

Réflexion pour une stratégie de l'amélioration de la Vigne (1)

M. RIVES (2)

Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A.,
11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris

Résumé

La recombinaison est le seul facteur de l'amélioration des Plantes qui puisse être influencé quand on cherche à créer des variétés chez les plantes à multiplication végétative comme la Vigne. La longueur des générations et les restrictions sur les effectifs empêchent de jouer sur ces facteurs.

La corrélation phénotype-génotype est *a priori* trop incertaine pour permettre un « choix des géniteurs » sérieux.

Le schéma d'HANSON (1959 *a, b, c, d*) prévoit l'intercroisement pendant quelques générations à partir d'un certain nombre de génotypes parentaux.

On peut augmenter l'efficacité de ce plan de croisements pyramidaux en faisant suivre le diallèle initial par des générations d'intercroisements où l'on maximise l'hétérogénéité génétique entre les partenaires en tenant compte de leur ascendance et en pratiquant une sélection disruptive pour les traits sans importance pour l'objectif poursuivi.

L'existence probable de limitations génétiques récessives de la recombinaison et la nécessité de briser les linkats rendent souhaitable l'intercalation de générations de consanguinité dans le schéma.

Un dispositif de cette nature a été réalisé pour la Vigne et est en cours depuis 1972.

Si on analyse logiquement le processus de la création de variétés par croisements, suivis ou non de générations d'autofécondation, on arrive à la conclusion que toute amélioration par la voie sexuée revient à utiliser des méioses pour obtenir des gamètes dont la réunion crée des génotypes nouveaux.

Grâce au mécanisme du crossing-over, la conséquence principale de la méiose est la recombinaison des éléments de l'information génétique, pour former chez les gamètes des combinaisons géniques nouvelles, différentes de celles qui étaient présentes sur les chromosomes des parents, mais formées à partir de leurs éléments.

La valeur des génotypes obtenus par la réunion de ces gamètes est la résultante

(1) Communication présentée au 1^{er} Symposium de Génétique de la Vigne, Geilweilerhof 1973.

(2) Adresse en 1973 : Station de Recherches de Viticulture I.N.R.A., 33140 Pont-de-la-Maye.

tante des effets des gènes qu'ils portent. Depuis FISHER (1918), on distingue classiquement trois catégories dans ces effets : les effets *additifs* des allèles d'un même gène, les effets de *dominance* entre les allèles d'un même gène, et les effets d'*épistasie* entre allèles de gènes différents.

Cela suffit pour nos besoins, et nous négligerons les interactions génotype \times milieu, de même que la subdivision des interactions d'épistasie en additif \times additif, additif \times dominance, etc...

La possibilité pratique d'utiliser la valeur des génotypes suivant qu'elle provient du premier, des deux premiers ou des trois types d'effets dépend étroitement du système de reproduction utilisé, chez l'espèce que l'on améliore, pour obtenir les semences ou les plants employés par l'agriculteur.

En première approximation, on peut dire que, de la variation totale apparue à la suite d'un croisement, ou existant dans une population allogame, seule la part additive pourra être mise à profit avec certitude par le sélectionneur d'une espèce autogame reproduite par la graine, seules les deux premières parts le seront pour les espèces allogames, seules les plantes à multiplication végétative peuvent espérer tirer parti des trois types d'effets. Ce n'est bien entendu qu'une approximation, mais c'est une opinion tenace chez les sélectionneurs.

Notre propos est de montrer que les effets du type épistatique ont toujours été sous-estimés et que l'amélioration de la Vigne doit se méfier de l'épistasie, mais aussi que son premier but doit être d'apprendre à l'utiliser, et que son deuxième objectif doit être basé sur le postulat que maximiser la recombinaison et son efficacité revient à maximiser la variabilité induite, donc la probabilité de réussir, (à trouver le génotype idéal!).

Par ailleurs, en plus de la méiose et de la fécondation, un certain nombre de facteurs interviennent pour influencer cette probabilité et sont plus ou moins sous le contrôle du sélectionneur.

Dans l'ordre chronologique, il s'agit du choix des géniteurs, du nombre de descendants observés et de la précision de cette observation.

Pour nous, le nombre de descendants observés est le plus souvent limité par des contingences purement matérielles : de place disponible, de travail disponible pour l'hybridation et pour l'entretien et la surveillance des cultures de descendance, etc... Chez la Vigne, ce nombre est généralement faible et pratiquement impossible à accroître, d'autant plus que, toutes choses égales par ailleurs, l'efficacité n'augmente au mieux que comme la racine carrée de l'effectif. D'autre part, le travail sur un grand nombre de génotypes n'est efficace que dans la mesure où la précision des observations n'est pas sacrifiée à leur nombre. On démontre en effet que, à moyens constants, il y a un optimum de l'effectif, au-delà duquel il est illusoire d'aller, car la diminution de la précision des observations due au trop grand nombre d'individus à observer, n'est plus compensée par l'augmentation d'efficacité qui résulte de celle de l'effectif et l'on a souvent intérêt à éliminer au hasard une proportion de l'effectif initial avant toute sélection (FINNEY, 1958). C'est particulièrement vrai chez la Vigne où la variabilité naturelle est élevée, de même que la part de variation gênante due aux interactions génotype \times milieu, donc où une grande précision est nécessaire si on veut travailler avec des hérabilités raisonnablement élevées.

En ce qui concerne le choix des géniteurs, le système de reproduction normal de la Vigne cultivée, qui nous sera favorable pour l'exploitation de l'épistasie, nous est très défavorable; car, s'il nous permet une bonne observation de la valeur phénotypique des géniteurs, il nous prive de toute indication sur la transmission héréditaire de cette valeur par la voie sexuée.

Or, le système de reproduction naturel de la Vigne sauvage, qui est dioïque, est essentiellement allogame. De plus, il fonctionne avec des taux de sélection énormes : il suffit de comparer la population de vignes adultes d'un bois de l'Oklahoma, avec une vigne tous les dix arbres, au tapis dense et continu des semis qui couvre le sol, et de multiplier cela par la longévité de chaque vigne qui atteint l'âge adulte; il suffit de voir comment sont éliminés les hybrides de *V. rupestris* et *V. cinerea* dans les zones de contact de leurs aires (RIVES, 1962) où ils sont nombreux comme semis et totalement absents comme adultes, pour comprendre que seuls les génotypes exceptionnellement doués peuvent subsister. Ce système de reproduction a sans doute été celui qui a régi la Vigne jusqu'à il y a quelques générations : toute la structure du système génétique de l'espèce est donc encore conditionnée par lui. Or, il ne peut que favoriser l'épistasie comme système génétique d'ajustement au milieu.

On rapprochera ces observations sur la Vigne de considérations ou de constatations plus générales.

Une source de génotypes exceptionnels est évidemment la superdominance, utilisée par certaines hypothèses pour expliquer l'hétérosis. Or JINKS (1955) a montré, par les techniques classiques d'étude de l'hérédité quantitative dans les croisements diallèles, et grâce à une technique particulière qui permet de distinguer entre superdominance et épistasie, que, toutes les fois qu'on détectait la superdominance, on détectait aussi l'épistasie, et que l'élimination des croisements qui présentaient de l'épistasie supprimait le plus souvent ou en tous cas faisait diminuer la superdominance.

SPIESS et ALLEN (1961) montrent que, dans la variabilité libérée par la recombinaison chez la Drosophile, la variance non-additive (dominance plus épistasie) est toujours très supérieure à la variance additive.

FASOULAS et ALLARD (1962) ont trouvé chez l'Orge, espèce pourtant autogame, que la variation due à l'épistasie rend compte de 32 p. 100 de la variation génétique totale, pour 65 p. 100 à la variation additive et 10 p. 100 seulement à la variation due à la dominance.

Ces constatations prennent encore plus de relief si on les confronte avec les résultats de JANA (1971) qui ont montré, sur des modèles oligogéniques, que les techniques de génétique biométrique du type qu'a utilisé JINKS (1955) *sous-estiment systématiquement* l'importance de la part due à l'épistasie dans la variation génétique totale.

Il n'est donc pas étonnant que DEMARLY (1972) insiste sur l'importance de l'épistasie dans le contrôle et le déterminisme des *aptitudes spécifiques à la combinaison*.

On a donc quelques raisons de penser que les génotypes que représentent les géniteurs potentiels que sont nos variétés de vignes, ont été triés par une sélection humaine, inconsciente certes, mais certainement très sévère, dans un matériel qui

tire son origine de populations où le système de reproduction favorisait l'épistasie. Cela veut dire que la connaissance phénotypique que nous en avons risque de masquer une ignorance dramatique du génotype et surtout de son aptitude à donner des gamètes qui transmettent à leurs descendants leurs caractères favorables ou y composent des combinaisons épistatiques intéressantes.

Le contrôle de la plupart des facteurs qui permettraient d'augmenter nos chances de réussite échappe donc plus ou moins à notre volonté : choix des géniteurs, effectif des populations, précision de l'observation.

Il nous en reste cependant au moins deux que nous pouvons essayer de mettre à profit, si nous savons organiser notre travail pour en maximiser l'efficacité.

Je veux parler de la recombinaison et de l'épistasie elle-même.

La recombinaison est le facteur primordial de l'entretien de la variabilité. Dans ce sens, on peut définir une efficacité de la recombinaison au niveau chromosomique : tout arrangement nouveau, qui combine ensemble sur le même chromosome des allèles de gènes différents qui n'étaient pas réunis auparavant par le linkage, fournit un élément de variabilité accrue supplémentaire. C'est le phénomène de l'entropie, que les systèmes génétiques aboutissent en général à utiliser, ce qui constitue une soupape de variabilité, tout en limitant sévèrement, sinon le désordre aboutit à la destruction du système lui-même (MONOD, 1967).

C'est normalement la sélection naturelle qui assure cette destruction. Mais nos objectifs ne sont pas ceux de la nature et tel génotype qui serait détruit dans le milieu naturel peut être celui que nous recherchons : aussi bien, nous pouvons envisager d'augmenter le désordre bien au-delà de ce qui est admissible dans le milieu naturel. C'est même ce que nous devons faire si nous voulons réussir, en rendant l'efficacité de la recombinaison maximale.

En même temps, la recombinaison est le moyen du réassortiment de caractères présents chez les parents, de la réunion des caractères favorables et de l'élimination de ceux qui ne le sont pas.

Mais la recombinaison n'a cette efficacité que si elle s'exerce pour réassembler des segments où les chromosomes sont non-isoactifs au sens de GILLOIS (1964). Un crossing-over qui survient dans un segment homozygote, en effet, ne change rien aux systèmes fonctionnels que contrôle ce segment. Cet argument de HANSON (1959 *a, b, c, d*) n'est pas strictement exact, car une cassure de crossing-over peut survenir dans un segment homozygote, mais provoquer quand même un échange efficace si, à distance, il recombine des segments hétérozygotes. Plus exactement, la recombinaison n'est efficace, au sens de HANSON, que dans la mesure où elle fragmente les segments de chromosomes en segments plus petits : pour nous, le réassortiment de facteurs génétiques venant de parents différents donne aussi une efficacité à la recombinaison. En première approximation et sur ce point particulier la définition de HANSON a l'avantage de sous-estimer l'efficacité, donc de prévoir des résultats moins bons que dans la réalité.

HANSON (1959 *a, b, c, d*) a en effet étudié comment se fragmentent les chromosomes au cours des méioses successivement utilisées par un programme d'amélioration, dans une population supposée en panmixie et issue d'un certain nombre de parents.

HANSON postule implicitement que plus la recombinaison a été efficace, plus

TABLEAU I

Longueur absolue moyenne des segments de chromosomes intacts après n générations de panmixie

Longueur du chromosome	Nombre de parents (p)	Génération de panmixie (n)								
		1	2	3	4	5	6	8	10	16
0.5 . . .	2	.393	.352	.316	.285	.259	.236	.199	.170	.116
	3	.393	.339	.295	.259	.229	.204	.166	.138	.090
	4	.393	.333	.285	.247	.216	.191	.153	.126	.082
	6	.393	.327	.276	.236	.204	.179	.142	.116	.074
	10	.393	.323	.269	.228	.196	.170	.133	.109	.069
	∞	.393	.316	.259	.216	.184	.158	.123	.099	.062
1.0 . . .	2	.632	.518	.432	.367	.317	.277	.220	.181	.118
	3	.632	.487	.387	.317	.266	.228	.176	.143	.091
	4	.632	.472	.367	.296	.245	.209	.160	.129	.082
	6	.632	.458	.349	.277	.228	.192	.146	.118	.074
	10	.632	.448	.335	.264	.215	.181	.137	.110	.069
	∞	.632	.432	.317	.245	.199	.166	.125	.100	.062
2.0 . . .	2	.865	.634	.491	.397	.332	.286	.222	.182	.118
	3	.865	.579	.424	.332	.272	.231	.176	.143	.091
	4	.865	.554	.397	.307	.250	.210	.160	.129	.082
	6	.865	.532	.373	.284	.231	.194	.146	.118	.074
	10	.865	.514	.356	.269	.217	.182	.137	.110	.069
	∞	.865	.491	.332	.250	.200	.167	.125	.100	.062

TABLEAU 2

Longueur relative moyenne des segments de chromosomes intacts après n générations de panmixie

Longueur du chromosome	Nombre de parents (<i>p</i>)	Génération de panmixie (<i>n</i>)								
		1	2	3	4	5	6	8	10	16
0.5 . . .	2	.786	.704	.632	.570	.518	.472	.398	.240	.232
	3	.786	.678	.590	.518	.458	.408	.332	.276	.180
	4	.786	.666	.570	.494	.432	.382	.306	.252	.164
	6	.786	.654	.552	.472	.408	.358	.284	.232	.148
	10	.786	.646	.538	.456	.392	.340	.266	.218	.138
	∞	.786	.632	.518	.432	.368	.316	.246	.198	.124
1.0 . . .	2	.632	.518	.432	.367	.317	.277	.220	.181	.118
	3	.632	.487	.387	.317	.266	.228	.176	.143	.091
	4	.632	.472	.367	.296	.245	.209	.160	.129	.082
	6	.632	.458	.349	.277	.228	.192	.146	.118	.074
	10	.632	.448	.335	.264	.215	.181	.137	.110	.069
	∞	.632	.432	.317	.245	.199	.166	.125	.100	.062
2.0 . . .	2	.432	.317	.245	.193	.166	.143	.111	.091	.059
	3	.432	.289	.212	.166	.136	.115	.088	.071	.045
	4	.432	.277	.198	.153	.125	.105	.080	.064	.041
	6	.432	.266	.186	.142	.115	.097	.073	.059	.037
	10	.432	.257	.178	.134	.108	.091	.068	.055	.034
	∞	.432	.245	.166	.125	.100	.083	.062	.050	.031

grande est la variabilité observée dans la descendance. L'efficacité de la recombinaison se mesure à la diminution de la longueur moyenne des segments de chromosomes qui, après n générations, sont restés intacts, dans la configuration où ils se trouvaient, à l'origine, chez les parents. Il a étudié mathématiquement les lois de cette fragmentation. Ce postulat est appuyé par exemple par les résultats de l'école de DOBZHANSKY sur la libération de variabilité par la recombinaison (cf. p. ex. KRIMBAS, 1961).

La fragmentation dépend de la longueur du chromosome (en unités de recombinaison), du nombre de générations de panmixie et du nombre de parents mis en jeu au départ.

Le tableau 1, qui reproduit le tableau 1 (p. 863) de HANSON (1959 *d*) et présente les longueurs moyennes de segments intacts après n générations de panmixie à partir de p parents, montre les résultats auxquels on arrive.

On notera que l'on part de longueurs de segments très différentes suivant la longueur des chromosomes considérés, mais, à la limite ($n = 30$ générations), les longueurs absolues sont les mêmes. Si, d'autre part, on exprime les chiffres du tableau en pour-cent de la longueur du chromosome et non plus en longueur absolue, on voit (tabl. 2) que les chromosomes courts sont proportionnellement divisés en un nombre plus faible de segments que les longs (4 fois moins à la limite) : or c'est probablement le cas de la Vigne, ce qui est une explication supplémentaire des difficultés de réassortiment chez cette espèce.

A partir de ses résultats, HANSON conseille un programme dans lequel on part de quelques parents (au moins 4), on réalise le croisement diallèle entre ces parents, puis on croise entre eux au hasard les descendants de ces F_1 , pendant au moins quatre générations.

HANSON s'est intéressé surtout au problème de l'amélioration des plantes autogames et envisage ensuite l'effet des générations d'autofécondations ultérieures nécessaires pour fixer les génotypes, dont nous n'avons évidemment pas besoin, puisque nous fixons automatiquement tout génotype obtenu en le multipliant végétativement, ce qui nous permet en particulier de tirer profit d'un génotype exceptionnel dont la valeur est le résultat de l'épistasie.

Cette manière de faire est d'autant plus avantageuse que l'on cherche souvent à réunir dans un même génotype plusieurs caractères que l'on ne possède chacun qu'à l'état isolé chez un géniteur potentiel.

Les développements de HANSON sont cependant basés sur une hypothèse purement mécanique du fonctionnement de la recombinaison. On sait bien que l'échelle de longueur chromosomique efface, par sa définition même, les *localisations* du crossing-over sur le support physique, et même fonctionnel, de l'information génétique : ce sont ces localisations qui sont responsables de la permanence des linkats (DEMARLY, 1972) blocs d'information coadaptés et préservés ainsi de la désagrégation.

Mais on sait aussi depuis peu (PANDEY, 1972) que ces localisations, comme l'ensemble du phénomène de recombinaison, sont sous la dépendance de systèmes génétiques qui en contrôlent le fonctionnement. Le schéma de contrôle a été établi sur des champignons supérieurs, mais il semble pouvoir être étendu sans trop de risques d'erreur aux plantes supérieures également. On peut résumer la situation

en disant que le taux de recombinaison est contrôlé, sur l'ensemble du génome, par un système génétique polygénique où les allèles dominants tendent à le diminuer et même à le supprimer, et en des points spécifiques par des systèmes oligogéniques où ce seraient plutôt les allèles récessifs qui supprimeraient le crossing-over. Pour ce qui nous concerne, la conséquence en est que *l'état hétérozygote correspond à un blocage plus ou moins marqué de la recombinaison.*

D'autre part SAGER (1972) suggère qu'une partie de ce contrôle pourrait provenir du cytoplasme, ce qui implique qu'il pourrait y avoir une influence du sens du croisement, c'est-à-dire du cytoplasme d'un individu, sur le taux de recombinaison observé dans ses méioses.

Voilà qui doit nous faire réfléchir. On peut voir, en effet, dans le système de contrôle de la recombinaison, un mécanisme ayant pour résultat de prévenir la destruction de combinaisons favorables par l'hétérosis qu'elles provoquent, qui a été favorisé pour cette raison par la sélection naturelle et qui est lié en partie à leur dissemblance. Il y a peut-être là l'explication des difficultés des « *hybrides producteurs directs* » : en effet on peut supposer que ce qui est vrai à l'intérieur d'une espèce, et pour des combinaisons géniques coadaptées, doit être encore renforcé dans les génotypes « hybrides » composés de combinaisons géniques homologues certes, puisque les espèces de *Vitis* sont interfertiles et leurs hybrides fertiles, mais très dissemblables, donc beaucoup moins bien coadaptées que dans le cas de l'homologie intraspécifique. Or les hybrideurs ont fort peu pratiqué l'autofécondation, qui semble être le seul moyen de rétablir un taux d'homozygotie suffisant pour rendre à nouveau possible un taux de recombinaison raisonnable : les généalogies connues font ressortir un recours presque constant à des croisements.

Pour intégrer l'ensemble de ces connaissances dans un système cohérent d'application, on est alors amené à envisager un système mixte, plus compliqué que celui de HANSON. Ce système intercale, après chaque génération de panmixie, une génération d'autofécondation, ou au moins de consanguinité, afin de former des génotypes composites en ce qui concerne l'origine de leurs segments chromosomiques homologues, mais suffisamment homozygotes pour que les contrôles de la recombinaison soient débloqués dans les méioses qui y surviennent. Les gamètes qui proviennent de ces dernières sont alors soumis à nouveau à la panmixie.

Il faut mentionner au passage que la possibilité d'agir directement sur le taux de recombinaison par des « manipulations » diverses semble exclue. En dehors du contrôle génétique, aucun agent ne semble doué d'une efficacité suffisante et ne semble suffisamment pratique pour être utilisable.

Nous avons vu que l'épistasie risque de nous tromper sur la valeur d'un génotype comme géniteur potentiel. Mais, bien entendu, nous savons fort bien qu'une part non-négligeable des effets géniques reste additive et que le phénotype est quand même en corrélation avec le génotype.

La recherche de l'aptitude spécifique à la combinaison a conduit DEMARLY (1972), à condamner l'utilisation de l'autofécondation préalable destinée à fixer (à « concentrer ») le caractère recherché dans les lignées dont on est alors plus sûr qu'elles sont capables de transmettre leurs caractères. C'est ce qu'avaient proposé HUGLIN et JULLIARD (1964) et que WAGNER (1969) avait basé sur les résultats de GALLAIS (1968). En effet ce dernier montre que la « variabilité génétique de la

descendance dans les croisements entre géniteurs dérivés de quelques générations d'autofécondation est plus grande que quand il n'y a pas eu cette phase préalable de consanguinité », en soulignant « en l'absence d'épistasie ». Il faut remarquer que les résultats de POSPISILOVA (1974, 1975) montrent que la phase de consanguinité est utile : les hybrides qu'elle a obtenus en croisant au hasard des individus S_1 issus de « Roter Traminer » et de « Rotweisser Veltliner » sont plus vigoureux que les hybrides directs entre ces deux cépages. Il est évident qu'une sélection sévère a eu lieu parmi ces S_1 et que la contradiction avec la position de DEMARLY (1972) peut être attribuée à l'élimination d'une partie importante de la charge génétique. C'est bien la base de ce que GALLAIS préconise.

Pour citer encore DEMARLY (1972) : « la valeur de l'aptitude spécifique à la combinaison étant liée aux interactions alléliques entre les linkats portés par les gamètes qui s'unissent doit être sélectionnée dès le début d'un programme de sélection (...). Pour une espèce diploïde, dans un programme qui commence par des séries d'autofécondations, chaque génération élimine aveuglément la moitié des interactions qui conditionnent de manière polygénique l'aptitude spécifique à la combinaison ».

Or grâce à la fixation automatique par la multiplication végétative c'est bien « la spécificité d'une rencontre gamétique » que nous recherchons.

Enfin, dans l'arsenal des techniques suggérées par des développements théoriques récents, il nous reste à parler de la *sélection disruptive*.

Le terme est du à MATHER (1953). THODAY (1972) a récemment passé en revue les résultats significatifs à ce sujet.

Rappelons que la sélection disruptive consiste à ne laisser subsister à chaque génération que les phénotypes des deux extrêmes de la distribution d'un caractère, tout en leur permettant de se croiser entre eux pour produire la génération suivante. La sélection disruptive n'a en effet de sens que dans une phase d'intercroisement.

Les effets sont en général rapides et profonds; il apparaît souvent des barrières d'isolement qui renforcent la sélection en limitant les croisements entre extrêmes (THODAY et GIBSON, 1962).

Comme nous l'avons vu plus haut, j'ai utilisé (RIVES, 1962) ce phénomène pour expliquer la permanence des « espèces » du genre *Vitis* dans leurs aires sympatriques, où l'élimination des hybrides à phénotype intermédiaire est la règle.

Ce qui est intéressant, c'est que, dans des cas où l'on a utilisé ce type de sélection pour des objectifs pratiques, on a obtenu des réponses qui semblent plus rapides que dans une sélection massale unidirectionnelle (MURTY *et al.*, 1972).

Il semble donc que les échanges géniques et l'augmentation de l'efficacité des recombinaisons, qui résultent de cette introgression constante entre les groupes extrêmes, libèrent plus de variabilité que la sélection unidirectionnelle, et en tout cas suffisamment pour contrebalancer, et bien au-delà, les effets régressifs du croisement des très bons avec les très mauvais. Cela confirme que l'épistasie doit jouer un rôle important par comparaison aux effets additifs. Il est évident, de plus, que l'on a ainsi un obstacle permanent à la consanguinité, qui joue à la fois pour favoriser l'apparition de génotypes hétérozygotes, donc hétérotiques (ce qui élimine « l'effet d'inbreeding ») et pour augmenter les chances d'apparition et de coadapta-

tion de combinaisons génétiques présentant entre leurs gènes des interactions épistatiques favorables, c'est-à-dire des linkats.

Par ailleurs, on peut envisager une sélection, directionnelle pour un caractère, mais disruptive pour l'ensemble des autres qui sont neutres pour l'objectif recherché : cela permet d'aller plus loin encore que la panmixie en obtenant une hétérogamie moyenne encore supérieure, donc une diversité génétique entre partenaires de croisement encore plus grande.

Précisons que HANSEL (1969) semble avoir eu intuitivement et de manière indépendante l'idée d'un système analogue à celui de HANSON et que à notre connaissance celui-ci a été éprouvé (sans beaucoup de succès) par MATZINGER et WERNSMAN (1968) sur le Tabac, cependant que EMPIG (1971) et JENSEN (1970) proposaient des schémas inspirés par HANSON.

Je décrirai pour terminer un programme de croisements destiné à obtenir des cépages de cuve, noirs ou blancs, aromatiques, précoces, donnant un vin coloré et corsé, et, surtout, résistants à la pourriture grise due à *Botrytis cinerea*.

Au moment de la décision, on ne savait pratiquement rien sur l'aptitude des géniteurs à transmettre les caractères qui les font choisir :

- « Cabernet-Sauvignon », pour son arôme et sa résistance à la pourriture;
- « Ugni blanc » pour sa rusticité, sa vigueur, sa résistance à la pourriture, sa productivité;
- « Trieste » pour ses grappes très lâches, caractère considéré comme défavorable à la pourriture; la dimension de ses grappes est aussi intéressante;
- Un génotype teinturier d'identité inconnue, pour vérifier si le jus coloré est compatible avec un haut niveau de qualité;
- « Cot précoce » : il s'agit d'un mutant qui mûrit à Bordeaux le 20 août quand le « Cot » type γ mûrit le 20 septembre.

Une première génération est obtenue en ce moment en réalisant tous les croisements possibles entre les cinq géniteurs deux à deux, soit 10 combinaisons, si on ne tient pas compte du sens du croisement.

Le schéma primitif prévoyait de réaliser ensuite tous les croisements entre génotypes pris dans les F_1 ainsi obtenues et qui unissent des descendants de quatre parents différents (n'ayant aucun grand parent en commun). Il y en a quinze, toujours si on ne tient pas compte du sens du croisement. Ceci devrait être réalisé en utilisant les individus femelles pour éviter la castration, et en cherchant à croiser entre eux des phénotypes aussi divergents que possible. De cette manière, on maximise la diversité génétique (au-delà de ce que permet la simple panmixie) et on réalise une sélection disruptive également forcée, en augmentant la fréquence des croisements entre extrêmes.

La lecture de l'article de PANDEY (1972) suggère cependant, comme nous l'avons vu, de réaliser une autofécondation systématique, (ou des croisements sœur \times frère pour utiliser les individus femelles) afin de rétablir une certaine homozygotie. Ensuite, on reprendra la « panmixie contrôlée » pour utiliser les recombinaisons rendues possibles au cours des méioses sur les génotypes issus d'autofécondation ou de consanguinité.

L'article de SAGER (1972) suggère également de réaliser systématiquement les

croisements dans les deux sens afin d'explorer l'influence de tous les cytoplasmes parentaux.

Il est inutile d'insister sur le fait qu'un tel programme ne peut être envisagé que grâce à la mise au point de la technique d'élevage des plants de semis en serre par HUGLIN et JULLIARD (1964) que nous utilisons.

La part de l'hypothèse est grande dans ces réflexions. Mais je pense que c'est actuellement le maximum que l'on peut faire pour intégrer les connaissances génétiques modernes dans le schéma de l'amélioration de la Vigne.

Dans un article de *Biometrics* (vol. 17, n° 3), le résumé se terminait ainsi : « Unbiasedness implies that fishing is a Poisson process », à quoi une « lettre à l'éditeur » (vol. 18, n° 3) répondait : « So does a knowledge of french ».

Nous avons coutume, en effet de dire qu'une sélection faite sans moyens d'assurer son efficacité est une pêche à la ligne. J'aurai rempli mon objectif si j'ai contribué à diminuer la part du hasard dans la quête d'un bon génotype.

Reçu pour publication en août 1976.

Summary

A strategy for Grapevine breeding

In a vegetatively propagated species like the Grapevine, the breeder can take advantage of all gene effects: additive, dominance (or superdominance) and epistasis.

This last effect has been repeatedly found responsible of a large part of the total genetic variation in several species (JINKS 1955, SPIESS and ALLEN 1961, PASOULAS and ALLARD 1962). DEMARLY (1972) has shown its importance in controlling specific combining ability.

In vegetatively propagated species like the Vine, however, this means that phenotypic information on potential parent genotypes is of poor value for the breeder. This uncertainty on the choice of parents together with the length of generations and the restricted numbers of progeny that may be grown and evaluated calls for a special effort in controlling the remaining variable in plant breeding, namely genetical recombination.

Following HANSON'S (1959 *a, b, c, d*) theoretical developments one may assume that maximum efficiency recombination will obtain through the intercrossing of several parent genotypes and their progenies for a number of generations.

Through efficient break-up of the original parental chromosomes through recombination, optimal variation will obtain in the progeny of the intercross as observed by DOBZHANSKY'S school as " variation arising through recombination " (see for ex. KRIMBAS 1961).

There are however some limitations to this mechanistic approach, namely the localisation of crossing-over on the chromosome, leading to the build-up of *linkages* (DEMARLY 1972) or supergenes, and the apparently general occurrence of genetic control of recombination especially through its restriction by a system of recessive alleles.

This leads to an amendment of HANSON'S strategy by including inbreeding generations in between the intercrossing ones.

One may also wish to use recombination promoting agents such as chemicals or radiations. Carefull planning of the intercrosses may also be used instead of random or free intercrossing:

As the first step in HANSON'S strategy is a diallele cross between all parent genotypes, followed by intercrossing the F-ones, one may restrict these last intercrosses to those involving only F-ones between four different parents i.e AB × CD, not AB × BC.

Another alteration could be combining a directional selection for say vigour or another useful trait, and disruptive selection (that is the crossing of opposite extremes) for all other ones.

Both means should maximise genetic heterogeneity between the parents, hence the efficiency of the recombination in the meiosis of their hybrids.

An intercrossing plan for breeding hardy, grey mold resistant, colorful, early, flavored varieties is described. It includes « Cabernet-Sauvignon », — « Ugni-blanc », — « Trieste », « Cot early » and an unnamed colored-juice clone, as original parents. It was started in 1972 and is currently under progress.

Références bibliographiques

- DEMARLY Y., 1972. Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, 187-200.
- EMPIG L. T., 1971. Program designed to maximize genetic variability in the breeding of self-fertilizing crops. *Philippine Agric.*, **54**, 319-324.
- FASOULAS A. C., ALLARD R. W., 1962. Nonallelic gene interactions in the inheritance of quantitative characters in Barley. *Genetics*, **47**, 899-907.
- FINNEY D. T., 1958. Statistical problems of plant selection. *Bull. Inst. int. Stat.*, **36**, 242-268.
- FISHER R. A., 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **52**, 399-433.
- GALLAIS A., 1969. L'analyse diallele. *Séminaire Génét. Quant., Lusignan*, 5 p.
- GILLOIS, 1964. La relation d'identité en génétique. *Thèse Paris*.
- HANSEL H., 1969. The use of intercross generations in wheat breeding (the « bulk crossing » method of breeding). *Z. Pflanzenzücht*, **62**, 24-46.
- HANSON W. D., 1959 a. The theoretical distribution of lengths of parental gene blocks in the gametes of an F₁ individual. *Genetics*, **44**, 197-209.
- HANSON W. D., 1959 b. Early generation analysis of lengths of heterozygous chromosome segments around a locus held heterozygous with backcrossing or selfing. *Genetics*, **44**, 833-837.
- HANSON W. D., 1959 c. Theoretical distribution of the initial linkage block lengths intact in the gametes of a population intermated for n generations. *Genetics*, **44**, 839-846.
- HANSON W. D., 1959 d. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. *Genetics*, **44**, 857-868.
- HUGLIN P., JULLIARD B., 1964. Sur l'obtention de semis de vignes très vigoureux à mise à fruits rapide et ses répercussions sur l'amélioration génétique de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 229-244.
- JANA, S. 1971. Simulation of quantitative characters from qualitatively acting genes. I. Non-allelic gene interactions involving two or three loci. *Theor. appl. Genet.*, **41**, 216-226.
- JINKS J. L., 1955. A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. *Heredity*, **9**, 223-238.
- KRIMBAS C. B., 1961. Release of genetic variability through recombinaison. VI. *Drosophila willistoni*. *Genetics*, **46**, 1323-1334.
- MATHER K., 1953. The genetical structure of populations. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **7**, 66-95.
- MATZINGER D. F., WERNSMAN E. A., 1968. Four cycles of mass selection in a synthetic variety of an autogamous species *Nicotiana tabacum* L. *Crop Sci.*, **8**, 239-243.
- MONOD J., 1967. Leçon inaugurale. *Collège de France, Paris*, 31 p.
- MURTY B. R., ARUNACHALAM V., DOLOI P. C., RAM J., 1972. Effects of disruptive selection for flowering time in *Brassica campestris* var. Brown sarson. *Heredity*, **28**, 287-295.
- PANDEY K. R., 1972. Origin of genetic variation: regulation of genetic recombination in the higher organisms—a theory. *Theor. appl. Genet.*, **42**, 250-261.
- POSPISILOVA D., 1974. Heterosiszüchtung bei *Vitis vinifera* L. *Vitis*, **13**, 89-97.
- POSPISILOVA D., 1975. Ertragssteigerung innerhalb der [Heterosiskreuzungen von *Vitis vinifera* L. *Mitt. Klost.*, **25**, 167-170.
- RIVES M., 1962. Centre d'origine et diversification spécifique dans le genre *Vitis*. 3^e Congrès *Eucarpia, Paris*, 197-201.
- RIVES M., 1963. Prospection préliminaire des espèces américaines du genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 51-82.
- RIVES M., 1971. Ampélographie, in *Science et Technique de la Vigne*, **1**, 131-170; (Ribéreau-Gayon J. et Peynaud E., éd.) Dunod.
- SAGER R., 1972. Evolution of preferential transmission mechanisms in cytoplasmic genetic systems. In *Evolution of Genetic systems*, ed. H. H. Smith, New York, Gordon and Breach, 495-502.

- SPIESS E. B., ALLEN A. C., 1961. Release of genetic variability through recombinaison. VI. Second and third chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **46**, 1531-1553.
- THODAY J. M., 1972. Disruptive selection. *Proc. R. Soc., London, B*, **182**, 109-143.
- THODAY J. M., GIBSON J. B., 1962. Isolation by disruptive selection. *Nature*, **198**, 1164-1166.
- WAGNER R., 1969. Miglioramento genetico della Vite. *Seminario tenutosi del Ist. di Coltivazioni Arboree dell' Universita di Pisa*, **8**, 3-29.
-