Amélioration génétique du colza (Brassica napus L.): revue bibliographique et proposition d'une stratégie à adopter dans les conditions marocaines

A. NABLOUSSI

INRA, CRRA de Meknès. B.P. 578, 50000 Meknès

Email: nabloussi@yahoo.fr

Abstract

The rapeseed (Brassica napus L.) belongs to the Brassicaceae family. It is an oilseed crop, amphidiploid species (2n = 38) resulted from a natural hybridization between the cabbage and the turnip. It is a partially allogamous plant and in the absence of self-incompatibility genes, the cross pollination rate can reach 30 %. The crop has good potentialities and large adaptation to many regions in the world due particularly to the existence of winter and summer types of Canola. Canola breeding for some important characters requires some genetic variability in the species. However, in the other situations, the breeder has to find out this variability in the related species. The objectives of breeding programmes concernsessentially seed yield, oil and protein content, seed and oil quality, diseases resistance, etc...Nevertheless, the objectives could be more specific depending on the country or the region particular conditions. There are various methods of selection applied in Canola that could lead to the development of different types of varieties, inbred lines, population varieties, synthetics, hybrids, etc...On the other hand, the rapeseed is a model plant for the biotechnology application, especially anther culture and protoplast fusion.

In Morocco, rapeseed has an important role, to play with sunflower, for the security of the needs in feed oils. Therefore, the principal objective of Canola breeding is to develop productive and adapted cultivars. The selection criteria are seed yield, oil content and biochemical quality of the seed. on a long term, the recurrent selection would be a pertinent strategy for improving the populations. Indeed, it is a good mean for accumulating favourable gene pool and preserving the variability within population in order to get a continued genetic gain. on a short term, a selection scheme for creating synthetic varieties is proposed. This type of varieties has a large adaptation and could be interesting for the Moroccan conditions. Moreover, it is a mean to exploit a part of heterosis shown by the rapeseed.

Key words: Rapeseed, Brassica napus L., breeding, selection, synthetic varieties

Résumé

Le colza (Brassica napus L.) est une espèce oléagineuse appartenant à la famille des Brassicaceae. C'est un amphidiploïde à 2n = 38 chromosomes, provenant de l'hybridation naturelle entre le chou et la navette. C'est une plante partiellement allogame dont le taux de fécondation croisée peut atteindre 30 % en absence de gènes d'autoincompatibilité. En tant que culture, le colza possède des potentialités intéressantes et une adaptation étendue à diverses zones à travers le monde due notamment à l'existence de deux types distincts, un type d'hiver et un autre de printemps. L'amélioration d'un certain nombre de caractères économiquement importants passe par l'existence d'une certaine variabilité génétique chez cette espèce. Néanmoins, le sélectionneur doit chercher, dans des cas particuliers, cette variabilité chez des espèces apparentées. Les objectifs et critères de sélection concernent, en général, le rendement en grain, la teneur en huile et en protéines, la qualité de l'huile, la résistance aux maladies, la résistance aux herbicides, etc. Cependant, ces objectifs peuvent être plus spécifiques à un pays ou à une région donnée. Les méthodes de sélection suivies sont différentes conduisant ainsi à la mise au point de types variétaux distincts, à savoir des lignées pures, des variétés populations, des synthétiques, des hybrides, etc. Par ailleurs, le colza est une plante modèle pour l'application du domaine de la biotechnologie, surtout ce qui se rapporte à la culture des anthères ou microspores et à la fusion de protoplastes.

Au Maroc, le colza est appelé à jouer, à côté du tournesol, un rôle important dans la sécurisation en matière d'huiles alimentaires. Aussi, le principal objectif du programme d'amélioration du colza consiste-t-il à diversifier et à développer un matériel génétique productif et adapté. Les critères de sélection portent, essentiellement, sur le rendement en grain et la teneur en huile. La stratégie jugée efficace pour l'amélioration des populations de colza, à long terme, réside dans l'adoption d'une sélection récurrente dans le but d'accumuler, d'une part, un pool génique favorable et de permettre, d'autre part, de préserver la variabilité intrapopulation qui serait à l'origine d'un progrès génétique continu. A court terme, un schéma de sélection afin de développer des variétés synthétiques a été proposé. Ce type variétal serait adapté aux conditions marocaines comme il permettra, sans doute, d'exploiter une partie de l'hétérosis, phénomène considérable chez le colza.

Mots clés: Colza, Brassica napus L., amélioration, sélection, variétés synthétiques

ملخص

السلجم هو نبات يزرع من أجل استغلال النسبة المهمة من الزيوت التي يحتوي عليها. هو ثنائي الصغيات 38 = 20 ومزدوج التكوين حيث أن أصله يرجع اليالتزاوج الطبيعي بين الكرنب واللفت. التزاوج عند هذا النبات يكون عن طريق ما يسمى بالتناسل الشقي الجزئي (30%). أما بالنسبة للسجم كزراعة، فله إمكانات مهمة وتكيفا واسعا في مناطق كثيرة من العالم. التحسين الوراثي يعتمد على ما يسمى بالتغيرية الوراثية. هذه التغيرية يمكن إيجادها بأصناف أو جمهرات مختاعة للسلجم إو ببعض الأجناس القريبة من حيث تكوينها من السلجم. أهداف وخاصيات الإصطفاء تخص بصفة عامة انتاجية الحب، نسبة الزيت أو البروتينات، جودة الزيت، مقاومة الأمراض الخ. أما طرق الاصطفاء او الاستنباط المتبعة فهي مختلفة وتؤدي بالتالي الى اصناف متباينة، منها السلالات النقية، الاصناف او الجمهرات الخليطة والاصناف الهجينة من ناحية أخرى، يعتبر السلجم ميدانا خصبا بالنسبة للدراسات البيوتكنولوجية الحديثة.

بالمغرب، يمكن أن يعتمد على السلجم بالإضافة الى نباتات زيتية أخرى في إنتاج نسبة من الزيوت تنقص من حجم الواردات من هده المواد الحيوية والاساسية في التغدية. من أجل ذلك فالبحث الزراعي يسعى الى تنويع وتحسين الموارد الو راثية من خلال برنامج اصطفاء وتحسين هذا النبات.

الأهداف الرئيسية لهذا البرنامج تتلخص في استنباط أصناف جيدة ذات إنتاجية عالية من الحب والزيت وفي هذا الإطار، اقترحت استراتيجية على المدى البعيد تقوم على أساس ما يسمى بطريقة الإصطفاء المتواتر أو المتكرر عن طريق مجموعة من الدورات المتكررة الهدف منها هو تحسين الجمهرات المتنوعة مع الحفاظ على نسبة عالية من التغيرية الوراثية، أما على المدى القريب والمتوسط فقد اقترحت ترسيمة اصطفاء تؤدي في نهاية المطاف الى تحصيل واستنباط أصناف تدعى الاصناف التركيبية. هذا النوع من الاصناف يعتبر جد ملائم للظروف الطبيعية والمناخية المغربية كما يمكن بواسطته الاستغلال النسبى لقوة الهجين المتوارثة عند هذا النبات.

الكلمات المفتاحية: الشلجم، التحسين الوراثي، الاصطفاء، الأصناف التركيبية.

Introduction

Le colza approvisionne le monde par 8% des huiles comestibles. La teneur moyenne de l'huile dépasse 40% sur la base du poids sec des graines. Les tourteaux sont d'une grande qualité pour l'alimentation du bétail et contiennent 38 à 41% de protéines (DOWNEY et al., 1980).

Au Maroc, le secteur des oléagineux est considéré comme prioritaire parmi les autres secteurs de l'agriculture. Les besoins du pays en huiles alimentaires sont couverts en grande partie par des importations massives de graines oléagineuses et surtout d'huiles brutes. Cela pèse beaucoup sur la balance commerciale marocaine et par conséquent a des effets très négatifs sur l'économie du pays.

Pourtant, le Maroc dispose de grandes potentialités en cultures oléagineuses pour réduire ce déficit, notamment la culture du tournesol et du colza. Le colza (*Brassica napus* L.) est une espèce dont la culture reste très limitée et la surface emblavée reste très faible. Cependant, il possède un rendement et une superficie de culture potentiels très importants, soit 25 et 40 qx/ha (en bour et en irrigué, respectivement) et 200 000 ha en bour favorable, respectivement (MAMVA, 1994). Parmi les contraintes qui limitent le développement de cette culture, on note le matériel génétique peu diversifié et la gamme de variétés limitée et peu adaptée. En effet, tous les cultivars utilisés dans les zones de culture du colza sont introduits de l'étranger.

Par conséquent, un des grands objectifs du programme d'amélioration des oléagineux annuels est le développement de variétés de colza productives et adaptées aux conditions marocaines. Aussi, faut-il élargir la base génétique dont dispose la programme de sélection du colza et de là essayer de répondre à l'objectif précité. En effet, le progrès génétique et la sélection d'un matériel génétique amélioré sont tributaires de l'existence d'une variabilité considérable dans les populations du colza (ou des espèces voisines) et de la mise au point d'une stratégie d'amélioration très efficace dans les conditions marocaines, aussi bien à court terme qu'à long terme.

Dès lors, ce travail vise, en premier lieu, à mener une étude assez globale sur l'amélioration génétique du colza, en analysant, entre autres, son origine, sa zone de diversité, son système de reproduction, ses ressources génétiques et les différentes techniques et méthodes suivies pour sa sélection à l'échelle mondiale. En second lieu, et comme une conséquence de ce qui précède, un plan d'action incluant l'amélioration des populations du colza et la création variétale sera présenté et discuté.

I - AMELIORATION ET RESSOURCES GENETIQUES DU COLZA

1. Centre d'origine génétique

Le genre Brassica est composé de nombreuses espèces cultivées.

Le colza cultivé (2n = 38, génome AACC) est un hybride naturel entre le chou (Brassica oleracea L. 2n = 18, génome CC) et la navette (B. campestris L. 2n = 20, génome AA). C'est une espèce amphidiploïde (U., 1935). Ces relations ont été confirmées par l'étude de marqueurs protéiques ou de l'ADN chloroplastique. Par la suite, MIZUSHIMA (1980) a approfondi les relations génomiques entre les genres Brassica, Sinapis, Eruca, Diplotaxis et Raphanus. La figure 1 montre les relations entre les diverses Brassica cultivées comme ont été établies par U. en 1935.

Le chou étant originaire des zones maritimes de l'Europe occidentale et méridionale et la navette ayant son aire de dispersion de l'Europe occidentale à l'Asie orientale, il en résulte que l'origine du colza pourrait être soit le Sud-Ouest de l'Europe soit l'Asie orientale (MORICE, 1963). KUMAR (1987) a rapporté, par ailleurs, que l'Inde est le centre de diversité de cette espèce et qu'une grande partie de cette diversité est concentrée dans la plaine Indo-génétique et les bassins versants des montagnes Himalaya.

Plusieurs chercheurs ont pu créer des colzas synthétiques (ARNAUD, 1989) soit par des croisements chou (CC) x navette (AA) avec dédoublement des chromosomes, soit à partir de croisement direct entre une navette tétraploïde (AAAA) et un chou tétraploïde (CCCC).

2. Stratégies d'exploitation du pool génétique du colza

2.1. Système de reproduction

Le système de reproduction d'une espèce a une influence sur l'amélioration pour le rendement et pour la stabilité de ce rendement à travers, d'une part, les problèmes d'autostérilité des cultivars et d'autre part les effets sur l'efficience de différentes stratégies de sélection (ROBERT-SON, 1989).

Le colza est une plante partiellement autogame. Le taux d'autopollinisation est de l'ordre de 70% (OLSSON, 1952 et RIVES, 1957). WOJOIECHOWSKI (1987), quant à lui, a précisé que ce taux dépasse les 60%. Cette variation dépend considérablement du génotype et de l'environnement (abondance des insectes).

Chaque fleur du colza est *autofertile*. Cependant dans les conditions naturelles, une fleur peut être pollinisée par du pollen extérieur (allopollen). Celui-ci est transporté par les insectes et le vent. Néanmoins, cette pollinisation croisée est surtout entomophile (par l'insecte) et n'excède pas 30% (ARNAUD, 1989). Ce taux de fécondation croisée est estimé à l'aide de gènes mar-

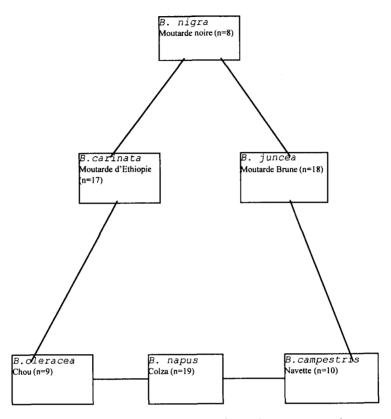


Figure 1 relations génomiques entre les espèces importantes du genre Brassica (d'après U., 1935)

queurs de couleur de fleur ou de teneur en acide érucique dans la graine. En général, on peut considérer que le colza est à 2/3 autogame et 1/3 allogame et il est donc sélectionné selon différentes stratégies. Les sélectionneurs allemands et suédois l'ont considéré comme une plante allogame afin de bénéficier de la vigueur hybride partielle (hétérosis) et d'éviter les effets dépressifs de l'autofécondation (inbreeding). Par contre, les sélectionneurs français ont traité le colza comme étant une plante autogame (BENSAOUD, 1991). La descendance de cette autofécondation prépondérante montre des effets dépressifs de consanguinité (ROBBELEN, 1985). Cependant, la pollinisation croisée n'est pas essentielle en cas de développement de lignées pures (MESQUIDA et RENARD, 1987).

2.2. Stérilité mâle cytoplasmique et autres systèmes de contrôle de pollinisation

Les études entreprises à l'INRA de Rennes sur le colza mâle fertile démontrent, en effet, que la pollinisation entomophile se traduit par un effet abeille sur les aspects phénologiques et par l'absence d'effets significatifs sur le rendement global en raison notamment des phénomènes de compensation importants chez cette plante (INRA France, 1989).

Afin d'améliorer la productivité du colza, la sélection s'est orientée vers la création de variétés hybrides plus performantes. L'hétérosis chez cette plante se manifeste par une augmentation sensible des rendements (de 20% en plus). Mais en raison de son autogamie prépondérante, l'obtention des variétés hybrides a nécessité, avant tout, la mise au point d'un système de contrôle de la pollinisation croisée : la stérilité mâle cytoplasmique (INRA France, 1989) en est le plus utilisé.

Par ailleurs, plusieurs stérilités mâles cytoplasmiques ont été obtenues à partir de l'hybridation interspécifique chez plusieurs espèces du genre Brassica. L'introduction du génome de *B. campestris* au cytoplasme de *Diplotaxis muralis*, en particulier, a engendré une stérilité mâle cytoplasmique chez B. campestris (HINATA et KONNO, 1979). De même, le cytoplasme de *B. nigra* induit une stérilité mâle cytoplasmique chez *B. oleracea* (PEARSON, 1972; DICKSON, 1975).

La stérilité mâle cytoplasmique du radis, (*Raphanus sativus*), a été transférée à *Brassica oleracea* et *Brassica napus* (BANNEROT et al., 1974; PELLAN-DELOURME et RENARD, 1988). Cette stérilité s'est avérée intéressante en raison de sa grande stabilité, mais elle est accompagnée d'une déficience chlorophyllienne, d'une absence de sécrétion nectarifère et d'une absence des gènes de restauration de fertilité chez le colza (ROUSSELLE, 1982). Néanmoins, l'élimination totale de la déficience chlorophyllienne et l'augmentation des sécrétions du nectar sont réalisées suite à la fusion de protoplastes (PELLETIER et al., 1983). Quant à la restauration de la fertilité mâle cytoplasmique au niveau de l'hybride F1, elle peut être insérée par des gènes restaurateurs présents chez le radis. L'introduction de ces gènes est accompagnée néanmoins d'une diminution de la fertilité femelle (PELLAN-DELOURME et al., 1987). Du fait de l'absence de gènes de restauration pour certains systèmes, et sous l'hypothèse d'un gain de rendement lié à la stérilité mâle des plantes, RENARD et al. (1987) ont envisagé de créer des variétés mixtes. Dans les dispositifs de production de semences hybrides utilisant des lignées mâles stériles nectarifères, le rendement en semences hybrides peut atteindre 80% du rendement de la lignée « mainteneuse » (MESQUIDA et al., 1987).

GUAN CHUN-YUN et WANG GUO-HUAI (1987) ont fait des études sur la stérilité mâle du colza induite par le gamétocide mâle chimique. Ils ont trouvé que l'application de cette technique au stade bourgeon, a donné un pourcentage de 60 à 80% des fleurs mâles stériles. En plus, l'hétérosis des hybrides produits par le gamétocide mâle était significatif pour le rendement grain qui dépasse celui du meilleur parent d'un taux de 13,43 à 35,27% en ce qui concerne les croisements entre Xianyon 5 et Chuanyon 9, lignées chinoises du colza.

Par ailleurs, l'auto-incompatibilité pollinique est un système très complexe qui existe chez le colza. Ainsi il a été proposé la création d'hybrides trois voies de colza en utilisant une auto-incompatibilité récessive. Dans ce schéma, le maintien des lignées auto-incompatibles est très délicat (ARNAUD, 1989).

2.3. Variabilité génétique

La variabilité d'une population a deux origines : environnementale et héréditaire. La variabilité génétique résulte du fait que des individus différents possèdent des génotypes différents (ZAHOUR, 1992).

De par son origine, le colza possède une variabilité génétique relativement étroite. Cependant son caractère d'hybride interspécifique lui confère la possibilité de se croiser avec des espèces voisines. Ainsi, plusieurs sélectionneurs ont pu créer des colzas synthétiques par le transfert de caractères intéressant l'amélioration génétique (stérilité mâle, résistance aux herbicides, colza à cycle rapide...) (RENARD, 1989).

Comment augmenter la variabilité génétique ?

Dans le but d'augmenter la variabilité génétique du colza, deux thèmes principaux sont abordés au Laboratoire de cytogénétique de l'INRA de Rennes. L'hybridation interspécifique en est le premier. En fait, la variabilité intraspécifique du colza est réduite et il est donc important pour l'augmenter d'utiliser des espèces proches. Ces dernières présentent des caractères tels que des résistances à des maladies (Phoma, Alternaria), à la sécheresse, des huiles de qualité différente. Le deuxième thème est l'exploitation des plantes obtenues par les méthodes de biotechnologie. Les produits de deux méthodes sont étudiés, les hybrides somatiques issus de la fusion de 2 protoplastes, cellules végétales débarrassées de leur paroi, appartenant à deux plantes distinctes; et les colzas transformés ayant pour origine une cellule dans laquelle un gène étranger est introduit conférant la résistance à un herbicide (INRA France, 1989).

Gammes de variation de quelques paramètres de croissance et de composantes du rendement

Les variations génétiques dans la production d'une culture peuvent êtres reliés à certains paramètres de croissance, à savoir le taux d'assimilation net (NAR), le taux de croissance (CGR), le ratio de la surface foliaire (LAR) (THAKRAL et al., 1987). 20 génotypes de *B. campestris* L. Var. Toria (Indian rape) de diverses origines ont été sélectionnés et évalués en Inde pour ces caractères mesurés en phase de pré-floraison.

Les gammes de variation du rendement grain par plante ainsi que des paramètres précités étaient importantes (THAKRAL et al., 1987). En effet, le rendement grain par plante variait de 2,10 à 8,15 g et l'indice de récolte de 14,82 à 32,08 % . Pour les autres caractères : NAR (g/cm/j), CGR (g/m/j) et LAR (cm/g), l'intervalle de variation était respectivement [0,78; 1,20], [1,53; 17,26] et [143,96; 208,72].

Chez le colza, une fluctuation de rendement grain de 35,5 à 40,1 qx/ha a été observée pour 5 variétés du colza d'hiver (*TRIBOI*, 1987). *DEBOUZIE* et al. (1987) ont trouvé une variation de 38,6 à 43,1 qx/ha pour le rendement grain et une variation de 48,5 à 50,3 % pour la teneur en huile.

3. Objectifs d'amélioration et sélection

Le travail du sélectionneur consiste à améliorer la productivité et à assurer son expression. Les principaux facteurs de régularité du rendement sont les résistances aux parasites et aux contraintes d'environnement (ARNAUD, 1989).

3.1. Amélioration de la productivité et de la qualité

La production connaît des problèmes de qualité et des tourteaux : problème d'acide érucique avec les graves soupçons que l'on fit peser sur la qualité de l'huile de colza, et problème de la présence, dans les tourteaux du colza, des glucosinolates qui sont des substances soufrées goitrigènes (INRA France, 1989). Ainsi, le sélectionneur du colza est appelé à modifier les composants de la graine en vue d'améliorer la qualité d'huile et les tourteaux du colza (création des variétés sans acide érucique et à très faible teneur en glucosinolates).

Pour atteindre les objectifs d'augmentation de la productivité et d'amélioration de la qualité, le sélectionneur procède en plusieurs étapes. Pour chaque objectif travaillé, il doit (ARNAUD, 1989):

- rechercher des critères pertinents liés à l'objectif à atteindre ;
- mettre au point un ou plusieurs tests pour trier le matériel végétal pour le ou les critères retenus ;
- rechercher ou créer le matériel végétal possédant le caractère intéressant (étude de la variabilité);
- étudier l'héritabilité du caractère ;
- créer des variétés agronomiques possédant le caractère ;
- produire (multiplier et maintenir) ces variétés.

ARNAUD (1989) précise que l'amélioration de la productivité passe par l'amélioration des 3 facteurs suivants :

- teneur en huile de la gaine : les géniteurs intéressants sont ceux qui ont une teneur en huile supérieure à 47% de la matière sèche. L'héritabilité de ce caractère est bonne.
- teneur en matière protéique de la graine : un colza peut être considéré comme géniteur pour ce caractère lorsque son taux en matière protéique est supérieur à 49% de la matière sèche du tourteau. De plus ce caractère s'hérite bien. La teneur en huile et la teneur de protéines sont négativement corrélées d'où la nécessité d'une sélection combinée (GRAMI et al., 1977).
- Quantité de graines produites à l'hectare : par l'amélioration des composantes du rendement grain d'une plante.

Cependant, étant donné les effets de compétition inter-plantes, le sélectionneur ne peut effectuer une sélection plante à plante. Les différents facteurs seront donc étudiés sur un ensemble de plantes (une ligne par exemple).

Pour améliorer le rendement en grains, plusieurs stratégies sont possibles.

3.2. Sélection pour l'adaptation à l'environnement

Il s'agit d'assurer l'expression du potentiel génétique du matériel végétal sélectionné. Ces facteurs de régularité du rendement peuvent se répartir en deux groupes :

- l'amélioration génétique pour la résistance aux parasites,
- l'amélioration génétique pour l'adaptation au milieu.

Amélioration génétique pour la résistance aux maladies et parasites

Du fait de la durée de son cycle cultural et de l'accroissement des surfaces, les problèmes parasitaires du colza apparaissent de plus en plus importants.

Plusieurs tests au champ ou au laboratoire sont mis au point pour permettre au sélectionneur de trier son matériel végétal. Le tri se fait sur la base de tolérance des génotypes évalués aux différentes maladies et aux insectes.

Les essais au champ sont soit en contamination naturelle, soit en contamination artificielle par inoculation de la maladie à un stade précis de la plante. En fin de cycle, la gravité de l'attaque est notée et traduite par un indice.

Pour certaines maladies, le sélectionneur dispose du variabilité génétique considérable dans l'espèce. C'est le cas de la résistance à la nécrose au collet (*Phoma lingam*) au stade adulte, à la cylindrosporiose et à la maladie des tâches blanches. Par contre, la sélection paraît moins efficace pour l'alternariose et la sclérotiniose (BRUNet al., 1989). Pour la première catégorie des maladies, la sélection est effectuée en général au champ en contamination naturelle ou avec rapport de chaumes sur les parcelles d'essai et les pépinières. Le manque de variabilité chez le colza pour la résistance à Alternaria brassicae ont incité des programmes de croisements interspécifiques par fusion de protoplastes (PRIMARD et al., 1988) ou culture d'ovaires avec certaines espèces comme *Sinapis alba*. En ce qui concerne la résistance à la *Sclerotinia sclerotio*rum, certains cultivars japonais (Genkaï, Miyuki) présentent une résistance partielle. Ces cultivars peuvent servir de géniteurs dans des programmes d'haplodiploïdisation.

Amélioration génétique pour l'adaptation au milieu

La verse

Pour lutter contre la verse, le sélectionneur réduit la hauteur des plantes. Il existe une grande variabilité pour ce caractère qui est très héritable. Par ailleurs, l'étude des hybrides expérimentaux a montré que la vigueur hybride se manifestait également au niveau de la hauteur des plantes (de +5 à +12% à l'INRA France).

Il a été trouvé chez les colzas des gènes de nanisme provenant de mutations naturelles ou provoquées (par action chimique ou par rayonnement). L'introduction de ces gènes par rétrocroisements dans les meilleures lignées est en cours (CETIOM, 1989); en fonction du déterminisme génétique on obtient ainsi des lignées de hauteur moyenne à très réduite.

La sécheresse

Il existe une grande variabilité intraspécifique et interspécifique pour les réactions d'adaptation de la plante à la sécheresse. Des études sur la résistance à la sécheresse ont été réalisées par l'INRA France sur jeunes plantules en phytotron (N. Vartanian) et dans ce cas on observe une rhizogenèse différente sur les plantules plus résistantes. Parallèlement, on s'intéresse à d'autres

marqueurs : accumulation de proline et de sucres réducteurs en réponse aux contraintes hydriques et osmotiques. La pertinence de tel marqueur est en cours de vérification.

Les herbicides

L'idée de transférer au colza une résistance à un herbicide a été envisagée lors de la mise en application des normes de qualité. En effet, les cultures de colza sans acide érucique et à faible teneur en glucosinolates peuvent être polluées par des crucifères avec acide érucique et contenant des glucosinolates.

Le choix des chercheurs de l'INRA France s'est porté sur le transfert de la résistance aux triazines. Ce sont les chercheurs canadiens qui ont mis en évidence cette résistance chez une navette. Le transfert au colza de printemps et d'hiver s'est fait par rétrocroisements accélérés. Mais le caractère de résistance aux triazines s'accompagne d'une baisse de rendement en graines de 20% pour les deux types de colza. Cette résistance étant à contrôle chloroplastique, la baisse de rendement s'expliquerait par des perturbations au niveau du photosystème.

3.3. Autres objectifs

Au Canada, la sélection du colza, en vue d'améliorer la qualité d'huile et des tourteaux, était toujours considérée comme une grande priorité. La pression du marché exige que les variétés canadiennes aient une qualité d'huile et des tourteaux supérieure à celle des variétés en provenance d'autres pays.

L'amélioration de la qualité d'huile passe par l'augmentation du niveau de l'acide linoléique, acide gras essentiel dans l'alimentation humaine, et en même temps par la diminution de la teneur d'acide linolénique (RAKOW et al., 1987). D'autres programmes de sélection ont été suivis pour améliorer la teneur en acide oléique par sélection récurrente et haplodiploïdisation ou pour augmenter la teneur en acide palmitique (utilisation en margarine). Par ailleurs l'amélioration de la qualité des tourteaux de colza peut se faire à travers la sélection des génotypes à teneur élevée en protéines (BENGTSSON, 1987). Autres modifications concernant la composition des tourteaux sont aussi suivies, à savoir : la diminution de la teneur en cellulose qui réduit la valeur énergétique du tourteau et limite son emploi chez les monogastriques; et l'extraction des esters de choline responsable de l'odeur de poisson aux oeufs des poules ayant consommé du tourteau de colza (ARNAUD, 1989).

3.4. Indices de sélection

En pratique, le programme de sélection des plantes a toujours besoin d'inclure plusieurs caractères. L'indice de sélection originalement défini par SMITH (1936) est largement appliqué dans la recherche génétique. Il est déterminé à partir de plusieurs mesures phénotypiques. L'objectif est de maximiser la réponse à la sélection pour un seul caractère ou plusieurs caractères pris simultanément. Par ailleurs, des procédures de sélection récurrente, chez le maïs, ont été vivement critiquées car la sélection n'a pas tenu compte d'autres critères que le rendement (SMITH et al., 1981).

Chez le colza, LEBOWITZ (1989) a suggéré, d'après les résultats de son essai d'estimation de répétabilité de mesures de quelques caractères propres aux siliques, que ces caractères pourraient être utilisés comme indices de sélection.

CHAY et THURLING (1989), quant à eux, ont travaillé sur l'identification des gènes contrôlant la longueur des siliques chez le colza de printemps et leur utilisation pour l'amélioration du rendement, en est ressorti que le nombre de siliques/plante varie indépendamment de la longueur des siliques mais le poids d'une graine/plante tend à augmenter avec la longueur des siliques. Les familles avec des siliques longues donnent généralement des rendements plus élevés que celles avec de courtes siliques.

4. Analyse de l'interaction génotype-environnement et de la stabilité d'un cultivar chez le colza

Des interactions significatives ont été observées entre le génotype et l'année ainsi qu'entre le génotype, l'année et l'emplacement (BRANDLE et MC VETTY, 1987). L'interaction entre le génotype et l'emplacement n'était pas significative, portant ainsi à conclure que les cultivars mis à l'essai donnaient des rendements comparables dans des emplacements différents, année après année. C'est l'augmentation du nombre d'années qui a influé le plus sur l'erreur-type de la moyenne pour un cultivar, suivie dans l'ordre, par l'augmentation du nombre d'emplacements et par l'augmentation du nombre de répétitions. Le calcul de la contribution de chaque variété aux sommes des carrés des interactions entre le génotype et l'environnement a permis de constater que Westar était le cultivar le plus important de ce point de vue et que Altex était le moins important. Westar et Altex étant deux variétés canadiennes du colza du printemps.

En terme de type de variétés, il a été démontré que les variétés synthétiques montrent une stabilité du rendement grain plus importante que celle des variétés hybrides ou des lignées parentales (LEON, 1987; HUHN et LEON, 1989).

5. Création des variétés hybrides

L'idée de créer les variétés hybrides chez le colza n'est pas nouvelle. En effet, on commençait à s'en poser les questions depuis que SHIG (1980) et THOMSON (1972) ont rapporté l'isolation de la stérilité mâle cytoplasmique. Depuis lors, beaucoup de rapports ont suggéré que l'hétérosis survenant dans quelques croisements est suffisant pour justifier le développement des variétés hybrides (HOUGEN et STEFANSSON, 1982).

En effet, les hybrides devraient permettre des gains de rendements de l'ordre de 15% par rapport aux meilleures variétés actuelles (CAILLIEZ, 1991).

Par ailleurs, en Pologne, GRABIEC et KRZYMANSKI (1984) ont pu déduire un effet d'hétérosis F1 de 36% en moyenne par rapport aux parents. Il varie, en fait, de 22 à 125% selon les différentes combinaisons entre génotypes étudiés (variétés « 0 » et « 00 »). Plusieurs auteurs ont rapporté cet effet d'hétérosis dans différentes conditions d'expérimentation (Canada, France, Allemagne, Inde, Japon, etc.). Dernièrement, THAKUR et SAGWAL (1997) ont réalisé une étude sur l'hétérosis et l'aptitude à la combinaison chez le colza. Leur estimation de l'hétérosis

par rapport au meilleur parent pour les différents caractères était significative pour le rendement grain (-14,8 à 82,8%), la ramification (-26,0 à 193,6%) et les siliques par plante (-21,9 à 162,6%). Ils ont rapporté qu'une dominance unidirectionnelle a été observée pour la plupart des caractères étudiés.

Les travaux de l'INRA France et de SERASEM ont montré que les lignées mâles stériles (cybrides) étaient plus productives que leurs lignées classiques correspondantes. Un phénomène d'hétérosis se produirait par l'hybridation du cytoplasme (CAILLIEZ, 1991).

Ainsi, ces travaux ont été orientés, explique Michel RENARD (INRA France), vers l'expérimentation de variétés dites « mixtes » correspondant au mélange de plantes mâles stériles et de plantes fertiles. Les premiers résultats ont montré que, dans leurs conditions, 10% de plantes mâles fertiles pollinisatrices pourraient assurer une bonne pollinisation des plantes mâles stériles. D'après une étude sur l'effet de l'hétérosis et de mélange sur le colza d'hiver, Léon (1991) a trouvé que les variétés « mixtes » dépassent les variétés dont elles sont issues de 6% en ce qui concerne le rendement grain.

6. Types de variétés et méthodes de sélection

L'effet d'inbreeding chez le colza est assez important. Cependant, à partir d'une population, il est possible de fixer des lignées au moins aussi performantes que celle ci (SCHUSTER et MICHAEL, 1976). Ce résultat associé au caractère semi-autogame de cette espèce a conduit les sélectionneurs à créer des types variétaux très différents :

- Des lignées obtenues par sélection généalogique avec autofécondations successives sous sachet jusqu'en F7 ou F8. Ces lignées, homogènes et stables, peuvent être manipulées facilement par la méthode de rétrocroisement et les techniques de transformation. Aussi, la culture in vitro d'anthères ou de microspores permet de produire une grande quantité d'haploïdes doublés (KELLER et ARMSTRONG, 1978; POLSONI et al., 1988).
 - Des populations créées dans le but de préserver la variabilité génétique pour une adaptation à différentes conditions de culture et également de façon à raccourcir le cycle de sélection de 2 à 3 ans par rapport au cycle de sélection des lignées créées par pedigree. Quelques schémas de création et de maintien de populations ont été proposés (RAKOW et BRAUER, 1977). Au cours des cycles de maintien, ces variétés populations à base génétique assez large peuvent être progressivement améliorées pour différents caractères dont le rendement (THOMPSON, 1983). La méthode massale et récurrente sont les plus utilisées.
 - Des variétés synthétiques comme voie pour exploiter l'hétérosis et garantir un certain niveau d'adaptabilité.
 - Des hybrides qui valorisent le maximum possible l'hétérosis en apportant un gain de productivité par rapport aux lignées et aux populations du colza (SCHUSTER et MI-CHAEL, 1976; GRANT et BEVERSDORF, 1985, LEFORT-BUSON et al., 1987;

BRANDLE et MC VETTY, 1990). Cet hétérosis se manifeste sur différents caractères dont le rendement grain, la hauteur, la surface foliaire et le nombre de siliques. L'AGC se trouve en grande partie à l'intérieur d'un même groupe (canadien, européen, japonais) alors que l'ASC est significative pour des hybrides intergroupes (GRANT et BE-VERSDORF, 1985; LEFORT-BUSON et al., 1987).

II. STRATEGIES D'AMELIORATION DU COLZA AU MAROC

1. Adoption de la sélection récurrente pour l'amélioration des populations de colza

La sélection récurrente ou cyclique appliquée aux populations est indiquée pour l'amélioration desdites populations. Elle a été suggérée comme un moyen permettant d'augmenter la fréquence des gènes favorables pour des caractères quantitatifs. Elle exige la recombinaison des génotypes sélectionnés dans chaque cycle. Ainsi, cette méthode peut être facilement utilisée chez les plantes allogames. Chez les plantes autogames, l'émasculation artificielle ou la mise au point d'un système de stérilité mâle est obligatoire si on veut appliquer la sélection récurrente. Pour les espèces partiellement allogames, comme le colza, la sélection récurrente alternant des générations d'autofécondation et autres de pollinisation libre, est totalement recommandable. En effet, elles sont des espèces qui peuvent s'autoféconder avec facilité en isolant les individus sélectionnés dans des insect-proofs ou par ensachage. Dans la génération en pollinisation libre, la pollinisation croisée entre différentes plantes est favorisée par les conditions environnementales favorables (insectes,...). Il est recommandé de faire deux générations consécutives d'autofécondation pour chaque génération de recombinaison (CUBERO, 1999).

L'amélioration au sein d'une population est appropriée si :

- i) le produit final du schéma d'amélioration est une variété population ou synthétique ;
- ii) il y a un besoin de lignées pures développées à partir d'une population améliorée pour qu'elles soient utilisées directement en tant que cultivars dans le cas de plantes autogames ou bien pour qu'elles constituent les parents d'hybrides;
- iii) il y a lieu de développer des variétés génotypes mixtes dans le cas des autogames.

La sélection récurrente phénotypique a été montrée très efficiente quant à l'amélioration de la teneur en huile chez le colza (GRAMAN et al., 1994). En effet, pour deux populations différentes, a été appliquée la sélection récurrente. Deux cycles de sélection ont permis d'obtenir une augmentation significative de la teneur en huile qui est de 44,74 à 46,06 % dans la première population, soit une moyenne de 0,67 % par cycle. Dans la deuxième population, cette valeur moyenne est de 0,45 % (augmentation de 45,33 à 45,73 %)

L'amélioration de la qualité des tourteaux du colza passe par la sélection d'un matériel ayant une teneur en protéines élevée. La sélection pour ce caractère a été réussite malgré la faible hé-

ritabilité réalisée. La variance de la teneur en protéines ne varie pas beaucoup sous l'effet de la sélection et il est recommandé que les plantes soient testées sur la base de leur progéniture et croisées dans un programme de sélection récurrente afin d'améliorer l'efficience de la sélection (BENGTSSON, 1987).

Lors d'une étude d'analyse de croisements à test triple (test triple cross) pour le rendement en huile, le rendement en grain et ses composantes chez la moutarde

(B. juncea L.), SINGH et CHAUCHAN (1987) ont trouvé que des interactions significatives des composantes de la variance de dominance et additive avec l'environnement ont été postulées pour le rendement/plante, la teneur en huile et le rendement en huile. Ainsi, la sélection récurrente avec des intercroisements cycliques entre les familles sélectionnées a été suggérée comme la meilleure méthode pour améliorer cette culture.

Au Canada, un certain nombre de variétés de colza ont été développées par sélection récurrente. Parmi lesquelles « Profit », variété de printemps. Au moment de son inscription, Profit était le cultivar qui présentait la teneur en huile la plus élevée (RAKOW and DOWNEY, 1993). AC Excel, est une autre variété dérivée par sélection récurrente et qui a été inscrite en 1990. Elle a dépassé de 13% environ la variété Westar, l'un de ses parents, du point de vue rendement grain. Aussi, a-t-elle produit une bonne teneur en huile et en protéine comme elle a montré aussi une résistance significativement plus grande à Leptosphaeria maculans (RAKOW, 1993). Concernant Brassica campestris (rapa), la variété Eldorado inscrite en 1991 a produit un rendement grain similaire à celui de Tobin, cultivar standard et un des parents d'Eldorado (DEGENHARDT et al., 1993). Néanmoins, sa teneur en huile a été significativement plus élevée et la teneur en glucosinolates de son tourteau a été significativement plus faible. AC Sunshine est une autre variété de B. campestris dérivée par la sélection récurrente intrapopulation CB8719 (WOODS, 1995) montrant une supériorité par rapport à Tobin quant à la teneur en huile et en protéines.

2. Programme d'amélioration proposé dans les conditions marocaines

2. 1. Objectifs et critères de sélection

L'objectif principal du programme de sélection du colza au Maroc consiste à diversifier le matériel génétique du colza et à avoir une grande variabilité permettant de mener à bon terme les travaux de sélection de cette espèce. Le but ultime étant de mettre au point des variétés productives et adaptées aux conditions de culture dans le pays.

Les critères qui doivent être pris en compte dans le schéma d'amélioration du colza sont le rendement grain et la teneur en huile. Néanmoins, et surtout durant les générations précoces dans ledit schéma, la sélection se fera sur la base d'un certain nombre de caractères morphologiques, phénologiques et biochimiques dont les plus importants sont les suivants :

- Vigueur initiale des génotypes ;
- Précocité du matériel : dans les conditions marocaines, sélectionner un matériel génétique précoce permet d'échapper à la sécheresse de fin du cycle et par conséquent d'avoir des génotypes adaptés ;

- Composantes du rendement, surtout les siliques par plante. En effet, plusieurs études ont montré que le nombre de siliques par plante ainsi que la longueur de ces siliques constituent des critères de sélection pertinents pour améliorer la productivité du colza (WOYKE, 1987; CHAY et THURLING, 1989);
- Critères de qualité, à savoir la teneur en acide érucique dans l'huile et des glucosinolates dans les tourteaux. Les variétés produites en fin de compte doivent avoir une huile libre d'acide érucique et des tourteaux ayant une faible dose en glucosinolates. Ces variétés sont communément appelées « 00 ».

2. 2. Type de matériel végétal à améliorer

Au Maroc, il n'existe pas de populations locales ou « landraces » du colza qui peuvent constituer le germoplasme du programme d'amélioration. Aussi, tout le matériel de départ sera-t-il formé de variétés (lignées pures) commercialisées au Maroc ou introduites de quelques pays où des recherches plus ou moins intensives sur l'amélioration du colza sont menées. Le plus important reste la France avec qui le Maroc entretiend des liens de coopération très étroits en matière de recherche agronomique.

2.3. Programme d'amélioration à court terme

Il consiste à produire des variétés de colza productives et adaptées. Ces variétés pourraient être des lignées pures, des hybrides ou des variétés synthétiques. Les études menées par LEON (1991) sur l'effet de l'hétérosis chez le colza d'hiver ont montré clairement que les hybrides F1 dépassent les lignées parentales par 15% en ce qui concerne le rendement grain, alors que les syn-1 expriment un hétérosis partiel de 6%. Des études sur les rendements des hybrides en France ont démontré, de leur part, que les meilleurs hybrides pouvaient produire 50% de graines de plus par rapport aux meilleurs parents même si seulement les lignes intérieures étaient récoltées (LEFORT-BUSON, 1982). Au Canada, plus précisément au Saskatoon, FALK et STOE-NESCU (1996) ont trouvé un gain de rendement chez les variétés synthétiques par rapport aux variétés contrôles (parents) allant de 6 à 14%.

Dans les conditions marocaines, le développement et l'utilisation des cultivars synthétiques pourraient être proposés comme un moyen d'exploiter au moins une partie de l'hétérosis existant chez le colza. Cela constituerait un compromis entre le développement des lignées pures et des variétés hybrides. Les hybrides ne peuvent être envisagés dans lesdites conditions sachant la difficulté, la disponibilité et le coût élevé des systèmes effectifs de contrôle de pollinisation en ce qui concerne la production des semences hybrides commerciales.

En Allemagne, SCHUSTER (1969) a développé une méthode pour la production des variétés synthétiques. Un grand nombre de plantes sont autofécondées. La semence qui en résulte est

stockée pour deux années alors que la semence qui provient d'une pollinisation libre de ces plantes est évaluée dans des essais de rendement. La semence de réserve des 10-20 plantes dont la progéniture par pollinisation libre, donnant le rendement le plus élevé, est testée ensuite pour l'aptitude spécifique à la combinaison avant d'être semée ensemble pour la production des variétés synthétiques par intercroisement.

Dans notre programme, les lignées qui constitueraient les composantes ou les parents de ces variétés synthétiques seront obtenues dans le schéma de sélection récurrente appliqué à long terme (voir paragraphe II-2.4.). Ces lignées sont sélectionnées sur la base de leur AGC. La génération F1 est la syn-1. La semence commercialisée est constituée de la génération syn-2 ou syn-3. Afin d'estimer l'AGC, il faut chercher l'aptitude moyenne de combinaison de chaque lignée avec les autres. Si le nombre de lignées est faible, un plan de croisement diallèle sera le meilleur moyen de le faire. Mais souvent ce n'est pas le cas et le nombre de lignées est considérable, ce qui rend la faisabilité du croisement diallèle hors de question. Aussi, sera-t-on amené à prédire la performance des variétés synthétiques à partir de la performance des lignées en question, de leur nombre et de la performance des croisements simples entre ces lignées. Cela est possible grâce à la formule de WRIGHT (1922) : F2 = F1 - (F1 - P)/n

où F2: valeur estimée du rendement de la génération syn-2

F1: rendement moyen de tous les croisements

P: rendement moyen de toutes les composantes (parents)

n : nombre de composantes

Par conséquent, on aura à conduire un nombre assez important de parents très performants « per se » et ayant une aptitude à la combinaison très importante. La figure 2 résume les différentes étapes suivies dans la production des variétés synthétiques.

Pour ce qui est de l'évaluation de l'AGC des lignées, un test polycross sera utilisé. Plus exactement, on aura recours à ce qu'on appelle pépinière polycross sans répétitions ou l'évaluation de la progéniture issue d'une pollinisation libre. Le premier avantage de cette méthode est l'épargne en matière de temps et des efforts alloués en obtenant la semence servant à l'évaluation génotypique sans l'établissement d'un testcross spécial ou d'une pépinière de polycross avec répétitions.

Afin de rendre plus efficient le travail de production desdites variétés, les F1 ou Syn-1 seraient mis au point par émasculation et pollinisation manuelle alors que pour avoir les syn-2 voire les syn-3, un apport important d'abeilles pollinisatrices aura un effet considérable. Par ailleurs, il y a lieu d'étudier et de contrôler au maximum possible un certain nombre de facteurs qui affectent la pollinisation aléatoire entre lignées composantes, à savoir le volume du pollen produit, le temps de floraison, la hauteur de la plante, le degré d'autopollinisation, etc.

L'exploitation de l'hétérosis par la mise au point des variétés synthétiques dans lesquelles des lignées avec une performance élevée, une bonne aptitude à la combinaison et un taux élevé de fécondation croisée sont mélangées est une idée supportée et justifiée (SCHUSTER et MICHAEL, 1976).

Dans notre cas, six lignées parentales seraient retenues, ce qui permettra de réaliser 15 croisements simples F1. Un nombre similaire de semences de chaque croisement sera pris et un mé-

lange de l'ensemble de semence servira pour former la syn-1. La semence de la génération (syn-2) est produite à partir des pollinisations libres entre les plantes établies de la semence syn-1. Ces pollinisations seront assurées notamment grâce aux abeilles. La génération Syn-2 correspond à ce qu'est appelé semence de prébase (breeder seed). C'est la source à partir de laquelle toutes les autres classes de semence sont développées pour l'utilisation commerciale.

2.4. Programme d'amélioration à long terme

Le développement variétal chez le colza, comme chez d'autres cultures, est tributaire de l'exploitation de la variabilité génétique existant dans le germoplasme de plus en plus limité. La pression de sélection exercée sur le matériel de départ conduit, inévitablement, à la perte de cette variabilité et la perte des gènes favorables liés aux gènes défavorables. Afin d'avoir un progrès génétique continu, il est très important de mener en parallèle au schéma de création variétale, un programme de développement et d'amélioration continu des populations sources. La sélection récurrente reste une stratégie pertinente pour répondre à ces objectifs.

Dans notre cas, c'est la sélection récurrente à travers les familles d'autofécondation S2 qui sera adoptée. La procédure utilisée pour tester les lignées dans les générations avancées d'autofécondation peut être expliquée avec l'évaluation des lignées S1:2 comme suit (FEHR, 1987) :

Saison 1: la population de départ (cycle 0) est formée par la génération S0 ou F2. Les plantes S0 sélectionnées sont autofécondées manuellement. Les semences S1 sont récoltées séparément à partir de chaque plante S0.

Saison 2 : chaque lignée S0:1 est plantée dans une parcelle séparée. Les plantes sont autofécondées au sein de chaque lignée, et les semences S2 sont récoltées dans les plantes individuelles. Une partie de ces semences sera mise en stock pour être utilisée dans l'intercroisement des lignées choisies durant la saison 4 alors que l'autre partie sera utilisée pour l'évaluation dans la saison 3.

Saison 3 : les lignées S1:2 obtenues dans la saison 2 sont évaluées dans des essais à répétitions et les lignées supérieures sont choisies pour l'intercroisement.

Saison 4 : la semence de réserve est utilisée pour conduire la première génération de l'intercroisement entre les lignées sélectionnées dans la saison 3.

Saison 5 : La semence hybride de la saison 4 est utilisée pour conduire la deuxième génération de l'intercroisement afin d'obtenir la semence S0 de la population du cycle suivant (cycle 1).

La méthodologie qui sera suivie dans notre programme est résumée dans la figure 3. Elle consiste à chaque fois de prendre une trentaine de croisements simples F1 qui seront la base de formation de la population de départ (S0) et de sortir avec une centaine de familles F4 (S2) qui seraient la base de lignées impliquées, d'une part, dans la production variétale à court terme, et d'autre part, dans le démarrage d'un nouveau cycle de sélection récurrente (MORENO, 1998). Les hybrides F1 du cycle 0 sont obtenus par croisements entre différentes lignées d'introduction. Et afin de réduire la durée du cycle qui est très longue, on aura recours au développement de générations en hors-saison. Cela est possible grâce à l'utilisation d'une serre vitrée avec toutes les conditions contrôlées possibles ou d'une station expérimentale dont la situation géo-

graphique (région montagneuse) permet de faire des semis d'été, cas par exemple de la station expérimentale « Annoceur » de l'INRA.

Gain génétique espéré par cycle

L'efficience d'une stratégie d'amélioration peut être évaluée par le degré d'amélioration génétique ou le gain réalisé par année. Le concept du gain génétique est basé sur le changement de la performance moyenne d'une population et qui est réalisé au terme de chaque cycle de sélection. Dans notre cas, le cycle comprend 4 saisons ou années, en commençant par l'établissement de la population en ségrégation (S0) et terminant par l'utilisation des génotypes sélectionnés comme parents pour former une nouvelle population pour le cycle suivant de sélection.

Dans le schéma de sélection que nous avons adopté, on pourrait s'attendre à un gain génétique par cycle de l'ordre de :

KC
$$\sigma_{a}^{2}$$

$$v(\sigma_{e}^{2}/rt)+[(\sigma_{ae}^{2}+0.25 \sigma_{de}^{2})/t]+\sigma_{a}^{2}+0.25\sigma_{d}^{2}$$

Où:

K : différentiel standarisé de sélection

C: coefficient du contrôle des parents, ici C=1

 σ_a^2 variance génétique additive plus une composante qui est principalement une fonction du degré de dominance (EMPIG et al., 1972).

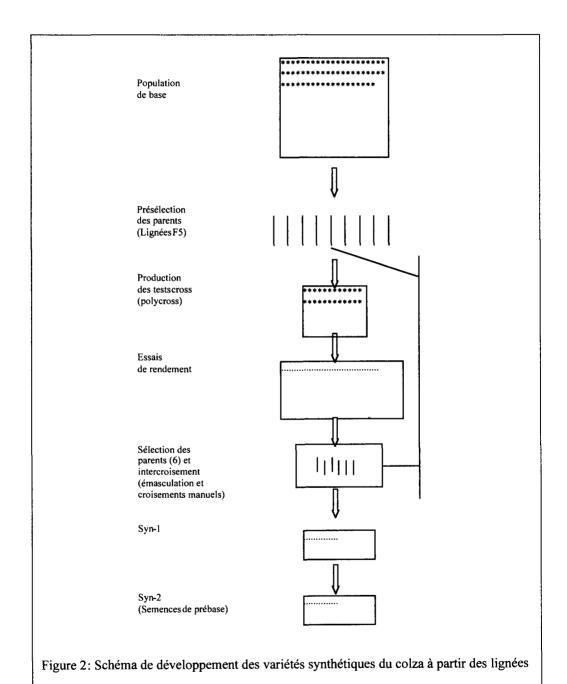
 σ_e^2 : variance environnementale

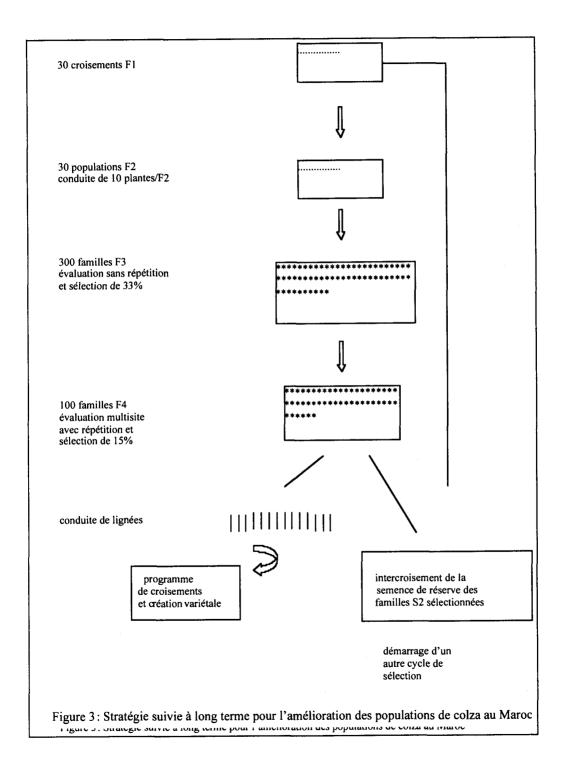
 $\sigma^2_{\ ae}$ et $\sigma^2_{\ de}$: variance additive * environnement et variance dominance * envrionnement

 σ_{d}^{2} : variance de dominance r : nombre de répétitions

t: nombre d'environnements

(Source : adaptée de SPRAGUE et EBERHART, 1977)





Références bibliographiques

Arnaud F., 1989. Sélection et variétés du colza. Cahier technique. CETIOM: 5-28.

Bannerot H., Boulidard L., Canderon Y. and Tempe J., 1974. Cytoplasmic male sterility transfer from Raphanus to Brassica. Proc. EUCARPIA Crop Section Cruciferae. 25: 52-54.

Bengtsson L., 1987. Improvement of rapeseed meal quality through breeding for high protein content. 7ème congrès international sur le colza, Poznan. 1: 275-276.

Bensaoud A., 1991. Rapport de mission effectuée du 10 au 21 juin 1991 aux centres INRA de Rennes et de Poitiers.

Brandle J.E. and McVetty P.B.E., 1987. Genotype X Environment interaction and stability analysis of seed yield of oilseed rape grown in Manitoba. Can. J. Plant. Sci. 68: 381-388.

Brandle J.E. and McVetty P.B.E., 1990. Geographical diversity, parental sélection and heterosis in oil-seed rape. Can. J. Plant. Sci. 70, 935-940.

Brun H., Renard M., Tribodet M., Plessis J. and Tanguy X., 1989. Apport de la lutte génétique contre les maladies du colza. Phytoma. 404, 36-41.

Cailliez B., 1991. Colza, en attendant les hybrides. Cultivar. 293 : 35-37.

CETIOM, 1989. La culture du colza d'hiver.

Chay P. and Thurling N., 1989. Identification of genes controlling pod length in spring rapeseed (*Brassica napus* L.) and thier utilization for yield improvement. Plant breeding 103: 54-62.

Cubero J., 1999. Mejora de las plantas parcialmente alogamas. Cours supérieur d'Amélioration Végétale, 1998-99. IAM Zaragoza. Espagne.

Debouzie D., Thioulouse J. and Pouzet A., 1987. Recherches sur la conduite de la culture de colza d'hiver en France : nouvelles méthodes et premiers résultats. 7ème congrès international sur le colza. Poznan. 3 : 665-670.

Degenhardt D.F., Kondra Z.P. and Strigam G.R., 1993. Eldorado summer turnip rape. Canadian Journal of Plant Science. 73: 1, 185-186.

Dickson M.H., 1975. G1117A, G1102A, G1106A, cytosterile broccoli inbreds. Hort. Science. 10(5): 535.

Downey R.K., Klassen A.J. and Stringam G.R., 1980. Rapeseed and Mustard. In Hybridization of Crop Plants. Ed. W.R. Fehr and H. H. Hadley: 495-509.

Empig L.T., Gardner C.O. and Compton W.A., 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. Nebr. Agri. Exp. Sta. Misc. Publ. 26 (revised).

Falk K.C., Stoenescu F.M., 1996. Hysyn 110 summer turnip rape. Canadian journal of Plant Science. 76: 1, 129-130.

Fehr W.R., 1987. Principles of cultivar development. Volume 1: Theory and Technique.

Grabiec B. and Krzymanski J., 1984. Attempts of heterosis use to improve winter rape yield in Poland. G.C.I.R.C. Bull.: 14-17.

Graman J., Devra S. and Prochazkova V., 1994. Improving the oil content of winter swede rape seeds by recurrent selection. Cenetika a Slechteni. 30: 3, 205-213.

Grami B., Baker R.J. and Stefansson B.R., 1977. Genetic of protein and oil content in summer rape: heritability, number of effictive factores and correlation. Can. J. Plant. Sci. 57, 937-943.

Grant I. and Beversdorf W.D., 1985. Heterosis and combining ability estimates in spring-planted oil-seed rape (*Brassica napus* L.). Can. J. Genet. Cytol. 27, 472-478.

Guan Chun-Yun and Wang Guo-Huai, 1987. Studies in male sterility of rapeseed induced by chemical male gametocide. 7ème congrès international sur le colza Poznan. 1 : 243-250.

Hinata K. and Konno N., 1979. Studies on a male sterile strain having *Brassica campestris* nucleus and the Diplotaxis muralis cytoplasm. Japan. J. Breed. 29(4): 305-311

Hougen F. W. and Stefansson B. R., 1982. Rapeseed. In Advances in cereal science and technology. 7: 261-289

Huhn M. and Leon J., 1989. Phenotypic yield stability depending on plant density and on mean yield per plant of winter rapeseed varieties and of their F1 and F2 generations. Journal of Agronomy and Crop Science. 162: 3, 172-179

INRA France, 1989, Colza 89, Special « colza 89 ». Dijon: 14 et 15 juillet 1989

Keller W. A. and Armstrong K. C., 1978. High frequency production of microspore derived plants from Brassica napus anther cultures. Zpflanzenzuecht. 80, 100-108

Lebowitz R. J., 1989. Image analysis measurements and repeatability estimates of siliqua morphological traits in *Brassica campestris* L. . Euphytica 43(1-2): 113-116

Lefort-Buson M., 1982. Genetic study of some agronomic characters in winter oilseed rape (Brassica napus) (a) I. Heterosis. Agronomie 2, 315-322

Lefort-Buson M., Guillot-Lemoine B. and Dattee Y., 1987. Heterosis and genetic distance in rapeseed (*Brassica napus* L.): crosses between european and asiatic selfed lines. Genome. 29, 413-418

Léon J., 1987. Different categories of varieties of rapeseed. Their yield and yield stability. 7ème congrès international sur le colza. Poznan, 3. Pologne

Léon J., 1991. Heterosis and mixing effects in winter oilseed rape. Crop Sci. 31: 281-284

MAMVA, 1994. Données statistiques sur les plantes oléagineuses.

Mesquida J. and Renard M., 1987. Pollination of self fertile winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) by honey bees (*Apis mellifica*). 7ème congrès international sur le colza. Poznan. 1: 228-233

Mesquida J., Renard M., Pellan-Delourme R., Pelletier G. and Morice J., 1987. Influence des sécrétions nectarifères des lignées mâle-stériles pour la production de semences hybrides F1. In les colloques de l'INRA. Variabilité génétique cytoplasmique et stérilité mâle cytoplasmique. Sainte Sabine, 22-23 avril, 269-280

Mizushima U., 1980. Genome Analysis in Brassica and allied genera. In Brassica crops and wild allies. Biology and breeding. Ed. S. Tsunoda, K. Hinata and C. Gomez-Campo: 89-106

Moreno-Gonzalez J., 1998. Communications personnelles

Morice J., 1963. Les relations entre les espèces cultivées du genre Brassica et les possibilités d'amélioration du colza (*Brassica napus* L. Var. Oleifera M.) au moyen des croisements interspécifiques. Ann. Amélior. Plantes, 13: 221-252

Olsson G., 1952. Sver. Utsädesför. T. 62; 311-322

Pearson O. H., 1972. Cytoplasmic inherited male sterility characters and flavor components from the species cross *B. nigra* X *B. oleracea*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97(3): 397-402

Pellan-Delourme R., Eber F. and Renard M., 1987. Male fertility restoration in *Brassica napus* with radish cytoplasmic male sterility. 7ème congrès international sur le colza. Poznan. 1: 199-202

Pellan-Delourme R., Eber F. and Renard M., 1987. Interspecific transfer of cytoplasmic male sterilities to *Brassica napus*. 7^{ème} congrès international sur le colza. Poznan. 1:196-198

Pellan-Delourme R. and Renard M., 1988. Cytoplasmic male sterility in rapeseed (*Brassica napus* L.): female fertility of restored rapeseed « ogura » and cybrid cytoplasms. Genome. 30, 234-238.

Pelletier G.; Primard C.; Vedel F.; Chetrit P., Remy R.; Rousselle P. and Renard M., 1983. Intergeneric hybridization in cruciferae by protoplast fusion. Mol. Gen. Genet. 191: 244-250.

Polsoni L., Kott L. S. and Beversdorf W. D., 1988. Large scale microspore culture technique for mutation/selection studies in *Brassica napus*. Can. J. Bot. 66(1), 681-685.

Primard C., Vedel F., Mathieu C., Pelletier G. and Chevre A. M., 1988. Interspecific somatic hybridization between *Brassica napus* and *Brassica hirta*. Theor. Appl. Genet. 75, 546-552.

Rakow G. and Brauer B., 1977. Neue Rapssorten lembke. Berichte aus der Arbeit. 1, 3-7.

Rakow G., Stringam G.R. and McGregor D. I., 1987. Breeding *Brassica napus* L. Canola with improved fatty acid composition, high oil contenent and high seed yield. 7ème congrès international sur le colza. Poznan. 1:27-32.

Rakow G., 1993. AC Excel summer rape. Canadian Journal of Plant Science. 73: 1,183-184.

Rakow G., and Downey R.K., 1993. Profit summer rape. Canadian Journal of Plant Science. 73: 1, 187-188.

Renard M., 1989. Situation actuelle de la sélection du colza en France. Bulletin G.C.I.R.C. 5: 33-40.

Rivers M., 1957. Ann. Amélior. Plantes. 1:61-107.

Robbelen G., 1985. Possible types of varieties in rape. Plant variety protection, 48: 32-36.

Robertson L.D., 1989. Faba bean (*Vicia faba* L.) cultivar development. In Faba bean improvement research conference. ICARDA/CAAS/ZAAS.

Roussellle P., 1982. Premiers résultats d'un programme d'introduction de l'androstérilité « Ogura » du radis chez le colza. Agronomie. 2(9) : 859-864.

Schuster W., 1969. Vergleich von zwei Züchtverfahren in der Erhaltungszüchtung bei.

Winterraps. Zeitschriftfür Pflanzenzüchtung. 62: 47-62

Schuster W. and Michael J., 1976. Untersuchung über Inzuchtdepressionen und Heterosiseffecte bei Raps (*Brassica napus* L.,). Zeitschrift Für Pflanzenzüchtung. 77: 56-66.

Shig T., 1980. Male sterility and cytoplasmic differentiation. In Brassica crops and wild allies. S. Tsunoda K. Hinata and C. Gômez-Campo. Eds. Japan Scientitic Soc. Tokyo: 205-221.

Singh O.N. and Chauhan Y.S., 1987. Triple test cross analysis for seed and oil yield and its componants in indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern and Coss). 7ème congrès international sur le colza. Pozan. 2:354-359.

Smith H.F., 1936. A discriminant function for plant selection. Ann. Eugenics, London 7: 240-250.

Smith O.S., Hallauer A.R. and Russell W.A., 1981. Use of index selection in recurrent selection programs in maize. Euphytica 30: 611-618.

Sprague G.F. and Eberhart S.A., 1977. Corn breeding. In G.F. Sprague (ed.), Corn and corn improvement: 305-362. American Society of Agronomy, Madison, Wis.

Thakral N.K., Kumar P.; Arora R.K. and Thakral S., 1987. Genetic variability with respect to seed yield and some growth attributes in Indian Rape (*B. campestris* L. Var. *Toria*). 7ème congrès international sur le colza. Poznan. 2: 386-391.

Thakur H.L. and Sagwal J.C., 1997. Heterosis and combining ability in rapeseed (*Brassica napus L.*). Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. 57: 2, 163-167.

Thompson K.F., 1972. Cytoplasmic male sterility in oilseed rape. Heridity 29(2): 253-257.

Thompson K.F., 1983. Breeding Winter oilseed rape (Brassica napus). Adv. Appl. Bio. 7, 1-104.

Triboi A. M., 1987. L'élaboration du rendement chez différentes variétés de colza d'hiver. 7ème congrès internalional sur le colza. Poznan. 2 : 302-307.

U.N., 1935. Genome analysis in Brassica with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Jap., J. Bot.. 7: 389-452.

Wojoiechowski A., 1987. The influence of different mating systems on some features in rape/Brassica napus L./. 7^{three} congrès international sur le colza. Poznan. 1:269-273.

Woods D. L., 1995. AC sunshime summer turnip rape. Canadian Journal of Plant Science. 75: 2, 467-468.

Woyke T., 1987. Selection criteria of winter rape single plant and its seed yield. 7^{thre} congrès international sur le colza. Poznan. 1: 284-289.

Wright S., 1922. The effects of inbreeding and cross breeding on guinea-pigs. III. Crosses between highly inbred families. US. Dept. Agr. Tech. Bull. 1121: 1-61.

Zahour A., 1992. Eléments d'amélioration génétique des plantes. Manuel scientifique et technique : 33-80. IAV Maroc.