

M. LEFORT-BUSON^x et Y. DATTEE^{xx},
avec la collaboration technique de O. LAVOISIER et P. ROCABOY.

^xINRA - Station d'Amélioration des Plantes -
Domaine de la Motte au Vicomte - BP : 29 - 35650 LE RHEU

^{xx}Université de Paris XI - Laboratoire d'Amélioration des Plantes
Bat. 360 - 91405 ORSAY.

La découverte de systèmes de stérilité-mâle cytoplasmiques chez le colza (THOMPSON, 1972 ; SHIGA, 1976) et les possibilités d'utilisation de ceux-ci en sélection (ROUSSELLE, 1982 et 1983) permettent d'envisager la production de semences hybrides F1. De nombreuses études ont déjà montré la supériorité des hybrides sur les lignées et les variétés "populations" classiques (SHELKOUZENKO, 1968 ; SCHUSTER et MICHAEL, 1976 ; CAMPBELL et KONDRA, 1978 ; LEFORT-BUSON et DATTEE, 1982a). Notre but est ici de faire une synthèse des résultats acquis en France ces dernières années sur l'hétérosis du colza. La majeure partie consacrée au colza d'hiver permet de donner un premier bilan des ressources exploitables en matière de création d'hybrides F1. Quelques résultats sur le colza de printemps sont présentés.

Après un bref rappel des méthodes, nous exposons successivement les résultats relatifs à la vigueur hybride et à l'étude génétique spécifique au colza d'hiver. La discussion portera sur l'utilisation de ces résultats en sélection et sur les interprétations biologique et génétique de l'hétérosis.

1 - METHODE D'ETUDE

1.1. - Colza d'hiver

- Dispositif expérimental :

L'étude des paramètres génétiques de la population - aptitudes générales et spécifiques à la combinaison (respectivement A.G.C. et A.S.C.), effets réciproques moyens et spécifiques - a été faite à partir de plans de croisement diallèles incomplets. Ces plans, qui consistent en une réunion de petits diallèles élémentaires (5x5), permettent de représenter la population par un grand nombre de lignées et d'assurer une précision maximale pour la variance d'A.G.C. (LEFORT, 1977).

Les lignées ont été choisies pour couvrir au mieux la diversité génétique de la population sélectionnée, puis réparties dans les divers dispositifs élémentaires de sorte que les apparentements soient les plus faibles possibles à l'intérieur de chacun d'eux. Les effets réciproques n'ont été étudiés que la première année (1979) ; la seconde année (1981), il a été jugé préférable d'augmenter le nombre de répétitions (Tableau 1).

Année	1979	1981
Plan de croisement	7 diallèles complets, (5x5)	6 demi-diallèles (5x5)
Nombre de répétitions du plan	2	4
Dimension des parcelles	4 lignes de 3,00 m (0,30 m et 0,50 m respectivement entre lignes et parcelles)	

N.B. : Les lignées impliquées dans les plans de croisement résultent de 2 tirages aléatoires.

TABLEAU 1 : DISPOSITIF EXPERIMENTAL POUR L'ETUDE DES PARAMETRES GENETIQUES

L'étude a porté sur plusieurs caractères : date de début floraison, hauteur et couvert foliaire au début floraison, sensibilité à la verse, rendement parcellaire et poids de 1000 grains. L'estimation du rendement a été faite à partir des seules lignes centrales pour éliminer les effets de compétition intervariétale (LEFORT-BUSON, 1977).

- Interprétation des résultats

Les estimations de la vigueur hybride par rapport au parent moyen et au meilleur parent ont été calculées par les différences entre la valeur de l'hybride et celle respectivement de la moyenne et du meilleur des 2 parents ; la nullité des estimations a été éprouvée par les tests de WELSH ou de STUDENT, avec un risque de 5 %.

Pour l'étude génétique, 3 points ont été abordés : la distribution des caractères dans les populations homozygotes et hétérozygotes, la décomposition de la variabilité en termes d'A.G.C., d'A.S.C. et d'effets réciproques, et les corrélations génétiques. Les difficultés de calcul n'ont pas permis l'analyse de la variabilité avec un modèle à effets aléatoires : les variances et les A.G.C. ont été estimées de façon aproximative à partir de modèles à effets fixés. Lorsque la variance de l'A.G.C. est supérieure à celle de l'A.S.C., les corrélations entre estimations des A.G.C. d'une part et entre estimations des A.G.C. et valeur propre des géniteurs d'autre part ont été calculées.

1.2. - Colza de printemps

5 lignées ont été croisées entre elles selon un plan diallèle incomplet ; le dispositif comprenait 4 répétitions avec des parcelles de 5 lignes de 3 m. L'étude a porté sur la hauteur et la surface foliaire au début floraison, ainsi que sur le rendement et le poids de 1000 grains. La vigueur hybride a été estimée et testée comme pour le colza d'hiver ; l'analyse de la variance a été faite selon le modèle de griffing (modèle 1, méthode 3). Les résultats ne sont relatifs qu'aux 5 lignées considérées.

2 - ESTIMATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE

2.1. - Colza d'hiver

La supériorité moyenne des hybrides sur les lignées est significative pour la hauteur et le couvert foliaire au début floraison ainsi que pour le rendement en grains à maturité (Tableau 2). Les hybrides sont plus sensibles à la verse que les lignées ; ils sont plus hauts et leur développement racinaire est plus

important (LEFORT-BUSON et DATTEE, 1982a).

CARACTERE	VIGUEUR HYBRIDE EXPRIMEE EN FONCTION DU PARENT MOYEN		VIGUEUR HYBRIDE EXPRIMEE EN FONCTION DU MEILLEUR PARENT	
	1979	1981	1979	1981
DATE DE DEBUT FLORAISON (en jours)	-1,27 ^x +0,32 (-6%)	-1,30 ^x +0,38 (-8%)	0,63+0,35 (3%)	2,03 ^x +0,47 (18%)
HAUTEUR AU DEBUT FLORAISON (en cm)	7,02 ^x +1,22 (12%)	—	4,23 ^x +1,41 (7%)	—
COUVERT FOLIAIRE AU DEBUT FLORAISON	1,87 ^x +0,24 (55%)	0,80 ^x +0,16 (24%)	0,87 ^x +0,28 (20%)	0,42 ^x +0,19 (11%)
SENSIBILITE A LA VERSE	0,20 ^x +0,18 (7%)	—	0,98 ^x +0,21 (45%)	—
RENDEMENT EN GRAINS (en Qx/ha)	7,11 ^x +0,78 (24%)	6,68 ^x +1,58 (43%)	3,52 ^x +0,90 (12%)	3,70 ^x +1,80 (20%)
POIDS DE MILLE GRAINS (en g)	0,101 ^x +0,072 (2%)	0,237 ^x +0,069 (6%)	-0,384 ^x +0,088 (-7%)	-0,054+0,082 (-1%)

N.B.1 : Significatif au seuil de 5 %.

N.B.2 : Les supériorités relatives des hybrides sur les lignées (en %) sont indiquées entre parenthèses.

TABLEAU 2 : ESTIMATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE CHEZ LE COLZA OLEAGINEUX D'HIVER

La précocité de floraison et le poids de mille grains semblent être des caractères partiellement dominants. Pour le rendement, la supériorité relative des hybrides sur les lignées est différente entre 1979 et 1981. Mais dans les 2 cas, 30 % des hybrides sont plus productifs que le cultivar Jet neuf.

Par ailleurs, les effets réciproques comparés aux effets directs sont nuls ou très faibles selon le caractère.

2.2. - Colza de printemps

En moyenne, la vigueur hybride est significative pour le rendement, la surface foliaire, la hauteur et le poids de mille grains (Tableau 3) ; cependant peu d'hybrides dépassent la meilleure des lignées, Aburamasari (LEFORT-BUSON, 1982). Les effets réciproques ne sont pas significatifs.

CARACTERE	VIGUEUR HYBRIDE EXPRIMEE EN FONCTION DU PARENT MOYEN	MEILLEUR DES 2 PARENTS
HAUTEUR AU DEBUT FLORAISON (en cm)	7,49 [*] +5,51 (15,1%)	2,88+6,36 (5,3%)
SURFACE FOLIAIRE AU DEBUT FLORAISON (en dcm ²)	10,63+20,49 (22,0%)	4,98+25,54 (9,1%)
RENDEMENT EN GRAINS (en Qx/ha)	5,05 [*] +1,16 (21,2%)	3,02 [*] +1,38 (11,7%)
POIDS DE MILLE GRAINS (en g)	0,394 [*] +0,113 (8,9%)	0,111+0,139 (2,4%)

N.B.1 : * Significatif au seuil de 5 %.

N.B.2 : Les supériorités relatives des hybrides sur les lignées (en %) sont indiquées entre parenthèses.

TABLEAU 3 : ESTIMATION DE LA VIGUEUR HYBRIDE
CHEZ LE COLZA OLEAGINEUX DE PRINTEMPS

Chez les colzas d'hiver comme chez les colzas de printemps, les combinaisons entre lignées européennes et asiatiques sont parmi les meilleures ; ceci suggère une bonne complémentation entre les apports génétiques des 2 types de lignées. Certaines lignées asiatiques ont été adaptées aux conditions hivernales françaises, elles restent toutefois encore trop précoces. La perspective de les utiliser dans un programme de sélection pour la valeur hybride a incité à débiter une sélection pour réduire leur précocité.

3 - ETUDE GENETIQUE SUR COLZA D'HIVER

3.1. - Comparaison des populations d'hybrides et de lignées

Pour le rendement pris à titre d'exemple, les distributions sont du même type chez les hybrides et les lignées dans les 2 essais (Figure 1) ; il n'y a pas de discontinuité entre les 2 populations.

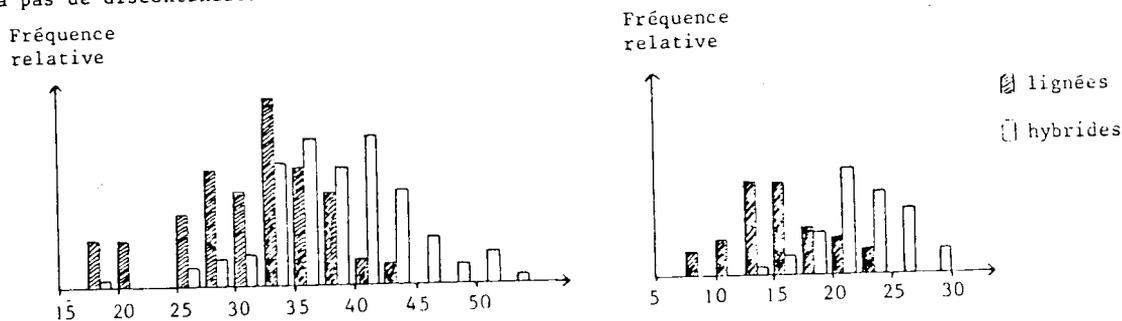


Figure 1 : Histogrammes du rendement chez les hybrides et les lignées

Des conclusions comparables sont tirées de l'étude des autres caractères (LEFORT-BUSON et DATTEE, en cours). Par ailleurs, à l'exception de la "sensibilité à la verse" en 1979, et de la "précocité de floraison" en 1981, la variabilité génétique des autres caractères est du même ordre de grandeur dans les 2 populations. Toutefois la variabilité génétique varie selon les années.

3.2. - Décomposition de la variabilité génétique

Pour tous les caractères excepté la hauteur au début floraison, la variance d'A.G.C. est nettement supérieure à la variance d'A.S.C. dans la population de lignées (Tableau 4).

CARACTERE	$\hat{\sigma}_{6G}^2$		$\hat{\sigma}_{6S}^2$		$\hat{\sigma}_{6E}^2$	
	1979	1981	1979	1981	1979	1981
DATE DE DEBUT FLORAISON	3,48 ± 1,05	4,06 ± 2,79	0,23 ± 0,61	0,57 ± 0,59	1,41	1,051
LOG(HAUTEUR)	3,9 · 10 ⁻⁴ +22		3,7 · 10 ⁻⁴ +27		26,0 · 10 ⁻⁴	
COUVERT FOLIAIRE	0,201 ± 0,145	0,0343 ± 0,0285	0,017 ± 0,135	0,032 ± 0,022	0,956	0,2613
SENSIBILITE A LA VERSE	0,234 ± 0,323	—	0,015 ± 0,698	—	0,591	—
RENDEMENT EN GRAINS	5,39 ± 4,15	3,32 ± 2,67	0,32 ± 3,55	0,21 ± 1,95	25,53	26,89
POIDS DE MILLE GRAINS	0,137 ± 0,083	0,023 ± 0,015	0,0092 ± 0,0202	0,0023 ± 0,0041	0,184	0,0413

TABLEAU 4 : VARIANCES DES EFFETS D'A.G.C. ($\hat{\sigma}_{6G}^2$), D'A.S.C. ($\hat{\sigma}_{6S}^2$) ET RESIDUELS ($\hat{\sigma}_{6E}^2$) DANS LA POPULATION DE LIGNEES

L'héritabilité au sens strict est élevée ($\neq 0,80$) pour la précocité de floraison et moyenne ($\neq 0,50$) pour le poids de mille grains ; elle est faible pour tous les autres caractères.

Dans le cas du colza de printemps, seul l'effet moyen dû aux A.G.C. est significativement différent de 0, (LEFORT-BUSON, 1982).

3.3. - Corrélations génétiques

Les corrélations simples entre caractères, estimées à partir des valeurs d'A.G.C. des lignées, témoignent d'une liaison génétique positive entre le rendement, la résistance à la verse et le couvert foliaire (LEFORT-BUSON et DATTEE, en cours) ; il n'y a pas de liaison entre le rendement et la précocité de floraison.

Quelque soit le caractère, la corrélation entre la valeur propre et l'A.G.C. des lignées est toujours positive et supérieure à 0,5 (Tableau 5).

CARACTERE	DATE DE DEBUT FLORAISON	COUVERT FOLIAIRE	SENSIBILITE A LA VERSE	RENDEMENT EN GRAINS	POIDS DE MILLE GRAINS
ESTIMEE DE LA CORRELATION ($\hat{\rho}$)	1979 0,640**	0,516**	0,711**	0,780**	0,558**
	1981 0,833**	0,647**	—	0,726**	0,814**

** Significatif au seuil de 1 % . .

TABLEAU 5 : LIAISON ENTRE VALEUR PROPRE ET A.G.C. DES LIGNEES DANS LA POPULATION

4 - DISCUSSION

Cette étude souligne l'intérêt des hybrides F1 pour augmenter la productivité du colza oléagineux, dans la mesure où l'on disposerait d'un système de stérilité mâle opérationnel. Elle permet de plus de discuter des premières orientations à donner à la sélection pour la valeur hybride, et d'apporter une contribution à l'analyse de l'hétérosis.

4.1. - Remarques préliminaires à la sélection d'hybrides F1

Au sein de la population étudiée, l'exploitation de la source majeure de variabilité pour les différents caractères conduira à améliorer les lignées pour leur A.G.C. Dans le cas du rendement, l'efficacité de la sélection sera renforcée par l'utilisation des informations relatives :

- au couvert foliaire et à la résistance à la verse, caractères dont les corrélations génétiques avec le rendement ne sont pas nulles ;

- à la valeur propre des géniteurs, corrélée positivement à leur A.G.C. .

Par contre, l'intégration des composantes du rendement présenterait peu d'intérêt, du fait de la difficulté de mise en évidence de liaisons entre le rendement parcellaire et les différentes composantes (LEFORT-BUSON, 1982a et b) ; il est nécessaire de définir au préalable les modalités de l'échantillonnage.

L'utilisation d'un système de stérilité mâle conduira à sélectionner des lignées mâle-stériles face à des lignées restauratrices, éventuellement selon un schéma de sélection récurrente réciproque. Actuellement, le coût du processus de conversion des lignées en géniteurs mâle-stériles limite le nombre des lignées à convertir ; il est donc important d'avoir une idée de l'A.G.C. des lignées avant de les introduire dans un schéma de conversion. Outre la valeur propre qui fournit déjà une première information, nous recherchons des prédicteurs de la valeur hybride dans la population : coefficient de parenté entre 2 lignées, distance génétique multi-caractères.

4.2. - Analyse de l'hétérosis

Plusieurs arguments en faveur d'une expression génétique de même nature chez les homozygotes et les hétérozygotes peuvent être avancées :

- la distribution des caractères est comparable et il n'y a pas de discontinuité entre les 2 populations ;

- la variabilité génétique est du même ordre de grandeur chez les lignées et chez les hybrides ;

- la variance de l'A.G.C., nettement supérieure à celle de l'A.S.C., traduit une prépondérance des effets d'additivité dans la population ;

- il existe une liaison positive entre la valeur propre et l'A.G.C. des géniteurs.

La sélection de lignées, chez le colza comme chez de nombreuses espèces autogames, a dû favoriser la formation de linkats coadaptés entre lesquels se sont développées des relations épistatiques de type cis, (DEMARLY, 1977). L'additivité observée en croisement serait une additivité de linkats conférant à l'hybride une plus grande diversité génétique. L'hétérosis serait alors "fixable" à long terme dans la mesure où l'on favorise les processus de recombinaison entre linkats, sans toutefois en rompre la cohésion interne.

Chez de nombreuses espèces végétales autogames et allogames ont déjà été simultanément mis en évidence un effet d'hétérosis et une prépondérance de l'additivité en croisement, (MOLL et al, 1967 ; BREESE et al, 1972 ; GALLAIS, 1977). Ces résultats sont cohérents avec les conclusions de SEDCOLE (1981) dans une revue

synthétique des différentes théories de l'hétérosis : "Une grande partie de l'hétérosis s'expliquerait par des gènes dominants en répulsion, et soumis à des interactions non alléliques".

La diversité génétique des hybrides peut leur assurer une plus grande souplesse vis-à-vis du milieu. Les différences observées entre 1979 et 1981 pour la supériorité relative des hybrides sur les lignées sont en accord avec une meilleure homéostasie des hétérozygotes. En 1981 en effet, les conditions climatiques au cours de la maturation ont été peu favorables : alternances de pluie empêchant la récolte et de soleil provoquant un égrenage important. Les hybrides semblent avoir mieux supporté ces conditions difficiles que les lignées puisque l'hétérosis sur le rendement atteint 40 % du parent moyen, alors qu'il ne représentait que 24 % en 1979. Cette hypothèse d'une expression différentielle de l'hétérosis selon le milieu a incité à entreprendre une étude de la vigueur hybride à différentes densités, la diversité des situations de compétition intravariétale représentant alors un facteur de variation du milieu.

BIBLIOGRAPHIE

- BREESE E.L., HAYWARD M.D., 1972. The genetic basis of present breeding methods in forage crops. *Euphytica*, 21, 324-336.
- CAMPBELL D.C., KONDRA Z.P., 1978. A genetic study of growth characters and yield characters in oilseed rape. *Euphytica*, 27, 1, 177-183.
- DEMARLY Y., 1977. Génétique et Amélioration des Plantes. MASSON, Paris, 287p.
- GALLAIS A., 1977. Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris XI, 306p.
- LEFORT G., 1977. Remarques sur la modélisation et l'interprétation des dispositifs diallèles. *Ann. Amél. Plantes*, 27, 2, 171-202.
- LEFORT-BUSON M., 1981. Competition effects between some of neighbouring plots of winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Cruciferae Newsletter*, 6, 26-27.
- LEFORT-BUSON M., DATTEE Y., 1982. Genetic study of some agronomic characters in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) (a) I - Hétérosis - *Agronomie*, 2, 4, 315-322. (b) II - Genetic parameters - *Agronomie*, 2, 4, 323-332.
- LEFORT-BUSON M., 1982. Heterosis with summer rapeseed (*Brassica napus* L.). *Cruciferae Newsletter*, 7, 16-17.
- MOLL E.H., ROBINSON H.F., 1967. Quantitative genetic investigation of yield of maize. *Züchter*, 57, 192-199.
- ROUSSELLE P., RENARD M., 1982. Intérêt du cultivar "Bronowski" pour l'obtention de plantes mâle-stériles cytoplasmiques chez le colza (*B. napus* L.). *Agronomie*, 2, 10, 951-956.
- ROUSSELLE P., EBER F., 1983. Croisements interspécifiques entre quelques Brassica et *Brassica napus* L. - Analyse génomique des hybrides et perspectives d'obtention de systèmes d'androstérilité. *Agronomie*, 3, 2, 153-166.
- SCHUSTER W., MICHAEL J., 1976. Untersuchungen über Inzuchtdepressionen und Heterosiseffekte bei raps (*Brassica napus oleifera*). *Z. Pflanzenzücht.*, 77, 55-66.
- SEDCOLE J.R., 1981. A review of the theories of heterosis. *Egypt. J. Genet. Cytol.*, 10, 117-146.
- SHELKOUENKO V.G., 1968. First results of evaluation of intervarietal hybrids of winter rape for heterosis. *Sb. nauchno Issled Rab. maslich. Kult.*, 9-14 (in Russian).
- SHIGA T., 1976. Cytoplasmic male sterility and its utilization for heterosis breeding in rapeseed, *Brassica napus* L. *JARQ*, 10, 4, 178-182.