus élevé (sous-populations A) sont les plus variables bien que le taux de sélection soit pratiquement le même dans les 2 cas.

L'importance de la population de départ et de la variabilité disponible est très forte : Obilana (1985), travaillant sur 4 populations de bases génétiques différentes observe des réponses différentes en appliquant les mêmes modalités de sélection. Les réponses pour une sélection pour des résistances aux maladies (Parlevliet et Van Ommern, 1988b) sont également différentes suivant la structuration de la variabilité (présence ou non de gènes majeurs de résistance spécifique).

L'étude de Carver *et al* (1986) chez le soja montre par une autre approche que des progrès ultérieurs dans l'augmentation du taux d'acide oléique sont possibles : une sélection en retour pour un taux d'acide oléique plus faible, entreprise après 6 cycles, reste efficace, indiquant que tous les gènes intervenant dans la détermination du taux d'acide oléique ne sont pas encore fixés.

Dans la plupart des cas, la sélection récurrente a donc permis le maintien de la variabilité génétique pour les caractères sélectionnés. Les auteurs qui se sont intéressés à la variabilité des caractères non soumis à la sélection ont fréquemment observé son maintien également (Avey *et al*, 1982; Busch et Kofoed, 1982; Löffler *et al*, 1983; Stuart, 1986; Kelly et Adams, 1987; Madhy, 1988b). Il s'agit pour les caractères non sélectionnés d'un problème de taille de l'échantillon, d'intensité de sélection mais également de corrélations avec les caractères sélectionnés.

De nombreux sélectionneurs, après avoir amélioré le niveau d'une population pour un caractère précis, désirent passer à une sélection conjointe afin de travailler globalement sur l'aptitude de la population à donner de bonnes varié-

tés. Ils auront donc à tenir compte des corrélations entre caractères (Gai et Fehr, 1984; Payne *et al*, 1986; Carver *et al*, 1986; Bregitzer *et al*, 1987; Sanguineti *et al*, 1988; Brabant *et al*, 1989a). Miller et Rawlings (1967) constatent que la valeur absolue de ces corrélations tend à diminuer. Cela signifie que la sélection indirecte sera de moins en moins efficace lorsqu'elle était favorable. Par contre, la sélection conjointe de caractères corrélés négativement au départ sera facilitée.

DISCUSSION, SÉLECTION RÉCURRENTÉ ET CRÉATION VARIÉTALE

Les études entreprises jusqu'à présent tendent donc à indiquer que la sélection récurrente peut présenter un intérêt pour les plantes autogames. Leurs résultats doivent cependant être considérés avec prudence si l'on veut juger de l'intérêt de la sélection récurrente dans un but d'amélioration des populations pour la création variétale.

Validité de l'évaluation du progrès

Tout d'abord, on peut noter que les évaluations des progrès réalisés n'ont pas toujours eu lieu dans des conditions proches des conditions de culture des variétés (cf «Caractères soumis à la sélection») : au contraire, les sélectionneurs se placent parfois dans les conditions de la sélection pour évaluer le matériel obtenu, ce qui risque de conduire à une surestimation du progrès réalisé. Par exemple, une évaluation du progrès sur le rendement, réalisée en parcelle de quelques rangs après une sélection effectuée sur des poquets donne un résultat négatif (Bello, 1985) alors qu'il était positif dans une évaluation en poquet. Il semble clair que, de nombreux auteurs se plaçant en situation de sélection indirecte (cf «Sélection»), il est important que l'évaluation du progrès se fasse dans les conditions les plus proches possibles de celles de la pratique agricole. Ceci, afin de vérifier que l'on améliore réellement l'aptitude de la population à donner de bonnes variétés commerciales.

De plus, les progrès réalisés sont souvent évalués sur du matériel encore hétérozygote (cf «Caractères soumis à la sélection»). Or, un schéma de sélection récurrente à cycle court conduit à une sélection sur la valeur hybride des plantes autogames. On ne peut donc pas exclure que les progrès observés soient dus à des effets de do-

minance ou de superdominance favorables, en rapport avec une amélioration de l'aptitude générale à la combinaison. Il reste donc à vérifier que ces progrès se retrouveront bien chez les futures variétés (des lignées homozygotes le plus souvent).

Les résultats obtenus par Dogget (1972) (fort effet d'inbreeding, réduisant notablement le progrès estimé en S_1 par rapport à une observation en S_0) et par Patel *et al* (1985) (valeur moyenne plus élevée des lignées S_3 que des HD issues de la même population) montrent qu'on ne peut écarter le problème. Toutefois, si le nombre de combinaisons auxquelles a participé chaque géniteur est faible par rapport à la taille effective de la population (Kenworthy et Brim, 1979; Gupton, 1981; Avey *et al*, 1982; Busch et Kofoid, 1982; Löffler *et al*, 1983; Lyons *et al*, 1987), il est alors peu probable que des progrès importants pour l'aptitude générale à la combinaison aient pu être réalisés en quelques cycles. On peut donc espérer dans ce cas qu'à la réponse linéaire à la sélection en fonction du nombre de cycles, correspondra un progrès au niveau des lignées pures dérivables des populations successives.

En outre, des résultats positifs ont été également obtenus dans des expériences où les progrès étaient évalués dans des conditions plus proches de celles de grande culture et sur du matériel plus avancé en fixation (Miller et Rawlings, 1967; McNeal *et al*, 1978; Burton et Brim, 1981; Busch et Kofoid, 1982; Löffler *et al*, 1983; Carver *et al*, 1986; Lyons *et al*, 1987). On peut remarquer également que dans les rares cas où le matériel obtenu a été comparé à des variétés commerciales de référence, il s'est avéré aussi bon (Lyons *et al*, 1987) voire meilleur (Carver *et al*, 1986) que celles-ci.

Malgré les difficultés d'une évaluation précise du progrès génétique, on peut considérer que la possibilité de réaliser un progrès chez une plante autogame par une sélection récurrente à cycle court est démontrée.

Insuffisance du nombre de caractères sélectionnés

Une autre limite des études rapportées ici est l'aspect unicaractère (le plus fréquemment) de la sélection pratiquée. Les expériences apparaissent de ce fait comme des études de «faisabilité» de la sélection récurrente (Redden et Jensen, 1974; Avey *et al*, 1982; Busch et Kofoid, 1982; Habgood et Rafique Uddin, 1984;

Obilana, 1985; Madhy, 1988b; Sanguineti et al, 1988) ou au mieux, comme des études sur les possibilités de son utilisation pour la création de géniteurs (McNeal et al, 1978; Gupton, 1981; Prohaska et Fehr, 1981; Walker et Schmitthener, 1984; Bockelman et Sharp, 1986; Lyons et al, 1987; Maich et al, 1987).

Mais pour améliorer une population pour l'aptitude à donner de bonnes variétés, il faut prendre en compte de nombreux caractères simultanément (Miller et Rawlings, 1967). En effet, parmi les caractères intéressants pour une variété commerciale, il existe fréquemment des antagonismes, et un progrès sur le caractère sélectionné se traduit alors par une régression sur les autres (cf «Caractères non sélectionnés»). D'où la nécessité de pratiquer une sélection conjointe pour l'ensemble des caractères importants en création variétale.

Les résultats des programmes de sélection multicaractère (Miller et Fehr, 1979; Patel et al, 1985; Stanca et Marocco, 1985; Thomas, 1986; Maich et al, 1987; Delogu et al, 1988; Parlevliet et Van Ommern, 1988a, b) sont cependant encourageants : les auteurs observent généralement un progrès pour l'ensemble des caractères sélectionnés ainsi que le maintien des caractères déjà au niveau désiré (hauteur, précocité, etc).

Mais il semble nécessaire de compléter ces méthodes en faisant intervenir un plus grand nombre de caractères, pour se placer réellement dans le cadre de la création variétale.

CONCLUSION

Globalement, les expériences de sélection récurrente appliquée aux plantes autogames semblent concluantes. Elles ont démontré la faisabilité de la méthode pour un grand nombre de caractères d'intérêt agronomique. Cependant, il ne s'agit que d'une première approche et de nombreux points restent à explorer afin de maximiser l'efficacité d'un schéma de sélection récurrente et d'optimiser l'articulation avec la création variétale.

Tout d'abord, il convient d'établir le système d'évaluation du progrès génétique le plus fiable possible sur la valeur en lignée. De plus, l'étape de sélection des unités candidates pourrait être complétée par la prise en compte d'un maximum de caractères intéressants, en passant à une sélection multicaractère.

D'autres points importants restent à préciser : quelles modalités pour l'intercroisement ? Un nombre plus grand de générations d'intercroisements n'améliore pas l'efficacité, et il n'existe pas de comparaison entre des méthodes faisant varier le nombre d'unités intercroisées et le nombre de croisements auxquels participe chacune d'elles. Il semble que l'utilisation de la stérilité mâle facilite l'intercroisement et optimise les recombinaisons, bien qu'elle complique le schéma.

De même, les modalités de la sélection restent difficiles à établir. Dans le cadre d'une sélection précoce, que le choix se fasse sur des plantes isolées (S_0) ou sur des familles (S_1), on se trouve généralement dans des conditions très éloignées de celles des pratiques agricoles et donc en situation de sélection indirecte. L'évaluation de la valeur en lignée d'après l'observation de familles hétérogènes et de plantes encore très hétérozygotes semble également difficile. L'utilisation de l'haplo-diploïdisation résoudrait ici ces problèmes tout en permettant le maintien d'un cycle assez court (3 ans par exemple pour l'expérience de Patel et al (1984) sur l'orge) malgré l'ajout souvent nécessaire d'une phase de multiplication des haploïdes doublés. Cette méthode n'est toutefois au point que sur certaines espèces (orge, blé, tabac) et dépend souvent fortement du matériel génétique utilisé.

Ce bilan montre que, à la suite des résultats déjà obtenus, les voies restent ouvertes pour l'étude et l'amélioration des schémas de sélection récurrente sur les plantes autogames.

RÉFÉRENCES

- Avey DP, Ohm HW, Patterson FL, Niquist WE (1982) Three cycles of simple recurrent selection for early heading in winter wheat. *Crop Sci* 22, 908-912
- Azais JM, Denis JB, Kobilinsky A (1984) *Premières idées sur la compétition inter-parcellaire*. Publication interne, laboratoire de biométrie, INRA, 78000 Versailles
- Bello LLH (1985) A comparison of two methods for evaluating the effectiveness of a recurrent selection program for increasing seed yield in soybean. *Disser Abstr Int* 46 No 3
- Bockelman HE, Sharp EL (1986) Development of disease-resistant germplasm in barley utilizing recurrent selection techniques. *Rachis* 5, 2, 17-24
- Bos I (1974) More arguments against intermating F_2 plants of a self-fertilizing crop. *Euphytica* 26, 33-46
- Brabant P, Manes Y, Trottet M, Picard E (1989a) Corrélations génétiques, hérédités et possibilités de sélection multilocale précoce sur le rendement chez

- le blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L). *Agronomie* 9, 49-54
- Brabant P, Morin A, Picard E, Mistou MN (1989b) Comparaison de trois dispositifs expérimentaux utilisés pour estimer le rendement chez le blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L). Conséquences pour la sélection précoce. *Agronomie* 9, 949-955
- Bregitzer PP, Stuthman DD, McGraw RL, Payne TS (1987) Morphological changes associated with three cycles recurrent selection for grain yield improvement in oat. *Crop Sci* 27, 165-168
- Brim CA, Burton JW (1979) Recurrent selection in soybeans. II. Selection for increased percent protein in seeds. *Crop Sci* 19, 494-498
- Burton JW, Brim CA (1981) Recurrent selection in soybeans. III. Selection for increased percent oil in seeds. *Crop Sci* 21, 31-34
- Busch RH, Kofoid K (1982) Recurrent selection for kernel weight in spring wheat. *Crop Sci* 22, 568-572
- Byrne I, Rasmusson D (1974) Recurrent selection for mineral content in wheat and barley. *Euphytica* 23, 241-249
- Carver BF, Burton JW, Wilson RF, Carter TE (1986) Cumulative response to various recurrent selection schemes in soybean: oil quality and correlated agronomic traits. *Crop Sci* 26, 853-858
- Delogu G, Lorenzoni C, Marocco A, Martiniello P, Odoardi M, Stanca AM (1988) A recurrent selection programme for grain yield in winter barley. *Euphytica* 37, 105-110
- Dogget H (1972) Recurrent selection in sorghum populations. *Heredity* 28, 9-29
- Falconer DS (1989) *Introduction to quantitative genetics*. Longman Sci & Tech, 3rd edn, 438 p
- Fasoulas AC (1983) Effects of competition in the selection process. Efficiency in plant breeding: 35-39. *Eucarpia* 19-24 juin 1983
- Gai J, Fehr WR (1984) Responses of genotypic correlations and principal components to recurrent selection for yield in soybeans. *Sci Agric Sinica* 5, 41-46 (abstract)
- Gallais A (1977) Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. 1— Synthèse sur les problèmes généraux et sur les bases théoriques pour la sélection récurrente intrapopulation. *Ann Amélior Plant* 27, 281-330
- Gallais A (1979) Le concept de la valeur en lignées d'un génotype et son utilisation possible en sélection. *Ann Amélior Plant* 29, 1-22
- Gallais A (1988) A method of line development using doubled haploids: the single doubled haploids descent recurrent selection. *Theor Appl Genet* 75, 330-332
- Gallais A (1990) *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*. Masson, 588 p
- Guimaraes EP (1986) Genetic improvement of soybean from populations developed by alternative recurrent selection strategies. *Diss Abstr Int* 46 No 12
- Gupton CL (1981) Phenotypic recurrent selection for increased leaf weight and decreased alkaloid content of burley tobacco. *Crop Sci* 21, 921-925
- Habgood RM, Rafique Uddin M (1984) The effect of genetic background on grain shrivelling in lys 3 barley, and its possible modification by a recurrent selection programme. *Z Pflanzenzücht* 93, 65-77
- Hallauer AR, Miranda JB (1981) *Quantitative genetics in maize breeding*. Iowa State Univ Press, Ames, USA, 468 p
- Kelly JD, Adams MW (1987) Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. *Euphytica* 36, 69-80
- Kenworthy WJ, Brim CA (1979) Recurrent selection in soybeans. I. Seed yield. *Crop Sci* 19, 315-318
- Kervella J (1987) Sélection récurrente chez le blé : bilan d'un cycle. Thèse de Docteur de l'Université. Université d'Orsay, 112 p
- Kervella J, Rousset M, Doussinault G, Picard E (1988) Efficiency of a first cycle of recurrent selection for variety development in wheat. In: *Proc 7th meeting Eucarpia Section "Biometrics in Plant Breeding"* Ås (Norway), 14-22
- Khadr FH, Frey KJ (1965) Effectiveness of recurrent selection in oat breeding (*Avena sativa* L). *Crop Sci* 5, 349-354
- Knapp SJ, Cox TS (1988) S₁ family recurrent selection in autogamous crops based on dominant genetic male-sterility. *Crop Sci* 28, 227-231
- Löffler CM, Busch RH, Wiersma JV (1983) Recurrent selection for grain protein percentage in hard red spring wheat. *Crop Sci* 23, 1097-1101
- Lyons ME, Dickson MH, Hunter JE (1987) Recurrent selection for resistance to white mold in *Phaseolus* species. *J Am Soc Hortic Sci* 112, 149-152
- Madhy EE (1988a) The efficiency of some selection procedures in wheat, *Triticum aestivum* L. *Cereal Res Commun* 16, 175-181
- Madhy EE (1988b) Recurrent selection for protein content in spring wheat *Triticum aestivum* L. *Cereal Res Commun* 16, 195-201
- Maich RA, Delogu G, Martiniello P, Stanca AM (1987) Recurrent selection in two-row and six-row winter barley. *Genet Agrar* 41, 302-303
- Matzinger DF, Wernsman EA (1968) Four cycles of mass selection in a synthetic variety of an autogamous species *Nicotiana tabacum* L. *Crop Sci* 8, 239-243
- McNeal FH, McGuire CF, Berg MA (1978) Recurrent selection for grain protein content in spring wheat. *Crop Sci* 18, 779-782
- McProud WL (1979) Repetitive cycling and simple recurrent selection in traditional barley breeding programs. *Euphytica* 28, 473-480
- Miller PA, Rawlings JO (1967) Selection for increased lint yield and correlated responses in upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci* 7, 637-640

- Miller JE, Fehr WR (1979) Direct and indirect recurrent selection for protein in soybeans. *Crop Sci* 19, 101-106
- Nanda GS, Hazarika GN, Gill KS (1981) Recurrent selection in an inter-varietal cross of wheat. *Indian J Genet Plant Breed* 41, 18-24
- Obilana AT (1985) Recurrent selection schemes in photosensitive sorghum populations. *Z Pflanzenzucht* 95, 221-229
- Parlevliet JE, Van Ommern A (1988a) Recurrent selection for grain yield and early generations of two barley populations. *Euphytica* 38, 175-184
- Parlevliet JE, Van Ommern A (1988b) Accumulation of partial resistance in barley to barley leaf rust and powdery mildew through recurrent selection against susceptibility. *Euphytica* 37, 261-274
- Patel JD, Reinbergs E, Fejer SO (1985) Recurrent selection in doubled-haploid populations of barley (*Hordeum vulgare* L). *Can J Genet Cytol* 27, 172-177
- Payne TS, Stuthman DD, McGraw RL, Bregitzer PP (1986) Physiological changes associated with three cycles of recurrent selection for grain yield improvement in oats. *Crop Sci* 26, 734-736
- Pederson DG (1977) Arguments against intermating before selection in a self-fertilising species. *Theor Appl Genet* 45, 157-162
- Piper TE, Fehr WR (1987) Yield improvement in a soybean population by utilizing alternative strategies of recurrent selection. *Crop Sci* 27, 172-178
- Prohaska KR, Fehr WR (1981) Recurrent selection for resistance to iron deficiency chlorosis in soybeans. *Crop Sci* 21, 524-526
- Randhawa AS, Gill KS (1978) Effectiveness of selection under different mating systems for the improvement of protein content in wheat (*Triticum aestivum* L em Thell) *Theor Appl Genet* 53, 129-134
- Redden RJ, Jensen NF (1974) Mass selection and mating systems in cereals. *Crop Sci* 14, 345-350
- Rose JL (1983) Yield improvement using recurrent selection in soybean. In: *Proc Aust Plant Breeding Conf Adelaide, South Australia*, 14-18 February 1983, 133-135
- Sanguineti MC, Tuberosa R, Landi P (1988) Direct and correlated responses to four cycles of divergent selection for heading date in barley. *Plant Breed* 101, 313-320
- Silvela L, Diez-Barra R (1985) Recurrent selection in autogamous species under forced random mating. *Euphytica* 34, 817-832
- Stanca AM, Marocco A (1985) Comparison between cycles of recurrent selection for grain yield in winter barley. *Genet Agrar* 477
- Stuart GS (1986) Evaluation of agronomic characteristics in a random mating 2-dwarf sorghum population undergoing recurrent selection for grain yield. *Dissert Abstr Int* 46 No 7
- Sumarno, Fehr WR (1982) Response to recurrent selection for yield in soybeans. *Crop Sci* 22, 295-299
- Thomas G (1986) Étude d'une population de blé tendre (*Triticum aestivum* L) en sélection récurrente à cycle court. Thèse de Docteur de l'Université. Univ Rennes I
- Walker AK, Schmitthenner AF (1984) Recurrent selection for tolerance to *Phytophthora* rot in soybean. *Crop Sci* 24, 495-497
- Wells WC, Kofoid KD (1986) Selection indices to improve an intermating population of spring wheat. *Crop Sci* 26, 1104-1109