

Les céréales à paille hybrides progressent

Andreas Hund¹, Dario Fossati², Fabio Mascher² et Peter Stamp¹

¹ETH Zurich, Institut des sciences agronomiques, 8092 Zurich, Suisse

²Agroscope, Institut des sciences en production végétale IPV, 1260 Nyon, Suisse

Renseignements: Andreas Hund, e-mail: andreas.hund@usys.ethz.ch

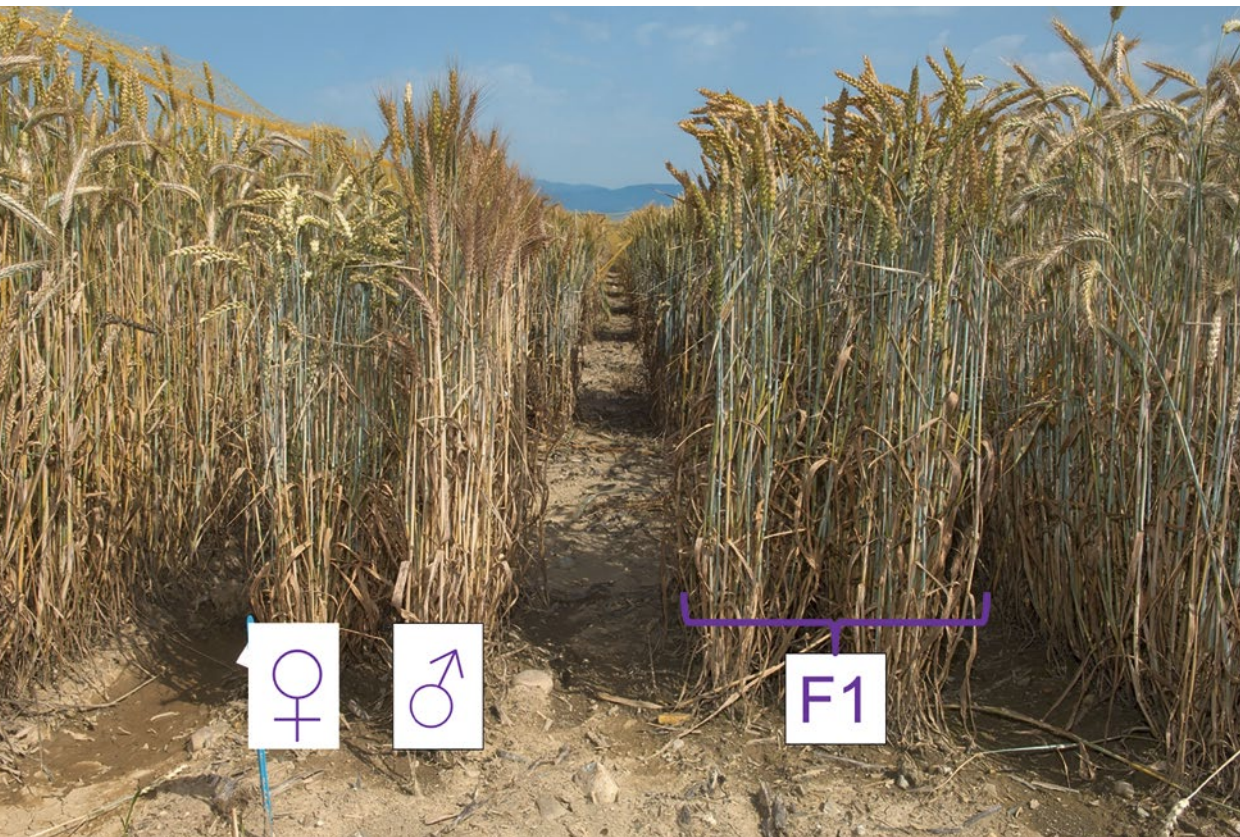


Figure 1 | Les parents et leur hybride F1.

Les haploïdes doublés pour accélérer la sélection

Dans la sélection traditionnelle des céréales autogames (qui s'autofécondent) comme le blé ou l'orge, le développement d'une nouvelle variété commence par le croisement de deux lignées homozygotes. Les hybrides issus du croisement sont en 1^{re} génération (F1) uniformes et hétérozygotes (fig. 1). Lors de la génération suivante (F2), après autofécondation, on observe la ségrégation des caractères parentaux. Dès cette génération, on peut, selon les critères de sélection, commencer à choisir les descendants les plus prometteurs. Ce n'est cependant

qu'à partir de la 7^e génération d'autofécondation que l'on peut considérer les descendants à nouveau comme homozygotes, soit génétiquement homogènes. Pour beaucoup de caractéristiques, ceci rend l'identification des meilleurs individus plus difficile lors des premières générations. L'observation minutieuse au champ, les analyses de laboratoires, les ordinateurs et la statistique sont ici d'une aide précieuse. Une autre voie, qui avait été suivie en Suisse dans le blé, passe par la création d'haploïdes doublés. Même si tout n'est pas si facile, on peut depuis plus de trente ans, grâce aux cultures *in*

in vitro et à partir de cellules germinales issus d'un croisement, régénérer une plante. Celle-ci ne possède cependant qu'un set de chromosomes. A l'aide de la colchicine, une toxine extraite du colchique qui perturbe la division cellulaire au cours de la méiose, le matériel génétique est doublé à nouveau et devient «haploïde-doublé» (HD), ce qui correspond à l'état homozygote. Ainsi, il ne faut qu'une génération au lieu de sept pour obtenir des plantes homozygotes dont les caractéristiques sont immédiatement observables (fig. 2). A ce stade, il faut bien sûr encore éliminer beaucoup de plantes inutiles, qui auraient été éliminées progressivement au cours des années par une sélection traditionnelle. Ce procédé augmente la précision et raccourcit le processus de sélection. Pour le blé, l'ETHZ a participé au développement de ces méthodes qui ont été testées dans les années 80–90, en collaboration avec les stations fédérales de recherches agronomiques. Le système fonctionnait bien mais n'était pas parfait, ni même aussi performant que souhaité; il dépendait beaucoup du génotype maternel et, sans une percée plus importante, il était difficile de l'insérer en routine. Pour le maïs, depuis une dizaine d'année, une méthode plus élégante de production d'haploïde, sans passer par la culture *in vitro* de cellules germinales, a été développée à l'Université de Stuttgart Hohenheim. Grâce à des lignées dites «inductives», l'ovule non fécondé développe un embryon haploïde. Cette méthode est utilisée actuellement par tous les sélectionneurs de maïs à travers le monde. Entre temps, la technologie HD a été développée et adoptée également pour le blé par la plupart des grandes maisons de sélection.

Sélection d'hybride chez les autogames

Pourquoi la sélection de blé hybride et d'orge s'est-elle développée si tardivement? Cette question a été soulevée car des interrogations apparaissent dans la pratique quant à la disponibilité future de semence de qualité (Stamp 2013). Il a été découvert, il y a plus de 100 ans aux USA, que des lignées de maïs autofécondées puis croisées entre elles produisaient des semences qui donnaient, la première année, des rendements nettement supérieurs à ceux des variétés populations d'origine des lignées. Actuellement dans le monde, on ne cultive presque plus que des maïs hybrides et très peu de maïs population. Jusqu'à présent, la plupart des variétés hybrides sont principalement issues d'espèces partiellement ou complètement allogames. L'avantage des hybrides est partagé entre agriculteurs et sélectionneurs. Les agriculteurs profitent de variétés plus performantes mais, comme la descendance de variétés hybrides n'est pas conforme et est moins performante, les agriculteurs

Résumé

Pour les céréales autogames comme le blé et l'orge, le manque de retour sur investissement assombrit les perspectives des variétés traditionnelles. En Europe, après des décennies de statu quo relatif, un renouveau en faveur des hybrides se fait présent. Pour les espèces allogames comme le maïs, le colza ou le seigle, la production d'hybrides, basée sur des systèmes génétiques, a déjà permis une production de semences hybrides bon marché. Un tel système est à présent disponible et efficace pour l'orge, mais pas encore véritablement dans le blé. En règle générale, pour produire des hybrides on croise deux lignées homozygotes, mais l'homozygotie n'est atteinte qu'après sept générations d'autofécondations. Pour beaucoup de céréales, on peut raccourcir ce processus en une étape en régénérant des plantes à partir de cellules germinales haploïdes et en doublant leurs chromosomes. Les plantes «haploïdes doublées» (HD) obtenues sont alors génétiquement identiques à des lignées autofécondées. Dans les espèces autogames, on s'attend à trouver plus difficilement une forte hétérosis (une performance supérieure aux parents), car ces espèces ont déjà une performance qui a été optimisée. Cependant, on observe depuis quelques années un retour de grandes firmes dans la sélection du blé et de l'orge. Pourquoi? Au niveau du G20, une initiative internationale en collaboration avec de grandes entreprises a réapprécié le statut du blé, qui avait été quelque peu négligé ces dernières décennies. Ces entreprises n'investiront à long terme dans la sélection du blé que si les taux de renouvellement de semences sont prévisibles. Pour les petits programmes de sélection, la question se pose de savoir comment s'adapter à cette évolution.

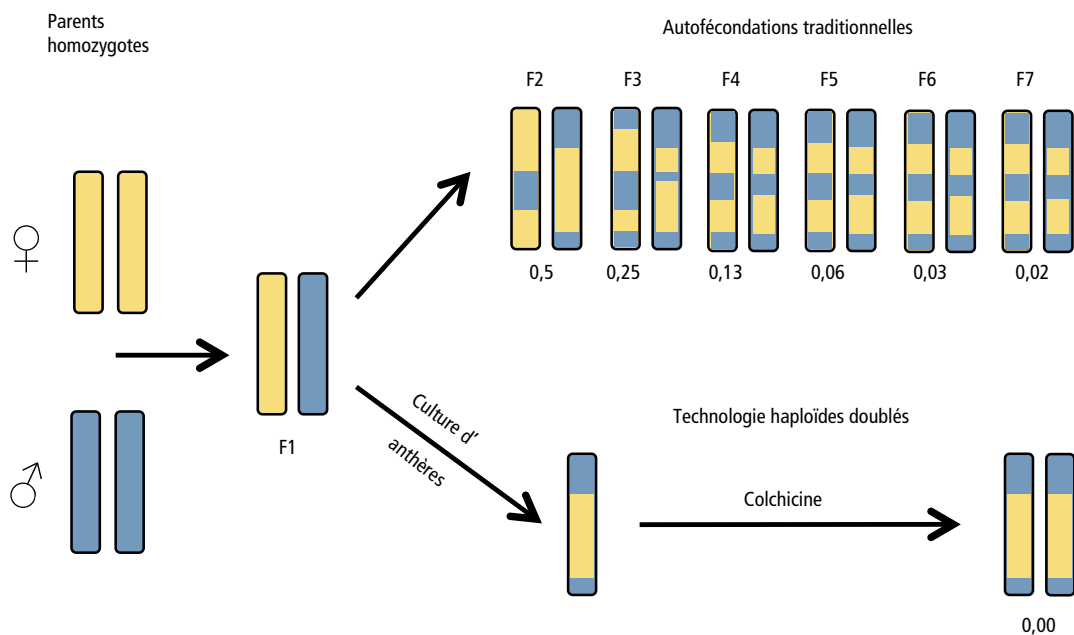


Figure 2 | Comparaison de l'obtention de variétés de blé homozygote par autofécondation en pépinière ou par la création in vitro de plantes haploïdes doublés issues des anthers, la partie mâle des fleurs de blé. Comme les anthers ne possèdent qu'un seul jeu de chromosomes, la régénération in vitro des embryons haploïdes, puis leur traitement à la colchicine, double les chromosomes et produit des plantes complètement homozygotes (pourcentage hétérozygotie de 0,00) en une étape. En comparaison, les individus autofécondés traditionnellement sont, après six générations, encore hétérozygotes dans un rapport approximatif de 0,02. Le schéma montre l'une des 21 paires de chromosomes homologues du blé.

doivent racheter chaque année de la semence hybride, ce qui assure aux sélectionneurs la possibilité d'investir à long terme. Depuis plus de 20 ans, les variétés hybrides de seigle et de colza rencontrent également du succès. Ainsi, pratiquement 100 % des variétés de maïs, 75 % de seigles et plus de 50 % de colza, toutes des espèces complètement ou partiellement allogames, sont actuellement des variétés hybrides. Pour avoir du succès, la production de semences hybrides doit être suffisamment économique pour rester d'un coût accessible. C'est le cas depuis 100 ans pour le maïs, car la castration mécanique élimine facilement le panicule des plantes utilisées comme femelles. Avec les céréales à paille, c'est plus compliqué. Dans le maïs, en parallèle de la castration mécanique, des systèmes génétiques de «stérilité mâle cytoplasmique (CMS)» ont été développés et, depuis des décennies, permettent une production d'hybrides sûre et bon marché. Il existe aussi de tels systèmes pour le seigle et le tournesol. Tous ces systèmes sont basés sur des gènes défectueux dans la «centrale énergétique» de la cellule, les mitochondries (fig. 3). Ces gènes affectent

la croissance des grains de pollen de la lignée utilisée comme femelle lors de la production de semence hybride. Ces lignées ne peuvent pas s'autoféconder et doivent être fécondées par le pollen de la lignée utilisée comme mâle. Les plantes qui en résultent portent toutefois les mêmes mitochondries défectueuses, car elles sont héritées de la part femelle. Elles seraient ainsi également «mâles stériles», une catastrophe pour l'agriculteur car sans fécondation, pas de rendement. On a réussi à identifier des gènes dans le génome nucléaire, dits gènes de restauration, qui annulent ce défaut. La lignée parentale pollinisatrice transmet ce gène de restauration et assure ainsi que la semence hybride donnera des plantes complètement fertiles (fig. 4). Depuis quelques années, Syngenta a mis sur pied un tel système pour la production d'orges hybrides, une percée qui a également relancé des espoirs pour le blé. La production d'hybride F1 a toujours soulevé l'intérêt des sélectionneurs en Suisse. Il était envisagé d'utiliser des lignées de blé HD de l'ETHZ et des stations fédérales combinées avec l'emploi de gamétocides (fig. 5), des produits chimiques qui

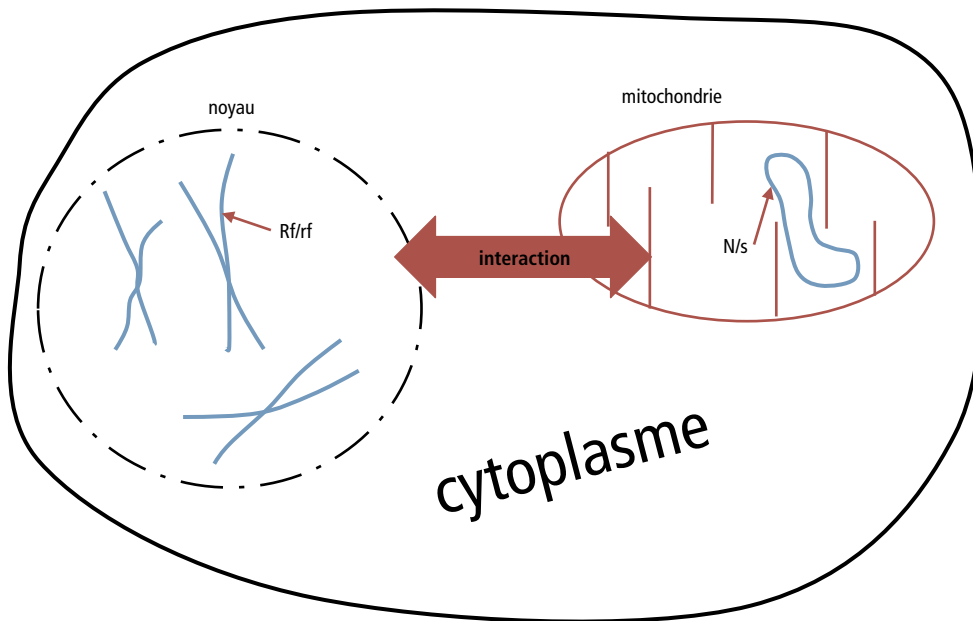


Figure 3 | La stérilité mâle cytoplasmique est causée par un défaut de fonctionnement de gènes mitochondriaux. Par rapport à des cellules ayant un fonctionnement normal (N) cette défaillance conduit à une stérilité (s). Cette stérilité peut, cependant, être annulée par des gènes dominants de restauration (Rf). Comme ils sont contenus dans le noyau, ces gènes peuvent être transmis par le pollen paternel. Au contraire, les mitochondries ne sont transmises que par la mère.

empêchent la production de pollen (Schmid *et al.* 1994). Au sein du programme de sélection du triticale d'Agroscope, qui a malheureusement été arrêté depuis lors, et en collaboration avec DSP, de grands espoirs s'étaient fait jour. Grâce aux lignées courtes de triticale du programme de sélection, des combinaisons très performantes mais de taille raisonnable ont été relativement rapidement découvertes et même inscrites. Toutefois, le gamétocide n'ayant d'autorisation d'utilisation que pour le blé et non pour le triticale, le développement commercial a dû être abandonné. Du point de vue de la sélection, le triticale serait particulièrement adapté à la production hybride. D'une part, le seigle, espèce allogame, voit probablement son génome réprimé lorsqu'il est incorporé sous une forme homozygote dans une espèce «très autogame» comme le triticale; d'autre part, pour la production commerciale, la pollinisation est, par rapport au blé, facilitée par l'abondante production de pollen du triticale. DSP avait également démarré un programme intensif avec des firmes du sud de l'Allemagne. Un système de stérilité mâle transgénique déve-

loppé avec l'Université de Zurich s'est arrêté face à l'opposition croissante aux OGM. Deux gamétocides avaient été homologués provisoirement en France, mais le retrait de l'un d'eux par Monsanto découragea des petites entreprises de sélection de s'engager dans un programme hybride. Pendant ce temps, le deuxième gamétocide efficace, CROISOR®, racheté par Saaten Union, a été non seulement autorisé depuis 2011 par l'UE, mais également déclaré inoffensif. Par cette méthode, de très bonnes variétés de blés hybrides sont disponibles sur le marché. On peut supposer que les principales firmes semencières s'intéressent davantage aux blés hybrides, surtout dans les conditions favorables aux hauts rendements. Le groupe de génétique des plantes fourragères (Professeur Bruno Studer) étudie l'auto-incompatibilité, les systèmes CMS et l'induction d'HD pour les graminées fourragères; en Suisse, ces nouvelles compétences pourraient profiter aussi à la graminée «blé». L'exemple du riz hybride montre que l'utilisation de l'hétérosis peut aussi fonctionner pour des espèces autogames. La Chine a fait des efforts considérables

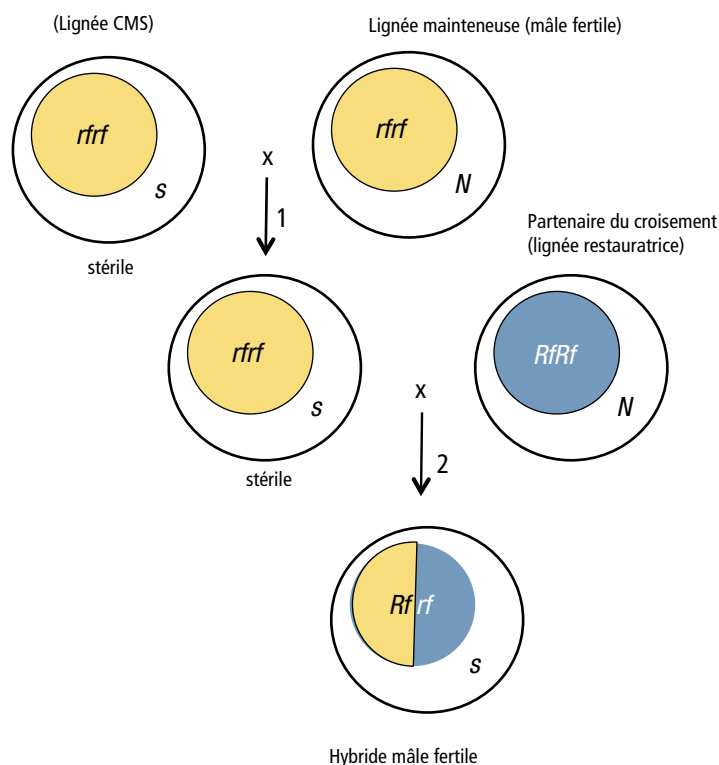


Figure 4 | Le cytoplasme stérile (*s*) est conservé par la fécondation avec la lignée «mainteneuse». La lignée mainteneuse est identique génétiquement avec la lignée CMS, mais possède un cytoplasme normal (*N*). 2) Les hybrides fertiles sont produits par le croisement de la lignée CMS avec n'importe quelle lignée autofécondée si elle porte des gènes de restauration (*Rf*).

dans les années 70 pour mettre sur pied un programme de riz hybride. Une stérilité mâle cytoplasmique a été utilisée. Aujourd'hui, 50 % de la culture du riz en Chine sont basés sur le riz hybride, avec un avantage moyen de 10 à 15 % en rendement (Khush 2013).

Ces dernières années, les conditions climatiques ont montré l'importance de la sécurité de rendement, en plus du rendement maximal. Les hybrides ont l'avantage d'avoir, en plus du rendement, une bonne robustesse et une meilleure stabilité de rendement grâce à un meilleur enracinement. Cet enracinement plus précoce et plus profond contribue à une meilleure utilisation de l'azote (Schachschneider 2012). La sélection d'hybride n'est pas un jeu d'enfant, il faut tester des centaines de combinaisons et avoir de bonnes lignées initiales pour identifier un hybride véritablement performant. Pour le maïs et le seigle, l'établissement des bonnes populations parentales a nécessité plusieurs décennies. Pour les céréales autogames comme le blé et l'orge, les gains d'hétérosis sont encore faibles. Nous en sommes encore aux débuts, comme l'a souligné cette année la panne dans la produc-

tion d'orge hybride en Allemagne, qui a provoqué beaucoup de troubles parmi les agriculteurs. Pour la production d'hybrides, il faut des lignées femelles qui gardent leur fleurs ouvertes pendant une longue période, mais ceci peut favoriser une contamination des semences. Le passage aux hybrides ne viendra que si l'agriculteur est convaincu que le gain apporté par les hybrides peut effectivement, en pratiquant des semis précoces et à faible densité, compenser le prix élevé des semences.

Qui sélectionne?

Entre le nombre considérable de variétés de blé et d'orge inscrites en Europe et l'intérêt des agriculteurs pour les variétés les plus performantes, la durée de vie des variétés n'est, en général, pas très longue. Ceci semble indiquer une sélection des céréales à paille très dynamique. Toutefois, en 2010, à Bonn, lors d'une conférence des sélectionneurs de langue allemande, il a été affirmé qu'au vu du faible retour des royalties, une place sur deux allait disparaître dans le secteur. Au niveau international, le même souci a conduit les ministres de l'agricul-



Figure 5 | Production de combinaisons hybride F1 de triticale. Les sacs permettent de vérifier le taux de stérilité obtenu après l'utilisation du gamétocide.

ture du G20 à créer une initiative pour le blé, pour coordonner et améliorer les efforts pour la sélection du blé (<http://www.wheatinitiative.org>). À côté des ministères et d'institutions internationales de sélection, des firmes comme KWS (D), Desprez (F), Limagrain (F), Syngenta (CH) ou Monsanto (USA) participent à cette initiative. Si jusqu'en 2000 la plupart des grosses firmes s'étaient retirées ou ne s'intéressaient pas à la sélection du blé, elles ont depuis, à l'exemple de Bayer ou de Monsanto - surtout par l'achat de maisons de sélection - renforcé à nouveau leur engagement. Ainsi, le blé qui avait été quelque peu négligé par la recherche et la sélection en regard de sa place de numéro un dans l'alimentation humaine, devrait retrouver son rang. Ce mouvement a et aura des conséquences pour la diversité des firmes de sélection. Un programme de sélection du blé ne peut pas fonctionner sans continuité. La création de matériel génétique de base intéressant demande beaucoup de temps et il faut toujours de 10 à 15 années entre le croisement et l'obtention d'une variété commerciale. Les firmes internationales qui renouent avec ou commencent la sélection

du blé rachètent des programmes existants comme dernièrement Bayer avec la firme française RAGT par exemple. Dans l'ensemble, cette stratégie de rachat provoque une restructuration massive de la sélection mondiale, au profit de quelques très grands acteurs (Howard 2008). Il est difficile de prédire quel sera l'impact de ces concentrations sur l'offre des variétés. Comme la compétition entre firmes reste importante, à l'image du maïs, cela peut conduire à une amélioration plus rapide des variétés à l'avantage des producteurs de blé. Pour l'agriculteur, ce n'est pas le nombre de variétés sur les listes variétales qui compte, mais l'accès au progrès génétique s'il est adapté à ses conditions de production.

Créer des variétés adaptées au climat, au milieu, aux conditions agro-économiques, au marché, aux besoins des utilisateurs et des consommateurs restera un défi pour les sélectionneurs. Maintenir une diversité des programmes de sélection est nécessaire pour y parvenir. Suivant les objectifs, les différentes voies possibles doivent être explorées et utilisées au mieux, que ce soit par les variétés traditionnelles ou les hybrides. >

Conclusions

Pour certaines espèces autogames, le maïs ou le seigle, les hybrides sont devenus des évidences. Pour l'orge ou le blé, il faudra probablement encore un peu de temps avant d'obtenir des variétés hybrides productives et robustes aussi convaincantes. Pour les céréales à paille, la qualité et le prix sont cruciaux pour l'adoption des semences hybrides. Des lignées femelles mâles stériles et des lignées mâles restauratrices sont pour cela probablement le meilleur système. Bien qu'il n'existe pas encore de systèmes génétique suffisamment fiable pour le blé, un gamétocide autorisé dans l'UE permet la production de variétés hybrides sur la base d'une stérilité mâle

induite chimiquement. Ceci explique en partie le retour d'attention pour la sélection du blé de la part de firmes internationales, qui l'avaient négligée, comme l'a déploré la politique. Les variétés hybrides ne convaincront les agriculteurs que si l'achat annuel de semences plus chères est financièrement compensé par un rendement nettement supérieur et plus stable. La caractéristique de la sélection publique suisse est la combinaison d'une excellente qualité boulangère avec un très bon niveau de résistance. Les hybrides peuvent être une des voies pour poursuivre ce défi et s'engager avec succès au niveau national et international dans les nouveaux développements. ■

Riassunto**I cereali da paglia ibridi progrediscono**

Il debole flusso di ritorno degli investimenti nella selezione di varietà tradizionali di cereali autogami, quali il frumento e l'orzo, ne offusca le prospettive per il futuro. Da alcuni decenni, però, si nota in Europa un rinnovo a favore delle varietà ibride. Per le specie allogame come il mais, la colza o la segale, la disponibilità di sistemi genetici ha permesso la produzione di sementi ibridi a buon mercato. Un tale sistema è attualmente disponibile per l'orzo, ma non ancora per il frumento. Per le specie autogame, infatti, è più difficile trovare un effetto evidente dell'eterosi, ossia una prestazione della prole nettamente superiore rispetto a quella dei genitori, perché in queste specie le capacità biologiche sono già ottimizzate. Eppure, si assiste da qualche anno al ritorno delle grandi ditte alla selezione di frumento e orzo. Perché? A livello dei G20, dopo alcuni decenni di disinteressamento, la collaborazione con le grandi ditte di produzione di sementi ha condotto ad una rivalutazione del frumento. Queste ditte investiranno a lungo termine nella selezione solo a condizione che il tasso di rinnovamento delle sementi sia prevedibile. Ciò pone i piccoli programmi di selezione di fronte alla questione di come adattarsi a questa evoluzione.

Bibliographie

- Howard P. H., 2009. Visualizing Consolidation in the Global Seed Industry: 1996-2008. *Sustainability* 1, 1266–1287.
- Khush G. S., 2013. Strategies for increasing the yield potential of cereals: case of rice as an example. *Plant Breeding* 132, 433–436. doi:10.1111/pbr.1991.
- Schachschneider R., 2012. Weizenzüchtung - Tatsachen und Visionen. Accès: <http://media.repro-mayr.de/94/543694.pdf>, [18.1.2014].

Summary**Hybrid cereals are progressing**

Low return on investment from breeding licenses has made breeding of self-fertilizing species like wheat and barley less attractive. However, for some decades, the variety types have been changing in Europe, because cytoplasmic male sterile systems of outcrossing species like maize, rape seed and rye exist for the production of affordable hybrid seeds, which have recently been introduced for barley but not for wheat. To produce hybrid seed, two homozygous lines must be crossed. The development of a pure line takes up to seven inbreeding generations. In many cereals, the process can be shortened biotechnologically by regenerating plants from haploid gametes leading to so-called double haploids (DH), which are genetically identical to complete inbred lines. Varieties of self-fertilizing species, such as barley and wheat, are yield optimized inbred lines by definition; therefore, it requires much more investigation to find combinations with increased hybrid vigor for self-fertilizing than for outcrossing species, which usually show great inbreeding depression. However, big international companies have renewed their interest in hybrid wheat breeding, now that even the G20 have realized that the global crop number 1 for food supply, wheat, has become an orphan crop. For big companies, it would be attractive to ensure long-term investments when farmers change seeds annually due to higher yield consistency and solid financial gains – a win-win option. Smaller breeding programs will have to determine when to join this new movement.

Key words: wheat breeding, F1 hybride, CMS, gametozid, doppelhaploide (DH).

- Schmid J. E., Winzeler M., Keller B., Bütter B., Stamp P. & Winzeler. H., 1994. Induction and use of double haploids in wheat and spelt breeding programs. In: *Prospectives of cereal breeding in Europe* (Ed. A. Brönnimann, B. Keller et H. Winzeler). Eucarpia Cereal Section, Landquart, Switzerland, 41–42.
- Stamp P., 2013. Beim Ertrag wenig Fortschritt. *dlz Agrarmagazin* 10, 28–47.