

Le fait hybride, conditions de l'innovation et choix stratégiques

Alain Charcosset

UMR de Génétique végétale - Ferme du Moulon - 91190 Gif-sur-Yvette
charcos@moulon.inra.fr

Agronome, formé à la génétique quantitative et l'amélioration des plantes par André Gallais, A. Charcosset a fait une thèse avec André Gallais et Marianne Lefort sur le problème de la prédiction de la valeur d'hybrides F1. Il est chercheur du département GAP de l'INRA et travaille, dans l'Unité de recherche du Moulon, sur la génétique des caractères quantitatifs et la méthodologie de la sélection, en intégrant des approches de marquage moléculaire et de génomique.

Son intérêt pour l'histoire de l'amélioration des plantes et des variétés l'a conduit à mener des recherches sur l'introduction du maïs et l'évolution des variétés en Europe, en collaboration avec Monique Chastanet, historienne au CNRS.

Introduction

Les variétés hybrides ont constitué une rupture radicale en amélioration des plantes. Les progrès de productivité observés chez le maïs depuis la mise en place de cette innovation sont particulièrement frappants (cf. Figure 1). Celle-ci a aussi engendré de profondes mutations de l'organisation de la production de semences, assez rapidement prise en charge par des structures spécialisées (sociétés privées et groupes coopératifs notamment) et non plus par les agriculteurs eux-mêmes. Cette mutation a fait l'objet de travaux de recherche approfondis en économie. Elle a été interprétée par certains économistes, en particulier Jean-Pierre Berlan, comme une première étape vers l'appropriation du vivant par des groupes industriels (Berlan, 1999d ; Berlan and Lewontin, 1986)¹. Cette réflexion interpelle en tant que telle les généticiens impliqués dans la sélection et la génétique des variétés hybrides (Gallais, 2000). Elle prend une dimension supplémentaire dans le contexte actuel d'interrogations sur l'intérêt pour la société d'innovations génétiques récentes (obtenues notamment par transgénèse). Il apparaît donc utile de reconsidérer les conditions scientifiques, techniques et économiques dans lesquelles les variétés hybrides se sont développées et de s'interroger sur la nature et les motivations des choix stratégiques des différents acteurs en cause.

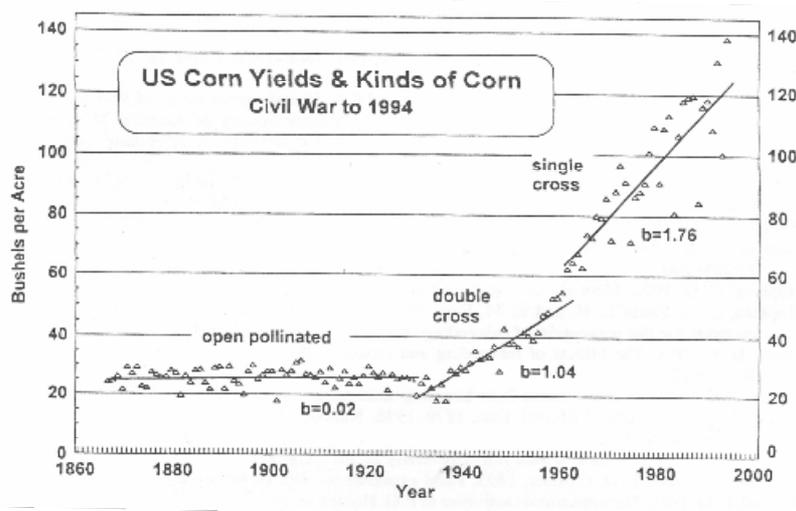


Figure 1 : Evolution des rendements en maïs aux Etats-Unis
(source : Troyer, 1995)

¹ On pourra aussi se référer au travail de Kloppenburg (Kloppenburg, 1988).

La réflexion présentée ici s'appuie sur une relecture des documents d'époque, à la lumière des analyses économiques qui ont pu en être proposées et des connaissances actuelles en génétique et sur les méthodes de sélection. Elle intègre aussi des éléments de réflexion de collègues généticiens américains sur le sujet (Duvick, 2001 ; Troyer, 1995). Trois points seront abordés successivement : 1) le contexte technique et scientifique de l'invention du concept (formulé en 1908 aux Etats-Unis) ; 2) l'essor de la sélection et des hybrides aux Etats-Unis puis en France ; 3) les facteurs du succès des hybrides chez une espèce. Cette dernière partie abordera les conditions techniques et socio-économiques dans lesquelles d'autres méthodes de sélection et types de variétés peuvent être envisagés.

1. Contexte technique et scientifique de l'invention du concept

L'essor du concept de variétés hybrides est très étroitement lié à la culture du maïs aux Etats-Unis. Il est important de rappeler que celle-ci s'est développée à partir de populations végétales cultivées sur le continent américain à l'époque de la Découverte, et non pas, comme pour d'autres espèces tel le blé, à partir de variétés importées d'Europe. Les colons ont tout d'abord cultivé ces populations, puis développé des variétés originales alliant les caractères d'adaptation environnementale (précocité de floraison notamment) de ce matériel avec des caractéristiques de productivité apportées par du matériel tropical ou sub-tropical. Il a ainsi été développé progressivement des nouvelles variétés adaptées à toutes les conditions environnementales allant du golfe du Mexique au sud du Canada (cf. Annexe 1). L'ensemble de ce processus a été réalisé en ayant recours à des croisements, souvent raisonnés, entre variétés de différents types, suivis d'une sélection massale (cf. Annexe 2) au sein des populations nouvellement créées. Ces nouvelles variétés, qui restaient des populations génétiquement variables, ont tout d'abord été créées par des agriculteurs, appuyés à la suite du Homestead act de 1862 (Crabb, 1993 ; Kaspi, 1986) par les stations de recherches publiques du Corn-Belt. Certaines de ces variétés ont pu être diffusées de façon importante, telle Reid Yellow Dent, créée en 1847. Les premières statistiques sur la productivité du maïs aux Etats-Unis remontent à 1865 et ne rendent pas réellement compte de cette période décisive de création de nouvelles variétés, qui supposerait à notre sens des évaluations agronomiques spécifiques.

Ce matériel génétique original a ensuite fait l'objet d'intenses efforts de sélection massale. On peut noter à ce niveau la mise en place de concours agricoles destinés à récompenser les plus beaux épis, les corn-show (Voir Berlan, 1999b). On constate malgré ces efforts une stagnation de la productivité par unité de surface jusqu'aux années 1930. Celle-ci peut s'expliquer pour partie par un essor des problèmes de maladies, masquant le progrès génétique. D'autres éléments vont toutefois dans le sens d'un progrès génétique très faible, tels les résultats de Morrow and Gardner (1893), qui comparent sept versions de la variété Leaming ayant subi ou non une sélection massale et ne trouvent pas de différence de productivité. Cette stagnation peut s'expliquer pour une large part par la très faible efficacité de la sélection massale pour améliorer des caractères à faible héritabilité comme la productivité d'une plante individuelle (voir Annexe 2 et Gallais, 2000).

Différents acteurs ont cherché, dans ce contexte, à améliorer l'efficacité de la sélection : des chercheurs académiques de la côte est, des chercheurs des stations de recherche publiques, des agriculteurs (tels Eugène Funk, qui rend visite à de Vilmorin vers 1890). Parmi un certain nombre de travaux plus anecdotiques, tels les mélanges variétaux (Morrow and Gardner, 1893), on notera tout d'abord les hybrides de populations, testés par Beal dans le Michigan à partir de 1878 à la suite des travaux de Darwin (Beal, 1880), puis à la station expérimentale de l'Illinois par Morrow and Gardner (1893). Les résultats montraient un gain de productivité de l'ordre de 10 à 15% relativement aux populations parentales². Les méthodes de production de semences hybrides par isolement et castration ont été inventées dès cette époque. Ces variétés ont été préconisées par les chercheurs qui les ont testées, mais n'ont pas eu de développement réel à l'époque.

² Les chiffres donnés par Beal sont +51% par rapport aux parents pour l'expérimentation de 1878, et d'environ 10% pour les expérimentations de 1879 ("... as 109 67-100 exceeds 100, or nearly ten per cent in favor of crossed stock") et 1880 (Beal, 1880). Morrow and Gardner (1893) trouvent quant à eux une augmentation moyenne de 9 bu/a par rapport au parent moyen (moyenne des parents de 66). D'autres expériences du même type sont mentionnées dans Collins (1910).

On peut par ailleurs noter l'influence indiscutable des méthodes utilisées en France par de Vilmorin pour la sélection du blé (concept d'isolement) et de la betterave. C'est ainsi qu'est lancée en 1896 une expérience extrêmement célèbre de sélection pour la qualité du grain de maïs à la station expérimentale de l'Illinois (créée en 1888). Les chercheurs, notamment Hopkins, à l'origine de cette expérience étaient des chimistes et n'avaient à la base aucune formation en génétique ni en amélioration des plantes. Ils ont constaté que la méthode du carottage d'échantillons utilisée sur des betteraves par de Vilmorin avait été efficace pour augmenter les teneurs en sucre. Ils ont adapté la méthode au maïs en analysant un échantillon de grain d'un épi et en semant à la génération suivante des grains issus des épis sélectionnés, et qualifié cette méthode d'"épi-ligne" (Hopkins, 1899). Cette approche a rapidement été efficace pour les caractères sélectionnés, mais a conduit à une forte perte de productivité liée à l'augmentation de la consanguinité dans ces matériels (cf. lettre de East à Shull du 4 février 1909, *in* Jones, 1945).

L'invention du concept théorique de variété hybride par Shull (1908) s'inscrit dans cette logique, en bénéficiant d'influences multiples : le concept de de Vilmorin d'isolement du meilleur génotype possible au sein des variétés existantes, sa difficulté à le mettre en œuvre chez le maïs du fait de la dépression de consanguinité, les travaux de Darwin sur l'hybridation, les expériences d'hybridation de populations de maïs citées précédemment³ et des travaux comparables chez les animaux. Ils s'inscrivent aussi dans le contexte scientifique des travaux et concepts récents sur l'hérédité, dont la redécouverte des lois de Mendel et les travaux de de Vries. Shull conduisait à cette époque des programmes sur le maïs à Cold Springs Harbor sur l'éclatement de la variabilité sous l'effet de l'autofécondation, inspirés des expériences de Johannsen (1903) sur la séparation des formes. Le concept de variété hybride est formulé très clairement par Shull (1908) dans son fameux article "The composition of a field of maize" de la façon suivante :

- une population de maïs est un mélange d'hybrides simples ("... an ordinary corn-field is a series of very complex hybrids produced by the combination of numerous elementary species") ;
- on peut multiplier ces hybrides à l'identique si l'on crée des lignées homozygotes qui deviennent des sources de gamètes reproductibles ("Self-fertilization soon eliminates the hybrid elements and reduces the strain to its elementary components") ;
- sélectionner parmi tous les hybrides possibles celui qui présente la plus grande vigueur permet de progresser par rapport à la population initiale.

Ce raisonnement permet d'appliquer le concept de sélection par isolement au maïs, malgré la dépression de consanguinité.

La méthode est évaluée de façon expérimentale par Shull (1909) dès la campagne de culture 1908. Il met en évidence un avantage très clair des hybrides F1 par rapport à la moyenne de leurs parents, de l'ordre de 300%. Il est à noter qu'il ne trouve par contre pas d'avantage significatif des hybrides par rapport aux populations d'origine (77 bu/a pour les hybrides, contre 75 environ pour la moyenne des populations d'origine), ce qui peut s'expliquer que le fait que les lignées utilisées n'avaient pas fait l'objet de sélection. Il obtiendra des résultats du même type pour huit hybrides expérimentés lors de la campagne 1909 (Shull, 1910), et constatera lors de cette même expérimentation la baisse de productivité (-8 bu/a) et l'importance des ségrégations dans la génération F2, relativement à la F1. Suite à cet ensemble de résultats (voir Annexe 2 pour une interprétation liée à l'origine du matériel), Shull (1909) conclut qu'il faut sélectionner les lignées pour leur aptitude à donner de bons hybrides : développer un grand nombre de lignées (possibilité d'efforts mutualisés entre les stations), faire toutes les F1 et les tester dans différents environnements. On peut noter qu'il présente dans cette même publication de 1909 le schéma de production de semences par isolement et castration⁴. Il considère alors que l'évaluation de l'intérêt économique des hybrides (coûts de la production de semences relativement au gain de productivité) et la mise en œuvre des programmes sont du ressort des stations expérimentales du Corn-Belt.

³ A noter que cette influence probable n'était pas reconnue explicitement par Shull.

⁴ d'après Shull (1910), il n'avait pas alors connaissance des travaux sur le sujet de Beal (1880) et de Morrow and Gardner (1893).

Des expériences comparables sont conduites de façon indépendante par East lors de la même campagne 1908 (East, 1909). East, chimiste à l'origine, avait été formé à l'Université de l'Illinois, puis avait démarré dans le Connecticut un programme destiné à analyser la dépression de consanguinité observée dans les expériences de l'Illinois (East, 1908). En croisant les lignées issues de ses travaux, East obtient, à la différence de Shull, des résultats spectaculaires : jusqu'à 202 bu/a pour des hybrides entre lignées issues des populations différentes Leaming et Burr White, contre 63 pour la moyenne des lignées parentales, alors que les populations cultivées à l'époque avaient une productivité d'environ 100 bu/a (Troyer, 1995). East recommande sur cette base l'utilisation de variétés hybrides par les agriculteurs. Il faut noter que les questions d'antériorité ont fait l'objet de vives polémiques entre Shull et East⁵, et que Collins (1910) a aussi apporté une contribution contemporaine au sujet. D'autres points, tel le niveau de fixation des lignées qu'il est nécessaire d'obtenir, ont aussi fait l'objet de débats (Shull, 1910). Quoi qu'il en soit, les concepts théoriques et méthodologiques exposés par Shull, ainsi que les résultats de East, ont posé les bases d'une nouvelle approche de la sélection chez le maïs, dont les principaux acteurs seront les élèves de East.

Les travaux de Shull et East ont été motivés au départ par la recherche de nouvelles approches de sélection et plus particulièrement par l'application des principes de sélection par isolement en présence de dépression de consanguinité. Ces recherches ont de plus mis en évidence un avantage spectaculaire des hybrides relativement à la moyenne de leurs lignées parentales, phénomène qui sera nommé hétérosis par Shull en 1914, lors d'une conférence à Göttingen (Shull, 1914, 1946, 1948). Les deux hommes ont contribué aux premières hypothèses explicatives de ce phénomène. East (1909), frappé par le caractère continu de la perte de vigueur sous l'effet de l'augmentation de la consanguinité, spéculait sur la perte de synergies entre composés chimiques. Shull (1909) observe de son côté que la sélection des plus beaux épis lors des générations d'autofécondation retarde la fixation des lignées et conclut à une relation entre vigueur et degré d'hétérozygotie. Cet avantage de l'état hétérozygote à un locus est maintenant connu sous le nom de superdominance, suivant la terminologie de Hull (1946). L'école de génétique quantitative anglaise s'empare du sujet et propose alors la dominance à plusieurs locus comme hypothèse explicative de la vigueur hybride (croisement entre populations) et de sa perte dans la génération suivante (Bruce, 1910 ; voir aussi Keeble and Pellew, 1910). Toutefois, contrairement à la plupart des observations, on attend sous cette hypothèse l'apparition de génotypes aussi performants que l'hybride initial et une dissymétrie des distributions dans les ségrégations obtenues par autofécondation (Shull, 1911a). Jones (1917) réalise alors une excellente synthèse de l'état des connaissances de l'époque : le déterminisme polygénique des caractères, la dominance et le linkage (vue chromosomique de l'hérédité depuis Morgan en 1915) peuvent expliquer les distributions observées. Le sujet des bases génétiques de l'hétérosis et des parts relatives de la dominance et de la superdominance reste aujourd'hui complexe (Crow, 1998 ; Duvick, 2001). On peut toutefois noter que Jones, acteur majeur du développement des hybrides, proposait un modèle de l'hétérosis ouvert et qui reste d'actualité. Les premières théories spéculatives d'East et Shull ont pu être un facteur de motivation pour la voie hybride, mais la démarche de Shull reste valable sous toutes les hypothèses possibles, dans la mesure où la sélection de lignées homozygotes performantes n'est pas possible à l'échelle de temps de la sélection.

2. Essor des hybrides et de la sélection aux Etats-Unis et en France

Malgré les travaux précédents et les calculs de Collins (1910) montrant que le coût de production des semences hybrides serait plus que compensé par les gains de productivité, les responsables de la sélection du maïs à l'USDA sont alors opposés au développement des hybrides et la sélection massale reste la méthode de référence de l'organisme jusqu'en 1921 (Wallace, 1955). Celle-ci fait alors l'objet d'une activité intense dans les stations de recherche publiques et les universités, conduisant à la création de nouvelles variétés populations. Shull a pour sa part arrêté de travailler sur le maïs en 1916 (Shull, 1946), considérant que c'était aux stations expérimentales de prendre le relais à la suite de ses travaux

⁵ voir les échanges épistolaires entre les deux hommes dans Jones (1945), ainsi que l'analyse de Berlan (1998a, 1998b). Un point important est le "gentleman agreement" de 1910 entre les deux hommes pour éviter que des querelles personnelles nuisent à l'avancement du programme hybride auquel ils croyaient tous les deux.

théoriques. Le travail sur la sélection hybride reste alors limité à quelques chercheurs enthousiastes (Duvick, 2001) et en particulier à une petite école autour de East, qui devient professeur à Harvard, mais poursuit une collaboration avec Hayes et Jones, de la station expérimentale du Connecticut. Un apport majeur de cette école a été le développement des hybrides doubles (Jones, 1918). Les lignées de maïs de l'époque étaient très peu vigoureuses, ce qui rendait difficile la production en grande quantité de semences hybrides. Pour faire face à ce problème, Jones a eu l'idée de créer des hybrides simples (F1), et de croiser ces derniers pour créer un hybride double. Les hybrides F1 étant nettement plus vigoureux que les lignées de départ, cette approche facilite considérablement la production de quantités de semences importantes (cf. Duvick, 2001, pour une illustration). On peut noter que cette pratique va à l'encontre des concepts initiaux de sélection par isolement. Les premiers hybrides doubles testés n'ont toutefois pas montré de baisse de rendement par rapport aux meilleurs hybrides F1 possibles⁶.

La réelle explosion de la sélection hybride a lieu peu de temps après ces travaux, en 1922. On peut alors parler réellement d'un choix stratégique et politique, au-delà d'initiatives individuelles brillantes⁷. Les programmes de sélection du maïs conduits par la recherche publique changent alors d'orientation sous l'influence de Henry C. Wallace, depuis peu secrétaire d'Etat à l'Agriculture du gouvernement Roosevelt⁸ (et père du futur fondateur de la firme Pioneer). En février 1922, Richey est nommé responsable du programme maïs de l'USDA en remplacement de Hartley, qui restait en faveur de la sélection massale et des "corn-shows". Le changement de politique se concrétise par le démarrage en 1922 de programmes de grande ampleur dans l'Iowa sous la responsabilité de Jenkins (Crabb, 1993 ; Hallauer, 1990) et le recrutement de nombreux autres "hybrideurs" (12 environ au départ, puis de l'ordre de 100, Jenkins, 1936, cité par Berlan, 1999c ; Duvick, 2001). En parallèle à ce développement de programmes publics, on assiste dès les années 1920 au démarrage des premiers programmes privés, notamment par Holbert chez Funk et par Henry A. Wallace (fils de Henry C.). Ces derniers seront à l'origine de la création de la société Pioneer en 1926. On entre alors dans une phase de mise en œuvre enthousiaste, comparable à celle qui aura lieu plus tard en France (décrite par A. Cauderon, ce volume). Elle se traduit par le foisonnement de l'activité de création de lignées dans tous les programmes mentionnés précédemment, suivie du test de très nombreuses combinaisons hybrides (Hallauer, 1990 ; Wallace, 1955). Il faut noter à ce niveau une circulation extrêmement libre des lignées publiques, qui permettait le test de combinaisons hybrides entre des lignées de différentes origines. L'ensemble de cette activité a conduit, à partir des années 1922-24, à l'identification d'hybrides présentant un avantage répétable d'environ 10% par rapport aux meilleures variétés population de l'époque⁹.

L'ensemble des acteurs mentionnés précédemment est alors définitivement convaincu de l'intérêt de la nouvelle approche par rapport aux pratiques antérieures de sélection massale. Il restait à la mettre en œuvre à grande échelle. Plusieurs systèmes de production de semences ont été testés en parallèle (Crow, 1998 ; Duvick, 2001) : des agriculteurs ont produit eux-mêmes des hybrides doubles à partir d'hybrides simples achetés aux stations expérimentales publiques, des structures spécialisées sont mises en place : organisation de Pioneer en 1926 par H.A. Wallace, confiant suite aux succès de "Cooper cross", mais aussi de très nombreuses petites sociétés (Duvick, 2001). Les premières cultures significatives de variétés hybrides ont été semées dans l'Iowa en 1933, représentant cette année 0,7% des surfaces cultivées en maïs. On assiste alors à un développement exponentiel des variétés hybrides, qui représentent dès 1942 99% des surfaces cultivées en maïs dans cet état (cf. Figure 2). Les structures de production mises en place chez Dekalb et Pioneer à partir de 1936 ont contribué de façon importante à ce développement, mais jusqu'à 305 sociétés indépendantes (en 1955) produisent des semences, certaines ayant un impact local important malgré leurs faibles parts de marché (Duvick, 2001).

⁶ Ce résultat peut s'expliquer par la complémentarité entre les origines des lignées utilisées, cf. Annexe 2.

⁷ "If we had had a rigid hierarchy of government during the last quarter of the nineteenth and the first quarter of the twentieth century, I very much doubt if we would have had hybrid corn today." (Wallace, 1955).

⁸ voir Kaspi (1986), pour une description du contexte politique général : période de stagnation (maladie de Wilson) entre la fin de la guerre 14-18 et les élections de 1920.

⁹ En 1922, Cooper Cross (hybride simple de Wallace entre une lignée de Jones et une lignée de Richey) montre un bon comportement dans le concours de rendement organisé par Wallace (Berlan, 1999a). En 1924, les premiers tests régionaux montrent un avantage net (+10 bu/a) des meilleures variétés hybrides par rapport aux meilleures variétés populations (Troyer, 1995).

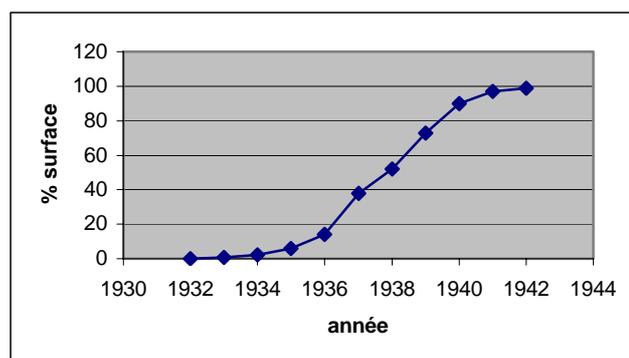


Figure 2 : Evolution de la part des variétés hybrides dans les surfaces cultivées en maïs dans l'Iowa entre 1932 et 1942 (source : Crabb, 1993)

On assiste corrélativement à un essor de la productivité (Figure 1), dont 60% ont pu être attribués au progrès génétique (Duvick, 1977 ; Russel, 1974 ; cités par Crow, 1998). Lors de cette phase de développement des variétés hybrides doubles, les efforts de recherche en génétique continuent. De nouvelles lignées, dites de second cycle, sont créées à partir des lignées de première génération (obtenues directement à partir des variétés traditionnelles). La vigueur et la performance de ces lignées augmentent et rendent possible à partir des années 1960 la production d'hybrides F1. De nombreuses améliorations sont de plus apportées aux méthodes de sélection : la sélection sur testeur (Jenkins and Brunson, 1932), dont l'intérêt pour sélectionner des lignées présentant une bonne "aptitude générale à la combinaison" est établi par Sprague et Tatum (1942) ; la sélection récurrente dont le concept est dû à Hull (1945), l'essor des statistiques lié en particulier aux travaux de Fisher (Crow, 1998), et la mécanisation de l'expérimentation (cf. A. Gallais, ce volume) contribuent à expliquer l'accélération des progrès de productivité.

Nous passerons rapidement sur la dimension historique du développement des hybrides de maïs en France, par ailleurs traité dans ce volume par F. Thomas et par A. Cauderon, acteur majeur de ce développement, pour nous intéresser ici plus particulièrement aux aspects génétiques de ce développement (voir aussi Cauderon, 1980). Des Français s'intéressent à la sélection hybride en cours de développement aux Etats-Unis dès les années 1920 et un congrès est organisé sur ce thème à Pau en 1930 (cf. Encadré). On assiste dès cette époque au choix stratégique de développer des lignées à partir du matériel européen, en vue de leur croisement avec les lignées créées aux Etats-Unis. Les premiers travaux conduits dans ce sens à Saint-Martin de Hinx seront détruits au cours de la guerre et les premières lignées issues du matériel européen seront créées après-guerre à la station de Versailles. Les hybrides entre ce matériel et des lignées américaines montrent alors un gain extrêmement net par rapport aux hybrides américains précoces venant du Wisconsin, confirmant tout l'intérêt de l'idée de départ et la complémentarité entre les deux types de matériel (Cauderon, ce volume). De façon schématique, les lignées européennes amènent dans ce cas une adaptation aux conditions climatiques locales et les lignées américaines un gain de productivité obtenu lors d'un processus de sélection plus ancien. On notera à ce niveau le rôle déterminant de la population Lacaune comme source de lignées européennes, ainsi que la valeur exceptionnelle de la lignée F2 relativement au potentiel de la population Lacaune (Dubreuil, 1996). Cet exemple illustre de façon remarquable (i) l'intérêt de la voie hybride pour exploiter les complémentarités qui peuvent exister entre certaines origines génétiques et (ii) l'intérêt des échanges de lignées pour créer des hybrides adaptés à de nouvelles conditions.

3. Explications *a posteriori* du succès des hybrides et la question des alternatives

Au-delà des concepts théoriques de départ et des faits historiques, il est intéressant d'analyser *a posteriori* les facteurs explicatifs du développement des hybrides. Nous aborderons dans un premier temps les explications d'ordre génétique, puis les autres facteurs, techniques ou économiques. Nous discuterons enfin la question des alternatives possibles à la voie hybride.

Éléments sur le développement des hybrides en France

En 1930, le maïs est cultivé en France sur 300 000 ha, essentiellement dans le sud-ouest, la Bresse et l'Alsace. Il faut noter qu'il était cultivé sur 700 000 ha en vers 1850. Ce recul peut notamment s'expliquer par les gains de productivité obtenus par sélection chez les espèces autogames (Cauderon, 1980). De façon schématique, ce matériel résultait d'introductions anciennes à partir des Caraïbes et de la côte nord-est des actuels Etats-Unis, restées "pures" (telles les "Northern Flint" en Alsace) ou ayant conduit par hybridation à des populations spécifiquement européennes (Gauthier *et al.*, 2002 ; Rebourg *et al.*, 2003) adaptées aux conditions environnementales locales.

Le développement des hybrides en zone de culture traditionnelle

Il faut noter un intérêt précoce pour les travaux américains, qui s'est traduit en 1930 à Pau par un congrès "international" du maïs (en l'absence de représentants américains). Carles de Carbonnières (1930) y présente une intervention sur les hybrides qui constitue une bonne synthèse des connaissances de l'époque. Il suggère que les croisements entre des lignées dentées et des lignées issues des populations locales européennes seront intéressants. On peut, pour l'anecdote, noter dans cette communication des propositions personnelles et originales pour "prédire" la performance des F1 à partir du phénomène de xénie¹⁰. André de Vilmorin souligne l'intérêt de cette présentation pour les plantes allogames. Suite à une résolution votée lors de ce congrès, la station expérimentale du maïs est créée à Saint-Martin de Hinx. Les programmes sont suivis par le professeur Luc Alabouvette (Montpellier)¹¹ :

- De 1932 à 1939 : tri de populations de pays en croisement sur testeurs lignées nord-américaines, premières autofécondations. L'ensemble de ce matériel a été perdu pendant la guerre.

- Reprise des travaux en 1943 et rattachement à l'INRA en 1947 : introduction et test d'hybrides américains à partir de 1945 (plan Marshall), sélection de premières lignées ; mise au point de la maintenance des lignées et de la production de semences à grande échelle.

Il faut noter que les hybrides de maïs ne se développeront réellement dans le sud-ouest que vers le milieu des années 1960 avec les hybrides tardifs de l'INRA 400 et 508, puis les hybrides privés¹². Le sud-ouest développe par contre la production de semences pour les agriculteurs du nord.

L'essor du maïs dans la zone nord

Il est important de noter que les hybrides de maïs se sont tout d'abord développés dans le Bassin parisien, avec des hybrides précoces importés des Etats-Unis (W240 et W255). La culture du maïs dans cette région, qui n'était pas une zone traditionnelle de culture, explique pour une large part l'expansion de la culture, de 300 000 à 700 000 ha de maïs, entre 1950 et 1960¹².

Les programmes de création de lignées précoces européennes sont mis en place après-guerre à Versailles (à l'époque INA, pas encore INRA), à l'initiative de J. Bustarret, et conduits par A. Cauderon. L'idée est là aussi dès le départ d'obtenir des hybrides de productivité intéressante en croisant des lignées (mâles) précoces à des lignées (femelles) tardives et productives. Ce choix stratégique n'avait rien d'évident à l'époque et rencontrait un certain scepticisme (Cauderon, 1980). Les premiers hybrides obtenus à partir de ce matériel: (INRA200, INRA258, INRA260) sont lancés entre 1957 et 1960 et supplantent très vite, grâce à un rendement supérieur de 20% environ, les hybrides précoces du Wisconsin (W240, W255). Ces hybrides précoces sont rapidement adoptés par des exploitations céréalières. Les surfaces de maïs atteignent 1 500 000 ha vers 1970, essentiellement du fait de l'essor de la culture en zone nord.

¹⁰ Comparaison, pour une même lignée maternelle, du poids des grains obtenus par croisement par rapport à celui des grains obtenus par autofécondation.

¹¹ L'analyse des premiers travaux de la station n'est pas facile du fait de la perte de documents pendant la guerre. A. Boyat et A. Panouillé (ex-directeur du domaine) m'ont adressé de mémoire les éléments repris ici. Il n'est pas aisé de savoir si les premiers travaux ont aussi porté sur la sélection massale de populations de pays telles que Grand Roux Basque.

¹² Cf. communication de D. Raillard, Assemblée générale de Seproma 2002.

3.1. Explications génétiques

La possibilité, grâce aux hybrides, de multiplier à l'identique un même génotype a été envisagée au départ essentiellement comme un moyen d'isoler un génotype particulièrement intéressant au sein d'une population. Cette possibilité a de plus permis de mettre en place des évaluations sur la moyenne de plusieurs plantes et non plus sur une plante individuelle comme c'était le cas pour la sélection massive de l'époque. Le gain de précision apporté par cette évolution a joué à mon sens un rôle déterminant dans les premiers progrès obtenus par les "hybrideurs", relativement à la stagnation de la sélection massive observée à l'époque. Les chercheurs de l'époque ont ainsi été sensibilisés à l'importance de l'expérimentation, la notion de répétition, la notion de dispositifs expérimentaux, etc. Outre ce gain de précision, le développement des hybrides a permis l'évaluation d'un même génotype dans différents milieux, et donc une sélection pour la tolérance à différents types de stress. La plus grande stabilité conférée par cette tolérance accrue à des stress apparaît d'ailleurs a posteriori comme une composante majeure de l'augmentation de productivité (Duvick, 2001).

La mise en place de la sélection hybride a aussi permis d'appliquer chez le maïs une très forte intensité de sélection, sans que celle-ci entraîne la dépression de consanguinité qui aurait été obtenue en appliquant les méthodes autogames. Cette sélection est de plus réalisée en deux temps. Les lignées sont tout d'abord sélectionnées sur des caractéristiques de valeur propre liées à la production des semences et pour leur "aptitude à la combinaison", c'est-à-dire leur aptitude à donner des bons hybrides. On sélectionne ensuite les variétés commercialisées au sein des nombreux hybrides possibles. L'ensemble du processus confère une intensité de sélection extrêmement forte.

Enfin, le troisième facteur déterminant est la valorisation des complémentarités entre des origines génétiques et des programmes de recherche. L'avantage des hybrides entre lignées obtenues à partir de populations différentes (ex. Lancaster et Reid Yellow dent pour la culture dans le Corn-Belt) est bien établi et pouvait être anticipé au vu des résultats de Beal (1880) et de Morrow et Gardner (1893) sur l'avantage des croisements inter-populations. Dès 1910, Collins remarque qu'au Texas il est intéressant de croiser des variétés hautement sélectionnées du nord avec des variétés locales (Collins, 1910). Le même phénomène est illustré de façon spectaculaire par le développement d'hybrides précoces originaux en France obtenus en croisant des lignées américaines avec des lignées issues des variétés traditionnelles européennes. De tels groupes sont qualifiés de groupes d'aptitude à la combinaison, ou groupes hétérotiques, et constituent un élément déterminant du savoir-faire des sélectionneurs de variétés hybrides. Cette complémentarité entre origines pour créer des variétés adaptées à des environnements spécifiques est sans doute la composante du phénomène d'hétérosis la plus intéressante d'un point de vue agronomique, et est valorisée de façon optimale par la voie hybride¹³.

Il faut enfin noter que l'hétérosis, mesuré comme l'avantage de l'hybride par rapport à la moyenne de ses lignées parentales, est resté remarquablement stable au cours du temps. L'amélioration régulière de la productivité des hybrides a été accompagnée d'une augmentation de la valeur propre des lignées (Duvick, 2001). L'analyse des bases génétiques du phénomène d'hétérosis a fait l'objet de nombreux travaux (Crow, 1998) et reste un sujet scientifique d'actualité. On peut classer à mon sens les phénomènes en cause en deux ensembles, selon leurs conséquences appliquées. Le premier concerne la complémentarité entre origines génétiques mentionnée précédemment. Celle-ci résulte très probablement d'une combinaison d'effets : superdominance au sens strict, complémentarité d'allèles dominants favorables à des locus différents, pseudo-superdominance liée à des associations entre locus (cf. hypothèse de Jones 1917, qui peut être illustrée par des résultats récents obtenus chez la levure par Steinmetz *et al.*, 2002), interactions entre locus (épistasie) et interactions entre génotype et environnement. Le second concerne la persistance d'un certain "fardeau génétique", lié à un ensemble de mutations récessives faiblement délétères prises isolément, mais dont l'effet cumulatif est très important. Cette composante de l'hétérosis est sans doute la plus spectaculaire. Elle n'affecte pas directement l'intérêt de la culture d'hybrides relativement à celle de populations qui étaient peu affectées par la dépression de consanguinité (Rebourg *et al.*, 2001). La voie hybride présente toutefois l'intérêt déterminant de pouvoir pratiquer de très fortes intensités de sélection pour des caractères favorables

¹³ On peut noter que cet intérêt était anticipé par Shull dès 1909, p. 58.

sans que ces effets aient de conséquences négatives et/ou que les sélectionneurs soient obligés de consacrer l'essentiel de leurs efforts à l'élimination des mutations en cause.

3.2. Facteurs techniques et économiques

A la fois aux Etats-Unis et en France, le développement des hybrides s'est inscrit dans un contexte d'évolution très rapide de l'agriculture, liée à une forte volonté politique d'atteindre l'autosuffisance alimentaire (Cauderon, 1980). Celle-ci s'est concrétisée par de très forts investissements dans la recherche en génétique (création de stations de recherche publiques dans un premier temps), mais aussi le développement de structures de production de fertilisants, de matériel, etc. Le progrès général des techniques et particulièrement la mécanisation conduisent alors à une évolution des facteurs limitants de la production. Cette mécanisation ne commence en effet réellement dans le Corn-Belt qu'avec le Big Deal de 1938 et la généralisation des "corn-pickers" (Troyer, 1976). Jusque là, l'ensemble de la production de maïs était récolté manuellement par la main d'œuvre familiale des exploitations d'octobre à mi-décembre, voire début janvier. Ces exploitations faisant de l'ordre de 60 hectares au démarrage du Homestead act, le principal facteur limitant la production de maïs était la main d'œuvre disponible. Dans un tel contexte de récolte manuelle, le poids de grain d'un épi (qui constituait d'ailleurs le critère déterminant des "corn-show") était a priori plus limitant que le rendement par unité de surface. Ce dernier critère devient par contre déterminant avec l'essor de la mécanisation et contribue à expliquer l'intérêt pour les gains de productivité apportés par les hybrides aux Etats-Unis. On peut d'ailleurs noter à ce niveau que le progrès réalisé en termes de productivité par unité de surface a été obtenu en grande partie par l'adaptation des variétés à une culture à forte densité (Dwyer *et al.*, 1991 ; Gallais, 2002). L'histoire du développement des hybrides en France vient en appui à ce raisonnement : ils se sont développés rapidement dans les exploitations céréalières fortement mécanisées du Bassin Parisien et seulement plus tard dans le sud-ouest. On notera enfin que les régions d'Europe où les hybrides ne se sont pas développés (Galice, nord du Portugal, certaines régions italiennes) pratiquent encore une récolte manuelle. L'intérêt combiné des hybrides et de la récolte mécanique était pressenti par H.A. Wallace dès le début des années 20 (Wallace, 1955).

Un second point important est le développement d'une logique de spécialisation au sein du secteur agricole : achat de matériel agricole, des engrais... Cette logique a probablement conduit de nombreux agriculteurs à préférer déléguer l'activité de sélection et de production de semences à d'autres (phénomène bien discuté par Cauderon, 1980), qui ont vu de leur côté dans la production de semences et/ou la sélection hybride une activité motivante et profitable. Cette spécialisation a permis la mise en place de filières de production garantissant la qualité des semences, tant au niveau génétique que sanitaire. On notera enfin l'importance, particulière en France, des systèmes de contrôle de la qualité des semences.

3.3. Dans quelles situations existe-t-il des alternatives ?

La question des alternatives à la voie hybride est centrale dans le débat entre économistes et généticiens. De façon générale, l'intérêt économique d'un type variétal dépend du coût de production des semences et des écarts de productivité entre types variétaux (Berlan, 1999c ; Berlan and Lewontin, 1986 ; Gallais and Rives, 1993). On peut noter que la sélection de variétés lignées pour une espèce allogame qui présente une très forte dépression de consanguinité, comme le maïs, n'est actuellement considérée par personne comme une véritable alternative à la voie hybride. La création de telles variétés supposerait en effet des efforts considérables pour éliminer une partie du "fardeau génétique" mentionné précédemment, au détriment de la sélection pour des caractères d'intérêt. Dans le cas du maïs, le débat porte donc sur la sélection de variétés hybrides produites par des structures spécialisées, relativement à la sélection récurrente de variétés populations ensuite auto-produites par les agriculteurs.

La sélection récurrente de variétés de populations peut être efficace pour améliorer la productivité, si elle implique (i) des tests de descendance et non une évaluation sur plante individuelle et (ii) une expérimentation multilocale précise. Son efficacité chez le maïs peut être illustrée par les programmes conduits depuis les années 1960 en milieu tropical par des centres internationaux comme le CIMMYT.

Une synthèse récente sur l'efficacité de différents programmes de sélection récurrente montre des progrès de rendement de l'ordre de 0,5 à 0,9 q/ha/an pour la sélection sur descendance (Coors, 1999)¹⁴. Une perception globale de la sélection récurrente, ne distinguant pas sélection massale et sélection sur descendance (cf. Annexe 1), a amené J.P. Berlan à considérer (i) que les progrès de productivité auraient été supérieurs si les efforts consacrés à la sélection hybride avaient été consacrés à la sélection massale de variétés populations et (ii) qu'il y avait eu un choix délibéré de la voie hybride influencé par l'intérêt économique de sociétés privées et les théories de l'époque sur l'hétérosis (Berlan, 1999d). Cette analyse appelle deux remarques fondamentales.

Il faut tout d'abord rappeler le contexte scientifique et technique du développement et de la mise en œuvre de la sélection hybride. La seule sélection récurrente envisagée à l'époque était la sélection massale. Les concepts qui déterminent l'efficacité des méthodes de sélection récurrente mentionnées précédemment sont postérieurs (1945 environ) au développement des hybrides et ont été influencés par l'expertise de la sélection qui s'est mise en place avec le développement de la sélection hybride, notamment pour l'intérêt des répétitions dans la précision d'estimation de la valeur des candidats à la sélection. La mise en œuvre de tels programmes suppose de plus un très haut niveau de technicité : centralisation du traitement de l'information, et optimisation raisonnée du compromis entre intensité de sélection et développement de la consanguinité. Il n'y a donc pas eu dans ce contexte historique de réelle situation de choix entre la sélection hybride et une sélection récurrente efficace. Le choix stratégique fait en 1922 par Wallace a été réalisé entre la sélection hybride, dont les concepts et les premiers résultats apparaissaient prometteurs, et la sélection massale, dont l'inefficacité apparaissait de plus en plus nette.

Aujourd'hui, une sélection récurrente bien conduite de variétés populations et la sélection hybride permettent toutes deux d'obtenir *des progrès significatifs*. La sélection récurrente de variétés populations peut être efficace si elle est conduite par des instituts de recherche maîtrisant l'ensemble des concepts nécessaires et bénéficiant de moyens expérimentaux relativement importants. Elle peut être intéressante pour des agricultures recherchant une amélioration de la productivité mais qui ne sont pas encore entrées dans une phase de spécialisation. La synthèse réalisée par Coors (1999) sur différents programmes de sélection récurrente illustre que la sélection hybride permet d'accélérer le progrès. De toutes les méthodes comparées, les plus efficaces sont les méthodes de sélection récurrente "réciproques", permettant d'exploiter et de développer la complémentarité de deux populations, en vue de la production d'individus hybrides. Dans la sélection hybride classique, cette approche est mise en œuvre *de facto* au travers de structuration en "groupes hétérotiques" des programmes de sélection de lignées de maïs, et l'utilisation de testeurs appropriés. Enfin, la création d'hybrides F1 permet de détecter et multiplier à l'identique un génotype particulièrement intéressant, parmi l'ensemble des individus qui peuvent être créés par croisement de deux populations ou groupes génétiques, ce qui apporte un gain supplémentaire.

On notera pour conclure que l'évolution des programmes d'un organisme comme le CIMMYT illustre que la sélection de variétés populations et la sélection de variétés hybrides peuvent correspondre, pour une région donnée, à deux phases successives. Dans ce cas, la création de populations adaptées aux conditions environnementales et aux besoins et usages locaux de la région peut servir de base à la création de lignées originales. Ces lignées peuvent alors être croisées avec des lignées d'autres origines, apportant des caractéristiques complémentaires de productivité, conduisant à des hybrides particulièrement intéressants.

¹⁴ On peut noter pour être complet que cette même synthèse inclut des expériences de sélection massale ayant présenté en moyenne une efficacité de 0,8 q/ha/an. Cette efficacité importante relativement à la stagnation de productivité observée entre les années 1865 et 1930 appelle une analyse plus complète, mais peut s'expliquer en partie par la biais vers la publication de résultats positifs et, pour certains programmes, une certaine confusion entre progrès génétique dû à la sélection ou à l'introduction de matériel élite au sein de la population. On notera enfin que les progrès les plus importants sont obtenus pour des méthodes de sélection récurrente permettant de développer la complémentarité entre deux populations en vue de la création d'hybrides, jusqu'à 1,16 q/ha/an.

Conclusion

Est-il possible de tirer du fait hybride des enseignements pour l'avenir de l'amélioration des plantes ?

Le fait hybride constitue un remarquable exemple de genèse d'une innovation et illustre les rôles conjoints du contexte scientifique, des facteurs individuels, des choix stratégiques institutionnels, ainsi qu'une très grande importance du contexte technique et sociétal dans l'adoption de l'innovation. Cette évolution rapide a été accompagnée d'une prise de conscience remarquable de l'intérêt de préserver les variétés qui allaient disparaître. Les faits historiques mettent en relief la clairvoyance de cette préservation des ressources génétiques qui nous paraît aujourd'hui "naturelle". Ils doivent sans doute nous inciter à réfléchir (Cauderon, 1980) à l'importance de la dimension patrimoniale de ces ressources, utilisées dans les nouveaux programmes, mais dont la disponibilité à l'ensemble de la société est restée garante de la réversibilité des choix. Enfin, au niveau technique et scientifique, la voie hybride a permis de répartir l'activité de sélection entre de nombreux créateurs de lignées, puis d'établir des synergies entre ces programmes en assemblant des lignées complémentaires en vue d'objectifs ciblés. Cette stratégie d'assemblage d'unités génétiques individualisées a probablement contribué de façon importante au succès de l'innovation. Elle fait actuellement l'objet de nouveaux développements avec l'identification "post-génomique" d'allèles d'intérêt et de leur sélection assistée par marqueurs.

Annexe 1 : Eléments sur le matériel génétique utilisé lors du développement des hybrides aux Etats-Unis

Cette annexe présente de façon détaillée des matériels génétiques mentionnés dans le texte. Elle vise à donner des éléments d'explication sur l'impact du matériel génétique sur les résultats, parfois très divergents (cf. East vs. Shull), des expériences ayant joué un rôle déterminant, et à rassembler des informations s'adressant à des lecteurs plus particulièrement intéressés par le maïs.

Les données archéologiques et historiques montrent qu'un groupe génétique homogène (Northern Flints-Flours = north-eastern complex = maïs à huit rangs) était cultivé à l'époque de la découverte sur l'ensemble de la côte est, du nord de la Floride au Canada¹⁵. L'existence plus ponctuelle d'autres types a pu être mise en évidence dans les Grandes Plaines (actuel Corn-Belt), mais il n'existe pas de restes archéologiques précolombiens en bordure du golfe du Mexique.

Le maïs utilisé par les colons depuis 1608 sur la côte est (Kaspi, 1986) est tout d'abord de la race Northern Flint. La première mention d'autres types dentés, proches de types mexicains, remonte à 1705 pour la Virginie, 1753 pour la Louisiane, et sont décrits en 1813 sous le nom de Gourdseed (Brown and Anderson, 1947, 1948). Ces variétés sont productives (jusqu'à 34 rangs), mais très tardives. L'intérêt des croisements entre ces variétés et les variétés Northern Flint, plus précoces, a clairement été perçu et a fait l'objet d'une grande activité. Lorain décrit très clairement dès 1825 l'effet du "dosage" des deux types. Des variétés ayant eu un grand impact sont créées à partir de ces travaux : Reid Yellow Dent en 1847 ; Leaming en 1856... (Andersen and Brown, 1952 ; Wallace and Bressman, 1925). Une enquête de 1850 réalisée par le bureau des brevets donne une image très claire des variétés préférées dans les différentes régions : culture des "hybrides" très répandue en général et Northern Flint d'origine confinés dans les états du nord-est où leur précocité les favorise. Les observations isoenzymatiques sont cohérentes avec ces éléments (Doebley *et al.*, 1988). La sélection (massale) à l'intérieur des variétés populations est tout d'abord réalisée par un nombre limité d'agriculteurs, suivis ensuite par la recherche publique (cf. Minnesota 13, diffusée en 1896).

Les écrits de Shull ne mentionnent pas explicitement à notre connaissance l'origine du matériel utilisé dans ses programmes. Les illustrations et éléments du texte de Shull (1909) montrent toutefois que la souche "A" était de type Northern Flint (épis à 8 rangs) alors que la souche "B" était d'un type différent, probablement un denté classique. L'utilisation du matériel Northern Flint, a priori dépassé agronomiquement par le matériel denté de l'époque, explique probablement que le rendement des hybrides entre lignées A et lignées B ait été peu impressionnant par rapport aux rendements des populations de l'époque. Il est important de noter que ce matériel n'avait pas été sélectionné. Les travaux de l'Illinois ont été conduits sur les populations Burr White et Leaming,

¹⁵ Cf. Recherches de Monique Chastanet (communication personnelle), Brown and Anderson (1947), Ruhl (1993).

qui étaient par contre parmi les meilleures variétés de l'époque. Les résultats de ce programme stimulent les travaux ultérieurs de East sur la consanguinité (autofécondations dans Burr White et Leaming démarrées en 1905 dans l'Illinois, a priori dans les populations de départ et non dans le matériel sélectionné). On peut noter que les hybrides présentant les meilleurs résultats (202 bu/a) dans les expériences de East étaient obtenus pour les croisements entre lignées d'origines différentes (Burr x Leaming). Les travaux déterminants de Jones sur les hybrides doubles ont été conduits sur un matériel comparable, par croisement entre des hybrides simples entre lignées issues de la population Burr par des hybrides simples entre lignées issues de la population Leaming en 1917 (Jones, 1918), comparés avec des témoins hybrides simples. Contrairement aux craintes initiales, ces hybrides doubles ne présentaient pas de perte de rendement significative par rapport aux hybrides simples, ce qui peut s'expliquer pour une large part par l'origine différente des hybrides simples croisés.

Annexe 2 : Sélection récurrente ou sélection massale : un point de sémantique non anodin dans le débat entre généticiens et économistes

L'analyse d'économistes tel J.P. Berlan repose pour une large part sur le postulat que les progrès de productivité auraient été supérieurs si les efforts consacrés à la sélection hybride avaient été consacrés à la sélection massale de variétés populations, et qu'il y avait donc eu un choix délibéré de la voie hybride, influencé par l'intérêt économique de sociétés privées et les théories de l'époque sur l'hétérosis. Il semble important à ce niveau de préciser la notion de sélection massale, relativement à d'autres modalités de sélection récurrente.

- . La sélection récurrente est définie de façon générale par un processus itératif alternant des phases (i) d'évaluation d'individus et (ii) de croisement des meilleurs individus pour former la génération suivante.
- . La sélection massale est un cas particulier de sélection récurrente, où l'évaluation est réalisée directement sur les individus (par exemple la "beauté" de l'épi produit par une plante) et les croisements se produisent au hasard au sein du champ. Il s'agit de la forme la plus simple de sélection récurrente, pratiquée de façon très ancienne (depuis la domestication) pour l'ensemble des espèces végétales cultivées présentant une reproduction sexuée.

De nombreuses autres versions de la sélection récurrente sont apparues à partir des années 1940 (Hull, 1945). Elles impliquent toutes une évaluation des individus candidats à la sélection au travers de la performance moyenne de leur descendance : familles "S1" obtenues par autofécondation, descendance hybride obtenue par croisement avec un "testeur"... (cf. Coors, 1999 pour une synthèse de programmes expérimentaux conduits chez le maïs).

De façon générale, le progrès génétique obtenu à un cycle de sélection dépend de trois facteurs (voir Gallais, 1990, p. 227) : la variance génétique au sein du matériel sélectionné, le taux de sélection (proportion des individus évalués retenue pour former la génération suivante), et enfin l'héritabilité du caractère obtenue avec le type de descendance retenue (part de la variation observée d'origine génétique). Ce dernier paramètre peut être amélioré de façon très importante en évaluant un caractère non pas sur une plante unique (sélection récurrente massale), mais sur la moyenne de nombreux descendants (sélection récurrente sur descendance). La sélection à partir d'évaluation de descendance accélère considérablement le progrès génétique pour des caractères présentant une héritabilité très faible au niveau individuel.

Il est important de noter que les concepts et méthodes de sélection récurrente sur descendance sont apparus postérieurement aux concepts de sélection hybride, et ont très vraisemblablement été influencés par l'analyse des acquis de la sélection hybride. Dans le contexte historique de développement des hybrides (entre 1908 et le début des années 30), les deux seules voies connues pour la sélection du maïs étaient donc la sélection massale et la sélection hybride telle qu'elle était pratiquée à l'époque (développement de lignées puis étude des croisements).

Remerciements. *Je remercie très sincèrement tous ceux qui m'ont aidé pour la documentation utilisée pour cet exposé, et qui ont contribué à mes réflexions sur le sujet, en particulier J.P. Berlan et A. Gallais, ainsi que B. Andreau, P. Boistard, A. Boyat, A. Charrier, M. Chastanet, P. Dubreuil, D. Duvick, J. Fiévet, J.P. Monod, S. Oppenshaw, A. Panouillé, D. Raillard, C. Rebourg, F. Troyer, dont les contributions et l'aide m'ont été précieuses. Je tiens enfin à remercier P. Boistard et l'ensemble des organisateurs pour m'avoir incité à conduire cette réflexion, et I. Savini, pour son aide et sa patience, sans lesquelles cette version écrite n'aurait pas existé.*

Bibliographie

- Anderson E., and W.L. Brown, 1952, The history of the common maize varieties of the united states corn belt. *Agricultural History* **26**: 2-8.
- Beal W.J., 1880, Indian corn, pp. 279-289. *Reports of Michigan board of agriculture*, pp. 279-289.
- Berlan J.P., 1998a, East et Shull : la mystification des "hybrides". *Campagnes solidaires* **124**: 24-25.
- Berlan J.P., 1998b, L'accord secret (1910). *Campagnes solidaires* **125**: 24-25.
- Berlan J.P., 1999a, La dynastie Wallace. *Campagnes solidaires* **128**: 28-29.
- Berlan J.P., 1999b, Le quiproquo des concours de beauté. *Campagnes solidaires* **127**: 26-27.
- Berlan J.P., 1999c, Political economy of agricultural genetics, in *Thinking about evolution: historical, philosophical and political perspectives*, edited by R. Singh, K. Krimbas, D. Paul and P. Beatty. Cambridge university press, Cambridge.
- Berlan J.P., 1999d, Quelle politique "semencière" ? *OCL* **6**: 168-179.
- Berlan J.P., and R. Lewontin, 1986, Breeders'rights and patenting life forms. *Nature* **322**: 785-788.
- Brown W.L., and E. Anderson, 1947, The Northern flint corns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **34**: 1-28.
- Brown W.L., and E. Anderson, 1948, The Southern Dent Corns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **25**: 255-274.
- Bruce A.B., 1910, The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* **827**: 627-628.
- Carles de Carbonnières M.F., 1930, La première génération du maïs hybride, pp. 7-14 in *1^{er} congrès international du maïs*, Pau.
- Cauderon A., 1980, Génétique, sélection et expansion du maïs en France depuis trente ans. *Cultivar* (n° spécial sur le maïs) **133**: 13-19.
- Collins G.N., 1910, Increased yields of corn from hybrid seeds, pp. 319-328 in *Yearbook of the department of agriculture*. United States Department of Agriculture.
- Coors J.G., 1999, Selection methodology and heterosis, in *The genetics and exploitation of heterosis in crops. Proceedings of an international symposium, CIMMYT, Mexico City, Mexico, 17-22 August 1997*.
- Crabb R., 1993, *The hybrid corn makers*. Rutgers University Press, New Brunswick.
- Crow J.F., 1998, 90 years ago: The beginning of hybrid maize. *Genetics* **148**: 923-928.
- Doebley J.F., J.D. Wendel, J.S.C. Smith, C.W. Stuber and M.M. Goodman, 1988, The origin of Cornbelt maize: the isozyme evidence. *Economic Botany* **42**: 120-131.
- Dubreuil P., 1996, Etude de l'apport de marqueurs RFLP pour l'analyse de la diversité génétique et sa structuration chez le maïs (*Zea mays* L.). Relations avec les caractéristiques agronomiques de populations traditionnelles, Thèse de doctorat de l'Université Paris XI Orsay.
- Duvick N.D., 1977, Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the pas 40 years. *Maydica* **22**: 187-196.
- Duvick N.D., 2001, Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. *Nature Reviews Genetics* **2**: 69-74.
- Dwyer L.M., M. Tollenaar and D.W. Stewart, 1991, Changes in plant density dependence of leaf photosynthesis of maize (*Zea mays* L.) hybrids, 1959 to 1988. *Canadian Journal of Plant Science* **71**: 1-11.
- East E.M., 1908, Inbreeding in corn. *Connecticut Agricultural Experimental Station Report, 1907-1908*, pp. 419-428.
- East E.M., 1909, The distinction between development and heredity in inbreeding. *American Naturalist* **43**: 173-181.
- Gallais A., 1990, *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*. Masson, Paris.
- Gallais A., 2000, Les variétés hybrides sont-elles justifiées ? *OCL* **7**: 5-10.
- Gallais A., 2002, Progrès génétique chez le maïs. *Le sélectionneur français* **53**: 23-33.
- Gallais A., and M. Rives, 1993, On choosing the varietal type in consideration of the farmer's economic point of view. *Agronomie* **13**: 711-722.
- Gauthier P., B. Gouesnard, J. Dallard, R. Redaelli, C. Rebourg *et al.*, 2002, RFLP diversity and relationships among traditional European maize populations. *Theor Appl Genet* **105**: 91-99.

- Hallauer A.R., 1990, Methods used in developing maize inbreds. *Maydica* **35**: 1-16.
- Hopkins, C. G., 1899, Improvement in the chemical composition of the corn kernel. *Illinois Agricultural Experimental Station Bulletin* **55**: 205-240.
- Hull F.H., 1945, Recurrent selection for specific combining ability in corn. *Journal of the American Society of Agronomy* **37**: 134-145.
- Hull F.H., 1946, *Journal of the American Society of Agronomy* **38**: 1100-1103.
- Jenkins M.T., and A.M. Brunson, 1932, Methods of testing inbred lines of maize in crossbred combinations. *J. Am. Soc. Agron.* **24**: 523-530.
- Johannsen W., 1903, *Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Jones D.F., 1917, Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* **2**: 466-479.
- Jones D.F., 1918, The effects of inbreeding and cross-breeding upon development. *Connecticut Agricultural Experiment Station Bulletin* **207**: 1-112.
- Jones D.F., 1945, Bibliographical memoir of Edward Murray East, in *Bibliographical memoirs*. National Academy of Science.
- Kaspi A., 1986, *Les Américains. I. Naissance et essor des Etats-Unis 1607-1945*. Seuil.
- Keeble F., and C. Pellew, 1910, The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *J. Genet.* **1**: 47-56.
- Kloppenborg J.R., Jr., 1988, *First the seed. The political economy of plant biotechnology, 1492-2000*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Morrow G.E., and F.D. Gardner, 1893, Field experiments with corn 1892. *Illinois Agricultural Experimental Station Bulletin* **25**: 173-203.
- Rebourg C., M. Chastanet, B. Gouesnard, C. Welcker, P. Dubreuil *et al.*, 2003, Maize introduction into Europe: The history reviewed in the light of molecular data. *Theoretical and applied genetics* **106**: 895-903.
- Rebourg C., B. Gouesnard and A. Charcosset, 2001, Large scale molecular analysis of traditional European maize populations - Relationships with morphological variation. *Heredity* **86**: 574-587.
- Ruhl D.L., 1993, Old Customs and Traditions in New Terrain: 16th and 17th C. Archeobotanical Data from La Florida, pp. 255-283 in *Foraging and Farming in the Eastern Woodlands*, edited by C. M. Scarry. University Press of Florida, Gainesville.
- Russel W.A., 1974, Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. *29th Annu. Corn Sorghum Res. Conf.*, pp. 81-102
- Shull G.H., 1908, The composition of a field of maize. *American Breeders Association Reports* **4**: 296-301.
- Shull G.H., 1909, A pure line method in corn breeding. *American Breeders Association Reports* **5**: 51-59.
- Shull G.H., 1910, Hybridization methods in corn breeding. *American Breeders Association Reports* **6**: 63-72.
- Shull G.H., 1911, The genotypes of maize. *American Naturalist* **45**: 234-252.
- Shull G.H., 1914, Duplicate genes for capsule form in *Bursa bursa-pastoris*. *Z.I.A.V.* **12**: 97-149.
- Shull G.H., 1946, Hybrid seed corn. *Science* **103**: 547-550.
- Shull G.H., 1948, What is heterosis ? *Genetics* **33**: 439-446.
- Sprague G.F., and L.A. Tatum, 1942, General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* **34**: 923-932.
- Steinmetz L.M., H. Sinha, D.R. Richards, J.I. Spiegelman, P.J. Oefner *et al.*, 2002, Dissecting the architecture of a quantitative trait locus in yeast. *Nature* **416**: 326-330.
- Troyer A.F., 1995, Early Illini corn breeders: their quest for quality and quantity, pp. 56-67 in *Annual Corn Industry Research Conference*. ASTA, Washington DC.
- Troyer F., 1976, Breeding corn and harvestability, Presentation to the American Society of Agricultural Engineers, Moline, Illinois, November 11, 1976.
- Wallace H.A., 1955, Public and private contributions to hybrid corn - Past and future, pp. 107-115 in *Tenth hybrid corn research conference*, edited by W. Heckendorn and J. Gregory. American Seed Trade Association, Chicago, Illinois.
- Wallace H.A., and E.N. Bressman, 1925, *Corn and corn growing*. Wallace publishing company, Des Moines.