

# LES LIGNÉES HYBRIDES ISSUES DU CROISEMENT ENTRE *Gossypium hirsutum* L. ET *G. barbadense* L.

## III. — Déterminisme génétique des anomalies de fertilité

par

**J. SCHWENDIMAN \***

### RÉSUMÉ

Les lignées hybrides stables en provenance du croisement entre *Gossypium hirsutum* (variété Allen 151) et *G. barbadense* (variété Mono) ont un rendement inférieur à celui des parents. Le croisement de ces lignées hybrides, tout d'abord par les parents d'origine, puis entre elles selon un schéma diallèle, a mis en évidence des phénomènes de stérilité identiques à ceux maintes fois observés dans la  $F_2$  du croisement des espèces parentales. L'analyse des ségrégations du caractère « fertilité » permet de supposer que les divers niveaux de fertilité des lignées hybrides sont attribuables à des gènes. Le modèle explicatif proposé rend compte à la fois de la fixité et des différents niveaux de fertilité, ainsi que des variations constatées dans la descendance des croisements. Le déterminisme génétique du caractère repose sur un mécanisme plurifactoriel et une explication cohérente des faits nécessite l'intervention d'interactions géniques qui soulignent l'importance de la notion de complexes équilibrés de gènes. Ce mécanisme polygénique peut jouer un rôle dans la nature, en tant que barrière spécifique maintenant l'intégrité des formes parentales.

Les résultats que nous allons présenter sont dans la suite logique des expériences précédemment décrites (SCHWENDIMAN, 1974, a et b). Celles-ci nous ont permis de mettre en évidence plusieurs points importants permettant d'éclaircir le problème que pose la restauration de la fertilité chez les lignées hybrides stables issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* var. Allen 151 et *G. barbadense* var. Mono. Nous avons notamment vu l'étroite relation, dans ce matériel, entre le rendement et le taux d'avortement des ovules, ce dernier étant essentiellement dû à des échecs à la fécondation.

Le contrôle, durant plusieurs générations, de la stabilisation des lignées hybrides choisies pour cette étude, nous a permis de constater que le degré de

fertilité de chaque lignée est constant et caractéristique; il paraît donc être inscrit dans le génotype. En plus de la recherche du déterminisme de ce caractère, il était intéressant de voir si les anomalies de viabilité et de fertilité, décrites par KAMMACHER (1965) dans la  $F_2$  du croisement *G. hirsutum* × *G. barbadense* n'étaient pas susceptibles de se manifester aussi dans de nouvelles formules de croisements à partir des lignées hybrides.

Le modèle génétique que nous allons rechercher devra donc rendre compte à la fois de la fixité et des différents niveaux de fertilité constatés, mais il devra aussi fournir un schéma explicatif des variations que nous constaterons plus loin, dans la descendance des croisements effectués.

### MATÉRIELS ET MÉTHODES

Deux séries d'analyses ont été faites successivement. Elles se composent :

- d'une part, des résultats obtenus à partir des croisements entre 7 lignées hybrides (HB 57, HB 58, HB 59, HB 63, HB 66 et HB 68) et les parents d'origine (Allen 151 et Mono) ;
- d'autre part, des ségrégations observées dans les descendance issues de croisements diallèles entre lignées hybrides.

HB 64, chez qui existe une stérilité mâle d'expres-

sion récessive, a été éliminé de l'analyse.

Pour la première série de croisements, le dispositif expérimental consistait en 4 blocs Fisher, chacun d'eux comprenant les 7 lignées hybrides et les 2 espèces parentales, les 28  $F_1$  possibles (croisements directs et réciproques), les 28  $F_2$  correspondantes, issues de l'autofécondation des  $F_1$ .

Un dispositif identique a été adopté pour le schéma diallèle, avec pour chaque bloc les 7 lignées hybrides, 21  $F_1$  (à l'exclusion des croisements réciproques) et les 21  $F_2$  correspondantes.

Pour les deux essais, chaque parcelle élémentaire contenait 25 plantes.

\* Laboratoire de Cytogénétique, I.R.C.T., B.P. 604, Bouaké (Côte d'Ivoire).

## RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

## I - La descendance des croisements entre lignées hybrides et parents d'origine

a) L'analyse des F<sub>1</sub>

Le tableau 1 met en évidence la vigueur importante des F<sub>1</sub>, quel que soit le sens du croisement.

Le rendement des 28 F<sub>1</sub> dépasse très fréquemment le meilleur parent du croisement. L'hétérosis est également manifeste pour de nombreux autres caractères, tels le nombre de fleurs et de capsules, la hauteur des plantes, diverses caractéristiques technologiques, etc. Cet hétérosis est-il cependant incompatible avec la présence de certaines anomalies de fertilité, même dans ces F<sub>1</sub> apparemment si bien équilibrées? C'est ce que nous avons cherché tout

d'abord par l'analyse caryologique des F<sub>1</sub>, puis par l'examen du contenu des capsules de ces mêmes plantes F<sub>1</sub>.

*Les analyses caryologiques*

Effectuées sur 14 F<sub>1</sub> différentes, elles n'ont pas fait ressortir, en ce qui concerne l'appariement chromosomique, de phénomènes anormaux. Pratiquement, toutes les métaphases I analysées se présentent avec 26 bivalents dont la configuration semble parfaitement classique. L'analyse des stades prophasiques étant quasiment ininterprétable chez le cotonnier, les différences structurales entre les génomes parentaux, si elles existent, sont suffisamment minimales pour que leurs traces ne soient pas observables en métaphase I.

Tableau 1. — Rendement des parents d'origine, des lignées hybrides et des 28 croisements F<sub>1</sub> (exprimé en grammes de coton-graine par pied).

Parents d'origine et lignées hybrides		Croisements F <sub>1</sub>			
Allen 151	93,1 ± 3,8	HB 57 × Allen	102,6 ± 5,6	HB 63 × Mono	81,1 ± 4,8
Mono	74,0 ± 4,3	Allen × HB 57	88,9 ± 5,3	Mono × HB 63	76,7 ± 5,3
HB 57	53,6 ± 3,0	HB 57 × Mono	121,0 ± 3,6	HB 66 × Allen	117,9 ± 9,8
HB 58	65,3 ± 4,0	Mono × HB 57	108,6 ± 6,8	Allen × HB 66	123,6 ± 6,7
HB 59	10,8 ± 0,6	HB 58 × Allen	93,5 ± 3,7	HB 66 × Mono	120,6 ± 5,9
HB 63	36,7 ± 2,0	Allen × HB 58	105,7 ± 5,1	Mono × HB 66	140,1 ± 8,5
HB 66	58,9 ± 4,6	HB 58 × Mono	120,8 ± 6,0	HB 67 × Allen	125,7 ± 5,0
HB 67	18,6 ± 1,1	Mono × HB 58	135,2 ± 7,0	Allen × HB 67	93,3 ± 3,3
HB 68	12,8 ± 0,8	HB 59 × Allen	112,3 ± 3,9	HB 67 × Mono	115,1 ± 4,5
		Allen × HB 59	98,1 ± 4,4	Mono × HB 67	119,0 ± 4,7
		HB 59 × Mono	102,9 ± 4,2	HB 68 × Allen	116,6 ± 4,1
		Mono × HB 59	97,1 ± 5,3	Allen × HB 68	119,5 ± 5,5
		HB 63 × Allen	109,0 ± 4,8	HB 68 × Mono	138,7 ± 6,4
		Allen × HB 63	104,1 ± 6,1	Mono × HB 68	128,4 ± 4,5

Tableau 2. — Détermination du taux d'avortement des ovules par analyse du contenu des capsules F<sub>1</sub> autofécondées parvenues à maturité.

Croisements	G.M. (a)	G.A. (b)	% Avort. (c)	Croisements	G.M. (a)	G.A. (b)	% Avort. (c)
HB 57 × Allen	523	177	25,3	HB 57 × Mono	247	307	55,4
Allen × HB 57	523	245	31,9	Mono × HB 57	292	286	49,5
HB 58 × Allen	568	116	17,0	HB 58 × Mono	283	283	50,0
Allen × HB 58	549	120	17,9	Mono × HB 58	277	219	44,2
HB 59 × Allen	466	135	22,5	HB 59 × Mono	264	172	39,4
Allen × HB 59	446	204	31,4	Mono × HB 59	271	175	39,2
HB 63 × Allen	547	146	21,1	HB 63 × Mono	112	343	75,4
Allen × HB 63	538	105	15,8	Mono × HB 63	196	243	55,4
HB 66 × Allen	466	157	25,2	HB 66 × Mono	203	350	63,3
Allen × HB 66	488	170	25,8	Mono × HB 66	186	340	64,6
HB 67 × Allen	444	128	22,4	HB 67 × Mono	238	185	43,7
Allen × HB 67	331	238	41,8	Mono × HB 67	237	187	44,1
HB 68 × Allen	541	177	24,7	HB 68 × Mono	238	294	55,3
Allen × HB 68	563	121	17,7	Mono × HB 68	250	279	52,7

(a) G.M. = graines mûres.

(b) G.A. = graines avortées.

(c) % avort. = pourcentage d'avortement des ovules.

*Examen du contenu des capsules F<sub>1</sub>*

Il fait l'objet du tableau 2.

Pour la moitié des 14 comparaisons que l'on peut faire entre croisements direct et réciproque respectifs, on trouve une différence significative, sans que l'on puisse toutefois détecter une tendance générale explicative.

Il semble bien que les phénomènes hétérotiques importants rencontrés en F<sub>1</sub> puissent cependant aller de pair avec la présence dans ce matériel de niveaux d'avortement parfois très élevés. En effet, rappelons que, pour les variétés parentales, ceux-ci se situaient respectivement à 20,3 % pour l'Allen 151 et à 28,4 % pour le Mono. Dans le cas présent, le groupement systématique de tous les croisements ayant comme base commune la variété Allen, donne un taux moyen d'avortement de 24,3 %, ce taux étant plus que doublé (52,3 %) avec la variété Mono. Il y a, dans ce dernier cas, une accentuation des phénomènes de barrage pollinique (SCHWENDIMAN, 1974 b), qui peut se traduire en F<sub>2</sub> par des proportions plus importantes de plantes affligées de stérilité partielle ou totale. Nous allons vérifier ce point avec l'examen de la génération F<sub>2</sub>.

**b) L'analyse des F<sub>2</sub>**

Les F<sub>2</sub>, obtenues par autofécondation des F<sub>1</sub>, se sont révélées extrêmement hétérogènes, tant au point de vue morphologique qu'en ce qui concerne la fertilité.

**1 - Les individus anormaux**

Les F<sub>2</sub> contiennent dans des proportions variables, mais toujours faibles, des individus très anormaux, dont la croissance va s'interrompre à différents stades, le plus souvent antérieurs à la floraison. De ce fait, ces individus sont généralement stériles. Ces

phénomènes tératologiques sont dans leur ensemble tout à fait comparables à ceux décrits précédemment par KAMMACHER (op. cit.); nous les laisserons délibérément de côté dans la suite de l'analyse.

**2 - Estimation des degrés de fertilité**

Beaucoup plus intéressant pour notre propos est le fait que la majeure partie des plantes F<sub>2</sub>, bien que de constitution morphologique normale, soit affligée, à des degrés divers, de phénomènes de stérilité comparables dans leur ensemble à ceux que l'on constate dans la F<sub>2</sub> du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*.

Compte tenu de ce que nous savons maintenant, nous pouvons supposer que ces manifestations sont sous la dépendance du taux d'utilisation des ovules et, donc, en étroite corrélation avec le rendement en coton-graine de la plante ou de la lignée.

Devant la difficulté matérielle d'estimer le taux d'avortement des ovules de chaque plante pour des ségrégations portant sur plusieurs centaines d'individus, en plus de l'impossibilité d'effectuer ce travail sur les plantes totalement stériles, nous avons dû adopter un système de cotation de la fertilité suivant trois classes :

- sont considérées comme fertiles toutes les plantes dont le rendement en coton-graine est au moins supérieur à 15 grammes. Il est évident que cette classe contient une gamme de plantes exhibant divers degrés de fertilité;
- sont dites semi-stériles les plantes dont le rendement est inférieur à 15 grammes, ce qui correspond à un maximum de 5-6 capsules par pied;
- enfin, la classe des plantes stériles comprendra les individus incapables d'amener à maturité plus d'une ou deux capsules, c'est-à-dire une récolte insignifiante, pour ne pas dire nulle, dans la plupart des cas.

Tableau 3. — Ségrégations pour la fertilité dans les F<sub>2</sub> des croisements entre lignées hybrides et parents d'origine.

F <sub>2</sub>	Classes				Total	F <sub>2</sub>	Classes				Total
	F (a)	S.S. (b)	S (c)				F (a)	S.S. (b)	S (c)		
HB 57 et Allen	189	0	1	190	HB 57 et Mono	151	26	1	178		
HB 58 et Allen	188	0	1	189	HB 58 et Mono	159	21	3	183		
HB 59 et Allen	188	4	0	192	HB 59 et Mono	142	22	4	168		
HB 63 et Allen	169	7	0	176	HB 63 et Mono	138	30	4	172		
HB 66 et Allen	161	2	0	163	HB 66 et Mono	—	—	—	—		
HB 67 et Allen	167	4	2	173	HB 67 et Mono	149	23	2	174		
HB 68 et Allen	157	6	1	164	HB 68 et Mono	151	25	6	182		
Total	1 219	23	5	1 247	Total	890	147	20	1 057		
Pourcentages des classes	97,75	1,84	0,40	99,99	Pourcentages des classes	84,20	13,91	1,89	100,00		

(a) F = Fertiles.

(b) SS = Semi-stériles.

(c) S = Stériles.

Ce système est étroitement apparenté à celui déjà utilisé par KAMMACHER (op. cit.) pour son analyse des premières générations du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*. La validité de ce système de cotation s'est, à l'usage, révélée très satisfaisante, car il cerne de près l'aspect morphologique d'ensemble des plantes au moment de l'ouverture des premières capsules.

### 3 - Les ségrégations pour la fertilité

Le tableau 3 a été obtenu sur les bases de classification précédentes. Il regroupe les croisements directs et réciproques respectifs, l'influence du sens du croisement s'étant révélée négligeable dans les  $F_2$ .

Nous avons groupé les ségrégations selon qu'elles ont comme parent commun les variétés Allen ou Mono. Indépendamment de toute analyse statistique, il apparaît, comme nous l'avons préalablement supposé, que les classes représentant les plantes semi-stériles et stériles forment un pourcentage de la population ségrégeante nettement plus important dans tous les croisements où la variété Mono intervient. L'interprétation des résultats devra donc tenir compte de ce fait.

## II - Croisements diallèles entre lignées hybrides

Afin de minimiser les effets réciproques susceptibles de se manifester, une même lignée hybride a été prise dans la moitié des croisements comme parent femelle, dans l'autre moitié comme géniteur mâle. Pour un croisement particulier, une seule plante de la lignée a été utilisée, c'est-à-dire que les croisements ayant un parent commun descendent tous de souches différentes appartenant à cette lignée parentale.

Selon le système de cotation que nous avons suivi, nous considérerons qu'HB 57, HB 58, HB 66 sont des lignées hybrides fertiles, tandis que les lignées HB 59, HB 67 et HB 68 entrent dans la classe des semi-stériles.

### a) L'analyse des $F_1$

La seule observation visuelle de toutes les  $F_1$  réalisées par croisements diallèles montre que celles-ci possèdent un potentiel de rendement élevé, même dans le cas où des lignées semi-stériles ont été croisées entre elles. Bien que nous n'ayons pas pu, pour des raisons matérielles, déterminer le taux d'avortement des ovules pour tous les croisements, nous pouvons cependant supposer que les phénomènes hétérotiques peuvent, ainsi que nous l'avons vu précédemment, coexister en partie avec certaines anomalies.

### b) L'analyse des $F_2$

Afin de clarifier les situations rencontrées pour la fertilité des plantes  $F_2$ , nous séparerons les résultats selon qu'il s'agit de ségrégations issues de :

— croisements entre lignées semi-stériles ;

- croisements entre lignées semi-stériles et lignées fertiles ;
- croisements entre lignées fertiles.

### 1 - Croisements entre lignées semi-stériles

Tableau 4. — Fertilité des  $F_2$  issues de croisements entre lignées semi-stériles.

Croisements	Classes			
	F	S.S.	S	Total
HB 59 × HB 67 .....	59	9	4	72
HB 67 × HB 68 .....	37	22	6	65
HB 68 × HB 59 .....	37	34	16	87

L'examen du tableau 4 montre immédiatement qu'un certain nombre de plantes fertiles est susceptible d'apparaître dans les  $F_2$ . Les proportions respectives des trois classes dans les trois croisements sont très significativement différentes : le  $\chi^2$  d'homogénéité est égal à 26,78 pour 4 degrés de liberté.

### 2 - Croisements entre lignées semi-stériles et lignées fertiles

Les résultats des ségrégations sont rapportés sur le tableau 5 (il n'a pas été tenu compte du sens dans lequel le croisement a été réellement effectué).

Tableau 5. — Ségrégations pour la fertilité dans les  $F_2$  provenant de croisements entre lignées semi-stériles et fertiles.

Croisements	Classes			
	F	S.S.	S	Total
HB 59 × HB 57 .....	65	14	4	83
HB 59 × HB 58 .....	56	24	3	83
HB 59 × HB 63 .....	51	20	1	72
HB 59 × HB 66 .....	67	16	1	84
HB 67 × HB 57 .....	52	20	1	73
HB 67 × HB 58 .....	66	12	0	78
HB 67 × HB 63 .....	66	13	2	81
HB 67 × HB 66 .....	66	19	2	87
HB 68 × HB 57 .....	55	20	3	78
HB 68 × HB 58 .....	65	19	1	85
HB 68 × HB 63 .....	47	22	3	72
HB 68 × HB 66 .....	75	12	2	89

Les différentes ségrégations issues de ces 12 croisements, après groupement dans une même classe des plantes semi-stériles et stériles, sont à la limite du seuil de signification d'homogénéité à  $P = 0,05$  ( $\chi^2 = 19,61$  pour 11 degrés de liberté). Nous verrons dans l'interprétation que, si telle est la réalité, elle implique plusieurs notions difficilement conciliables entre elles.

## 3 - Croisements entre lignées fertiles

Tableau 6. — Ségrégations pour la fertilité dans les F<sub>2</sub> provenant des croisements entre lignées fertiles.

Croisements	Classes			
	F	S.S.	S	Total
HB 57 × HB 58	74	9	1	84
HB 57 × HB 63	72	10	2	84
HB 57 × HB 66	81	14	0	95
HB 58 × HB 63	73	11	0	84
HB 58 × HB 66	85	5	0	90
HB 63 × HB 66	61	8	6	75

Trois des six croisements sont caractérisés par l'absence de plantes stériles. Il est évidemment difficile de préciser si cela est dû à la proximité des génotypes parentaux ou à une probabilité d'apparition de plantes stériles trop faible.

## III - Conclusions des résultats expérimentaux

De l'exposé des résultats ressortent plusieurs faits résumés ci-dessous :

— Toutes les F<sub>1</sub> ont un rendement en coton-graine généralement supérieur à celui du meilleur parent du croisement. Dans le système de classification adopté, elles sont donc considérées comme fertiles. Mais nous avons vu que les divers phénomènes hétérotiques ne sont pas incompatibles avec la présence de niveaux parfois élevés d'avortement des ovules.

— Toutes les F<sub>2</sub> ségrègent pour le caractère « fertilité ». Il apparaît notamment des plantes affligées à des degrés divers de phénomènes de stérilité.

— Ces derniers semblent plus accusés lorsque les lignées hybrides sont croisées par la variété Mono qu'avec la variété Allen 151.

— Toutes les combinaisons diallèles réalisées entre lignées hybrides révèlent des proportions variables de plantes fertiles, semi-stériles et stériles. Ces diverses proportions sont susceptibles de fournir la base d'une interprétation cohérente des faits.

Il est nécessaire de souligner que chaque ségrégation ne porte que sur un nombre relativement restreint d'individus. Il est bien évident qu'une interprétation précise nécessiterait que les ségrégations comprennent chacune plusieurs centaines de plantes.

## INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Tout ce que nous avons vu jusqu'ici semble bien établir que les divers degrés de fertilité des lignées hybrides sont contrôlés génétiquement.

L'homogénéité des F<sub>1</sub>, la stabilité des niveaux de fertilité propres à chaque lignée, indiquent la présence dans le génotype, de systèmes homozygotes que nous allons tenter de préciser à l'aide des ségrégations F<sub>2</sub>.

## I - Croisements entre lignées hybrides et parents d'origine

## a) Croisements à base Mono

Le système théorique le plus simple qui permette d'interpréter l'ensemble des ségrégations (épreuve d'homogénéité  $\chi^2 = 4,70$ ,  $0,40 < P < 0,50$ ) est basé sur l'intervention de trois gènes indépendants, en admettant qu'il faille au moins deux gènes à l'état dominant pour qu'une plante soit considérée comme fertile, qu'à un seul dominant corresponde une plante semi-stérile et que l'état récessif complet implique la stérilité.

On s'attend à obtenir en F<sub>2</sub> les proportions théoriques suivantes :

- 54/64 = 84,3750 % de plantes fertiles ;
- 9/64 = 14,0625 % de plantes semi-stériles ;
- 1/64 = 1,5625 % de plantes stériles.

L'étroite correspondance, qui rend le test  $\chi^2$  sans objet, entre proportions observées (voir tableau 2) et

théoriques permet de croire à la validité de l'hypothèse proposée.

Un autre argument en faveur d'un nombre limité de facteurs intervenant sur le caractère « fertilité » est le suivant : en prenant un intervalle de classe égal à 5 grammes de coton-graine, on obtient la distribution de fréquence de la figure 1 pour tous les croisements entre les lignées hybrides et la variété Mono. Cette distribution n'est pas normale : le test d'asymétrie donne  $g_1 = 0,4256^{**}$  ; le test d'aplatissement est lui aussi hautement significatif,  $g_2 = 0,5052^{**}$ .

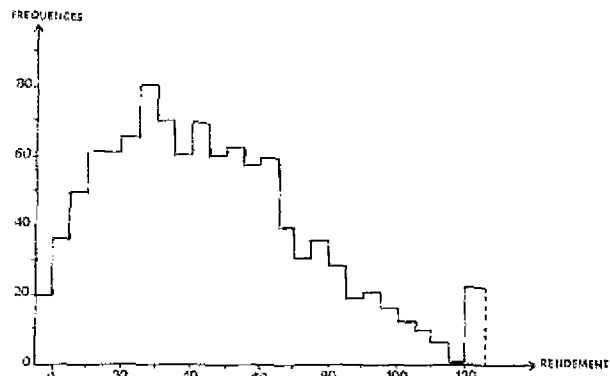


Fig. 1. — Histogramme des fréquences du rendement en F<sub>2</sub> pour les croisements entre lignées hybrides et Mono.

**b) Croisement à base Allen**

L'existence de proportions moindres de plantes semi-stériles et stériles dans ce type de croisements implique la présence d'un mécanisme polygénique plus complexe que celui proposé précédemment: possibilité d'intervention d'un nombre plus élevé de gènes, relations de dominance et d'épistasie entre les facteurs en jeu, effets non identiques de ceux-ci, etc. Dans un premier temps, il n'apparaît guère possible d'aller plus avant dans l'interprétation.

Celle-ci, bien que succincte, nous autorise néanmoins à supposer que les divers niveaux de fertilité des plantes  $F_2$  sont bien contrôlés par des gènes.

Cet important caractère reposerait sur un mécanisme polygénique relativement simple, du moins en apparence. Nous allons maintenant tenter de pousser plus loin l'analyse à l'aide des croisements diallèles entre lignées hybrides. On cherchera notamment à attribuer à chacun des parents une formule génotypique en concordance avec les diverses situations qui seront rencontrées, sachant maintenant que la fertilité paraît bien être gouvernée par des systèmes génétiques autoreproductibles.

**II - Croisements diallèles entre lignées hybrides****a) Croisements entre lignées semi-stériles**

Une tentative d'interprétation simultanée de ces trois formules de croisements contraint à une légère modification de l'hypothèse proposée précédemment, modification qui apporte simplement des précisions quant au niveau de classification. Trois gènes dominants (à l'état homo- ou hétérozygote) sont supposés présents chez une plante fertile, une plante semi-stérile n'en posséderait que deux, tandis qu'une plante stérile n'en aurait qu'un ou pas du tout.

Sur ces nouvelles bases, on peut proposer l'interprétation du tableau 7.

**REMARQUE**

On voit qu'il a fallu attribuer des génotypes différents aux deux plantes de la lignée HB 59, plantes intervenant soit comme parent femelle, soit comme parent mâle, ce dernier devant d'ailleurs, dans le cadre de notre hypothèse, être considéré comme sté-

rile. Ceci sous-entend qu'il subsisterait à l'intérieur d'HB 59 une légère hétérozygotie entre les individus de la lignée pour les gènes intervenant sur la fertilité. Le schéma de stabilisation des lignées hybrides que nous avons adopté (autofécondation à chaque génération d'un certain nombre de pieds choisis) n'exclut pas rigoureusement l'existence d'une certaine hétérozygotie résiduelle, ni même d'une évolution, à partir de la plante-mère  $F_2$  du croisement direct entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, vers des combinaisons génotypiques différentes. Cette dernière possibilité pourrait se vérifier aisément s'il apparaissait quelques  $F_1$  fertiles à l'issue d'une série de croisements systématiques entre plantes de la lignée HB 59.

**b) Croisements entre lignées semi-stériles et lignées fertiles**

Si l'on considère comme homogènes les 12 ségrégations issues de ce type de croisements (après groupement dans une même classe des plantes semi-stériles et stériles), cet ensemble pourrait ne pas différer de l'hypothèse 3:1; le test de conformité donne un  $\chi^2$  égal à 0,29 pour 1 degré de liberté.

Ceci revient à supposer pour toutes les lignées semi-stériles un seul et même génotype: il en serait de même, avec une autre formule, pour toutes les lignées fertiles.

Plusieurs arguments permettent de réfuter cette hypothèse:

- Nous venons de voir que l'interprétation des croisements entre lignées semi-stériles nécessite différentes formules parentales.
- Toutes les lignées fertiles étant supposées posséder au minimum 3 gènes dominants, les lignées semi-stériles n'en ayant que deux, tout croisement de ce type doit se caractériser par l'intervention d'au moins un facteur, ce qui semble bien être le cas. Mais un tel système monofactoriel exclut totalement l'apparition dans la descendance de plantes  $F_2$  stériles, ce qui n'est pas conforme aux observations.
- La descendance  $F_2$  des croisements entre lignées fertiles devrait être uniformément fertile; nous avons vu qu'il n'en est rien.

Force est donc d'admettre qu'il s'agit, en réalité, de mécanismes plurifactoriels.

Tableau 7. — Interprétation des ségrégations concernant la fertilité des plantes  $F_2$  dans les croisements entre lignées semi-stériles.

Croisements	Formules génotypiques des parents des croisements	Proportions théoriques			$\chi^2$ de conformité	Probabilité
		F	S.S.	S		
HB 59 × HB 67 .....	AA bb CC dd × aa BB cc DD	189/256	54/256	13/256	3,195	0,25 > P > 0,10
HB 67 × HB 68 .....	aa BB cc DD × aa BB CC dd	9/16	6/16	1/16	1,164	0,75 > P > 0,50
HB 68 × HB 59 .....	aa BB CC dd × aa bb cc DD	27/64	27/64	10/64	0,624	0,75 > P > 0,50

### c) Croisements entre lignées fertiles

La présence de ségrégations pour la fertilité dans ces croisements implique que les lignées hybrides fertiles ne possèdent pas le même génotype.

Sachant qu'il en est de même pour les lignées semi-stériles, l'existence de ces 7 formules génotypiques implique qu'au moins 3 facteurs doivent intervenir dans le croisement entre les espèces parentales *G. hirsutum* et *G. barbadense*. Ces bases vont nous servir à esquisser une interprétation globale.

## III - Interprétation globale des ségrégations concernant le caractère fertilité et discussion de l'hypothèse

Les formules génotypiques proposées ci-dessous sont données à titre indicatif. Elles ne sont pas les seules possibles, mais au stade actuel de l'expérimentation, il est difficile d'aller plus loin sans tomber dans un domaine purement hypothétique. Elles suffisent pourtant à donner une vue générale des mécanismes qui influent sur la fertilité.

Dans la mesure où les formules du tableau 8 traduisent d'assez près la réalité, elles appellent les commentaires suivants :

1) Le parent d'origine Allen, bien que ne possédant que deux gènes à l'état homozygote dominant, doit toutefois être considéré comme très fertile. Ceci revient à attribuer une valeur préférentielle à l'association AA + BB. En corollaire, on admettra qu'il doit en être de même pour le groupement génique CC + DD + EE.

Il est évidemment très délicat de vérifier le bien fondé de ces assertions. Toutefois, en prenant l'exemple du croisement entre HB 59 et HB 67, on voit que dans cette hypothèse, les proportions théoriques des trois classes de fertilité ne seraient pas celles données sur le tableau 5, mais deviendraient respectivement égales à 198/256, 45/256 et 13/256. Le  $\chi^2$  d'ajustement avec les proportions observées passe alors de 3,193 à 1,287.

2) Dans l'optique d'un travail visant à instaurer la fertilité à un niveau idéal, celui-ci peut-il être

atteint par l'accumulation à l'intérieur d'une même plante du plus grand nombre possible de gènes à l'état dominant homozygote? Si tel était le mécanisme, on voit que le génotype des lignées hybrides dites fertiles devrait amener à une productivité supérieure à celle des deux espèces parentales. On sait qu'il n'en est rien, bien au contraire, puisqu'aucune des lignées hybrides n'atteint le rendement des parents d'origine.

On peut supposer des effets de répression mutuelle entre gènes issus soit du type *hirsutum*, soit du type *barbadense*, indépendamment du fait que ces gènes ne fonctionnent pas dans leur contexte d'origine. Par un effet de dosage plus accentué que celui observé dans les lignées hybrides fertiles, le génotype AA BB CC DD ee pourrait conduire à la semi-stérilité. On ne peut autrement expliquer comment des types semi-stériles apparaissent dans la descendance du croisement entre HB 57 et HB 58, par exemple. Ces effets répressifs iraient en s'accroissant en fonction de l'augmentation du nombre de gènes dominants en présence, lorsque ceux-ci sont issus de l'une et de l'autre des espèces parentales. Ceci pourrait même entraîner une stérilité complète du génotype totalement homozygote dominant.

3) L'hypothèse de travail qui a été adoptée jusqu'à présent, hypothèse essentiellement basée sur le nombre de gènes dominants, apparaît trop simple pour expliquer toutes les situations observées. Sans être totalement bouleversée, elle doit être remaniée pour tenir compte notamment des interactions épistatiques qui semblent très importantes, interactions susceptibles soit d'accroître, soit de diminuer la fertilité. Dans cette nouvelle optique, les lignées dites semi-stériles, par exemple, ne maintiendraient cet état, non parce qu'elles ne possèdent que deux gènes dominants, mais plutôt à cause de l'antagonisme entre les effets géniques dus à AA ou BB, d'une part, CC ou DD ou EE, d'autre part. Il est évident qu'un tel état de choses est difficilement modifiable par sélection délibérée vers l'augmentation du nombre de gènes dominants, et que les génotypes parents d'origine représentent vraisemblablement le meilleur équilibre possible.

4) Ce sont ces modifications de l'hypothèse de

Tableau 8. — Système hypothétique de gènes déterminant le niveau de fertilité des parents d'origine et des lignées hybrides.

Lignées fertiles	Genotypes					Lignées semi-stériles	Genotypes				
Allen	AA	BB	cc	dd	ee	HB 59	AA	bb	CC	dd	ee
Mono	aa	bb	CC	DD	EE	HB 67	aa	BB	cc	DD	ee
HB 57	AA	BB	cc	DD	ee	HB 68	aa	BB	CC	dd	ee
HB 58	AA	BB	CC	dd	ee						
HB 63	AA	bb	CC	DD	ee						
HB 66	AA	bb	cc	DD	EE						

Tableau 9. — *Système hypothétique de combinaisons génétiques gouvernant le niveau de fertilité dans les lignées hybrides homozygotes.*

Nombre de gènes homozygotes dominants		Nombre de combinaisons génétiques théoriques	Niveau de fertilité
Origine <i>hirsutum</i>	Origine <i>barbadense</i>		
2	0	1	2/32 de lignées à fertilité normale
0	3	1	
2	1	3	14/32 de lignées dont la fertilité est amoindrie
1	2	6	
1	3	2	
0	2	3	
2	2	3	9/32 de lignées semi-stériles
1	1	6	
2	3	1	7/32 de lignées stériles
1	0	2	
0	1	3	
0	0	1	

travail préalablement utilisée que nous avons essayé de schématiser sur le tableau 9 qui reflète à la fois l'action positive sur la fertilité des gènes d'une même provenance et leur antagonisme quand ils sont issus d'origines parentales différentes.

Parmi les produits divers qu'il est en théorie possible de stabiliser à l'issue d'un choix de plantes

dans la  $F_2$  du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, 1/16 seulement d'entre eux aura une fertilité comparable à celle des parents sous réserve que les gènes fonctionnent parfaitement dans leur nouveau contexte. On voit aussi que près du quart des génotypes s'élimineront d'eux-mêmes, dès qu'ils seront homozygotes, parce qu'incapables d'assurer leur descendance.

## CONCLUSIONS

Les divers systèmes génétiques que nous venons de mettre en évidence, et dont nous n'avons pu élucider que superficiellement les mécanismes de fonctionnement, peuvent jouer un rôle de préservation de l'intégrité des espèces parentales (ou des lignées hybrides stabilisées). Cette préservation se ferait à deux niveaux :

- par choix du propre pollen, d'où un faible pourcentage d'hybrides, même lorsque les deux espèces parentales sont cultivées côte à côte ;
- puis par un amoindrissement de la fertilité des lignées hybrides, pouvant aller jusqu'à la stérilité complète.

Que ces deux systèmes puissent être suffisants à assurer la préservation des espèces parentales n'est guère difficile à imaginer. Dans la nature, le désavantage sélectif des hybrides par rapport aux parents est tel qu'il doit conduire rapidement à l'extinction des formes nouvelles. C'est effectivement ce que l'on constate dans les régions où l'on cultive côte à côte les deux espèces. On n'a pas observé jusqu'à présent de types intermédiaires prenant le pas sur les parents dont l'intégrité est parfaitement préservée. Ceci souligne une nouvelle fois l'importance des complexes équilibrés de gènes dans les populations naturelles.

## BIBLIOGRAPHIE

- KAMMACHER P., 1965. — Etude des relations génétiques et caryologiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse Univ. Paris, 133 p.
- SCHWENDIMAN J., 1974 a. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. I. L'obtention de lignées stables ;

la description et la comparaison de quelques lignées types. *Cot. Fib. trop.*, 29, 283-287.

- SCHWENDIMAN J., 1974 b. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. II. Les facteurs induisant des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 29, 289-295.



## SUMMARY

The stable hybrid strains originating from the cross *Gossypium hirsutum* (Allen 151 variety) × *G. barbadense* (Mono variety) have a lower yield than the parents. The cross of these hybrid strains, first of all by the parents of origin, then between them according to a diallel schema, has brought to light sterility phenomena similar to those observed many times in the  $F_1$  of the parental species cross. The analysis of the "fertility" character segregations permits to assume that the diverse fertility levels of the hybrid strains are ascribable to genes. The

explicative pattern proposed gives at the same time an account of the fixity and of the various levels of fertility, as well as of the variations observed in the progenies of the crosses. The genetic determinism of the character lies on a plurifactorial mechanism and a coherent explanation of the facts requires the intervention of genic interactions which lay the stress on the notion of balanced complexes of genes. This polygenic mechanism may play a part in nature as specific barrier maintaining the integrity of parental forms.

## RESUMEN

Las razas híbridas estables procedentes del cruce entre *Gossypium hirsutum* (variedad Allen 151) y *G. barbadense* (variedad Mono) proporcionan un rendimiento inferior al de los padres. El cruce de esas razas híbridas, en primer lugar por los parientes de origen, después entre ellas según un esquema dialélico, ha puesto en evidencia fenómenos de esterilidad idénticos a los observados muy a menudo en la  $F_2$  del cruce de especies parentales. El análisis de las segregaciones del carácter « fértil » permite suponer que los diversos niveles de fertilidad de las razas híbridas se pueden atribuir a genes. El modelo

explicativo propuesto da cuenta a la vez de la fijación y de los diferentes niveles de fertilidad, así como de las variaciones comprobadas en la descendencia de los cruces. El determinismo genético del carácter se apoya en un mecanismo plurifactorial, y una explicación coherente de los hechos necesita la intervención de interacciones genéticas que subrayan la importancia de la noción de complejos equilibrados de los genes. Ese mecanismo poligénico puede desempeñar un papel en la naturaleza, en tanto que barrera específica capaz de mantener la integridad de las formas parentales.