

Considérations sur l'évolution de l'appariement chromosomique chez les allohexaploïdes de cotonniers (*G. hirsutum* x *G. stocksii* et *G. hirsutum* x *G. longicalyx*) et sur la position taxonomique de *G. longicalyx*

J. SCHWENDIMAN*, E. KOTO** et B. HAU**

RÉSUMÉ

On a tenté de comparer l'appariement méiotique en métaphase I d'hexaploïdes synthétiques de cotonniers, *G. hirsutum* x *G. stocksii* parvenu en génération 6n/14 et *G. hirsutum* x *G. longicalyx* en génération 6n/3, avec les configurations observées lors de leur création (génération 6n/0).

Chez le 6n/14 *G. hirsutum* x *G. stocksii*, la méiose est presque régulière, la majorité des cellules est proche de 39 bivalents; sa formule caryologique est demeurée pratiquement identique. Les génomes A, D et E en présence n'ont que peu d'affinité, les associations ne concernent surtout que des chromosomes de même appartenance génomique.

Chez le 6n/3 *G. hirsutum* x *G. longicalyx*, il semblerait qu'une légère amélioration de la régularité méiotique soit apparue: certains quadrivalents présents à l'origine se seraient dissociés en bivalents et univalents. Toutefois, c'est insuffisant pour expliquer l'homogénéité de la descendance, due essentiellement à une sélection gamétique et zygotique.

Dans l'hybride F₁ réalisé par le croisement des deux hexaploïdes, on constate un maximum de 7 bivalents droits entre chromosomes de *G. stocksii* et *G. longicalyx*, avec en moyenne deux associations entre ces espèces par cellule. Les affinités cytologiques ne sont pas négligeables et *G. longicalyx* apparaît comme un génome mixte situé à la charnière de la divergence des espèces de l'Ancien Monde.

Mots clé: *Gossypium*, allohexaploïdes, appariement méiotique, *G. longicalyx*.

Toutes les espèces de cotonniers (genre *Gossypium* L., famille des Malvacées) possèdent soit $2n = 2x = 26$ chromosomes, soit $2n = 4x = 52$ chromosomes. Les travaux effectués par BEASLEY (1942), qui s'est appuyé sur des données d'ordre cytologique, ont permis de répartir les diploïdes entre cinq groupes possédant chacun un génome différent, soit cinq génomes symbolisés par des lettres (A à E), dont le niveau de différenciation par rapport à A progresse dans le sens de l'alphabet. D'autres données confirment le bien-fondé de cette classification: répartition géographique propre à chaque groupe, fertilité des hybrides F₁ intergroupes en relation avec le degré d'affinité chromosomique des deux parents, taille des chromosomes à la métaphase I variant en fonction des génomes (BROWN et MENZEL, 1952), analyse électrophorétique des pro-

téines des graines (JOHNSON et THEIN, 1970). Pour les cotonniers tétraploïdes, il est désormais bien établi qu'il s'agit d'amphi-diploïdes résultant du croisement entre deux espèces diploïdes, l'une de génome A (cotonniers cultivés asiatiques), l'autre de génome D (cotonniers sauvages américains), croisement suivi d'un doublement spontané du lot chromosomique.

Depuis les synthèses effectuées par HUTCHINSON *et al.* (1947), SAUNDERS (1961), peu de bouleversements sont intervenus, les espèces récemment découvertes prenant place sans ambiguïté dans cette classification. Il y a toutefois deux exceptions notables: la première concerne *G. bickii* PROKH., auparavant rattachée au groupe de génome C; EDWARDS et MIRZA (1979), se basant sur des comparaisons de caryotypes (notamment avec *G. sturtianum* var. *sturtianum*), en font un nouveau groupe de génome G. La seconde, qui fait l'objet de la présente note, concerne l'espèce *G. longicalyx* dont la position systématique n'est pas encore clairement établie.

* Laboratoire de Cytogénétique du G.E.R.D.A.T., B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex.

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

Découverte dans le Tanganyika central par HUTCHINSON et LEE (1958), cette espèce fut primitivement placée dans le groupe de génome E, sur la foi des similarités de répartition géographique et de morphologie qu'elle présente avec les espèces appartenant à ce génome. PHILLIPS et STRICKLAND (1966) réussissaient l'hybridation entre *G. hirsutum* (espèce tétraploïde de génome AD) et *G. longicalyx*, ce qui autorisait la première analyse caryologique en métaphase I du triploïde, puis de l'hexaploïde obtenu par doublement artificiel à la colchicine : ils montraient que les affinités cytologiques entre *G. longicalyx* et le génome A de *G. hirsutum* étaient relativement fortes et proposaient de classer *G. longicalyx* dans un nouveau groupe de génome F. Néanmoins, une confirmation directe fait toujours défaut, car *G. longicalyx* n'a

jamais donné d'hybrides en croisement avec les autres espèces diploïdes.

On dispose désormais d'un nombre conséquent d'hexaploïdes synthétiques entre *G. hirsutum* et la plupart des espèces diploïdes, notamment *G. hirsutum* × *G. stocksii* et *G. hirsutum* × *G. longicalyx*. À partir de ce matériel, nous nous sommes proposés d'effectuer deux types d'analyses destinées à :

- tester une éventuelle évolution de l'appariement chromosomique après plusieurs cycles d'auto-fécondation de ces hexaploïdes ;
- confronter indirectement *G. stocksii* (génome E) et *G. longicalyx* (génome F), en observant l'appariement chez l'hybride F_1 résultant du croisement des deux hexaploïdes.

I. — ANALYSE CARYOLOGIQUE DE L'HEXAPLOÏDE *G. hirsutum* × *G. stocksii* EN GÉNÉRATION $6n/14$

BROWN et MENZEL (1952) ont examiné l'appariement chromosomique dans les cellules-mères des grains de pollen de cet hexaploïde en $6n/c$. Sur 31 cellules, elles obtiennent l'appariement moyen : 1,16 I 38,06 II 0,13 III 0,06 IV.

Depuis 1964, nous disposons en collection, sur la station I.R.C.T. de Bouaké (Côte d'Ivoire), de cet hexaploïde qui est chaque année régulièrement autofécondé. Sa fertilité est relativement bonne et les capsules sont généralement pourvues d'un nombre variable de graines viables, qui fournissent une descendance homogène dans laquelle nous avons fréquemment vérifié caryologiquement le maintien de l'état hexaploïde. En 1978, nous avons prélevé des boutons floraux dont l'analyse a donné les résultats du tableau I.

Huit types différents d'association ont été rencontrés. La moitié des 104 cellules-mères examinées ont une méiose régulière avec 39 bivalents, appariés fréquemment par les deux bras chromosomiques.

Vingt-huit cellules comportent 38 II 2 I souvent capables de donner des gamètes équilibrés à 39 chromosomes. Dans 25% des cellules, la présence d'un nombre plus élevé d'univalents et/ou celle de tri et quadrivalents peut conduire à la formation de gamètes déséquilibrés. Néanmoins, une sélection gamétique, puis zygotique, s'exerce ultérieurement, puisque la descendance autofécondée de cet hexaploïde ne donne que des plantes à 78 chromosomes. Au vu de la comparaison entre nos résultats et ceux obtenus antérieurement, et malgré le nombre élevé de générations qui les sépare, aucune régulation de

Tableau I. — Associations chromosomiques à la métaphase I chez l'hexaploïde AADDEE *G. hirsutum* × *G. stocksii* ($6n = 78$), génération $6n/14$

Types d'association				Nombre de cellules	Nombre de chiasmata
I	II	III	IV		
	39			50	3 750
2	38			28	2 058
	37		1	12	918
1	37	1		2	148
4	37			8	574
2	36		1	1	74
3	36	1		1	70
6	36			2	139
107 (0-6)	3 972 (36-39)	3 (0-1)	13 (0-1)	104	7 731

Appariement moyen par cellule : 1,03 I 38,19 II 0,02 III 0,12 IV.
Nombre de chiasmata par cellule : 74,33.
Nombre de chiasmata par bivalent : 1,90.

l'appariement méiotique n'apparaît. Mais il est vrai que l'hexaploïde 6n/o avait déjà une méiose qui n'était pas aberrante. Les génomes A, D et E ici

en présence n'ayant que peu d'affinités, on assiste à des associations ne concernant que les chromosomes de même appartenance génomique.

II. — ANALYSE CARYOLOGIQUE DE L'HEXAPLOÏDE *G. hirsutum* × *G. longicalyx* EN GÉNÉRATION 6n/3

PHILLIPS et STRICKLAND (1966) ont publié des observations détaillées sur la méiose chez cet hexaploïde en génération 6n/o. L'appariement moyen est le suivant: 0,91 I 34,82 II 0,23 III 1,64 IV 0,03 VI sur un total de 146 cellules.

Nous avons effectué des prélèvements sur l'hexaploïde en génération 6n/3 et analysé le même total de 146 cellules. Les résultats apparaissent sur le tableau 2.

Tableau 2. — Associations chromosomiques à la métaphase I chez l'hexaploïde AADFF *G. hirsutum* × *G. longicalyx*, en génération 6n/3

Type d'association						Nombre de cellules	Nombre de chiasmata
I	II	III	IV	V	VI		
	39					21	1541
2	38					13	925
	37		1			15	1106
1	37	1				3	216
4	37					11	777
	36	2				1	70
2	36		1			11	800
3	36	1				7	494
6	36					1	68
	35		2			3	234
1	35	1	1			7	500
2	35	2				2	141
4	35		1			8	572
5	35	1				1	69
8	35					1	70
	34		1			1	75
1	34		1	1		2	143
2	34		2			4	305
3	34	1	1			5	365
4	34	2				2	141
6	34		1			3	203
	33	1	1	1		1	78
	33		3			3	221
1	33	1	2			1	72
2	33	2	1			1	69
4	33		2			3	212
5	33	1	1			2	142
2	32		3			2	146
3	32	1	2			2	150
6	32		2			1	68
	31	1	2	1		1	74
1	31	1	3			1	79
2	31		2		1	1	78
5	31	1	2			1	73
	30		3		1	1	71
7	30	1	2			1	67
8	30	2	1			1	66
5	29	1	3			1	70
298 (0-8)	5 220 (29-39)	48 (0-2)	117 (0-3)	4 (0-1)	3 (0-1)	146	10 551

Appariement moyen par cellule: 2,04 I 35,75 II 0,33 III 0,80 IV 0,03 V 0,02 VI.
Nombre de chiasmata par cellule: 72,3.
Nombre de chiasmata par bivalent: 1,73.

La comparaison des formules caryologiques entre les hexaploïdes $6n/o$ et $6n/3$ est hautement significative, mais comment l'interpréter puisqu'elles n'ont été obtenues ni sur le même lieu, ni la même année? Malgré cette réserve peut-être importante, on peut constater :

— que nous avons 38 types d'associations, pour 26 seulement chez le $6n/o$;

— dans notre étude, un bivalent supplémentaire, deux fois plus d'univalents, avec, par contre, une valeur moitié moindre de quadrivalents. Parmi ces derniers, certains présents chez le $6n/o$ se seraient peut-être dissociés en bivalents et en univalents, et l'augmentation des univalents n'est pas un élément favorable à l'amélioration de l'appariement ;

— par contre, 21 cellules sur 146, soit 1 sur 7, sont ici avec 39 bivalents, alors que PHILLIPS et STRICKLAND (1966) n'avaient rencontré que 7 cellules (soit 1 sur 21) de ce type seulement. De plus, 13 cellules (au lieu de 2) montrent 38 II 2I, avec ici encore la possibilité que les gamètes qui en résultent soient avec 39 chromosomes. Est-ce suffisant pour une restauration partielle de la fertilité de l'hexaploïde après quelques générations d'autofécondation ?

On constate que la descendance est caryologiquement homogène et se maintient au niveau hexaploïde. Ceci implique que les gamètes mâles avec

39 chromosomes sont favorisés lors de la fécondation, probablement par une vitesse de croissance sélective du tube pollinique. L'étude de la descendance des monosomiques de *G. hirsutum*, des lignées d'addition (POISSON, 1970) ou l'autofécondation de pentaploïdes (SCHWENDIMAN, 1973) avait déjà montré un phénomène de sélection gamétique, que l'on peut concevoir pour d'autres niveaux de ploïdie.

Bien que l'on sache que les oosphères supportent mieux un déséquilibre chromosomique, après fécondation, il apparaît que la majorité des graines qui se développent et qui seront ultérieurement capables de germer, est constituée par des hexaploïdes. L'observation du contenu des capsules, maintenues artificiellement sur la plante grâce à un dépôt de gibbécelline, semble confirmer ce schéma : bien qu'il y ait environ 30 à 35 ovules par capsule, on ne recueille effectivement que 4 à 5 graines normalement développées lors de son ouverture.

Après trois générations d'autofécondation, il semblerait qu'une amélioration limitée de la régulation méiotique apparaisse, mais elle n'est pas suffisante pour expliquer l'homogénéité cytologique de la descendance du $6n/3$, essentiellement due à une sélection gamétique et zygotique intense. Pour les polyploïdes, où les génomes mis artificiellement en présence montrent des affinités certaines, un processus de régulation de l'appariement ne paraît pas capable de se mettre en place à court terme.

III. — ANALYSE CARYOLOGIQUE DE L'HYBRIDE F₁ RÉSULTANT DU CROISEMENT ENTRE LES HEXAPLOÏDES *hirsutum* × *longicalyx* et *hirsutum* × *stocksii*

Devant l'impossibilité d'obtenir des hybrides directs entre *G. longicalyx* et les autres espèces diploïdes, nous avons néanmoins tenté la confrontation de cette espèce avec *G. stocksii*, porteuse du génome E où *G. longicalyx* avait tout d'abord été classé. Par le croisement des deux hexaploïdes, nous avons obtenu plusieurs plantes hybrides de formule génomique AADDEF, possédant les 52 chromosomes AADD de *G. hirsutum* auxquels s'ajoutent 13 chromosomes E de *G. stocksii* et 13 chromosomes F de *G. longicalyx*. Les résultats des observations caryologiques apparaissent sur le tableau 3.

Il existe entre les 66 cellules analysées de fortes variations de l'appariement, car 21 classes différentes ont été répertoriées. La présence des deux génomes E et F dans le contexte génétique de *G. hirsutum* provoque une légère asyndèse des chromosomes de cette espèce : ceci est particulièrement évident avec les deux cellules 28 I 25 II, qui ont toutes deux 5 bivalents à un seul chiasma. En moyenne, on constate par cellule 4,13 bivalents appariés par un seul bras chromosomique, mais cette valeur subit d'importantes fluctuations, entre 0 bivalent droit jusqu'à 12 dans le cas de la cellule 12 I 33 II.

BROWN et MENZEL (1952) ont montré dans le cas de combinaisons entre hexaploïdes, que la meilleure estimation de l'appariement (entre *G. stocksii* et *G. longicalyx* dans le cas présent) pouvait être obtenue à partir du raisonnement suivant : s'il ne se forme que des bivalents AD, des trivalents (AD)E ou (AD)F, le nombre maximum d'associations possibles est 26 (bivalents et trivalents comptant pour une association, quadri, penta et hexavalents pour 2).

Au-dessus de cette valeur, on peut admettre qu'il s'agit d'associations entre les chromosomes E et F. Ces auteurs trouvent que l'appariement moyen entre deux espèces combinées dans un hybride hexaploïde est considérablement plus bas que celui observé lors de la confrontation directe entre les deux diploïdes. Mais, en général, lorsque les deux méthodes ont pu être comparées, on trouve que le taux maximum d'appariement dans l'hexaploïde est très proche du taux le plus élevé de bivalents que l'on obtient dans l'hybride diploïde. Dans ce cas présent, cette valeur est donnée par la cellule 12 I 33 II qui montre que 7 bivalents (droits en l'occurrence) peuvent se produire entre chromosomes de *G. stocksii* et de *G. longicalyx*, avec en moyenne deux associations entre ces espèces par cellule.

Tableau 3. — Associations chromosomiques à la métaphase I
chez l'hybride F₁ (AADDEF) entre les hexaploïdes
G. hirsutum × G. stocksii (AADDEE) et G. hirsutum × G. longicalyx (AADDF)

Type d'associations					Nombre de cellules	Nombre de chiasmata
I	II	III	IV	V		
12	33				1	54
18	30				5	267
11	30	1	1		1	62
20	29				5	263
17	29	1			1	53
22	28				11	571
19	28	1			5	271
24	27				4	203
21	27	1			4	211
20	27		1		2	103
19	27			1	1	56
26	26				11	527
23	26	1			2	98
22	26		1		1	54
19	26	1	1		2	104
28	25				2	90
25	25	1			4	189
24	25		1		1	52
21	25	1	1		1	52
23	24	1	1		1	52
19	24	1	2		1	57
<hr/>						
1 796 (11-28)	1 441 (24-33)	22 (0-1)	11 (0-2)	1 (1)	66	3 389 (44-62)

Appariement moyen par cellule : 21,83 I 27,21 II 0,33 III 0,17 IV 0,003 V.
Nombre de chiasmata par cellule : 51,33.
Nombre de chiasmata par bivalent : 1,84.

IV. — DISCUSSION

On trouvera sur la figure 1 l'histogramme de la distribution des bivalents chez les hexaploïdes et la combinaison hexaploïde analysés.

L'appariement chromosomique chez l'hexaploïde *G. hirsutum* × *G. stocksii* apparaît comparable à celui d'un amphidiploïde. La fertilité ne semble pas avoir subi de modifications au fil des générations et c'est sûrement un cas particulier dû à l'éloignement des génomes A et D, d'une part, E, d'autre part.

Chez l'hexaploïde *G. hirsutum* × *G. longicalyx*, des affinités entre essentiellement les génomes A de *G. hirsutum* et F de *G. longicalyx* se concrétisent par la présence de multivalents, indice de remaniements génomiques. D'après LOUANT *et al.* (1977), ces derniers se traduisent soit par une variabilité des caractères morphologiques (cas de la descendance du 6n *G. hirsutum* × *G. sturtianum* de génome C), soit par une stérilité qui croît à chaque descendance jusqu'à devenir complète dans l'hexaploïde *G. hirsutum* × *G. raimondii* de génome D, après trois ou quatre générations. Ce stade ne paraît pas atteint chez le 6n/3 *G. hirsutum* × *G. longicalyx*, dont nous suivons l'évolution.

L'analyse caryologique de l'hybride F₁ montre qu'il est très vraisemblable que les deux espèces *G. stocksii* et *G. longicalyx* appartiennent bien à des génomes différents ; il était donc logique, comme PHILLIPS et STRICKLAND (1966) l'ont fait, d'attribuer à *G. longicalyx* un autre génome que E. Par contre, l'appariement y est suffisamment élevé, surtout en tenant compte du contexte hexaploïde, pour que se pose une nouvelle fois le problème de la position taxonomique de ce génome F par rapport à ceux préalablement reconnus. Les résultats de notre analyse indiquent que les génomes E et F ne sont sûrement pas les plus éloignés, comme PHILLIPS et STRICKLAND (1966) le supposaient. JOHNSON et THEIN (1970) signalent que la distribution des protéines dans les graines rapproche *G. longicalyx* du génome B et de certaines espèces australiennes (*G. sturtianum* et *G. robinsonii*) du génome C. PARKS *et al.* (1975), examinant la distribution des pigments flavoniques dans les pétales, trouvent des similitudes entre *G. longicalyx* et *G. triphyllum* (génome B), ainsi qu'avec les espèces du génome E. En définitive, dans l'état actuel de nos connaissances sur les relations phylogénétiques entre cotonniers diploïdes, *G. longicalyx* apparaît comme

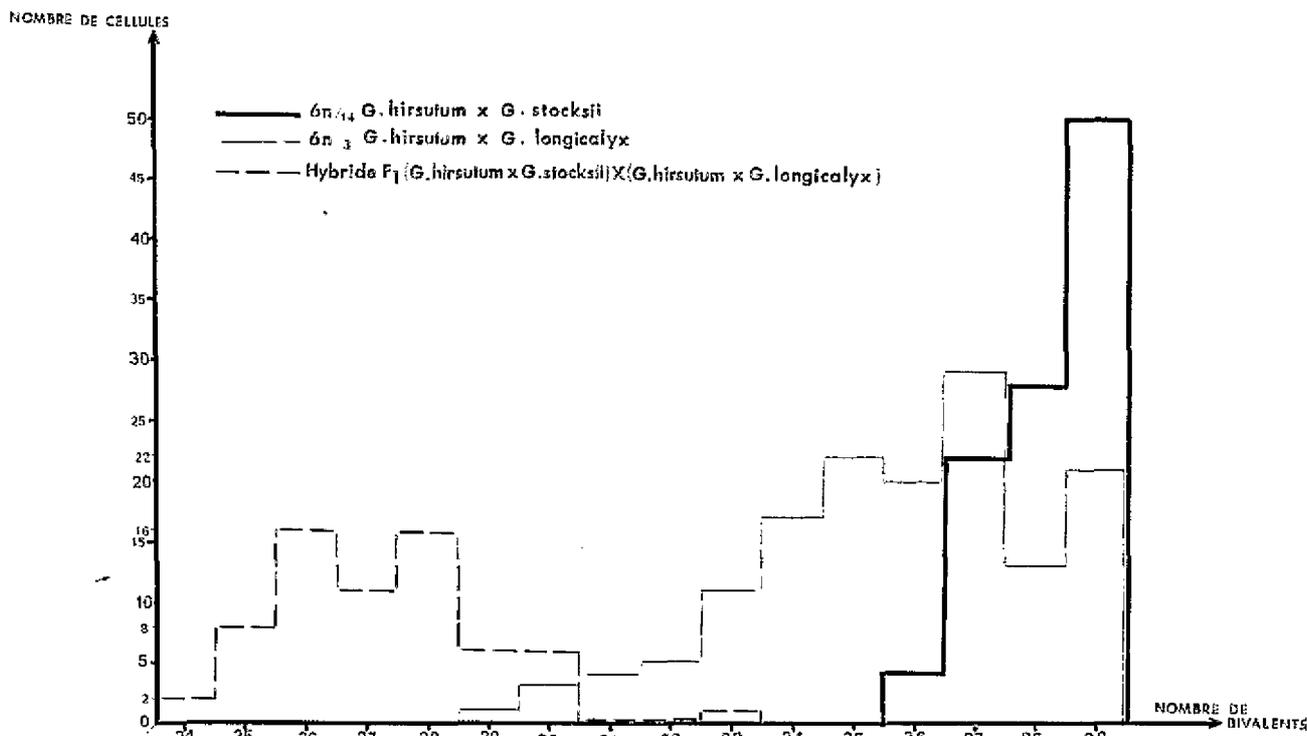


Fig. 1. — Histogramme de fréquence des bivalents.

un génome « mixte » apparenté à tous les autres génomes (à l'exception de D). Il semblerait, notamment avec sa position géographique particulière,

situé à la « charnière » de la divergence entre les espèces de l'Ancien Monde et pourrait être considéré comme une relique d'un ancêtre commun.

BIBLIOGRAPHIE

- BEASLEY J.O., 1942. — Meiotic chromosome behaviour in species, species hybrids, haploids and induced polyploids of *Gossypium*. *Genetics*, 27, 25-54.
- BROWN M.S. and M.Y. MENZEL, 1952. — Polygenomic hybrids in *Gossypium*. *Genetics*, 37, 242-263.
- EDWARD G.A. and M.A. MIRZA, 1979. — Genomes of the Australian wild species of cotton. II - The designation of a new G genome for *Gossypium bickii*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 21, 3, 367-372.
- HUTCHINSON J.B., R.A. SILOW and S.G. STEPHENS, 1947. — The evolution of *Gossypium*. *Oxford Univ. Press*, London, 169 pp.
- HUTCHINSON J.B. and B.J.S. LEE, 1938. — Note from the East African Herbarium. IX - A new species of *Gossypium* from Central Tanganyika. *Kew Bull.*, 2, 220-223.
- JOHNSON B.L. and M.M. THEIN. — Assessment of evolutionary affinities in *Gossypium* by protein electrophoresis. *Am. J. Bot.*, 57, 1081-1092.
- LOVANT B.P., R. MARECHAL et J.P. BAUDOIN, 1977. Les facteurs agissant sur les transferts de matériel génétique chez les hybrides bispécifiques. Principes utiles aux sélectionneurs et perspectives dérivant de l'étude des croisements interspécifiques dans le genre *Gossypium*. *Cot. Fib. trop.*, 32, 1, 39-57.
- PARKS C.R., W.L. EZELL, D.E. WILLIAMS and D.L. BREYER. — The application of flavonoids distribution to taxonomic problems in the genus *Gossypium*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 102, 350-361.
- PHILLIPS L.L. and M.A. STRICKLAND, 1966. — The cytology of a hybrid between *Gossypium hirsutum* and *G. longicalyx*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 8, 91-95.
- POISSON C., 1970. — Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium* : transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde *G. hirsutum*. *Thèse Doct. es-sciences*, Orsay, 76 pp.
- SAUNDERS J.A., 1961. — The wild species of *Gossypium* and their evolutionary history. *Oxford Univ. Press*, London, 62 pp.
- SCHWENDIMAN J.A., 1978. — L'amélioration du cotonnier *Gossypium hirsutum* par hybridation interspécifique : utilisation des espèces *G. barbadense* et *G. stocksii*. *Thèse Doct. es-sciences*, Orsay, 164 pp.

SUMMARY

An attempt has been made to compare the meiotic pairing in metaphase I of synthetic cotton hexaploids, G. hirsutum × G. stocksii in generation 6n/14 and G. hirsutum × G. longicalyx in generation 6n/3, with the configurations observed at the time of their creation (generation 6n/0).

In the 6n/14 generation of G. hirsutum × G. stocksii, meiosis is almost regular, most of the cells possessing around 39 bivalents, and its karyological formula remaining almost identical. The genomes A, D and E present, exhibit very little affinity and their associations only concern those chromosomes in the same genomic group.

In the 6n/3 generation of G. hirsutum × G. longi-

calyx, a slight improvement in meiotic regularity seems to appear, with the dissociation of certain quadrivalents into bivalents and univalents. However this is insufficient to explain the homogeneity of the progeny, due essentially to gametic and zygotic selection.

In the F₁ hybrid obtained by crossing the two hexaploids, a maximum of 7 straight bivalents, involving chromosomes of G. stocksii and G. longicalyx with an average of two associations between these species per cell is observed. The cytological affinities are far from negligible and G. longicalyx would appear to be a mixed genome occurring at the "hinge point" of divergence of the Old World Species.

RESUMEN

Se ha intentado comparar el apareamiento meiótico en metafase I de hexaploides sintéticos de algodoneros, G. hirsutum × G. stocksii llegado a generación 6n/14 y G. hirsutum × G. longicalyx en generación 6n/3, con las configuraciones observadas cuando se procedió a su creación (generación 6n/0).

En el 6n/14 G. hirsutum × G. stocksii, la meiosis es casi regular, la mayoría de las células se aproxima a 39 bivalentes, su fórmula cariológica continua prácticamente idéntica. Los genomas A, D y E en presencia, sólo tienen poca afinidad, las asociaciones conciernen sobre todo los cromosomas de la misma pertenencia genómica.

En el 6n/3 G. hirsutum × G. longicalyx, parece

producirse un ligero mejoramiento de la regularidad meiótica: ciertos cuadrivalentes presentes en el origen, parecen haberse disociado en bivalentes y univalentes. Sin embargo, es insuficiente para explicar la homogeneidad de la descendencia, debida esencialmente a una selección gamética y zigótica.

En el híbrido F₁, realizado mediante el cruce de los dos hexaploides, se comprueba un máximo de 7 bivalentes derechos, entre cromosomas de G. stocksii y G. longicalyx, con un promedio de dos asociaciones entre estas especies por célula. Las afinidades citológicas no son despreciables y G. longicalyx aparece como un genoma mixto situado en la charnela de la divergencia de las especies del Antiguo Mundo.