

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO
(I.N.É.A.C.)

Recherches sur les possibilités
d'améliorer le cotonnier
par l'introggression directe
de caractères provenant
de *Gossypium Raimondii* ULBR.

PAR

B.P. LOUANT

Docteur en Sciences agronomiques

SÉRIE SCIENTIFIQUE N° 116

1973

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU MINISTÈRE BELGE
DE L'ÉDUCATION NATIONALE ET DE LA CULTURE

RECHERCHES
SUR LES POSSIBILITÉS
D'AMÉLIORER LE COTONNIER
PAR L'INTROGRESSION DIRECTE
DE CARACTÈRES PROVENANT DE
GOSSYPIUM RAIMONDII ULBR.

D/1973/0268/1

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO
(I.N.É.A.C.)

Recherches sur les possibilités
d'améliorer le cotonnier
par l'introgession directe
de caractères provenant
de *Gossypium Raimondii* ULBR.

PAR

B.P. LOUANT

Docteur en Sciences agronomiques

SÉRIE SCIENTIFIQUE N° 116

1973

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU MINISTÈRE BELGE
DE L'ÉDUCATION NATIONALE ET DE LA CULTURE

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	11
GÉNÉRALITÉS	13
Introduction	13
A. Le genre <i>Gossypium</i>	18
1. Nomenclature et classification	18
2. Possibilités d'hybridation entre espèces	21
3. Phylogénie du genre <i>Gossypium</i>	21
4. Point de vue agronomique	24
B. Bref aperçu de l'amélioration cotonnière au Congo.	24
1. Espèce cultivée	25
2. Variétés cultivées.	25
3. Méthode d'amélioration classique utilisée au Congo	26
4. Méthodes non-classiques de création et d'amélioration au Congo	28
5. Méthode aphyliétique d'introgression	30
C. Introgression directe de caractères de <i>G. raimondii</i> ULBR.	31
1. Justification du choix de l'espèce diploïde	31
2. Technique de création des souches introgressées	31
3. Syndèse en tant qu'expression des affinités interspécifiques	33
4. Possibilités d'échange de matériel génique.	34
5. Introgression de caractères de quelques cotonniers sau- vages	35
Conclusions	36

PREMIÈRE PARTIE

Résultats obtenus en sélection par introgression.

CHAPITRE PREMIER. <i>Matériel végétal utilisé, caractères étudiés, techni- que et principes généraux d'analyse</i>	37
1. Matériel végétal utilisé	37

2. Caractères étudiés	38
a. Résistance de la fibre	38
b. Longueur de la fibre	39
c. Rendement à l'égrenage	39
d. Rendement parcellaire	39
e. Poids de 100 graines	39
f. Poids moyen de la capsule	39
g. Analyse textile complète	40
3. Témoins	40
4. Conditions écoclimatiques et variabilité stationnelle	41
5. Correction des données	47
6. Principes généraux d'analyse	48

CHAPITRE II. *Potentialités de la méthode aphylétique d'introgression en sélection cotonnière*

1. Préliminaires	49
2. Pressions de sélection	50
a. Description et justification des pressions de sélection	50
b. Évolution des quatre principaux caractères (IP_0 , % F, LgF, Rdt)	51
c. Principaux effets des pressions de sélection	60
3. Classification des lignées en deux populations P_1 et P_2	61
a. Discrimination	61
b. Caractéristiques de P_1 et P_2	62
c. Origine de P_1 et P_2 et évolution sous l'effet des pressions de sélection	66
d. Relations entre les quatre principaux caractères chez P_1 et P_2 en I_6	69
4. Stratification des populations P_1 et P_2	72
a. Strates	72
b. Caractéristiques de S_1, S_2, S_3, S_4	77
c. Relations en I_6 , entre les quatre principaux caractères chez S_1, S_2, S_3 , et S_4	80
d. Analyse de la variance	81
5. Discussion et interprétation	83
a. Discussion	83
b. Interprétation	86

CHAPITRE III. *Les résultats en tant qu'individualités* 87

1. Présentation des résultats	87
-----------------------------------------	----

2. Description	88
a. Premier cas : lignées de bonne valeur culturale, dont la résistance de la fibre est améliorée	88
b. Deuxième cas : lignées sans valeur culturale, dont la résistance de la fibre est fortement améliorée	89
c. Troisième cas	89
3. Analyses complètes, tests de filature et commentaires	101
a. Premier cas	101
b. Deuxième cas	105
c. Troisième cas	105
CHAPITRE IV. <i>Interprétation synthétique et conclusions</i>	111
1. Interprétation synthétique	111
2. Conclusions	112

DEUXIÈME PARTIE

Effets des remaniements génomiques au cours des générations d'allohexaploïdes

CHAPITRE PREMIER. <i>Utilité des transferts intergénomiques — possibilité de les augmenter — leur mise en évidence</i>	115
1. Situation du problème cytologique dans son cadre agronomique	115
2. Possibilité d'augmenter les transferts intergénomiques	116
3. Mise en évidence de l'augmentation des transferts intergénomiques	118
4. Conclusion	119
CHAPITRE II. <i>Triploïdes, hexaploïdes et pentaploïdes. Expression des affinités et appariements méiotiques</i>	120
1. Triploïdes	120
2. Hexaploïdes	121
3. Pentaploïdes et compétition entre génomes D_h et D_5	122
4. Conclusions	124
CHAPITRE III. <i>Observations cytologiques sur les pentaploïdes issus de générations successives d'hexaploïdes</i>	124
1. Matériel utilisé	124
2. Spectres observés	125
3. Nombres de chromosomes	141

4. Nombres chromosomiques aberrants	142
a. Cytomixie	142
b. Erreurs de comptage	145
5. Nombres moyens d'éléments	145
6. Nombres moyens d'univalents et de bivalents	147
a. Le nombre d'univalents diminue de $5n/0$ à $5n/2$	147
b. Le nombre de bivalents diminue également de $5n/0$ à $5n/2$	148
7. Nombres de multivalents	148
 CHAPITRE IV. <i>Interprétation</i>	 153
1. Portée de l'allosyndèse	153
2. Univalents, bivalents et allosyndèse	156
a. La cytomixie	159
b. L'allosyndèse D_h-D_s , les substitutions D_h-D_s , et l'hétérozygotie structurelle	159
3. Multivalents et expression limite de l'allosyndèse	159
 CHAPITRE V. <i>Conclusions de la deuxième partie</i>	 161
1. Remaniements, cumul des échanges, stimulation de l'affinité et comportement limite des génomes	161
2. Augmentation et élargissement des possibilités de l'introgres- sion	163
3. Variabilité cytologique entre $5n/0$, $5n/1$ et $5n/2$ et sélection	164
4. Point de vue cytologique — Mesure de l'affinité	164
 CONCLUSIONS GÉNÉRALES	 167
 BIBLIOGRAPHIE	 173

AVANT-PROPOS

Nous exprimons toute notre gratitude à MM. les Professeurs F. HENDRICKX et A. MOËS qui ont bien voulu patronner nos recherches.

Nos remerciements vont aussi à MM. les Professeurs P. DAGNELIE, R. VANDERWEYEN et J. BOUHARMONT, qui ont très aimablement collaboré à la mise au point de cette dissertation.

Le Docteur W. WOUTERS nous a familiarisé avec les problèmes cotonniers, nous a proposé cette étude, nous a aidé en maintes circonstances, et nous a prodigué ses conseils et ses remarques sans nous ménager ni son temps ni sa patience; qu'il trouve ici l'expression de notre vive reconnaissance.

Nous remercions M. R. MARÉCHAL dont la compétence et la bienveillante attention nous furent d'un précieux secours à chaque étape de nos recherches.

Notre dette de reconnaissance est très grande envers le Docteur J. DEMOL qui suivit nos travaux en Afrique, et prit à cœur la bonne marche de ceux-ci.

Nous remercions vivement M. le Professeur RAES et ses collaborateurs du laboratoire textile de l'Université de Gand qui se sont chargés fort aimablement des analyses technologiques indispensables.

Nous tenons à remercier l'Institut national pour l'Étude agronomique du Congo (I.N.É.A.C.) et les membres de son personnel avec qui la plus grande part de nos travaux furent exécutés, sous la bienveillante Direction Générale de M. L. MUKENDI, actuellement Secrétaire Général au Ministère de l'Agriculture à Kinshasa.

Enfin, les autorités de la Faculté des Sciences agronomiques de l'Université LOVANUM, à Kinshasa, nous ont permis d'achever nos observations et d'interpréter les résultats acquis; il nous est également agréable de leur dire merci.

GÉNÉRALITÉS

INTRODUCTION

La grande difficulté à laquelle se heurte tôt ou tard l'améliorateur, réside dans le renouvellement du patrimoine génétique du matériel qu'il travaille. Rompre les liens d'une variabilité devenue trop étroite constitue alors la condition *sine qua non* à l'introduction de caractères nouveaux dans l'espèce cultivée.

Dès 1948, W. WOUTERS évoque cette question à propos de l'introduction des caractères de tolérances à l'égard des maladies et des insectes ; en 1953, il la définit, à juste titre, comme étant « la hantise et la pierre philosophale de tout sélectionniste ».

L'évolution des exigences du marché mondial est telle, que l'agronome doit donner à ce problème d'ordre général, une solution d'application particulière au cotonnier. En effet, d'une part, les impératifs de la production et de la consommation, varient sensiblement avec la conjoncture et, d'autre part, les qualités requises n'existent pas toujours dans le patrimoine génétique exploitable de la population cultivée ; parfois même, elles en ont été complètement éliminées. Les sélections et les résélections ont contribué à relever le taux d'homozygotie, à éliminer de nombreux gènes et, par conséquent, à resserrer les limites de la potentialité génétique. Ainsi, le matériel « Upland » (1), le plus généralement cultivé, résulte d'éliminations successives effectuées au sein de populations de plus en plus restreintes ; ces éliminations n'ont pas toujours tenu compte de caractéristiques non recherchées dans le passé, mais exigées actuellement ou exigibles dans l'avenir.

(1) L'expression « matériel Upland » est synonyme de *G. Hirsutum* L. var. *hirsutum* (*G. hirsutum* L. var. *typicum* HUTCHINSON [1939]).

Une amélioration notable de certaines qualités ne peut plus être envisagée sur la base des méthodes classiques de création et de sélection (1).

Si l'amélioration classique du cotonnier par lignées pures a permis, dès le début du siècle, les progrès spectaculaires réalisés tant en Égypte, par BALLS, qu'aux États-Unis, par KEARNEY, de nombreuses observations ont cependant conduit certains auteurs à associer l'idée d'auto-fécondations répétées à l'idée de dégénérescence.

En ce qui concerne l'augmentation de la productivité, WADDLE et RICHMOND [1950] ont montré que les principales variétés « Upland », cultivées aux États-Unis, ont atteint les limites des ressources génétiques exploitables. Pour RICHMOND [1951], la détérioration relative de certains matériels purifiés n'est pas due uniquement à une simple dégénérescence. Il l'attribue aussi à l'évolution de toute sélection vers une plasticité moindre et à l'étroitesse de la technique d'amélioration; celle-ci se base souvent sur un nombre encore trop restreint de caractères, aussi bien dans le choix des têtes de lignées qu'en cours de sélection.

Si la méthode de sélection généalogique est défendable, il faut donc admettre que les techniques d'application doivent être soumises à l'idée générale du maintien d'une certaine variabilité génétique.

Dans le cadre de la sélection par lignées pures, la sauvegarde de la variabilité génétique oblige à recourir périodiquement à des croisements intervariétaux. Lors de la réalisation de ceux-ci, l'un des parents est souvent choisi dans le matériel déjà adapté à la culture. Par effet de disjonction, le croisement effectué entraîne un éparpillement des qualités accumulées dans ce matériel.

Vu le nombre particulièrement élevé de qualités culturelles et technologiques exigées chez le cotonnier, et la nature souvent hautement polygénique des caractères dont elles dépendent, le sélectionneur se trouve devant une faible probabilité de pouvoir les rassembler. Dès lors, il lui est difficile de répondre encore aux impératifs très stricts qui lui sont imposés notamment en matière d'uniformisation du produit commercial. KNIGHT [1954] considère cette difficulté comme ayant été l'une des principales raisons de l'abandon de cette méthode dans certaines régions cotonnières (Soudan).

La conservation des qualités acquises au cours des sélections antérieures est pourtant théoriquement possible par l'utilisation du « crossing-over » dans un système classique de rétrocroisement [KNIGHT,

(1) Les méthodes habituelles sont dites classiques, par opposition à des méthodes plus élaborées qui seront décrites plus loin.

1945; THOMAS, 1952]. Le parent adopté est alors rétrocroisé avec un parent donneur. La méthode ne s'applique qu'à des caractères monogéniques ou régis par un nombre restreint de gènes dont la ségrégation s'effectue normalement suivant la théorie mendélienne; cela n'est pas le cas pour la plupart des qualités recherchées chez le cotonnier.

Quelques liaisons défavorables entre propriétés désirées et indésirables peuvent être rompues par l'exploitation du phénomène du « crossing-over ». Un caractère de résistance à la bactériose ⁽¹⁾, le transfert de certains types de pilosité ⁽²⁾, et le caractère « glandless »⁽³⁾, ont pu être introduits par cette méthode.

Le phénomène responsable de ces ruptures est relativement peu fréquent. Il pourrait augmenter le nombre de combinaisons nouvelles, mais il ne peut se produire que dans du matériel hétérozygote, c'est-à-dire entre chromosomes non homologues. L'homozygotie augmente très rapidement au cours des générations autofécondées subséquentes et, de ce fait, la fréquence des possibilités de « crossing-over » diminue pour atteindre, dès la F₃, un niveau inutilisable en pratique. Hors quelques cas particuliers, la plupart des qualités commerciales sont induites par un nombre élevé de gènes dont l'expression dépend encore des « modifier complexes » de HARLAND [1939]. Les liaisons défavorables entre caractéristiques apparaissent donc nombreuses et difficiles à briser. Aussi, l'utilisation du « crossing-over » ne peut-elle être considérée ici comme d'application générale.

Dans certaines conditions, la diminution de la variabilité due à la purification peut parfois être freinée. Ainsi, les méthodes « type sélection » [COOK, 1932], « mass pedigree selection » [HARLAND, 1949], « bulked progeny test » [RICHMOND, 1951], sont basées sur deux principes admis par de nombreux auteurs, dont MASON [1938], WADDLE [1950], MANNING, C.W. [1955], MANNING, H.L. [1955], MILLER et *al.* [1958, 1962].

Il s'agit : (a) de sauvegarder la variabilité par la diffusion de cultivars moins purifiés, par conséquent moins stables; (b) de ne plus sacrifier la sélection primaire (mode d'exploitation des ségrégations exprimées en F₂) à la sélection secondaire dont le potentiel serait largement inférieur.

Ces méthodes seraient difficilement applicables au Congo vu les conditions dans lesquelles doivent se réaliser les diffusions de semences, conditions qui entraînent l'obligation de recourir à des variétés très stables [LECOMTE, 1949; WOUTERS, 1957; DE COENE et *al.*, 1962]. En outre, le matériel américain travaillé de la sorte est, au départ, plus

(1) *Xanthomonas malvacearum*.

(2) Facteur de résistance aux jassides (*Empoasca* spp.).

(3) Absence de gossypol.

homogène que celui dont dispose l'Afrique; en effet, ce dernier est enrichi d'apports est-africains introduits au cours de la période de présélection [HUTCHINSON et *al.*, 1947; HUTCHINSON, 1959].

Toutes ces tentatives de sauvegarde du patrimoine génétique reposent sur l'existence et l'exploitation de la variabilité intraspécifique.

Les hybrides intraspécifiques constituent une source de variabilité à ne pas dédaigner. Dans la recherche de l'obtention d'une fibre ⁽¹⁾ à résistance mécanique hautement améliorée, le matériel importé d'Amérique au cours de la période de présélection, a été d'une grande utilité en Afrique; les fibres des cotonniers cultivés dans l'est-africain, par exemple, font preuve d'une résistance souvent légèrement plus élevée que celle observée chez les « Upland », les plus répandus en Amérique. Par ailleurs les types « Acala » du Mexique et du Guatemala, ainsi que le cotonnier « Hopi » (*G. hirsutum* race *punctatum* J.B.H.) d'Arizona, ont permis l'obtention de fibres de bonne qualité [FULTON, 1938, EWING, 1956].

Pour la région sud du Congo, les possibilités d'amélioration sont encore loin d'être épuisées dans le matériel actuel; dans celui-ci interviennent l'espèce *G. hirsutum*, représentée par les variétés importées d'Amérique (Triumph) et d'Afrique de l'Est (U₄), et l'espèce *G. barbadense* L. représentée par la variété « Ishan ».

Cependant, on a constaté que des progrès très sensibles, dans l'amélioration de la qualité de la fibre et des résistances aux maladies, peuvent avantageusement s'obtenir en suivant d'autres voies que celles de l'amélioration classique. Or, si l'amélioration de la qualité de la fibre concerne le monde cotonnier en général, il est certain qu'elle intéresse tout particulièrement les producteurs africains.

Les cotons d'Afrique sont très appréciés par les filateurs pour leur grade élevé, c'est-à-dire pour leur propreté; ceci est dû au mode de cueillette et de triage manuels par une main-d'œuvre familiale. Cette propreté leur confère une place de choix sur le marché mondial, en marge des grandes concurrences existant entre les cotons d'un grade moins élevé.

Si les productions qui régissent le marché mondial, principalement celles des États-Unis, gagnaient en qualité, il faudrait que le coton africain soit prêt à soutenir la concurrence. Au cas où l'Afrique n'aurait pas produit des variétés de valeur équivalente, mais typiquement africaines, elle se trouverait dans l'obligation d'importer des variétés ainsi améliorées des États-Unis, pour s'aligner sur les grands producteurs. L'utilisation de telles variétés provoquerait une brusque diminu-

(1) Dans ce travail, nous utiliserons exclusivement le terme « fibre » suivant en cela un usage général. Il est bien entendu que le cotonnier ne présente pas de fibres, au sens botanique du terme, mais des poils portés par le spermodermis.

tion de la production cotonnière africaine, suite au manque de résistance aux insectes locaux, aux cycles végétatifs trop courts, etc. L'améliorateur, par sélection et croisements, devra alors adapter ce matériel importé aux conditions écologiques de l'Afrique.

Les aléas des introductions sont donc tels qu'il y a lieu d'en prévenir les conséquences, en améliorant sur place la qualité de la fibre des cotonniers actuellement répandus en Afrique et au Congo; ceci garantira un niveau concurrentiel sur le marché mondial et l'avenir de la culture cotonnière à longue échéance.

Par suite de l'amélioration toujours croissante des qualités des produits synthétiques, la haute résistance mécanique constitue une caractéristique dont l'introduction paraît offrir un grand intérêt.

De même, la culture serait affranchie d'impératifs coûteux, si le sélectionneur pouvait transmettre aux variétés actuelles des caractères particuliers de résistance aux maladies.

Ces considérations revêtent une grande importance; en effet, il ne s'agit pas seulement d'améliorer une plante industrielle, mais aussi de permettre la préservation d'un complexe socio-économique équilibré, difficilement remaniable. Le coton est une matière noble dont l'utilité n'est plus à démontrer; en outre, dans les pays du tiers monde, notamment au Congo, il constitue souvent l'unique source de revenus pour certaines populations. Il détermine l'infrastructure agricole de régions qui, sans lui, susciteraient beaucoup moins d'intérêt; de plus, il y conditionne souvent la production vivrière.

Aux États-Unis, faut-il le dire, l'économie des États du Sud, est en grande partie, axée sur la production du coton. Là aussi, les conditions écologiques et socio-économiques rendent difficile la reconversion de cette culture.

Envisager, par exemple, une amélioration de 40 à 50 % de la résistance mécanique de la fibre revient à programmer l'introduction d'un caractère nouveau dans le matériel cultivé. Une telle ambition exige le recours à des techniques spéciales, qui exploitent le patrimoine génétique de l'ensemble du genre *Gossypium*.

Les travaux de BEASLEY [1940-1942], RICHMOND [1949-1951], HARLAND [1955], LEWIS [1957], SANTHANAM [1958], KAMMACHER [1956-1960], MARÉCHAL [1962] sont autant de confirmations, tant sur le plan génétique et cytologique que sur le plan agronomique, de l'affirmation de WOUTERS [1948]: cet auteur considérait alors que les moyens susceptibles, soit d'apporter des caractères nouveaux, soit d'améliorer à un degré suffisant les qualités des variétés cultivées, devaient être recherchés en dehors des méthodes habituelles de sélection, et notamment dans le potentiel offert par les espèces diploïdes sauvages, utilisées en hybridation interspécifique.

A Gandajika, l'I.N.É.A.C. avait mis sur pied un programme basé sur la création et la purification d'hybrides interspécifiques dans le but d'étudier les possibilités en cette matière. Les méthodes d'exploitation de patrimoine génétique du genre *Gossypium* à des fins agronomiques demandaient certaines mises au point. La définition d'une de ces méthodes, où l'hybridation interspécifique vise à l'amélioration de la résistance mécanique de la fibre, fait l'objet de cette étude.

A. — *Le genre « Gossypium ».*

1. Nomenclature et classification.

Le genre *Gossypium* se compose d'une trentaine d'espèces qui peuvent, d'après leur nombre chromosomique, se subdiviser en deux catégories : les diploïdes à $2n = 26$, et les amphidiploïdes à $2n = 52$, dites couramment tétraploïdes [DENHAM, 1924; ZAITZEV, 1928].

Les espèces diploïdes se répartissent en six types génomiques ou cytotypes représentés par les indices A, B, C, D, E et F. Chaque génome entraîne des différences morphologiques de valeur taxonomique.

BEASLEY [1940-1942], auteur de cette répartition, définit cinq types, A, B, C, D, E. En 1966, PHILLIPS et STRICKLAND étudient la cytologie des triploïdes et des hexaploïdes obtenus à partir de croisements entre *G. hirsutum* et les espèces des groupes A, B, C, D et E. Ces auteurs aboutissent à la conclusion que *G. longicalyx* HUTCH. et LEE se distingue nettement des autres cotonniers du groupe E auquel il était précédemment rattaché. Ils reconnaissent ainsi un sixième cytotype désigné par l'indice F, dont l'unique représentant est *G. longicalyx*. Cette nouvelle définition est admise, semble-t-il, par beaucoup de spécialistes.

Les espèces tétraploïdes, quant à elles, possèdent en phase haploïde 13 chromosomes équivalents à ceux du génome A et 13 chromosomes équivalents à ceux du génome D. Dans ce dernier cas, nous sommes en présence d'une formule génomique (AD) telle que la possède *G. hirsutum* et *G. barbadense*, cotonniers les plus généralement cultivés [SKOVSTED, 1937, BEASLEY, 1942]. Schématiquement, la littérature présente les groupements d'espèces comme suit :

- Génome A : espèces cultivées, asiatiques et africaines,
- Génome B : espèces sauvages africaines,
- Génome E et F : espèces sauvages, africaines et arabes,
- Génome C : espèces sauvages australiennes,
- Génome D : espèces sauvages américaines,

TABLEAU I
Le genre *GOSSYPIUM*
(d'après FRYXELL, 1969).

Sous-genres, Sections, et Sous-sections	Espèces	Génomes	Origines
Sous-genre GOSSYPIUM			
<i>Section GOSSYPIUM</i>			
Sous-sect. <i>Gossypium</i>	<i>G. herbaceum</i> L.	A ₁	Afrique, Asie
	<i>G. arboreum</i> L.	A ₂	Afrique, Asie
Sous-sect. <i>Anomala</i>	<i>G. anomalum</i> WAWR. ex WAWR. et PEYR.	B ₁	Afrique
	<i>G. barbosanum</i> PHILL. et CLEM.	B ₃	Iles du Cap Vert
	<i>G. capitiviridis</i> MAUER	B ₄ ⁽¹⁾	Iles du Cap Vert
Sous-sect. <i>Triphylla</i>	<i>G. triphyllum</i> (HARV. ex HARV. et SOND.) HOCHR.	B ₂	Afrique du Sud
<i>Section PSEUDOPAMBAK</i>			
Sous-sect. <i>Pseudopambak</i>	<i>G. stocksii</i> MAST. ex HOOK.	E ₁	Arabie
	<i>G. somalense</i> (GURKE) HUTCH.	E ₂	Somalie
	<i>G. areysianum</i> (DEFL.) HUTCH.	E ₃	Arabie
	<i>G. incanum</i> (SCHWARTZ) HILLC.	E ₄ ⁽¹⁾	Aden
Sous-sect. <i>Longiloba</i>	<i>G. longicalyx</i> HUTCH. et LEE	F ₁	Tanganika-Uganda-Soudan
Sous-genre STURTIA			
<i>Section STURTIA</i>			
Sous-sect. <i>Karpasoides</i>	<i>G. sturtianum</i> WILLIS	C ₁	Australie
	<i>G. sturtianum</i> var. <i>nandewarensis</i> (DER.) FRYX.	C _{1-n}	Australie
	<i>G. robinsonii</i> F. MUELL.	C ₂	Australie
<i>Section HIBISCOIDEA</i>			
Sous-sect. <i>Grandicalyx</i>	<i>G. costulatum</i> TOD.	C ₅ ⁽¹⁾	Australie
	<i>G. populifolium</i> (BENTH.) MUELL. ex TOD.	C ₆ ⁽¹⁾	Australie
	<i>C. cunninghamii</i> TOD.	C ₇ ⁽¹⁾	Australie
Sous-sect. <i>Hibiscoidea</i>	<i>G. australe</i> F. MUELL.	C ₃	Australie
	<i>G. bickii</i> PROKH.	C ₄ ⁽¹⁾	Australie
	<i>G. pulchellum</i> (GARDN.) FRYX.	C ₈ ⁽¹⁾	Australie
Sous-genre HOUZINGENIA			
<i>Section HOUZINGENIA</i>			
Sous-sect. <i>Houzingenia</i>	<i>G. trilobum</i> (MOC. et SESS. ex DC.) SKOV. emend. KEARN.	D ₈ ⁽¹⁾	Mexique
	<i>G. thurberi</i> TOD.	D ₁	Mexique-Arizona
Sous-sect. <i>Selera</i>	<i>G. gossypoides</i> (ULBR.) STANDL.	D ₆	Mexique
Sous-sect. <i>Erioxylum</i>	<i>G. aridum</i> (ROSE et STANDL.) SKOV.	D ₄	Mexique
	<i>G. lobatum</i> CENTRY	D ₇	Mexique
Sous-sect. <i>Caducibracteolata</i>	<i>G. armourianum</i> KEARN.	D ₂₋₁	Mexique
	<i>G. harknesii</i> BRANDG.	D ₂₋₂	Mexique
Sous-sect. <i>Intergrifolia</i>	<i>G. klotzchianum</i> ANDERSS.	D _{3-k}	Iles Galapagos
	<i>G. davidsonii</i> KELL.	D _{3-d}	Mexique
Sous-sect. <i>Austro-Americana</i>	<i>G. raimondii</i> ULBR.	D ₅	Perou
Sous-genre KARPAS			
	<i>G. tomentosum</i> NUTT. ex SEEM.	(AD) ₃	Iles Hawaï
	<i>G. hirsutum</i> L.	(AD) ₁	Amérique du Nord
	<i>G. darwinii</i> WATT	(AD) ₄	Iles Galapagos
	<i>G. barbadense</i> L.	(AD) ₂	Amérique du Sud

(¹) = désignation provisoire du génome, cytologiquement non confirmée.

- Génome AD : espèces cultivées américaines ainsi que les espèces sauvages :
G. tomentosum NUTT., endémique aux îles Hawaiï et
G. darwini WATT, endémique aux îles Galapagos.

Le tableau I reprend pour mémoire la correspondance entre génomes, sections taxonomiques et répartition géographique du genre *Gossypium*.

Ce qui précède donne une idée de la diversité théorique du patrimoine génétique dont dispose l'améliorateur pour rénover la variabilité des types cultivés. Cependant, le transfert de matériel génique d'espèce à espèce, lorsqu'il est réalisable entre chromosomes, dépend des possibilités d'hybridations entre ces dernières. Ce sujet est traité au paragraphe suivant.

2. Possibilités d'hybridation entre espèces.

Le premier problème posé réside dans l'examen des possibilités de croiser les espèces entre elles.

La figure 1 schématise les résultats acquis en ce domaine. Chaque cytotype y est repris en marge, et son comportement en hybridation avec les autres génomes est caractérisé par un signe. La légende figurant sur ce tableau donne la signification des symboles utilisés.

3. Phylogénie du genre *Gossypium*.

Affinités particulières et exploitation à des fins agronomiques.

Les espèces spontanées du genre *Gossypium* occupent des aires géographiques limitées, dans les régions semi-désertiques des zones intertropicales. Elles sont plus différenciées au point de vue cytologique que les espèces tétraploïdes et leur variabilité intraspécifique est moindre. En raison de leur monotypisme et de leur répartition limitée, SAUNDERS [1961] considère ces espèces comme les reliques d'une très ancienne évolution.

Les espèces tétraploïdes, contrairement aux diploïdes, sont peu différenciées au point de vue cytologique. La nature amphidiploïde de ces cotonniers à 52 chromosomes, qui se comportent comme des espèces diploïdes lors de la cinèse réductionnelle, a été longuement étudiée.

Il est utile de rappeler ici les grandes étapes de ces recherches :

En 1937, SKOVSTED met en évidence les deux subgénomes A et D des tétraploïdes. L'un est homologue au caryotype des cotonniers asiatiques cultivés, il le symbolise donc par la lettre A; l'autre est homo-

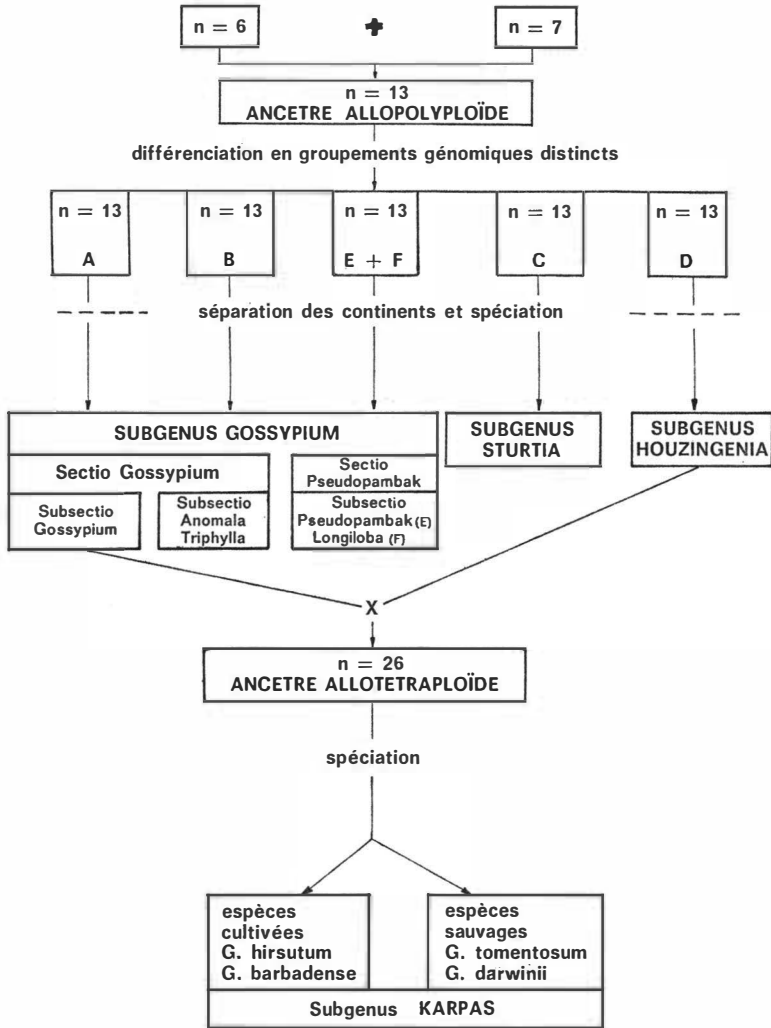


Fig. 2. — Schéma de l'évolution du genre *Gossypium*. D'après SAUNDERS (1961) et FRYXELL (1969).

logue au caryotype des espèces américaines, aussi le symbolise-t-il par la lettre D.

BEASLEY [1940] et HARLAND [1940] réussissent la synthèse d'un allotétraploïde par croisement entre *G. arboreum* et *G. thurberi*; l'hybride obtenu, croisé avec *G. hirsutum*, produit une descendance dont la méiose est régulière.

GERSTEL [1953 et 1956] montre qu'un allotétraploïde issu du croisement *G. herbaceum* × *G. raimondii* est cytogénétiquement plus proche de *G. hirsutum* que tout allotétraploïde issu d'un autre croisement interspécifique; il confirme ainsi l'hypothèse de STEPHENS [1944], qui voit également en *G. raimondii* le cotonnier diploïde le plus proche de *G. hirsutum*.

A la suite de ces travaux, il est admis que le génome D₆ de *G. raimondii* est très proche du génome ancestral Dh de *G. hirsutum*.

L'évolution qui a abouti à l'apparition des cotonniers amphidiploïdes, peut être schématisée comme suit : un phylum ancestral aurait donné naissance à six groupes génomiques A, B, C, D, E et F; ceux-ci se seraient différenciés les uns des autres à la suite d'un long isolement géographique. Au sein de ces groupes une spéciation serait apparue au cours des temps. Une hybridation aurait eu lieu entre une espèce du groupe A et une espèce du groupe D et aurait engendré, après doublement chromosomique spontané, un amphidiploïde 2 (AD), ancêtre des espèces tétraploïdes actuelles (figure 2) (1).

KAMMACHER [1960] montre que l'affinité du génome D₅ de *G. raimondii* pour le subgénome D de *G. hirsutum* est supérieure à l'affinité de ce même génome pour le subgénome D de *G. barbadense*. Les deux espèces amphidiploïdes pourraient donc avoir subi une évolution indépendante à partir des hybrides ancestraux dans chacune des deux régions qui constituent leur centre d'origine (Amérique du Nord et Amérique du Sud).

Quoi qu'il en soit, l'existence d'appariements hétérogénétiques assez réguliers, entre les génomes (AD) et les génomes A ou D, montre que l'évolution génétique qui aboutit à l'apparition des races cultivées, a eu peu d'influence sur le caryotype.

Il est indéniable que les subgénomes A et D de *G. hirsutum* ont une grande affinité pour les génomes des groupes A et D, affinité particulièrement marquée entre le subgénome D de *G. hirsutum* et le génome D₅ de *G. raimondii*.

(1) Plusieurs hypothèses précises ont été émises quant à l'origine et la spéciation des espèces. Entre autres, HUTCHINSON [1951] fut partisan d'une origine anthropique des contacts entre espèces originelles. Pour d'autres, HARLAND [1939], STEBBINS [1947], la différenciation des espèces devrait être virtuellement terminée à la fin du Tertiaire, avant l'existence de l'homme. HUTCHINSON [1959] considère, par ailleurs, que le génome du cytotype B pourrait être l'ancêtre d'un subgénome de l'espèce cultivée.

4. Point de vue agronomique.

Du point de vue agronomique, il ressort de ce qui précède qu'il existe dans le genre *Gossypium* une variabilité extraspécifique considérable. Son exploitation par le sélectionneur et, par conséquent, l'utilisation des affinités cytologiques entre chromosomes des différents groupes, revient à explorer les possibilités de transfert de matériel génique entre espèces. Le transfert dans le cotonnier cultivé de matériel génique emprunté à l'ensemble du genre pourrait lui conférer des propriétés nouvelles. Certains de ces caractères peuvent avoir une grande importance dans la conjoncture actuelle.

G. thurberi peut servir à l'introduction d'une haute résistance mécanique de la fibre et est d'ailleurs responsable de cette qualité chez les hybrides trispécifiques du type « HAT » (*hirsutum-arboreum-thurberi*, [DEMOL et NICLAES, 1960].

G. raimondii, *G. sturtianum* et *G. harknesii* peuvent, eux aussi, fournir des gènes susceptibles d'accroître sensiblement cette résistance [WOUTERS cité par DEMOL, 1966].

G. anomalum confère des caractères de longueur et de finesse à la fibre, une quasi immunité à la bactériose et un rendement à l'égrenage élevé [DEODIKAR, 1949-1950, KNIGHT, 1954; DEMOL, 1966].

G. armourianum et *G. harknesii* pourraient être utilisés pour transmettre le caractère « bractées caduques », caractère qui, non seulement contribue à la propreté du coton lors de la récolte mais de plus, constitue un moyen de défense contre les graves infestations de vers de capsules en empêchant leur nidification.

G. armourianum peut apporter les facteurs de stérilité mâle [WOUTERS, 1960].

Des résistances et surtout des tolérances spécifiques aux maladies et aux insectes (psyllose, frisolée, etc.) peuvent être avantageusement exploitées [WOUTERS, 1958]. D'autres caractères pourront s'extérioriser lors d'hybridations nouvelles, caractères originaux qui permettront d'élargir les possibilités d'amélioration. Le succès dépendra des possibilités d'échanges de matériel génique, échanges qui ne peuvent se réaliser que s'il existe une affinité suffisante entre les génomes mis en présence.

B. — *Bref aperçu de l'amélioration cotonnière au Congo.*

Il ne nous paraît pas nécessaire de rappeler ici en détail l'histoire de l'amélioration cotonnière au Congo. DE COENE, WOUTERS, BOLYN [1962] décrivent très explicitement les bases et les buts des travaux qui

ont été accomplis; il suffit donc de se référer à ces auteurs. Les données indispensables à la bonne compréhension de la présente étude sont cependant reprises ci-dessous.

1. Espèce cultivée.

Au Congo, seul *G. hirsutum* est exploité. Cette espèce, de loin la plus répandue dans le monde, est représentée dans la plupart des régions cotonnières. Ses fibres « moyennes »⁽¹⁾, sa rusticité, sa plasticité relative et sa production en font le cotonnier cultivé par excellence.

Rappelons cependant que *G. hirsutum* n'est pas la seule espèce cultivée dans le monde.

– *G. barbadense*, à fibres longues et fines, offre des débouchés plus limités, tels la bonneterie, la chemiserie, le fil à coudre. Il est plus exigeant et donc, moins plastique. Il est multiplié, sur terres alluvionnaires et souvent irriguées, dans la vallée du Nil, le delta du Mississipi et quelques autres zones privilégiées.

– *G. herbaceum* et *G. arboreum*, à fibres courtes et rugueuses sont cultivés en Asie; ceux-ci cèdent progressivement la place aux cotonniers à fibres moyennes de *G. hirsutum*.

2. Variétés cultivées.

Réparti de part et d'autre de l'équateur, le territoire cotonnier congolais offre l'avantage d'étaler la production nationale sur toute l'année. Il est partagé en trois zones qui sont l'expression d'un équilibre entre les exigences économiques et écologiques. Une plus grande multiplication du nombre de variétés aboutirait à créer de réelles difficultés pour la commercialisation du produit (diffusion, récolte, usinage et vente). Par contre, une réduction du nombre de variétés n'aboutirait pas à uniformiser une production trop liée aux conditions écologiques; en effet, l'hétérogénéité due à la grande variabilité écologique l'emporte largement sur celle qui résulte de l'utilisation actuelle de plusieurs variétés.

Chaque zone possède donc un cultivar qui lui est propre.

Trois zones cotonnières, la Zone Nord, la Zone Sud et la Zone Est, couvrent l'ensemble des régions du Congo caractérisées par une température journalière moyenne de 25 °C et par une saison sèche suffisamment marquée au cours de l'année. La culture cotonnière y constitue la base de l'assolement pratiqué par le paysan bantou.

(1) De longueur voisine du pouce anglais.

Dans les régions septentrionales, le complexe cotonnier-vivrier est installé en région forestière, après forêt ou jachère à graminées, plus ou moins arborée, vieille de dix à douze ans.

Dans les régions méridionales, la culture est pratiquée presque exclusivement en savane, après jachère de trois à cinq ans.

Dans les régions orientales, les rotations dépendent surtout du système de culture [MARYNEN, 1960].

Les cultivars actuels sont du type « Upland » et proviennent d'hybridations entre le matériel importé des États-Unis et des introductions plus anciennes de l'est-africain. En Zone Sud, on retrouve dans la généalogie des cottonniers cultivés aujourd'hui, un hybride interspécifique entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*.

Le matériel actuellement diffusé au Congo jouit, comme on le voit, d'une beaucoup plus grande variabilité que les formes « Upland » sélectionnées aux États-Unis.

3. Méthode d'amélioration classique utilisée au Congo.

La purification des variétés est menée en sélection généalogique classique; les éliminations et les choix afférents à cette méthode se font en fonction de l'étude des descendances. Sur la base d'observations réalisées en cours de végétation et d'analyses technologiques, des souches mères sont choisies en F_2 ; chacune de celles-ci engendre une lignée. Dès la F_3 , cinq cottonniers sont repérés dans chaque descendance.

Les lignées issues des plants ainsi retenus sont semées chacune à raison d'une ligne; les groupes de cinq lignées sont séparés par un témoin (figure 3). Le report des données d'analyse sur un diagramme qui reproduit le même dispositif, permet d'interpréter les variations entre lignées étudiées en fonction de celles des témoins et, ainsi, d'éliminer partiellement les effets de la variabilité stationnelle.

Parallèlement, dès que les effets de la purification se font sentir sur la stabilité des descendances, celles-ci sont testées en essais comparatifs. Dans ces essais, les conditions normales de culture sont respectées, ce qui n'est pas le cas dans le champ des pédigrées où les multiples manipulations influencent les rendements.

Cette technique est intermédiaire entre celle du « progeny row » simple et celle du « replicated progeny row », décrites par HUTCHINSON et MANNING [1943]. La première ne fait pas intervenir systématiquement le témoin en champ pédigrée. La seconde a recours au témoin, mais en outre, pratique la répétition randomisée dans le champ pédigrée; le témoin figure dans le champ au même titre que les lignées en purification. Ce dispositif permet, dès ce stade, une analyse statistique par rapport au témoin.

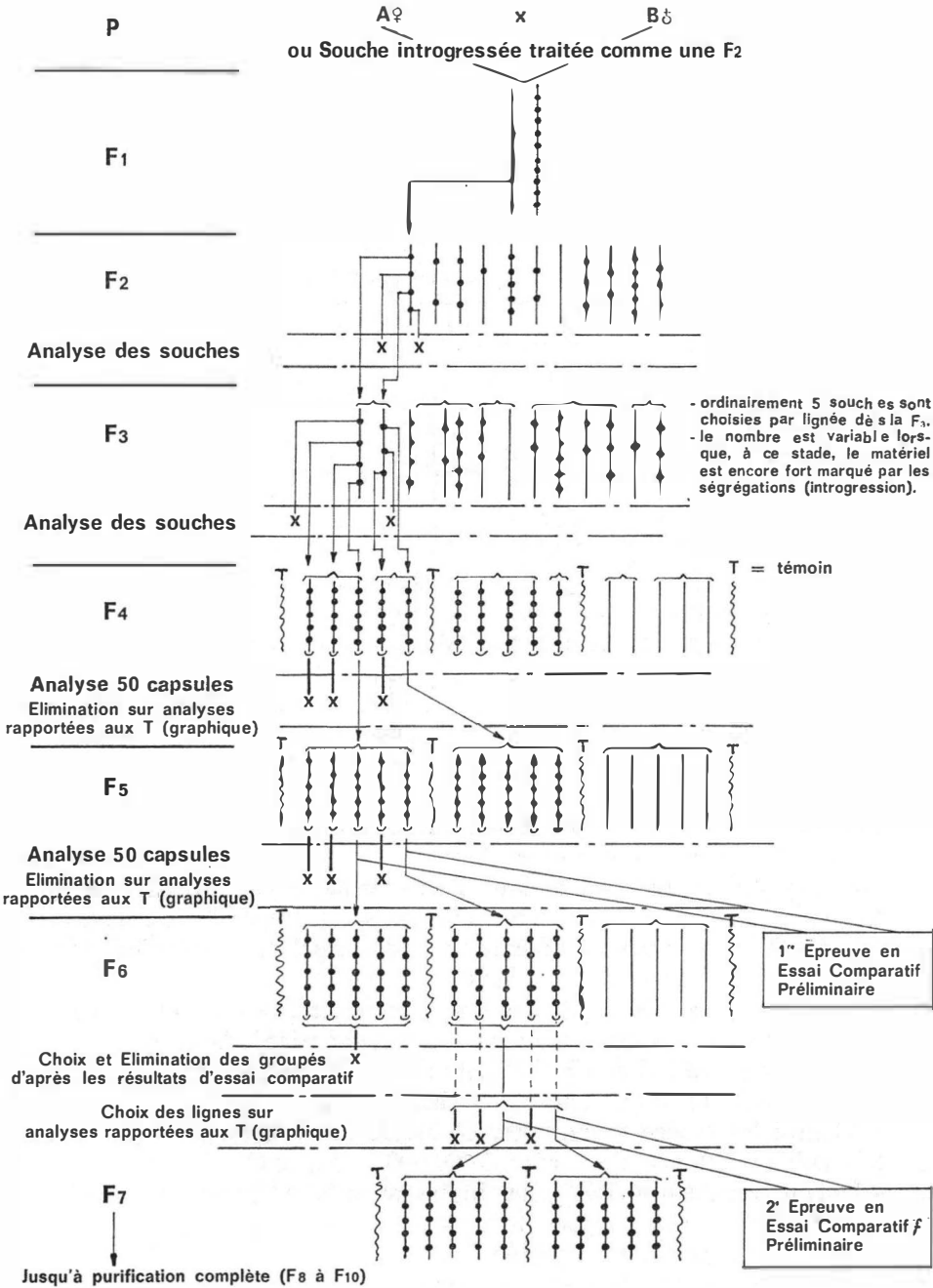


Fig. 3. — Sélection par disjonction simple.

4. Méthodes non-classiques de création et d'amélioration au Congo.

Comme déjà mentionné, les variétés utilisées au Congo sont obtenues au départ de matériel possédant une plus grande variabilité que celui des États-Unis. Néanmoins, cette variabilité ne suffit pas toujours pour obtenir des améliorations notables de certaines qualités ou pour introduire des caractères nouveaux.

Il faut donc recourir à des méthodes susceptibles de permettre l'exploitation du patrimoine génétique de l'ensemble du genre *Gossypium*.

WOUTERS [1958] définit trois méthodes, suivant le rapport plus ou moins étroit qu'elles présentent avec la phylogénie du genre *Gossypium* :

- la méthode paraphylétique qui suit le processus naturel et conduit à l'obtention d'un tétraploïde à partir de deux espèces diploïdes,
- la méthode pseudophylétique qui poursuit le même but que la précédente mais exploite, pour l'obtention du tétraploïde, une technique particulière,
- la méthode aphyllétique qui s'écarte du processus naturel et n'utilise qu'une seule espèce diploïde que l'on croise avec l'espèce cultivée.

Au Congo, les méthodes para- et aphyllétiques sont employées pour réaliser l'introgession de caractères de cotonniers sauvages au sein des espèces cultivées.

La méthode paraphylétique de création fut appliquée, avant la lettre, par HARLAND [1940]. Cet auteur a constaté que l'amphidiploïde artificiel *arboreum-thurberi*, réalisé par lui-même [1936] et par BEASLEY [1940], pouvait être croisé avec *G. hirsutum* ou *G. barbadense*; ce tétraploïde synthétique produisait ainsi des hybrides trispécifiques fertiles, de formule génomique $(AD)_1 A_2 D_1$, qui possèdent des fibres dont la solidité s'avéra exceptionnelle par la suite. Cette résistance est très recherchée pour des raisons déjà exposées; de plus, elle constitue une qualité fort difficile à obtenir au stade actuel de la sélection classique du matériel « Upland » [MARÉCHAL, 1962].

La résistance mécanique des fibres des variétés « Upland » voisine 76 000 livres par pouce carré; chez l'hybride trispécifique ci-dessus, elle fluctue entre 115 et 150 000 lb/pc; elle peut donc atteindre le double. De telles valeurs ne s'observent dans aucun type cultivé.

Parmi les espèces parentales, *G. arboreum* est caractérisé par une très faible résistance, de l'ordre de 60 000 lb/pc, et *G. hirsutum* est un « Upland » ordinaire. Les gènes induisant la haute résistance doivent donc provenir de *G. thurberi*, dont les graines sont cependant pratiquement dépourvues de fibres (poils).

De prime abord, la méthode paraphylétique peut sembler la plus simple, puisqu'elle suit la phylogénie de l'espèce cultivée. On a vu cependant (figure 1), que le croisement de toutes les espèces du cyto-

type D avec celles du cytotype A, est impossible ou très difficile à réaliser, sauf pour deux d'entre elles (D_1 et D_5).

Cette situation impose l'emploi de l'utilisation d'une méthode détournée, dite pseudophylétique. *G. hirsutum* 2 (AD)₁ est croisé avec une espèce du groupe A, soit *G. arboreum* 2A₂, soit *G. herbaceum* 2A₁. Il en résulte un triploïde stérile (AD)₁A₂ qui, traité par la colchicine, donne un hexaploïde fertile à 78 chromosomes de formule 2 (AD)₁A₂. Cet hexaploïde est ensuite croisé avec une espèce du groupe D, soit *G. harknesii* 2D₂₋₂. Cette deuxième méthode fournit ainsi, mais par une voie détournée, le même hybride trispécifique que la première. La formule génomique A₂D₂₋₂ (AD)₁, à 52 chromosomes, est en effet équivalente à la formule A₂D₁ (AD)₁ obtenue par HARLAND.

Du point de vue cytogénétique, ces deux méthodes para- et pseudophylétique modifient la totalité du stock chromosomique des espèces amphidiploïdes, par l'emploi de tétraploïdes synthétiques de formule génomique 2 (A_xD_y). L'hybride trispécifique obtenu possède la formule génomique (AD)₁A_xD_y, où (AD)₁ est le génome du parent amphidiploïde, A_x et D_y étant ceux des parents diploïdes. La garniture chromosomique de l'espèce asiatique constitue ici un simple « liant génomique », peu utile et, en principe, nuisible au point de vue de l'amélioration recherchée.

L'hybride trispécifique contient au départ des génomes entiers d'espèces étrangères à *G. hirsutum*⁽¹⁾ il est donc normal que sa qualité agronomique soit inférieure à celle du cotonnier « Upland ». Simultanément, à la haute résistance mécanique de la fibre, d'autres caractères intéressants peuvent être introduits en même temps qu'un grand nombre de caractères défavorables. Ces apports indésirables entachent les trois techniques d'introgression, mais plus particulièrement les deux premières qui viennent d'être décrites. En effet, celles-ci font intervenir, comme liant génomique, le cytotype A, ce qui n'est pas le cas dans la méthode aphy létique⁽²⁾.

Il serait donc nécessaire d'entreprendre un programme de rétro-croisement avec la variété « Upland » comme parent récurrent afin de rétablir les qualités agronomiques indispensables. Cependant, aux États-Unis, où un tel programme fut entrepris à partir d'hybrides trispécifiques, les résultats se sont avérés décevants : certains facteurs défavorables semblent trop étroitement liés avec la haute résistance de la fibre qu'on tente de maintenir au niveau supérieur [RICHMOND, 1951].

Des résultats plus encourageants ont été obtenus au Congo, par DEMOL et NICLAES [1960] et DEMOL [1966]. Ces auteurs ont créé des

(1) Des parties importantes en seront pourtant éliminées ultérieurement lors des remaniements chromosomiques.

(2) De bons résultats, attribués à la présence du cytotype A, ont été signalés par KAMMACHER [1966].

lignées « HR1 » à partir d'un hybride trispécifique du type « HAT » (*hirsutum-arboreum-thurberi*) dans lesquelles les liaisons défavorables ont été brisées; à cette fin, ils ont utilisé la méthode de sélection dite « cumulative ». Actuellement, ces lignées « HR1 » interviennent comme géniteurs dans les travaux d'amélioration des trois régions cotonnières du Congo [DEMOL, 1966; DEMOL, LOUANT et CAMMERMAN, 1969].

Des résultats similaires furent obtenus par les mêmes méthodes aux États-Unis quelques années plus tard [MILLER et *al.*, 1967].

Ailleurs en Afrique, en Côte d'Ivoire notamment, de nombreuses lignées, encore en sélection, sont produites à partir des hybrides interspécifiques « HAT » (*hirsutum-arboreum-thurberi*) et « HAR » (*hirsutum-arboreum-raimondii*) [KAMMACHER, 1962-1966].

5. Méthode aphylétique d'introgession.

Nous étudions dans ce travail, la méthode aphylétique. Étant donné qu'en premier lieu nous recherchons la résistance mécanique de la fibre, il semble peu utile de faire intervenir dans un croisement interspécifique un génome A, tel que celui de *G. arboreum*, qui n'a aucune influence favorable sur ce caractère. Il convient donc d'éviter cette intervention du génome asiatique, par l'emploi d'une méthode directe d'introgession du parent diploïde donneur dans un parent tétraploïde « Upland » [WOUTERS].

DEODIKAR [1949], BROWN [1951-1952], HARLAND [1955] ont montré la possibilité de la transmission ou introgession directe de caractères, par une méthode que WOUTERS nommera « méthode aphylétique d'introgession ». Dans ce cas, l'obtention rapide de modifications au sein du génome AD de l'espèce cultivée, est réalisée par croisement de *G. hirsutum*, amphidiploïde, avec une espèce diploïde. Cette espèce peut appartenir, soit aux groupes génomiques du type A ou de type D, proches des subgénomés du groupe AD, soit à un autre type, car les homologues résiduelles peuvent être utilisées.

Cette méthode se caractérise par le fait qu'elle permet théoriquement l'utilisation de n'importe quelle espèce diploïde, pour autant qu'il y ait homologie, si minime soit-elle, entre le génome sauvage et les subgénomés de l'espèce cultivée; des homologues résiduelles peuvent être exploitées.

Il était nécessaire d'énoncer les principes de la technique d'application de cette dernière méthode puisqu'elle fait l'objet de la présente étude.

C. — *Introgression directe de caractères de G. raimondii* ULBR.

1. Justification du choix de l'espèce diploïde.

Il est évident que c'est dans les espèces du cytotype A et D qu'on trouvera le plus d'affinité pour les subgénomes A et D de *G. hirsutum*.

Si les espèces *G. anomalum* (2B₁), *G. sturtianum* (2C₁), *G. thurberi* (2D₁), *G. harknessii* (2D₂₋₂), *G. raimondii* (2D₅), *G. areysianum* (2E₃), sont utilisées dans un tel programme à la Station de Gandajika, *G. raimondii* s'impose à notre première étude systématique de la méthode pour les raisons suivantes :

– Il a été démontré que le génome D₅ est inerte en ce qui concerne le type de développement de la fibre produite et la formation de convolutions [HUTCHINSON, STEPHENS et DODDS, 1945] mais il a un effet hautement bénéfique sur le caractère « résistance de la fibre ».

– L'obtention des hybrides entre *G. hirsutum* et *G. raimondii* est aisée.

– HUTCHINSON, SILOW et STEPHENS [1947], GERSTEL [1955] considèrent le génome D₅ de *G. raimondii* comme présentant le plus d'affinités avec le génome Dh de *G. hirsutum*. BOZA BARDUCCI [1941], KAMMACHER [1960] constatent la grande affinité cytologique entre ces deux génomes et décrivent l'allosyndèse pratiquement complète qui se produit entre les chromosomes D_h et D₅ à la méiose de l'hybride triploïde.

– *G. raimondii*, originaire du versant occidental des Andes péruviennes, a un comportement remarquable dans les conditions de la Zone cotonnière sud du Congo. Cette espèce fait partie des collections de la Station de Gandajika depuis quinze ans et se maintient sans soins particuliers; elle y résiste aux sécheresses et à la bactériose (*Xanthomonas malvacearum*), elle tolère la psyllose et fait preuve d'une haute résistance aux jassides (*Empoasca facialis*).

Dans l'état actuel des connaissances, il est donc raisonnable de s'intéresser particulièrement à *G. raimondii* dans le but d'étudier systématiquement la pratique de la méthode aphyliétique d'introgression. Cette espèce offre de grandes possibilités, d'une part, quant à la transmission de caractères intéressants, d'autre part, quant à l'obtention du matériel végétal indispensable.

2. Technique de création des souches introgressées.

Les étapes de l'obtention des souches introgressées sélectionnables sont schématisées à la figure 4. Dès 1951, elles ont été définies par BROWN pour *G. hirsutum* et *G. raimondii* et par DEODIKAR [1949-1950] pour *G. hirsutum* et *G. anomalum*.

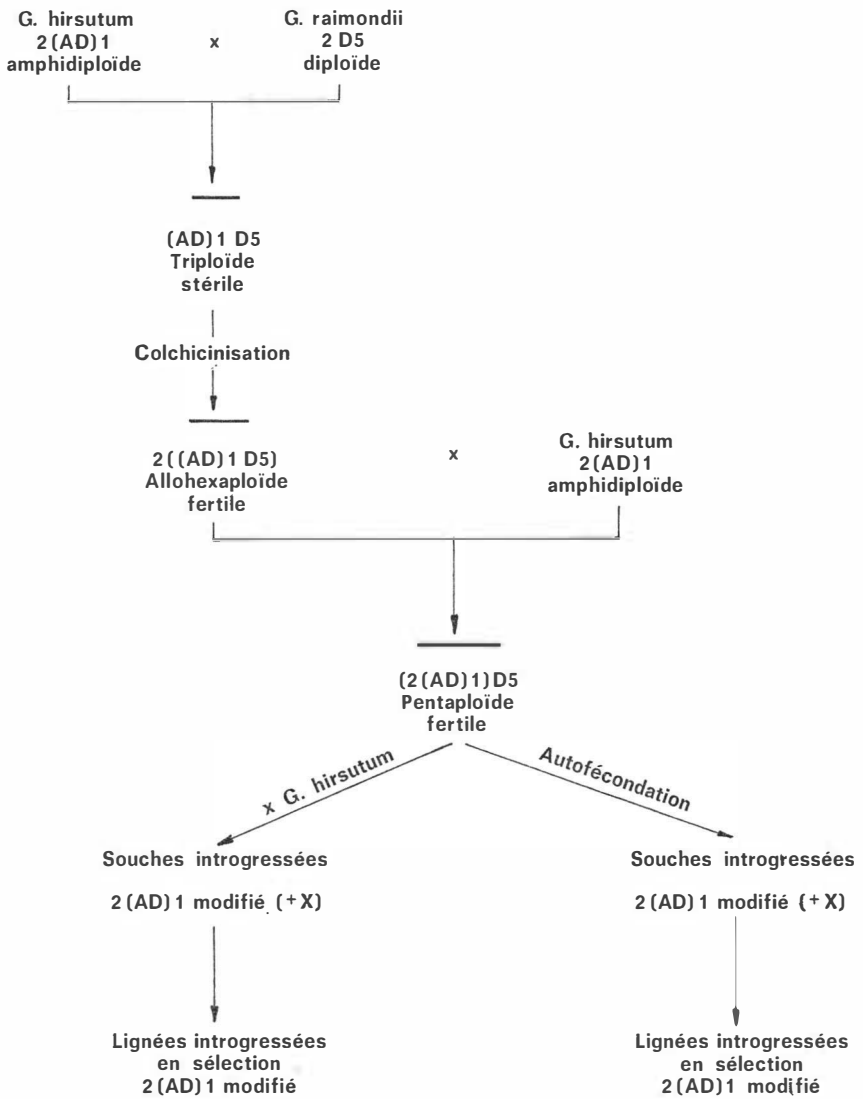


Fig. 4. — Schéma de l'obtention de souches introgressées.

Au premier degré, la variété du type « Upland » (*G. hirsutum*), en l'occurrence le cultivar de la région sud, est croisée avec l'espèce diploïde. Généralement, pour plus de facilité, on utilise le parent tétraploïde comme parent femelle; le plus simple est, en effet, d'établir un champ de cotonniers cultivés, dans lequel on apporte des pollens récoltés sur des espèces sauvages.

L'hybridation de *G. hirsutum*, tétraploïde de formule génomique $2(AD)_1$, avec l'espèce diploïde *G. raimondii* de formule génomique $2D_5$, engendre un triploïde qui possède le génome AD du parent cultivé et le génome D_5 du parent sauvage : $(AD)_1 D_5$.

Ce triploïde à 39 chromosomes est complètement stérile. Traité par la colchicine, il donne un hexaploïde fertile à 78 chromosomes, de formule génomique $2[(AD)_1 D_5]$.

Au deuxième degré l'allohexaploïde ainsi obtenu est croisé par *G. hirsutum* et engendre un pentaploïde à 65 chromosomes de formule génomique $2(AD)_1 D_5$.

Au troisième degré ce pentaploïde peut être croisé avec l'« Upland », ou autofécondé. Sa descendance directe passe alors en sélection : ce sont les « souches introgressées », chez lesquelles l'aneuploidie est presque générale lorsqu'elles proviennent de l'autofécondation du pentaploïde, mais de loin moins importante et même rare lorsqu'il s'agit de la descendance de pentaploïdes croisés avec l'« Upland ». Elles rétabliront leur équilibre génomique tétraploïde, soit spontanément, soit sous l'effet des pressions de sélection, par rejet des chromosomes excédentaires.

3. Syndèse en tant qu'expression des affinités interspécifiques.

Il existe une très grande affinité entre les chromosomes D_5 de *G. raimondii* et D_h de *G. hirsutum*; dans l'hybride triploïde *G. hirsutum* \times *G. raimondii*. BOZA BARDUCCI et MADDOO [1941] ont trouvé l'appariement moyen suivant :

- 12,57 I (univalents-chromosomes non appariés)
- 11,65 II (bivalents-appariements normaux)
- 0,87 III (trivalents)
- 0,125 IV (quadrivalents)

Les univalents représentent le génome A sans partenaire; la quasi totalité des chromosomes des génomes D_h et D_5 sont appariés.

A la méiose du pentaploïde, source d'origine des introgressions, des chromosomes du génome isolé D_5 pourront entrer dans des combinaisons multivalentes avec des chromosomes D_h ou se substituer à ceux-ci dans des combinaisons bivalentes. Nous obtiendrons soit par autofécondation, soit par un croisement des pentaploïdes avec l'«Up-

land», des souches introgressées qui pourront présenter des caractères transmis par *G. raimondii*, même lorsque le nombre chromosomique sera rétabli à $4n = 52$. Le génome 2 (AD) modifié aura subi en effet des translocations entre chromosomes de D_h et D_5 , ou même, phénomène beaucoup plus rare, des substitutions de chromosomes D_5 entiers aux chromosomes D_h .

L'intérêt de la méthode provient surtout du fait qu'elle permet la transmission directe de matériel génique d'une espèce sauvage dans l'espèce cultivée, en modifiant peu l'accumulation péniblement acquise de caractères cultureux dans le patrimoine génétique de cette dernière (WOUTERS).

La probabilité de succès dépendra surtout des possibilités d'échanges de matériel génique, dont la réalisation implique une affinité suffisante entre les génomes mis en présence. Théoriquement, les chances de succès seront proportionnelles au taux de chiasmata formés à la méiose des hybrides interspécifiques. Les échanges de matériel génique ne peuvent se produire que lors de l'appariement méiotique. Dans la technique décrite, les méioses utiles pour ces échanges surviennent aux stades hexaploïde et pentaploïde. Il est évident que la multiplication éventuelle du nombre de ces méioses entraînera une multiplication simultanée des occasions d'échanges entre génomes [MARÉCHAL, 1962].

Cette multiplication n'est réalisable, dans le cas présent, qu'au stade hexaploïde : les triploïdes sont stériles et les pentaploïdes, comme on vient de le voir, engendrent des souches qui rétablissent rapidement l'équilibre tétraploïde.

Seuls, les hexaploïdes peuvent donc être conduits durant plusieurs générations : chacune d'elles fournit une possibilité supplémentaire d'échanges intergénomiques au cours de la méiose.

Nous mettrons en évidence les effets d'importants remaniements génomiques réalisés au cours des générations d'allohexaploïdes, qui permettent d'augmenter l'action du génome sauvage au sein de l'espèce cultivée.

4. Possibilités d'échange de matériel génique.

WOUTERS observe sur un premier ensemble de souches introgressées par *G. raimondii*, que certains facteurs semblent se transmettre beaucoup plus fréquemment que d'autres. C'est le cas pour l'augmentation très sensible de la résistance de la fibre et pour la coloration verte des « linters ». Ces facteurs semblent étroitement liés à des propriétés parfois indésirables. Des résistances de la fibre de l'ordre de 105 à 120 000 lb/pc sont obtenues chez des souches introgressées qui, apparemment, possèdent les mêmes qualités agronomiques que la variété « Upland » parentale. Ces souches font preuve d'une forte variabilité

pour d'autres caractères importants de la fibre, comme la longueur, le périmètre et l'élasticité⁽¹⁾.

Chaque souche introgressée est à l'origine de lignées où s'observent les disjonctions des caractères transmis par les deux parents. Il est donc nécessaire de purifier ces lignées, c'est-à-dire de les rendre homozygotes pour les qualités culturales. L'étude de cette purification et des résultats auxquels elle aboutit fait l'objet d'une partie de ce travail et sera développée ultérieurement : cette purification est réalisée par autofécondations successives en sélection généalogique classique, suivant le schéma exposé au chapitre précédent.

5. Introgression de caractères de quelques cotonniers sauvages.

Il a été dit que d'autres espèces sauvages peuvent être exploitées dans ce but et le sont au Congo. Les espèces diploïdes sauvages de *Gossypium* sont toutes adaptées à un climat semi-aride ou désertique. Les espèces cultivées asiatiques tolèrent elles-mêmes la sécheresse à un degré plus élevé que l'« Upland ». Il devrait donc être possible de modifier les propriétés physiologiques de *G. hirsutum* par hybridation avec une espèce diploïde et de lui conférer une plus grande résistance à la sécheresse [KAMMACHER, 1956].

Les cotonniers du groupe A et D devraient constituer la source la plus facile d'introgressions diverses.

Dans le groupe A, les espèces asiatiques cultivées ne sont guère susceptibles d'apporter des caractères améliorant la qualité de la fibre. D'autres caractères peuvent cependant y être exploités : *G. arboreum* induit en effet une résistance à la bactériose qui fut transférée avec succès dans les amphidiploïdes cultivés [KNIGHT, 1948]; à propos de cette espèce, KAMMACHER [1956] cite la résistance aux jassides comme caractère transférable. Il est évident, qu'en dehors de son rôle de liant intergénomique, le génome A peut apporter aux triples hybrides «HAR» les propriétés physiologiques de résistance à la bactériose ou déterminer une meilleure expression des qualités conférées par la seconde espèce diploïde utilisée [KAMMACHER, 1966].

Dans le groupe D, outre *G. raimondii* dont il a été question jusqu'ici, d'autres espèces sont et pourront être exploitées. *G. thurberi*, source de la haute résistance de la fibre chez les hybrides trispécifiques «HAT», peut être utilisé dans le même but, en suivant la méthode aphyliétique qui n'entraîne pas les interférences inutiles de *G. arboreum* (WOUTERS). *G. armourianum* et *G. harknesii* sont employés actuellement en Zone

(1) Il remarque également sur des pentaploïdes de *G. hirsutum* × *G. harknesii*, du type 5 n/1 défini plus loin, trois niveaux distincts d'intensité de la tache anthocyannique de l'onglet matérialisant phénotypiquement des remaniements chromosomiques ayant eu lieu chez l'hexaploïde au cours des deux gamétogénèses successives.

Sud, principalement dans l'espoir de transférer le caractère « bractée caduque ». Ces deux dernières espèces transmettent des gènes responsables de faibles améliorations du caractère « résistance de la fibre » : ces gènes pourraient être fondamentalement différents de ceux conférés par *G. raimondii* ou *G. thurberi*, ce qui rendrait possible le cumul des apports de différentes espèces pour l'obtention de cette qualité.

Le génome B possède une assez bonne affinité pour le subgénome A, mais faible pour le subgénome D de *G. hirsutum*. Les travaux de DEODIKAR [1949-1950] confirment la possibilité de transférer, à partir de *G. anomalum*, des caractères de longueur et de finesse de la fibre, tandis que KNIGHT [1954] met en évidence, pour la même espèce, la possibilité de conférer un caractère de résistance à la bactériose. A Gandajika, nous avons observé également la transmission du caractère « haut rendement à l'égrenage ».

Les espèces du groupe C et surtout celles des groupes E et F, présentent en hybridation avec *G. hirsutum* un taux d'asyndèse très élevé, l'affinité avec les génomes de l'espèce cultivée étant très faible. Il ne doit cependant pas être impossible de transférer certains caractères, à condition d'exploiter toutes les possibilités d'accroître les échanges intergénomiques; à cette fin, il s'impose de travailler un grand nombre de sujets et, comme nous le détaillerons plus loin, de multiplier le nombre de méioses subies par les hybrides au cours des générations d'hexaploïdes, ce qui augmente les chances de contact et d'échanges entre chromosomes.

CONCLUSIONS

L'utilisation des croisements interspécifiques permet l'exploitation d'une vaste réserve génétique et accroît le potentiel mis à la disposition du sélectionneur. Ce potentiel est mis en évidence par les résultats acquis en cytologie et en taxonomie.

WOUTERS et MARÉCHAL conçoivent que des méthodes de transmission de caractères par croisement interspécifiques, notamment la méthode aphy létique d'introgession, peuvent être à la base d'une amélioration technologique et phytosanitaire.

Ces auteurs considèrent que des remaniements génomiques seraient souhaitables, préalablement à l'établissement des souches, points de départ des sélections généalogiques.

PREMIÈRE PARTIE

Résultats obtenus en sélection par introgression.

CHAPITRE PREMIER

Matériel végétal utilisé - Caractères étudiés - Technique et principes généraux d'analyse.

1. Matériel végétal utilisé.

Le mode d'obtention des souches introgressées a déjà été défini.

Le croisement interspécifique fondamental que nous utiliserons fait intervenir les géniteurs suivants :

- *G. hirsutum* : parent femelle, amphidiploïde de formule génomique $2(AD)_{15}$, est un cotonnier du type « Upland » : le « C_2 ». Ce cultivar fut multiplié dans la Zone méridionale du Congo jusqu'en 1958. Il est issu d'une hybridation entre les descendance de deux croisements : l'un, entre le « Triumph », introduit des États-Unis, et la variété « U_4 » importée de l'Union Sud africaine; l'autre, entre *G. barbadense* et le même « U_4 ». La longueur de sa fibre est en moyenne égale à $1\frac{1}{32}$, son rendement à l'égrenage varie entre 35 et 36 %, la résistance de sa fibre exprimée en degrés PRESSLEY (voir plus loin) est de l'ordre de 7,50 et le poids moyen des capsules fluctue entre 6 et 6,5 g. C'est un cultivar de bon rendement, bien adapté et particulièrement résistant aux maladies locales.

- *G. raimondii* : parent mâle, diploïde de formule génomique $2D_5$, est originaire du versant occidental des Andes péruviennes. Son choix, comme parent sauvage, a été justifié plus haut. Cette étude porte sur des souches introgressées et leurs descendance, issues d'un pentaploïde croisé une fois par *G. hirsutum*, et non de pentaploïdes autofécondés.

Le matériel végétal utilisé a été traité suivant les méthodes classiques de castration, d'hybridation, et d'autofécondation [DOAK, 1934; SOYER, 1935]. L'autofécondation est réalisée par ligature des bourgeons floraux.

La terminologie employée est définie au tableau II.

TABLEAU II
Terminologie employée.

Années	Terminologie	Indices
1960	Pentaploïde croisé une fois	—
	Souches introgressées (première année d'auto-fécondation	I_2
1963	Deuxième génération autofécondée	I_3
1966	Troisième génération autofécondée	I_4
1967	Quatrième génération autofécondée	I_5
1968	Cinquième génération autofécondée	I_6
1969	Sixième génération autofécondée	I_7

Nous assimilons I_2 à une F_2 puisqu'elle subit une première autofécondation en vue de sa purification. Son hétérogénéité, première expression des ségrégations, permet le premier choix de souches mères.

I_2 ne peut cependant être confondue avec une F_2 , car elle n'est pas issue d'une F_1 mais bien d'un pentaploïde.

2. Caractères étudiés.

Nos analyses qui, en sélection généalogique, suivent les observations de végétation et président au choix des souches, ont principalement porté sur les caractères repris ci-dessous.

a. *Résistance de la fibre.*

Ce caractère est désigné sous le sigle IP, indice PRESSLEY. Celui-ci représente la force exprimée en livres anglaises, nécessaire pour rompre, au dynamomètre, un faisceau de fibres placées parallèlement, de poids constant, et coupé à une longueur définie. Les pinces du dynamomètre peuvent être jointives ou écartées de 3 mm; les mesures qui se rapportent à chacun de ces cas sont respectivement reprises sous les sigles IP_0 ou IP_3 . Eu égard à l'estimation de la résistance du fil, RAES et FRANSEN [1958] ont montré l'avantage qui résulte de la détermination de la résistance des fibres à l'aide des pinces écartées de 3 mm (IP_3), plutôt qu'avec des pinces jointives (IP_0).

L' IP_3 est lié aux autres caractères de la fibre plus nettement que l' IP_0 , ce qui permet d'évaluer plus complètement, à partir de l' IP_3 , le potentiel d'un coton déterminé. Cependant, d'un point de vue génétique, IP_0 constitue une expression plus réaliste du caractère. IP_3 rassemble

en une seule mesure le résultat des interférences de plusieurs facteurs (élasticité, densité des points de moindre résistance au niveau fibrillaire, etc.). Cet indice augmente la confusion des hérédités qui, si elles se compensent, peuvent ne plus apparaître. IP_0 reste également la mesure traditionnelle dans le négoce et l'industrie. L' IP_3 ne sera donc utilisé ici, que dans l'analyse plus complète de certaines variétés d'élites, en fin de purification.

La détermination de l'IP d'un échantillon donné, réalisée en atmosphère conditionnée, correspond à la moyenne de cinq mesures, sur un prélèvement de fibre effectué suivant la méthode exposée ci-dessous (mesure de la longueur).

b. Longueur de la fibre.

Ce caractère est repris sous le sigle LgF. En première analyse, les longueurs, exprimées en millimètres, sont déterminées par la méthode dite du « halo ». L'application de cette technique au Congo a été décrite par SOYER [1935]. Pour chaque variété à examiner, on prélève 50 capsules, dans chacune d'elle une valve et dans chaque valve une graine centrale. Chacune de ces graines est soumise à cinq mensurations. La moyenne est calculée pour la variété sur 5×50 soit 250 mesures⁽¹⁾.

En fin de sélection, les meilleures lignées sont analysées d'une manière plus précise. Les longueurs, cette fois exprimées en pouces anglais, sont déterminées au fibrographe de HERTEL.

c. Rendement à l'égrenage.

Celui-ci repris sous le sigle % F, correspond au pourcentage de fibres sur le coton-graine. Il s'établit par pesée des graines et des fibres après égrenage sur microégréneuse à huit scies.

d. Rendement parcellaire.

Désigné par le sigle Rdt, il s'exprime en kilogrammes de coton-graine, lorsque le rendement à l'engrenage est donné, de coton-fibre ailleurs. Il est donné soit par hectare soit par parcelle unitaire.

e. Poids de 100 graines.

Représenté par le sigle S.I. « seed index », il n'est mentionné que dans certains cas à propos de lignées intéressantes à d'autres points de vue.

f. Poids moyen de la capsule.

Il est établi à partir du poids de 50 capsules; on le note P.M.C.

(1) Généralement ces capsules sont prélevées parmi les premières formées de la deuxième branche fructifère. Les résultats sont ainsi comparables. Les capsules, à ce niveau, sont formées encore au début de la capsulaison et sont suffisamment éloignées du sol pour n'avoir pas trop souffert des intempéries.

g. *Analyse textile complète.*

A ce sujet, les rapports des Laboratoires textiles de l'Université de Gand, sont repris dans le texte sous forme d'énumération de caractères définis par une légende complète.

3. Témoins.

La technique d'analyse des lignées en purification à la Station de Gandajika emploie le semis systématique d'un témoin, en l'occurrence

TABLEAU III
Caractéristiques des témoins.

Année	Nombre de témoins	IP ₀			LgF		
		Moyenne ± sm	s	V	Moyenne ± sm	s	V
1963		—	—	—	—	—	—
1966	66	7,65 ± 0,04	0,346	4,52	28,03 ± 0,09	0,738	2,63
1967	117	7,54 ± 0,03	0,358	4,74	29,62 ± 0,07	0,787	2,65
1968	67	7,27 ± 0,03	0,300	4,12	28,99 ± 0,10	0,855	2,94
1969	54	7,62 ± 0,03	0,245	3,21	28,36 ± 0,10	0,761	2,68
Année	Nombre de témoins	% F			Rdt		
		Moyenne ± sm	s	V	Moyenne ± sm	s	V
1963		—	—	—	—	—	—
1966	66	34,69 ± 0,05	0,861	2,48	3,897 ± 0,193	1,572	40,33
1967	117	35,40 ± 0,06	0,721	2,03	5,077 ± 0,122	1,319	25,97
1968	67	34,31 ± 0,08	0,697	2,03	6,100 ± 0,129	1,058	17,34
1969	54	35,58 ± 0,06	0,631	1,77	5,266 ± 0,157	1,155	21,93

sm = erreur-type

s = écart-type

V = coefficient de variation

le parent « C₂ », entre chaque groupe de cinq lignées. Le tableau III définit les caractéristiques moyennes de ce témoin au cours des années de purification des lignées introgressées.

4. Conditions éoclimatiques et variabilité stationnelle.

Les fluctuations des caractéristiques du témoin au cours des années, peuvent provenir des conditions éoclimatiques et de la variabilité stationnelle. Elles sont généralement faibles, exception faite pour celles du rendement parcellaire.

Les variations importantes de ce dernier tiennent aux conditions de culture en jardin pédigrée. Les manipulations des plantes au cours des opérations d'autofécondation, des observations diverses du paillage, etc., réduisent la valeur de ces données. On les cite ici pour information.

Les résultats acquis en essais comparatifs, réalisés en conditions normales de culture, seront détaillés dans la suite et fourniront des renseignements plus précis.

De nombreux auteurs, ARMSTRONG et BENNETT [1933], HANCOCK [1944], EWING et EWING Jr [1956], HANSON [1958], DEMOL et NICLAES [1958], DEMOL [1966] mettent en évidence les relations entre facteurs climatiques et propriétés de la fibre. DEMOL [1966] définit la corrélation positive entre l'aridité et la résistance de la fibre. Cet auteur précise que dans la région septentrionale congolaise, les variations de la résistance dépendent principalement des conditions climatiques des cinquante jours qui précèdent l'ouverture de la capsule analysée.

Ce phénomène ne s'est pas manifesté dans les conditions particulières de cette étude.

Les figures 5 à 9 réunissent les données climatiques principales recueillies à Gandajika, au cours des saisons 1963 et 1966 à 1969.⁽¹⁾

L'année 1968, au cours de laquelle les effets d'une saison sèche particulièrement précoce se sont ajoutés à ceux d'un semis un peu tardif, ne semblent pas avoir eu l'influence attendue sur la résistance de la fibre.

Toutefois, cette constatation ne contredit pas les travaux de DEMOL. En effet, le champ des pédigrées est transféré chaque année sur une sole différente; l'hétérogénéité des sols africains est telle que des bilans d'eau fort différents peuvent masquer l'action des conditions éoclimatiques générales. Ainsi, en 1968, le champ était établi sur un sol très lourd et donc rétentif, ce qui peut expliquer une faiblesse de la résistance de la fibre malgré le manque de précipitations durant la période de capsulation. Le faible rendement à l'égrenage ainsi que les hautes productivités de l'année 1968 (tableau III) confirment la bonne rétentivité en eau de ce champ pédigrée.

(1) En 1964 et 1965, les travaux de sélection ont été interrompus.

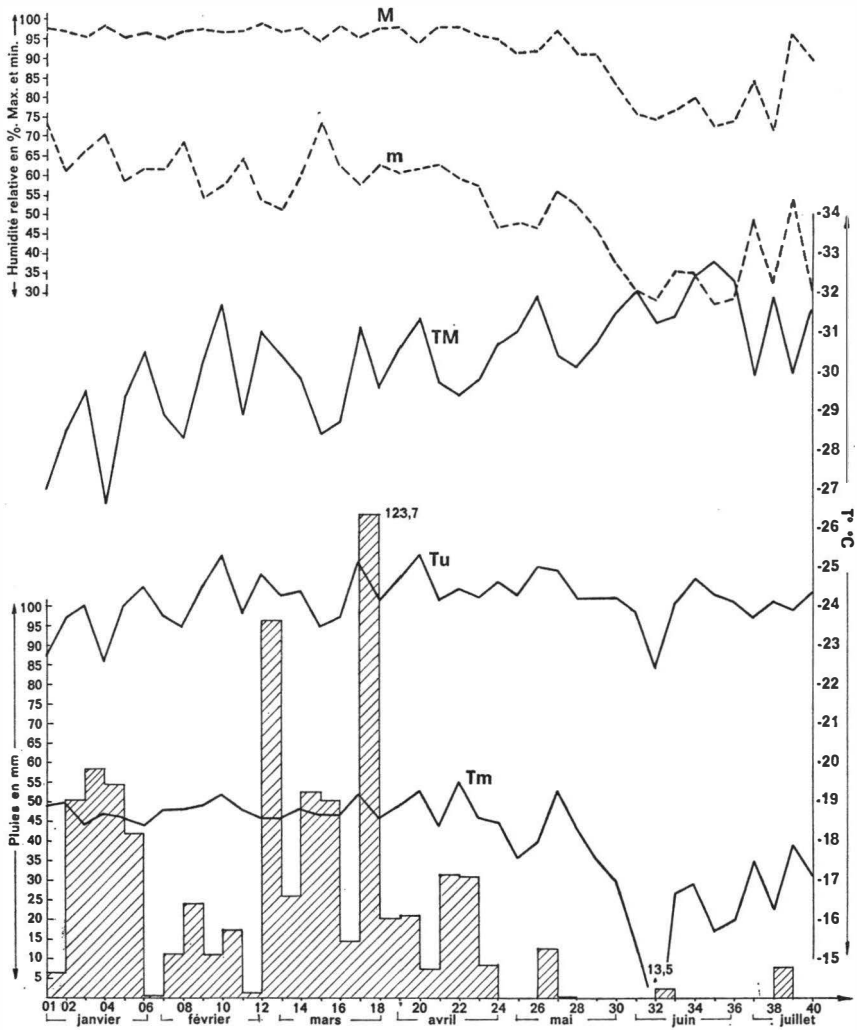


Fig. 5. — Gandajika — Données climatiques 1963 (par pentades).

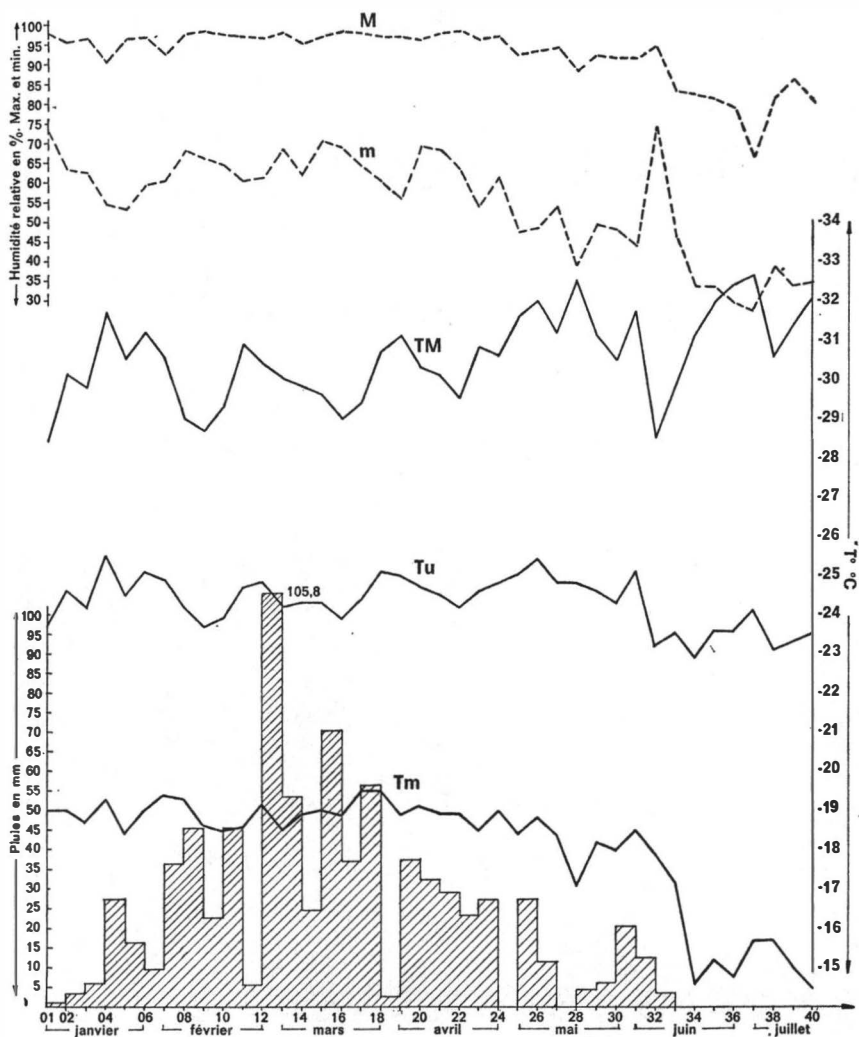


Fig. 6. — Gandajika - Données climatiques 1966 (par pentades).

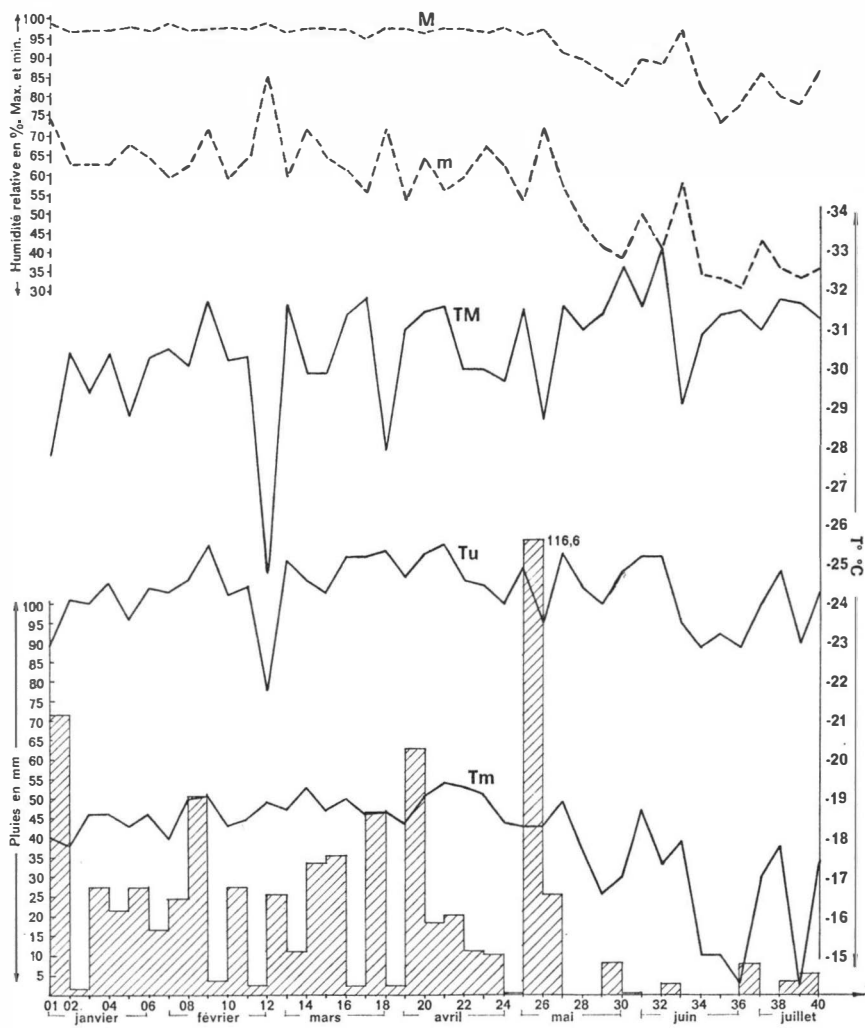


Fig. 7. — Gandajika — Données climatiques 1967 (par pentades).

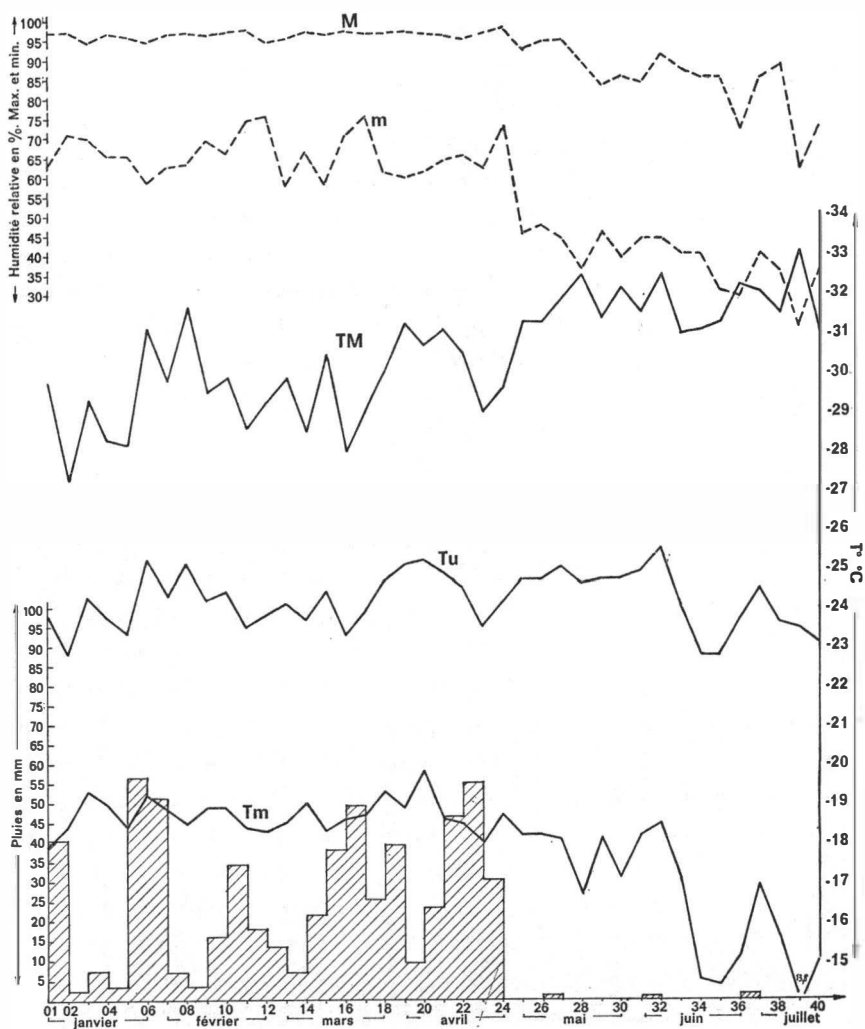


Fig. 8. — Gandajika - Données climatiques 1968 (par pentades).

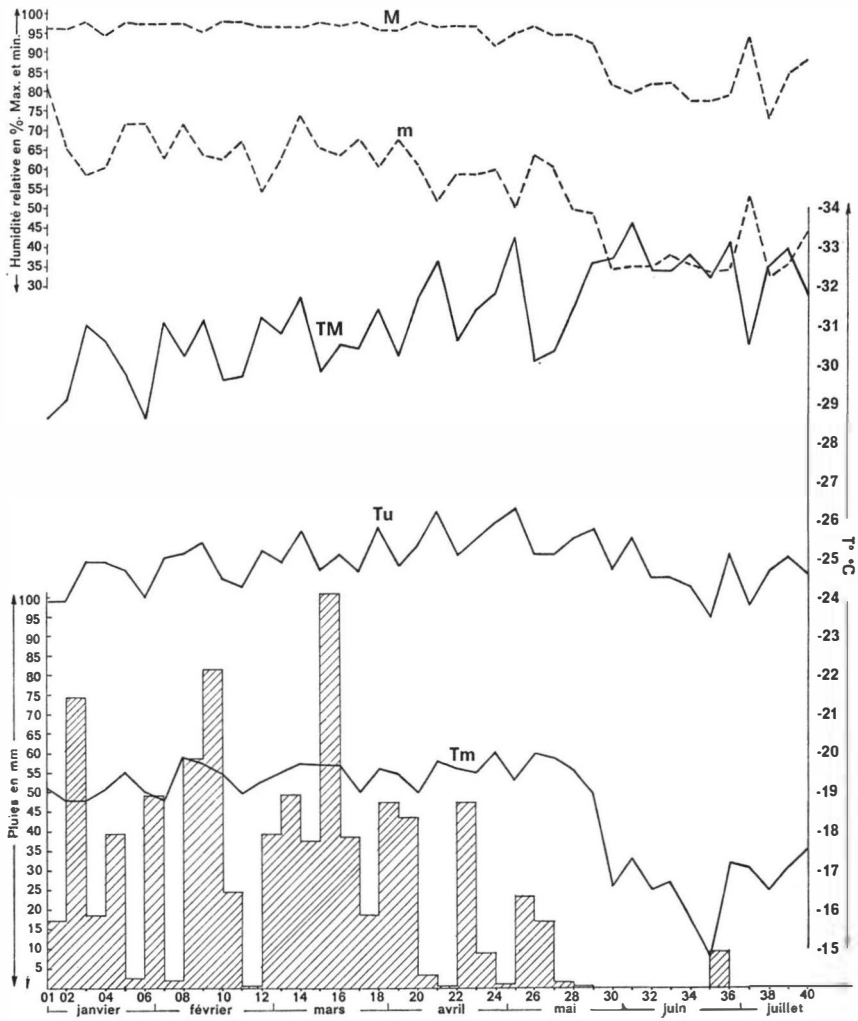


Fig. 9. — Gandajika — Données climatiques 1969 (par pentades).

5. Correction des données.

Les résultats d'analyse des caractéristiques des lignées sont rapportées à celles des témoins, sur un diagramme général qui reproduit le dispositif de mise en place. Cela permet d'étudier les variations dont font preuve les lignées en fonction des fluctuations constatées chez le témoin. De la sorte, on évite en partie la confusion entre les effets des variations stationnelles et génétiques.

Afin d'éliminer le plus possible ces interférences, nous avons multiplié les valeurs observées par un coefficient correctif « e ».

Pour chaque groupe de cinq lignées, compris entre deux témoins, et, pour chaque caractère considéré, e se calcule comme suit :

- établir pour chaque ensemble de cinq lignées, la moyenne des données relevées pour les deux témoins qui l'encadrent, soit par exemple $(T_1 + T_2) / 2$;

- faire la moyenne générale des valeurs présentées par tous les témoins de la parcelle

$$\bar{T} = (T_1 + T_2 + \dots + T_n) / n = \Sigma T/n;$$

- Dès lors, on peut écrire :

$$e = \frac{\Sigma T}{n} / \frac{T_1 + T_2}{2} \quad e = \frac{2(\Sigma T)}{n(T_1 + T_2)}$$

e constitue le facteur correctif à appliquer aux cinq lignées comprises entre T_1 et T_2 .

Exemple.

Correction des résultats de l'analyse de la résistance mécanique de la fibre (IP_0), relatifs aux cinq premières lignées d'un champ où $\bar{T} = 7,5$.

Les données enregistrées sont :

T_1 :	7,6	Lignée 4 :	8,7
Lignée 1 :	8,4	Lignée 5 :	8,6
Lignée 2 :	8,3	T_2 :	7,8
Lignée 3 :	8,2		

On a :

$$(T_1 + T_2) / 2 = 7,7$$

$$\text{d'où : } e = \frac{\bar{T}}{7,7} = \frac{7,5}{7,7} = 0,974.$$

Après correction, les valeurs initiales deviennent :

Lignée 1 : $8,4 \times 0,974 = 8,1$

Lignée 2 : $8,3 \times 0,974 = 8,0$

Lignée 3 : $8,2 \times 0,974 = 7,9$

Lignée 4 : $8,7 \times 0,974 = 8,4$

Lignée 5 : $8,6 \times 0,974 = 8,3$

6. Principes généraux d'analyse.

(a) Du fait que l'on a exercé des pressions de sélection dès l'entrée en purification des souches introgressées, l'étude des héritabilités réelles des caractères devient impossible. Ces pressions nécessitent un choix de souches et des éliminations sévères dans des populations progressivement réduites et amputées de tous les phénotypes indésirables. L'amplitude de la variabilité des caractères ne représente donc plus une réalité biologique intégrale.

(b) L'étude de la purification des lignées issues de souches introgressées poursuit ici un but essentiellement agronomique. Elle nous permet, d'une part, d'analyser l'évolution de l'ensemble des descendances d'un croisement type, soumis à une ou plusieurs pressions de sélection et, d'autre part, de définir des résultats acquis, lorsque la fixation des caractères peut être considérée comme suffisante.

Il est évident que l'étude de l'évolution doit se limiter à l'examen des descendances d'un seul type de croisement. Elle doit aussi porter sur un ensemble composé d'un nombre suffisamment élevé d'individus afin de pouvoir procéder à une analyse biométrique des différents caractères. Ces deux conditions sont remplies dans le cas des descendances du croisement :

$[(G. \text{hirsutum} \times G. \text{raimondi}) \text{ doublé} \times G. \text{hirsutum}] \times G. \text{hirsutum}$.

L'analyse de l'évolution du matériel issu d'un croisement donné peut apporter de précieuses indications qui permettront de répondre aux questions suivantes :

- Quels sont les effets globaux des pressions de sélection sur quelques caractères particulièrement recherchés ?
- Quelle est l'amplitude des fluctuations de ces caractères ?
- Quelles sont les limites, si elles existent, des corrélations entre caractères ?

Au niveau des individualités que sont les lignées, l'étude des effets globaux des pressions sélectives ne vise qu'à tirer des lois générales orientatives, et non à définir les résultats mêmes de la sélection.

(c) Les ruptures de liaisons entre caractères désirés et indésirables sont des cas particuliers que nous étudierons en tant que tels; toute sélection est en effet axée sur des cas d'espèce.

L'étude des lignées et des familles, en tant qu'individualités, permettra de se rendre compte, d'abord des possibilités de rompre les liaisons défavorables entre caractères et, ensuite, des résultats pratiques des pressions de sélection.

En résumé, il nous paraît logique :

– D'examiner la potentialité de l'introgression directe en sélection en considérant l'évolution globale de l'ensemble des descendance d'un croisement type. L'étude de l'évolution « globale » s'entend dès lors par opposition à l'examen des individualités. Ce sera l'objet du chapitre suivant.

– De présenter les résultats acquis par la méthode d'introgression directe en étudiant, en tant qu'individualités, les lignées et les familles qui ont atteint un stade suffisant de fixation des caractères. Ce sera l'objet du sixième chapitre.

On se gardera de toute interférence entre les analyses de ces deux volets complémentaires d'une même étude et ce, jusqu'aux conclusions.

CHAPITRE II

Potentialités de la méthode aphylétique d'introgression en sélection cotonnière.

1. Préliminaires.

L'étude de l'évolution globale de l'ensemble des descendance d'un croisement type soumis aux pressions de sélection, peut permettre de définir la potentialité de la méthode aphylétique d'introgression.

Cet examen doit être fondé sur le dépouillement des résultats des analyses pratiquées sur les lignées en purification. Deux méthodes de présentation des résultats peuvent être utilisées; elles résident toutes deux dans la comparaison des distributions annuelles, l'une des caractéristiques

téristiques des lignées, l'autre des moyennes familiales de ces caractéristiques.⁽¹⁾

La seconde méthode entraîne les inconvénients suivants :

– Elle réduit à un seul chiffre un ensemble de données dont le nombre varie, surtout en début de purification, avec l'intérêt suscité par la lignée mère lors de son examen végétatif. En effet, en début de purification, le nombre de souches choisies est variable, et d'autant plus élevé que la lignée paraît intéressante ⁽²⁾. Ceci ne se reflètera pas dans des distributions de moyennes où chaque chiffre représente un groupe de données dont l'importance numérique n'est plus perceptible.

– Elle ramène à un seul chiffre des nombres limités de données dont la variabilité est inversement proportionnelle à l'avancement de la purification. Les moyennes n'expriment donc la réalité qu'en fin de purification.

– Elle diminue fortement l'effectif total de la distribution; or, les indications susceptibles d'être déduites de l'évolution générale du pédigrée, ne sont valables que si les distributions de caractères peuvent être traitées statistiquement.

La première méthode n'offre aucun de ces inconvénients. Elle a donc été adoptée.

Les résultats corrigés des analyses rapportés à des témoins, serviront à l'examen de l'évolution globale.

2. Pressions de sélection.

a. Description et justification des pressions de sélection.

La variabilité de la population directement issue des souches introgressées est évidemment très large.

Après l'introduction du caractère « haute résistance de la fibre », conféré à *G. hirsutum* par *G. raimondii*, nous avons de suite exercé une pression de sélection pour tenter de rétablir la valeur culturale plus ou moins compromise par l'apport du parent sauvage. Cette première pression de sélection se manifeste, tout particulièrement, sur le rendement à l'égrenage. Cette qualité fait preuve d'une très grande sensibilité à la sélection; elle est liée à la résistance de la fibre par une corrélation négative, bien connue en amélioration cotonnière.

Par ailleurs, l'existence au sein du matériel introgressé, de sujets à fibres exceptionnellement résistantes, conduit le sélectionneur à les

(1) La famille se définit comme l'ensemble des lignées dotées d'une ascendance directe commune.

(2) A ce stade, ce nombre varie de 2 à 10.

retenir, même s'ils sont porteurs de caractères défavorables. Dès lors, une autre pression de sélection s'exercera sur l'amélioration et la fixation de la résistance de la fibre. Celle-ci, indépendante des considérations sur les autres qualités, entraînera donc un affaissement important de rendement à l'égrenage.

Par conséquent, deux pressions de sélection s'exercent principalement en cours de purification :

L'une tient compte de l'équilibre général qui doit exister entre les caractéristiques requises ; elle tend à le rétablir pour créer un cotonnier de bonne valeur culturale dont la résistance de la fibre est améliorée. En fait, elle se manifeste surtout par le rétablissement du rendement à l'égrenage.

L'autre agit uniquement sur la résistance de la fibre et tend à créer des types, cultivables ou non, mais où la résistance de la fibre, apportée par le parent sauvage, se trouve la mieux exprimée.

La corrélation négative, entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage, astreint ces deux pressions simultanées à s'exercer en sens contraire. Elles doivent donc engendrer l'apparition de deux populations au sein des descendance de l'introggression par *G. raimondii*.

b. *Évolution des quatre principaux caractères (IP₀, %F, LgF, Rdt).*

Les figures 10 à 13 présentent graphiquement les distributions des caractéristiques principales : résistance de la fibre (IP₀); rendement à l'égrenage (%F); longueur de la fibre (LgF); rendement parcellaire (Rdt) de l'ensemble des lignées issues du croisement considéré.

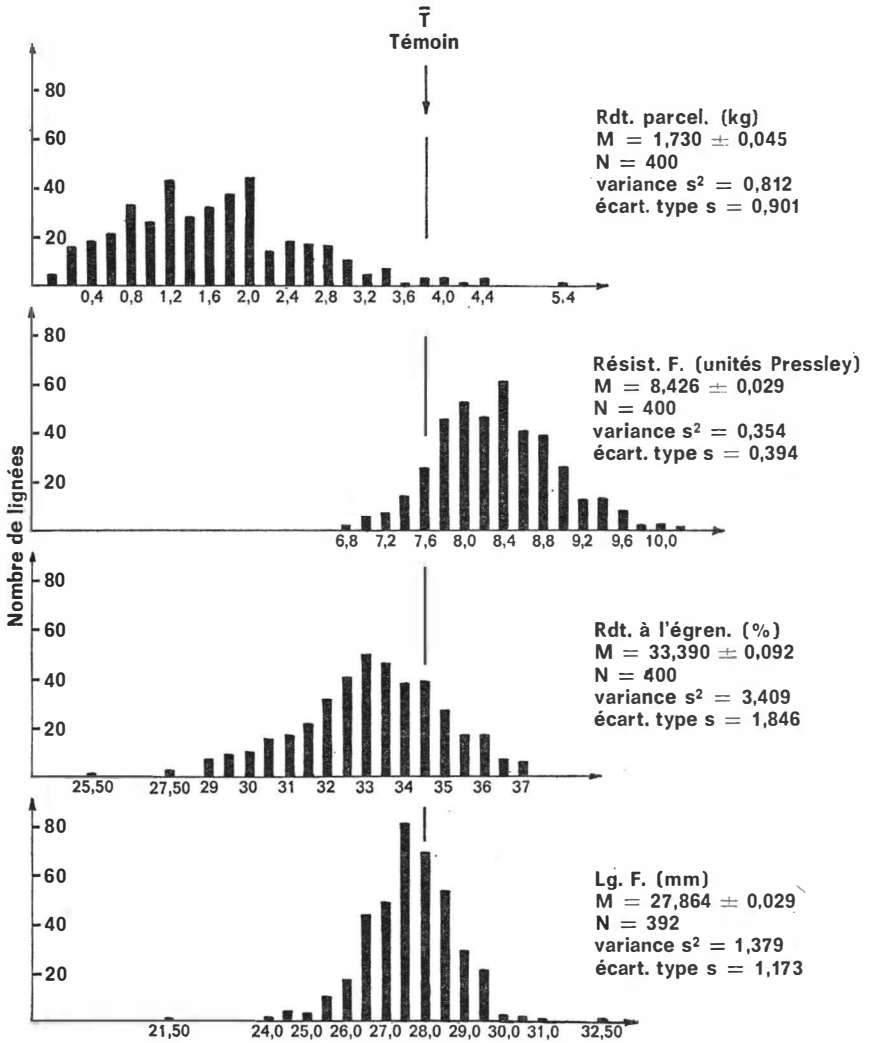
Ces graphiques correspondent respectivement aux deuxième, troisième, quatrième et cinquième années de purification.

De l'examen des figures précitées, il ressort que l'évolution du rendement à l'égrenage est remarquable. Sa distribution tend très vite à la bimodalité, laquelle, en quatrième année de purification, fait apparaître deux dispersions d'allure gaussienne. La médiane se situe au creux d'une dépression intermodale centrée au niveau de la classe « 33 % de rendement à l'égrenage ».

On note également que :

– En cinquième année de purification (I₇), la distribution des rendements à l'égrenage tend à se normaliser. En effet, considérées comme fixées, les lignées à très haute résistance de la fibre sont retirées de la purification pour être conservées en collection. Ceci revient à éliminer de ce dernier graphique une grande partie des lignées à faible rendement à l'égrenage. Ces dernières serviront de géniteurs (voir plus loin).

– A ce niveau de l'investigation, l'effet de la double pression de sélection apparaît uniquement sur le rendement à l'égrenage, car les distributions des résistances et des autres caractères restent unimodales.



Témoins moyen $\bar{T} = \frac{\sum T}{n} (n = 66)$

Données corrigées. Coefficients de correction = $\frac{2 \sum T}{n (T_1 + T_2)}$

pour 5 lignées comprises entre deux témoins T_1 et T_2

Fig. 10. — Caractéristiques des lignées introgressées - $(C_2 \times G. Raimondii) \times C_3 \times C_3 - 1966 - I_4$.

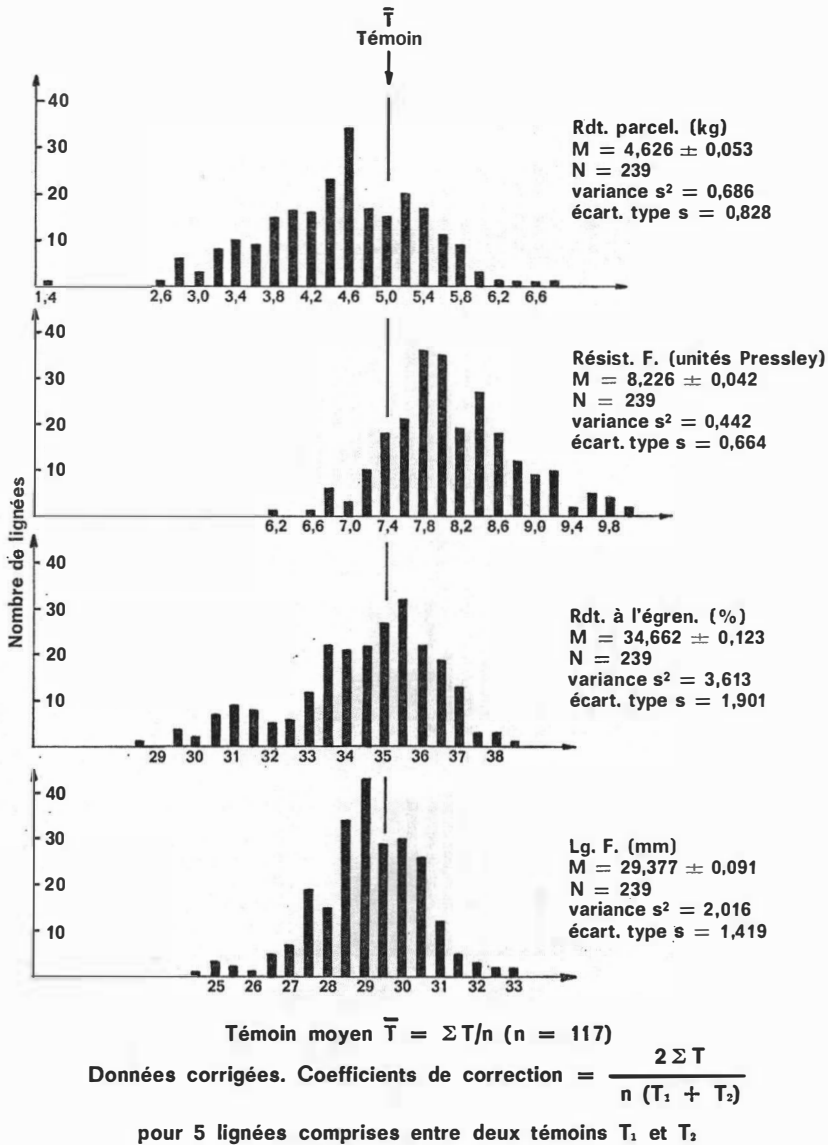
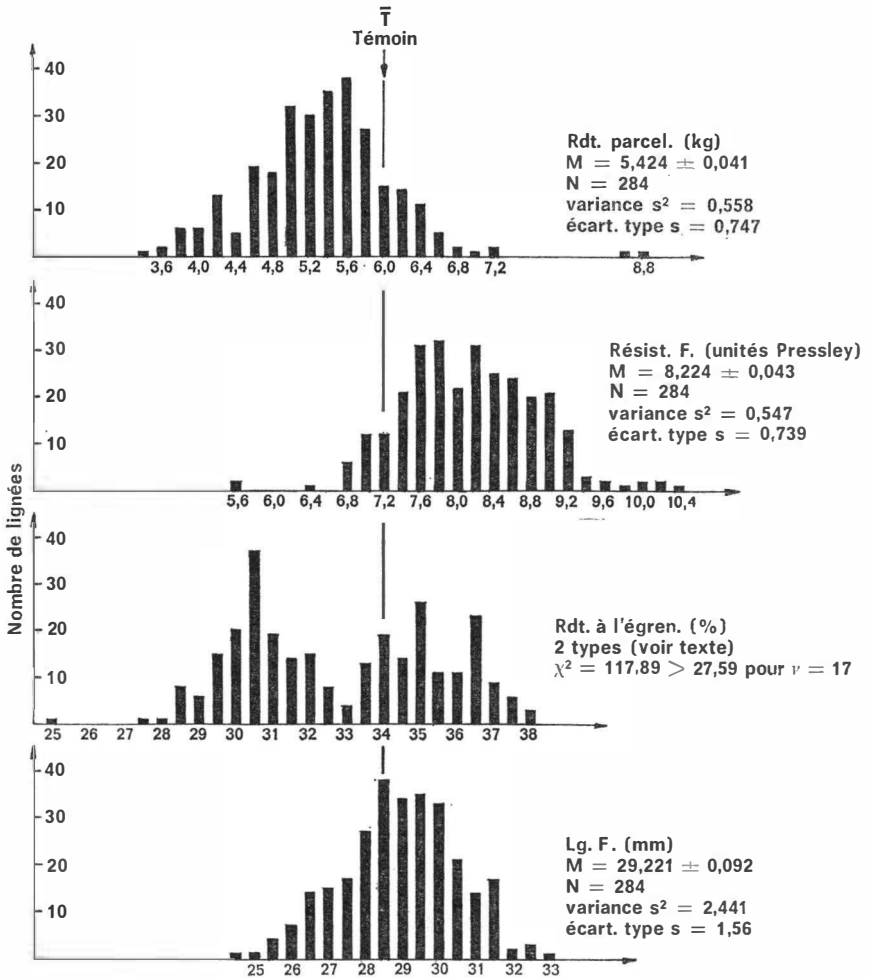


Fig. 11. — Caractéristiques des lignées introgressées - ($C_3 \times G. Raimondii$) $\times C_4 \times C_5$ - 1967 - I₅.

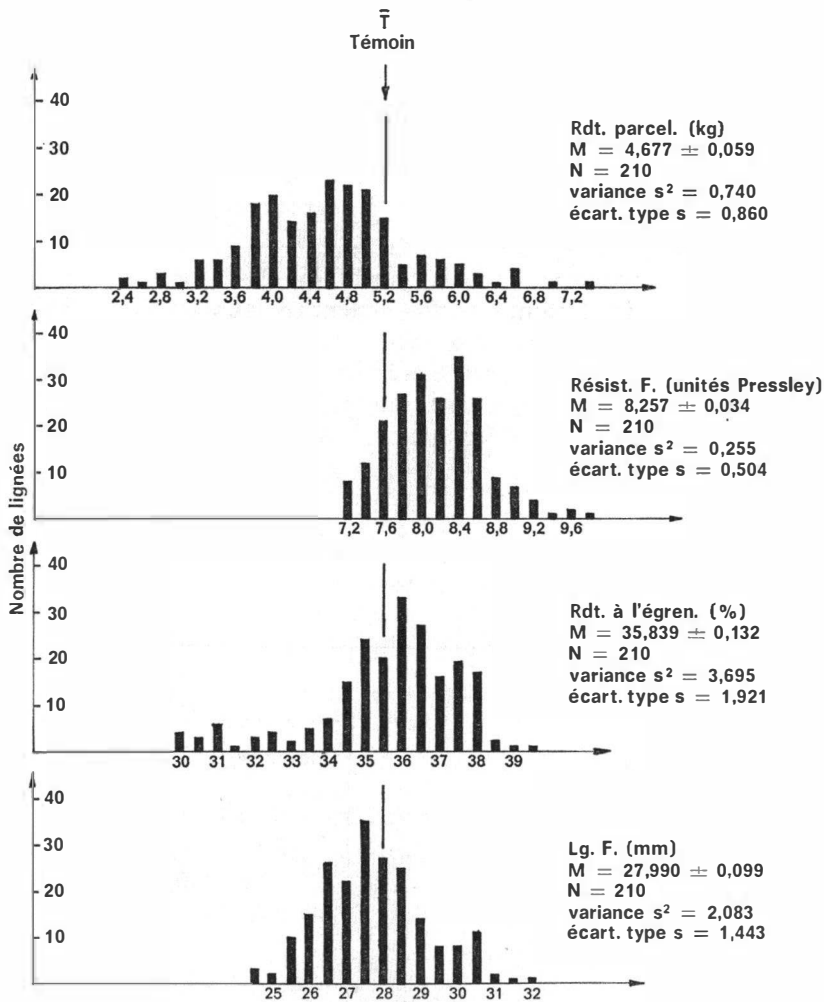


Témoin moyen $\bar{T} = \frac{\sum T}{n} \quad (n = 67)$

Données corrigées. Coefficients de correction = $\frac{2 \sum T}{n (T_1 + T_2)}$

pour 5 lignées comprises entre deux témoins T_1 et T_2

Fig. 12. — Caractéristiques des lignées introgressées - $(C_2 \times G. Raimondii) \times C_2 \times C_2$ - 1968 - I₄.



Témoin moyen $\bar{T} = \Sigma T/n$ ($n = 54$)

Données corrigées. Coefficients de correction = $\frac{2 \Sigma T}{n (T_1 + T_2)}$

pour 5 lignées comprises entre deux témoins T_1 et T_2

Fig. 13. — Caractéristiques des lignées introgressées - $(C_2 \times G. Raimondii) \times C_2 \times C_2$ - 1969 - I₇.

REMARQUES.

Les tableaux IV à VII et les figures 10 à 13 mettent aussi en évidence que :

– Les deux pressions de sélection opposées, exercées simultanément, provoquent l'augmentation de l'écart-type des distributions de la résistance, de la longueur et du rendement à l'égrenage. Les coefficients de variation augmentent évidemment dans le même sens.

A partir de 1969, cette évolution est modifiée du fait, déjà mentionné, que les lignées à très faible rendement à l'égrenage et à résistance élevée ont été retirées de la purification.

– Le coefficient de variation de la distribution des lignées introgressées, rapporté à celui du témoin, est évidemment toujours supérieur à l'unité pour tous les caractères, exception faite du rendement. Comme il fallait s'y attendre, la population globale présente une variabilité élevée. Celle-ci l'est encore en I_7 , ce qui laisse supposer qu'un potentiel suffisant subsiste pour l'usage du sélectionneur. Il n'en est pas ainsi pour le

TABLEAU
Évolution a

	1967			Moyenne
	Moyenne	s	V	
Témoins	7,65	0,346	4,52	7,54
Lignées	8,43	0,394	4,67	8,23
Différences	+ 0,78			+0,69
Différence en % des témoins	+10,19			+9,15
$\frac{V \text{ lignées}}{V \text{ témoins}}$			1,03	
Nombre de témoins	66			
Nombre de lignées	400			

s = écart type

V = coefficient de variation

rendement parcellaire qui constitue ici une donnée nettement imprécise⁽¹⁾.

– La longueur moyenne de la fibre reste toujours légèrement inférieure à celle du témoin. Cette différence va croissant en I₆ et I₇. En effet, l'augmentation du rendement à l'égrenage peut être en relation avec une réduction de la longueur de la fibre, fait bien connu des sélectionneurs.

Or, les lignées à très faible rendement à l'égrenage sont éliminées de la purification en I₇⁽²⁾; ceci, eu égard à la liaison entre les deux caractères, revient à retirer celles qui ont aussi une longueur de fibre relativement élevée.

(1) La technique de sélection utilisée a été exposée. Elle implique que le rendement parcellaire n'est réellement testé qu'en essai comparatif statistique. Les conditions de culture ne sont pas représentatives dans le champ des pédigrées. Pour ce dernier, les données relatives aux rendements ne sont reprises qu'à titre indicatif; elles ne se prêtent à aucune interprétation précise.

(2) Il ne s'agit pas d'une élimination définitive puisque ces lignées sont transférées à la collection de géniteurs.

[V

l'indice PRESSLEY.

1967		1968			1969		
s	V	Moyenne	s	V	Moyenne	s	V
0,358	4,74	7,27	0,300	4,12	7,62	0,245	3,21
0,664	8,06	8,22	0,739	8,99	8,26	0,504	6,10
		+ 0,95			+ 0,64		
		+ 13,06			+ 8,39		
	1,70			2,18			1,90
117			67			54	
239			284			210	

TABLEAU
Évolution du rende

	1967			Moyenne
	Moyenne	s	V	
Témoins	34,69	0,861	2,48	35,40
Lignées	33,39	1,846	5,52	34,66
Différences	— 1,30			0,74
Différence en % des témoins	— 3,74			— 2,09
V lignées			2,22	
V témoins				
Nombre de témoins	66			
Nombre de lignées	400			

s = écart type
V = coefficient de variation

TABLEAU
Évolution de l

	1967			Moyenne
	Moyenne	s	V	
Témoins	28,03	0,738	2,63	29,62
Lignées	27,86	1,173	4,21	29,38
Différences	— 0,17			— 0,24
Différence en % des témoins	— 0,60			— 0,81
V lignées			1,60	
V témoins				
Nombre de témoins	66			
Nombre de lignées	392			

s = écart type
V = coefficient de variation

7
ment à l'égrenage.

1967		1968			1969		
s	V	Moyenne	s	V	Moyenne	s	V
0,721	2,03	34,31	0,697	2,03	35,58	0,631	1,77
1,901	5,48	—	—	—	35,84	1,921	5,35
		—			+ 0,26		
		—			+ 0,73		
	2,69			—			3,02
117			67			54	
239			284			210	

VI
ongueur de la fibre.

1967		1968			1969		
s	V	Moyenne	s	V	Moyenne	s	V
0,787	2,65	28,99	0,855	2,94	28,36	0,761	2,68
1,419	4,82	29,22	1,56	5,33	27,99	1,443	5,15
		— 0,23			— 0,37		
		— 0,79			— 1,30		
	1,81			1,81			1,92
117			67			54	
239			284			210	

TABLEAU
Évolution du rende

	1967			Moyenne
	Moyenne	s	V	
Témoins	3,89	1,572	40,41	5,07
Lignées	1,73	0,901	52,08	4,63
Différences	— 2,16			—0,44
Différence en % de témoins	—55,52			—8,67
V lignées			1,28	
V témoins				
Nombre de témoins	66			
Nombre de lignées	400			

s = écart type
V = coefficient de variation

c. Principaux effets des pressions de sélection.

Ils peuvent être résumés comme suit :

La relation existant entre l'amélioration de la résistance de la fibre et la dégradation des caractères cultureux commande l'application de deux pressions de sélection, d'une part, pour établir un type cultivable à résistance améliorée et, d'autre part, pour créer un matériel à résistance exceptionnelle, sans considération pour les autres caractères.

Au cours des années de purification, l'effet global le plus marqué des pressions de sélection est de faire apparaître deux grands types de lignées introgressées au sein de la population. Ces deux types se distinguent surtout par leur rendement à l'égrenage, lequel constitue donc le caractère le plus sensible aux pressions de sélection. La longueur de la fibre, quant à elle, fait preuve d'une sensibilité moindre à cet égard.

7II

rent parcellaire.

1967		1968			1969		
s	V	Moyenne	s	V	Moyenne	s	V
1,319	26,01	6,10	1,058	17,34	5,26	1,155	21,95
0,828	17,88	5,42	0,747	13,78	4,68	0,860	18,37
		— 0,68			— 0,58		
		—11,14			—11,02		
	0,68			0,79			0,83
117			67			54	
239			284			210	

3. Classification des lignées en deux populations P_1 et P_2 .

a. Discrimination.

Sous l'effet de la purification, la population globale P ⁽¹⁾ doit évoluer vers une stabilisation des caractéristiques, d'abord, au sein des familles⁽²⁾ et, plus tard, au sein des groupes de familles. La fixation des caractères peut être exploitée et permettre, dès la I_6 , une classification aisée des lignées.

En I_6 , la distribution bimodale du rendement à l'égrenage de la population globale P détermine, effectivement, l'existence de deux populations P_1 et P_2 , mises en évidence à la figure 12. A ce stade déjà avancé de la purification, la cohésion des familles, inhérente à la fixation des caractères, permet la discrimination des deux populations P_1 et P_2 , composantes de P .

(1) Ensemble de lignées dont l'ascendance originelle commune est un même pentaploïde.

(2) Ensembles de lignées à ascendance directe commune.

A cet effet, les deux caractères principaux des lignées de la population globale P se reportent sur un diagramme de dispersion à deux dimensions, X et Y . X est la résistance de la fibre, qualité recherchée, et Y le rendement à l'égrenage, très sensible aux pressions de sélection exercées et parfaitement représentatif des caractères cultureux. Il suffit de regrouper les lignées en considérant la situation de chaque unité familiale par rapport à la dépression intermodale du rendement à l'égrenage. La séparation des deux populations, composantes de P , s'avère particulièrement aisée. Les tableaux VIII et IX, et la figure 14 rendent compte de cette possibilité. Sur 284 lignées :

- 263 se classent de part et d'autre de la dépression intermodale « 33 % de rendement à l'égrenage », sans qu'il y ait lieu de négliger l'unité familiale;
- 17 sont incluses dans des familles particulièrement hétérogènes et inclassables;
- 4 sont éliminées du fait des résultats d'analyse considérés comme aberrants; ces quatre lignées sont mises entre parenthèses à la figure 14 et ne sont pas reprises aux tableaux VIII et IX.

Le respect de la cohésion des familles au sein des deux populations P_1 et P_2 , et les distributions des différents caractères de P_1 et P_2 , valident l'évaluation du seuil de discrimination : le rendement à l'égrenage est très généralement inférieur à 33 % en P_1 et presque toujours supérieur ou égal à 33 % en P_2 .

Du point de vue généalogique, il s'avère impossible de regrouper les lignées en unités d'un niveau hiérarchique plus élevé que l'ascendance directe commune. En effet, les groupes de familles à ascendance commune éloignée sont scindés et les familles y contenues se répartissent au hasard, dans l'une ou l'autre des deux populations déterminées ci-dessus. Ceci revient à dire que la fixation des caractères s'exprime la première fois en I_6 .

Dès lors, nous considérons la I_6 comme le premier aboutissement de l'évolution de la population introgressée, soumise aux effets de la purification et des pressions de sélection. L'évolution de la distribution des caractères de la population globale faisait d'ailleurs pressentir un tel comportement.

b. *Caractéristiques de P_1 et P_2 .*

Les distributions du rendement à l'égrenage en P_1 et P_2 (figures 12 et 14) sont évidemment distinctes. L'examen des distributions des autres caractéristiques permet de préciser les différences entre les deux populations.

Si on s'en rapporte au témoin moyen, la population P_1 dont le rendement à l'égrenage est « inférieur à 33 % » possède une fibre de résistance nettement plus grande et de longueur un peu plus faible que

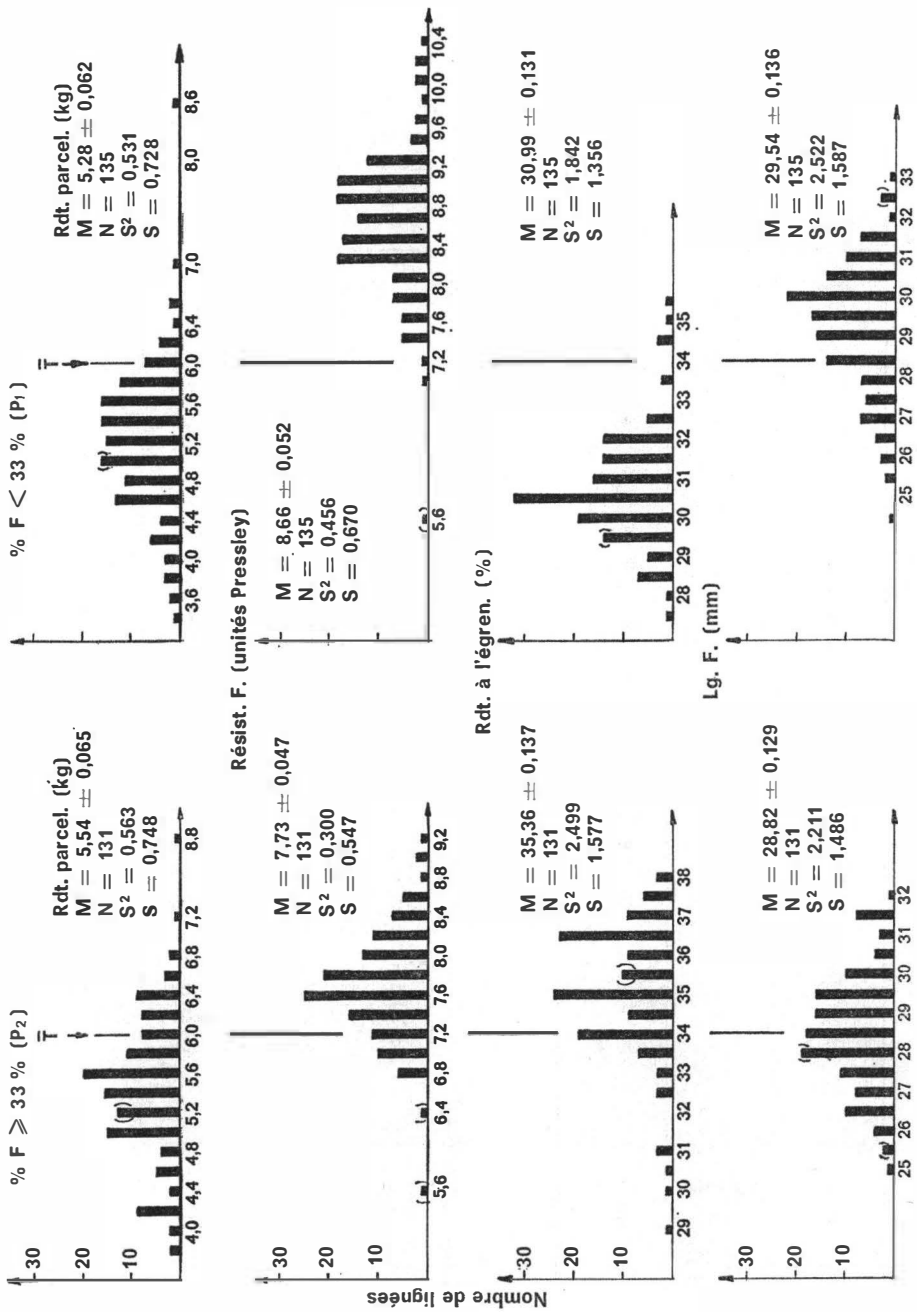


Fig. 14. — Distributions comparées des caractères des lignées introgressées - (C₃ × G. Raimondii) × C₃ × C₅ - 1968.

TABLEAU VIII

Composition de la population P₁.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'excep- tions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
1	5	30,01	5	0	8,30	30,13	5,44
2	5	31,06	5	0	8,23	30,09	5,01
3	4	30,99	4	0	7,94	29,61	5,40
4	3	29,56	3	0	7,64	30,19	5,21
5	6	30,37	6	0	8,09	30,06	5,90
6	6	32,14	5	1	8,01	29,22	5,40
7	5	29,96	5	0	8,92	29,74	5,32
8	12	30,31	12	0	9,01	31,12	4,81
9	1	32,06	1	0	9,59	28,81	5,68
10	3	31,19	3	0	7,79	29,02	5,07
11	6	32,90	4	2	8,19	28,62	5,79
12	8	30,84	8	0	9,00	29,03	6,39
13	8	30,67	8	0	8,40	30,47	5,41
14	6	32,84	4	2	8,51	28,69	5,06
15	4	31,52	4	0	9,02	30,39	5,44
16	5	30,82	5	0	8,96	30,56	5,93
17	3	29,46	3	0	8,85	28,85	5,35
18	4	29,90	4	0	8,76	29,69	5,11
19	2	28,14	2	0	8,82	26,97	3,74
20	5	31,44	5	0	8,82	29,59	4,77
21	9	30,59	9	0	8,78	29,56	5,27
22	7	30,79	7	0	9,56	27,13	4,28
23	5	30,36	5	0	9,94	29,63	5,11
24	6	31,49	6	0	8,95	26,27	5,04
25	6	32,72	4	2	8,03	31,59	5,57
Nombre de familles 25	Nombre de lignées 134	—	—	Taux d'excep- tions 5,22 %	—	—	—

TABLEAU IX
Composition de la population P₂.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'exceptions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
26	3	36,63	3	0	7,49	29,11	5,65
27	4	34,49	3	1	7,51	29,52	5,40
28	7	34,16	5	2	7,87	29,27	4,95
29	9	36,53	9	0	7,65	29,06	5,09
30	3	32,27	2	1	7,64	30,20	5,74
31	5	33,58	4	1	7,52	29,80	5,72
32	8	35,93	8	0	8,03	27,86	4,76
33	4	35,12	4	0	7,15	29,14	6,09
34	3	35,02	3	0	7,16	29,62	5,67
35	5	33,52	4	1	8,02	28,95	5,81
36	1	34,48	1	0	7,98	27,26	6,63
37	9	36,33	9	0	7,57	27,26	5,25
38	4	35,01	4	0	7,60	28,53	6,09
39	1	36,70	1	0	8,75	28,19	6,46
40	9	34,45	7	2	7,88	27,53	6,27
41	4	36,45	4	0	8,05	26,80	4,67
42	4	35,81	4	0	8,39	26,69	4,88
43	1	34,32	1	0	7,70	27,87	6,34
44	5	37,03	5	0	7,65	31,54	5,57
45	4	37,50	4	0	7,70	31,36	6,01
46	5	34,79	5	0	7,86	29,74	5,65
47	4	34,23	4	0	8,19	29,19	5,79
48	6	35,93	6	0	7,18	30,00	6,17
49	7	36,60	7	0	7,97	27,92	5,88
50	9	35,54	9	0	7,65	30,31	5,61
51	5	34,21	4	1	8,79	27,64	4,70
Nombre de familles 26	Nombre de lignées 129	—	—	Taux d'exceptions 6,98 %	—	—	—

celle du témoin. Ces écarts sont fortement atténués en ce qui concerne la population P_2 dont le rendement à l'égrenage est « égal ou supérieur à 33 % ».

La distinction entre les deux populations P_1 et P_2 apparaît dans la différence existant entre les rendements à l'égrenage et celle qui existe entre les résistances des fibres.⁽¹⁾

c. Origine de P_1 et P_2 et évolution sous l'effet des pressions de sélection.

A l'examen des distributions du rendement à l'égrenage, la distinction entre P_1 et P_2 s'impose en I_6 (figure 12); elle peut être présagée en I_5 (figure 11) et n'est pas encore perceptible en I_4 (figure 10).

La différenciation des deux populations va donc croissant de la deuxième à la quatrième année de purification. Pour mieux définir cette évolution, il suffit de la suivre, à titre descriptif, dans l'ascendance élargie des deux populations.

La famille est constituée, on le sait, de l'ensemble des lignées dont l'ascendance directe est commune, soit une seule lignée « mère »; dans celle-ci en effet, un certain nombre de plants ont engendré les lignées « filles », composantes de la famille en question. Au même titre, la lignée « mère » fait elle-même partie d'une famille, et ainsi de suite.

L'ascendance élargie des populations P_1 et P_2 , représente donc à chaque stade de la purification, l'ensemble des familles dont la descendance se retrouve en I_6 . Elle est *élargie* puisqu'elle comprend les ascendances directes (lignées « mères »), entourées de leur famille, de génération en génération. Il ne serait pas logique, en effet, de comparer des ensembles I_5 et I_4 , formés de lignées isolées, à des populations I_6 , formées de lignées comprises dans leur entité familiale.

Pour suivre l'évolution qui a conduit à la distribution bimodale en I_6 , on considérera cette ascendance élargie pour chacune des populations P_1 et P_2 .

Les tableaux X et XI fournissent les indications nécessaires sur l'évolution des deux populations P_1 et P_2 ; ils constituent une confirmation des conclusions de l'étude de l'évolution de la population globale P :

– La population P_1 se caractérise par une amélioration constante de la résistance de la fibre sous l'effet de la pression de sélection exercée en ce sens. Cette amélioration atteint pour la moyenne de la population 19,39 % de la résistance du témoin en I_6 . En début de purification, elle est accompagnée d'une diminution croissante du rendement à l'égrenage, mais l'importance de cette détérioration diminue très vite et n'atteint en I_6 que 9,70 % du rendement à l'égrenage du témoin. Cette

(1) Cette constatation sera confirmée plus loin, lorsque, après avoir dissocié ces mêmes populations en leurs composantes, on pourra déterminer les multiples sources de variation et interpréter ce qui en résulte.

TABLEAU X

Caractéristiques des populations P₁ et P₂ définies en 1968 sur base du rendement à l'égrenage ainsi que leurs ascendances.

Année	Population		IP ₀	% F	LgF	Rdt
1966 I ₄	P ₁ N = 57	M	8,64	32,72	27,88	1,58
		s	0,614	1,967	1,157	0,677
		V	7,10	6,01	4,14	42,84
	P ₂ N = 68	M	8,32	34,14	27,94	2,04
		s	0,632	1,369	1,489	1,00
		V	7,59	4,00	5,32	49,01
1967 I ₅	P ₁ N = 45	M	8,78	32,10	29,62	4,65
		s	0,766	1,671	1,464	0,847
		V	8,72	5,20	4,94	18,21
	P ₂ N = 63	M	8,26	35,45	29,10	4,90
		s	0,544	1,526	1,811	0,979
		V	6,58	4,30	6,22	19,97
1968 I ₆	P ₁ N = 134	M	8,68	30,98	29,51	5,28
		s	0,620	1,370	1,560	0,731
		V	7,14	4,42	5,28	13,84
	P ₂ N = 129	M	7,81	35,36	28,85	5,55
		s	0,500	1,650	1,473	0,754
		V	6,40	4,66	5,10	13,58
1969 I ₇ (¹)	P ₁ Retirée de la sélection	M	—	—	—	—
		s	—	—	—	—
		V	—	—	—	—
	P ₂ N = 163	M	8,22	36,33	27,80	4,68
		s	0,475	1,393	1,453	0,864
		V	5,77	3,83	5,22	18,46

(1) Pour information : P₁ est retirée de la sélection.

TABLEAU

Différences par rappor

	1966 I ₄			1967 I ₅	
	P	P ₁	P ₂	P	P ₁
IP ₀	+10,19	+12,94	+ 8,75	+9,15	+16,44
% F	— 3,74	— 5,67	— 1,58	—2,09	—9,32
LgF	— 0,60	— 0,54	— 0,32	—0,81	0
Rdt	(—55,52)	(—59,38)	(—47,55)	—8,67	— 8,28

(¹) Pour information.
P, P₁, P₂ : voir texte.

valeur est de l'ordre des 9,32 %, déjà atteinte en I₅. Ceci laisse présager un niveau inférieur de stabilisation du rendement à l'égrenage, quand la pression de sélection s'exerce uniquement sur la résistance de la fibre. Ce comportement sera précisé par la suite.

— Au contraire, sur la population P₂, la pression de sélection est plus complexe. Elle tend à rétablir l'équilibre entre les divers éléments de valeur culturale, en conservant au mieux le caractère introgressé recherché. L'évolution des caractères reflète bien le souci qui préside à la sélection : dès la I₆, il implique l'acceptation d'une limite à l'amélioration de la résistance si, comme dans le cas présent, le sélectionneur cherche à maintenir, dans cet équilibre, un rendement à l'égrenage équivalent à celui du témoin. La résistance de la fibre se stabilise alors à un niveau qui ne dépasse celui du témoin que de 7,5 %.

Il y a lieu de remarquer que le tableau X permet aussi de confirmer l'observation, déjà faite à plusieurs reprises, concernant la sensibilité particulière du rendement à l'égrenage aux pressions de sélection : dans cette étude, il constitue le seul caractère étudié qui, dès la I₄, réagit nettement aux différentes pressions et se stabilise dès la I₅.

du témoin en %.

P ₂	1968 I ₆			1969 I ₇ (1)	
	P	P ₁	P ₂	P	P ₂
+9,54	+13,06	+19,39	+7,42	+ 8,39	+ 7,87
+0,14	—	— 9,70	+3,06	+ 0,73	+ 2,10
—1,75	— 0,79	— 1,79	—0,48	— 1,30	— 1,97
—3,35	—11,14	—13,44	—9,01	—11,02	—11,02

d. Relations entre les quatre principaux caractères chez P₁ et P₂ en I₆.

La détermination des deux populations P₁ et P₂ permet de rechercher, dans chacune d'elles, les relations entre les quatre principaux caractères : IP₀, %F, LgF, Rdt.

On verra que ces deux populations P₁ et P₂ sont elles-mêmes stratifiées. Elles se composent de groupes de lignées dont l'autonomie peut être d'un grand intérêt en ce qui concerne les liaisons entre caractères. Les relations, mises en évidence ici, devront être contrôlées au niveau des strates.

Le tableau XII présente les coefficients de corrélation partielle et leurs interprétations pour les caractéristiques suivantes :

- X : résistance de la fibre,
- Y : rendement à l'égrenage,
- Z : longueur de la fibre,
- t : rendement.

En P₁, fraction de la descendance dont le rendement à l'égrenage est très généralement inférieur à 33 %, le sélectionneur cherche prin-

TABLEAU XII

Corrélations partielles entre X, Y, Z, t en P₁ et P₂ (I₆).

Variables	Constantes	P ₁ % F inférieur à 33 % N = 134	P ₂ % F supérieur ou égal à 33 % N = 129
		r	r
X Y	Z t	- 0,264 xx	- 0,228 xx
X Z	Y t	- 0,118	- 0,201 x
X t	Y Z	- 0,120	- 0,246 xx
Y Z	X t	- 0,097	- 0,067
Z t	X Y	+ 0,175 x	+ 0,112
Y t	X Z	+ 0,118	- 0,082

X = résistance de la fibre
Y = rendement à l'égrenage
Z = longueur de la fibre

t = rendement parcellaire
xx = r calculé > r 0,995
x = r calculé > r 0,975

cipalement la haute résistance de la fibre, soit un seul caractère polygénique. L'introduction de celui-ci est associée à la dégradation des autres caractères, rendement à l'égrenage, longueur de la fibre et rendement.

Par contre en P₂, c'est-à-dire dans la fraction des descendances dont le rendement à l'égrenage est très généralement supérieur à 33 % en I₆, la liaison entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage s'exprime par une corrélation négative dont le coefficient est hautement significatif (figure 15).

Une corrélation positive entre la longueur de la fibre et le rendement, ainsi que l'absence de rapports significatifs entre les autres caractères,

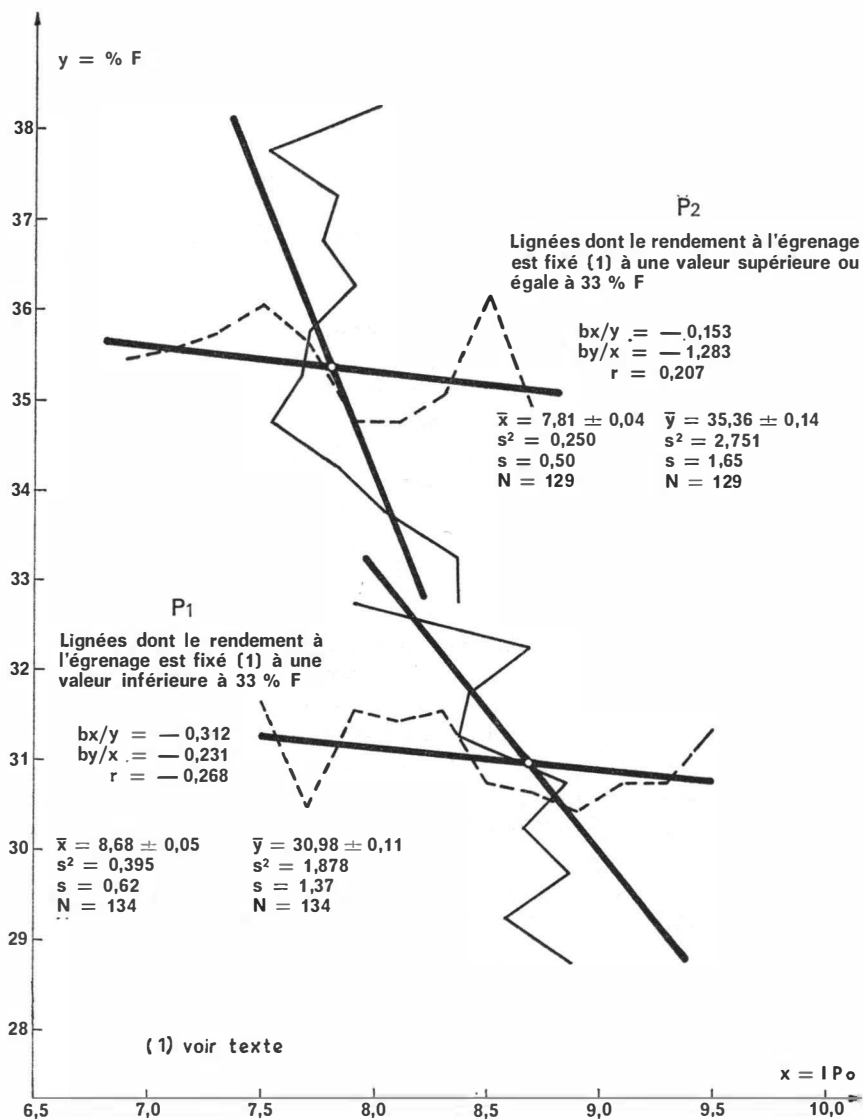


Fig. 15. — Relation entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage des lignées introgressées - ($C_2 \times G. Raimondii$) $\times C_3 \times C_3$ - (1968).

(1) Voir texte.

font ressortir le résultat des pressions de sélection qui, dans cet ensemble, se sont exercées principalement en vue de rétablir un type qui répond aux exigences agronomiques.

4. Stratification des populations P_1 et P_2 .

a. *Strates.*

La distribution bimodale des rendements à l'égrenage de la population globale P en I_6 , a imposé la discrimination des deux populations P_1 et P_2 . La cohésion des familles, inhérente à la fixation des caractères, nous a permis la classification des lignées dans l'une ou l'autre de ces deux populations.

En I_6 , il n'est pas possible de se baser sur la généalogie pour regrouper les lignées en unités d'un niveau hiérarchique supérieur à l'ascendance directe commune (1). Pourtant, la cohésion des familles est telle qu'il nous est possible de déterminer des groupements plus restreints que les populations P_1 et P_2 , en fonction des similitudes des caractéristiques entre lignées et entre familles.

Les diagrammes de dispersion à double entrée ($X = IP_0$ et $Y = \%F$), établis pour P_1 et P_2 , définissent chacun un espace où les familles peuvent se regrouper aisément en régions. Ces dernières intéressent des ensembles de lignées qui, d'une part, respectent les cohésions familiales et, d'autre part, forment des éléments ou strates distinctes, composantes des populations P_1 et P_2 . Il nous est aisé de constituer ces strates à partir des diagrammes de dispersion. Le rendement à l'égrenage apparaît comme le principe essentiel de la stratification. Il suffit, dans chacun des diagrammes, de regrouper les lignées similaires autour de quelques-unes d'entre elles situées aux confins des distributions, c'est-à-dire d'individualités les plus dissemblables. Deux strates peuvent ainsi être formées dans chacune des populations P_1 et P_2 . Les familles y gardent spontanément leur cohérence (tableaux XIII à XVI). L'ensemble P est donc composé de quatre strates, S_1 , S_2 , S_3 et S_4 ; S_1 et S_2 sont composantes de P_1 tandis que S_3 et S_4 sont les composantes de P_2 .

- S_1 rassemble les familles des lignées dont le $\%F$ est très généralement inférieur ou égal à 30,5 %.
- S_2 groupe les familles des lignées dont le $\%F$ est très souvent plus petit que 33 % mais plus grand que 30,5 %.
- S_3 correspond aux familles des lignées dont le $\%F$ se situe habituellement entre 33 et 35,5 %.
- S_4 comprend les familles des lignées dont le $\%F$ est très généralement supérieur ou égal à 35,5 %.

(1) Nous avons vu que de tels groupes répartissent les familles au hasard dans l'une ou l'autre des populations P_1 et P_2 .

TABLEAU XIII

Composition de la strate S₁.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'exceptions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
1	5	30,01	4	1	8,30	30,13	5,44
2	5	31,06 (1)	3	2	8,23	30,09	5,01
4	3	29,56	3	0	7,64	30,19	5,21
5	6	30,37	6	0	8,09	30,06	5,90
7	5	29,96	5	0	8,92	29,74	5,32
8	12	30,31	11	1	9,01	31,12	4,81
12	8	30,84	6	2	9,00	29,03	6,39
13	8	30,67	6	2	8,40	30,47	5,41
17	3	29,46	3	0	8,85	28,85	5,35
18	4	29,90	4	0	8,76	29,69	5,11
19	2	28,14	2	0	8,82	26,97	3,74
21	9	30,59	6	3	8,78	29,56	5,27
22	7	30,79	6	1	9,56	27,13	4,28
23	5	30,36	3	2	9,94	29,63	5,11
Nombre de familles 14	Nombre de lignées 82	—	—	Taux d'exceptions 17,07 %	—	—	—

(1) Assimilés à la S₁ malgré le taux élevé d'exception (2/5) eu égard aux autres caractères des lignées S₁ : voir texte.

TABLEAU XIV

Composition de la strate S₂.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'exceptions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
3	4	30,99	3	1	7,94	29,61	5,40
6	6	32,14	5	1	8,01	29,22	5,40
9	1	32,06	1	0	9,59	28,81	5,68
10	3	31,19	2	1	7,79	29,02	5,07
11	6	32,90	4	2	8,19	28,62	5,79
14	6	32,84	3	3	8,51	28,69	5,06
15	4	31,52	4	0	9,02	30,99	5,44
16	5	30,82	3	2	8,96	30,56	5,93
20	5	31,44	5	0	8,82	29,59	4,77
24	6	31,49	6	0	8,95	26,27	5,04
25	6	32,72	4	2	8,03	31,59	5,57
Nombre de familles 11	Nombre de lignées 52	—	—	Taux d'exceptions 23,07 %	—	—	—

S₂ : voir texte.

Les entités constituées par les strates sont affaiblies par un certain nombre de lignées dont le classement ne se justifie qu'en fonction de la cohésion familiale, confirmée par la valeur des autres caractères. Ces lignées figurent aux tableaux XIII à XVI comme lignées d'exception. Le taux d'exceptions relativement bas est toutefois plus élevé que dans la discrimination de P₁ et P₂; en outre, il s'avère impossible de concevoir

TABLEAU XV

Composition de la strate S₃.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'exceptions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
27	4	34,41	3	1	7,51	29,52	5,40
28	7	34,16	3	4	7,87	29,27	4,95
30	3	32,27	2	1	7,64	30,20	5,74
31	5	34,58	4	1	7,49	29,80	5,72
33	4	35,12	3	1	7,15	29,14	6,09
34	3	35,02	3	0	7,16	29,62	5,67
35	5	33,52	4	1	8,02	28,95	5,81
36	1	34,48	1	0	7,98	28,07	6,63
38	4	35,01	4	0	7,72	28,53	6,09
40	9	34,45	4	5	7,88	27,53	6,27
43	1	34,32	1	0	7,70	28,87	6,34
46	5	34,74	5	0	7,86	29,74	5,65
47	4	34,23	4	0	8,19	29,19	5,79
51	5	34,21	2	3	8,79	27,64	4,70
Nombre de familles 14	Nombre de lignées 60	—	—	Taux d'exceptions 28,33 %	—	—	—

S₃ : voir texte.

TABLEAU XVI

Composition de la strate S₄.

Famille (N°)	Nombre de lignées	% F moyen	Nombre de lignées dont le % F est conforme	Nombre d'exceptions	IP ₀ moyen	LgF moyenne	Rdt moyen
26	3	36,63	3	0	7,49	29,11	5,65
29	9	36,53	8	1	7,65	29,06	5,09
32	8	35,93	6	2	8,03	27,86	4,76
37	9	36,33	9	0	7,57	27,26	5,25
39	1	36,70	1	0	8,75	28,19	6,46
41	4	36,45	4	0	8,05	26,80	4,67
42	4	35,81	3	1	8,39	26,69	4,88
44	5	37,03	5	0	7,65	31,54	5,57
45	4	37,50	4	0	7,70	31,36	6,01
48	6	35,93	4	2	7,18	30,00	6,17
49	7	36,60	6	1	7,97	27,92	5,88
50	9	35,54	7	2	7,65	30,31	5,61
Nombre de familles 12	Nombre de lignées 69	—	—	Taux d'exceptions 13,04 %	—	—	—

S₄ : voir texte.

des régions ou strates plus étroites, sans voir apparaître un taux inadmissible de ces exceptions.

Les deux strates S₁ et S₄ constituent respectivement les strates inférieures et supérieures de P₁ et P₂; elles sont donc les strates extrêmes de la population globale P. Elles couvrent respectivement les régions à haute résistance de la fibre et à haut rendement à l'égrenage de la distribution globale, et représentent les réponses aux deux pressions de sélection que nous avons exercées et qui ont été définies précédemment.

b. *Caractéristiques de S₁, S₂, S₃, S₄.*

Les tableaux XVII et XVIII présentent les caractéristiques des quatre strates qui viennent d'être définies. Les caractéristiques de P₁ et P₂ y sont aussi rappelées.

– Le rendement à l'égrenage augmente de S₁ à S₄ : inférieure de 11,57 % à celui du témoin en S₁, il lui est supérieur de 5,88 % en S₄.

– La résistance de la fibre est toujours supérieure à celle du témoin. Elle s'affaiblit cependant de S₁ à S₄ : l'écart est de 21,04 % en S₁ et de 6,87 % en S₄.

– La longueur de la fibre diminue de S₁ à S₄ : supérieure au témoin de 2,34 % en S₁; elle lui est très légèrement inférieure (–0,65 %) en S₄.

– Le rendement parcellaire s'accroît de S₁ à S₃ et accuse une légère chute en S₄; il reste constamment inférieur à celui du témoin. Ce caractère fera l'objet d'analyses plus précises au chapitre suivant.

TABLEAU XVII

Caractéristiques principales de S₁, S₂, S₃ et S₄.

	% F moyen		IP ₀ moyen		LgF moyenne		Rdt moyen		N	
	M	S	M	S	M	S	M	S		
P ₁ {	S ₁	30,34	0,92	8,80	0,61	29,67	1,49	5,24	0,82	82
	S ₂	31,97	1,50	8,48	0,62	29,27	1,62	5,37	0,56	52
P ₂ {	S ₃	34,24	1,62	7,82	0,55	28,94	1,14	5,69	0,81	60
	S ₄	36,33	1,09	7,77	0,46	28,80	1,73	5,43	0,58	69
T		34,31	0,69	7,27	0,30	28,99	0,85	6,10	1,05	67
P ₁		30,98	1,37	8,68	0,62	29,51	1,56	5,28	0,73	134
P ₂		35,36	1,65	7,81	0,50	28,85	1,47	5,55	0,75	129

N : nombre de lignées

M : moyenne

S : écart-type

P₁, P₂, S₁, S₂, S₃, S₄ voir texte.

TABLEAU XVIII

Caractéristiques principales de la S₁ et de la S₄ en I₆

	S ₁ N = 82				S ₄ N = 69			
	M	S	V	Différences par rapport au témoin	M	S	V	Différences par rapport au témoin
% F	30,34	0,92	3,03	—11,57 %	36,33	1,09	3,00	+ 5,88 %
LgF	29,67	1,497	5,04	+ 2,34 %	28,80	1,731	6,01	— 0,65 %
Rdt	5,24	0,821	15,66	—14,09 %	5,43	0,581	10,69	—10,98 %
IP ₀	8,80	0,61	6,93	+21,04 %	7,77	0,46	5,92	+ 6,87 %

Dans l'espace défini par le diagramme de dispersion à double entrée $X = IP_0$ et $Y = \% F$, les strates S_1 et S_4 contiennent donc les réponses les plus formelles aux deux pressions de sélection précédemment décrites (tableau XVIII).

L'examen des caractéristiques des quatre strates consignées aux tableaux XVII et XVIII fait pressentir l'existence de limites aux effets de :

- la liaison qui entraîne la dégradation du rendement à l'égrenage comme conséquence de l'amélioration de la résistance de la fibre;
- la même liaison qui détermine la modicité de l'amélioration de la résistance, suite au maintien du rendement à l'égrenage à un niveau admissible.

En effet, la variation relativement considérable du rendement à l'égrenage entre S_3 et S_4 , n'entraîne qu'une faible diminution de l' IP_0 ; inversement, une augmentation assez importante de l' IP_0 entre S_2 et S_1 n'a plus pour conséquence qu'une assez faible détérioration du rendement à l'égrenage.

S'il y a des limites à la détérioration de l'une des qualités envisagées (IP_0 , % F) quand la pression de sélection s'exerce sur l'autre, l'existence de ces limites peut être confirmée par l'expression des relations entre,

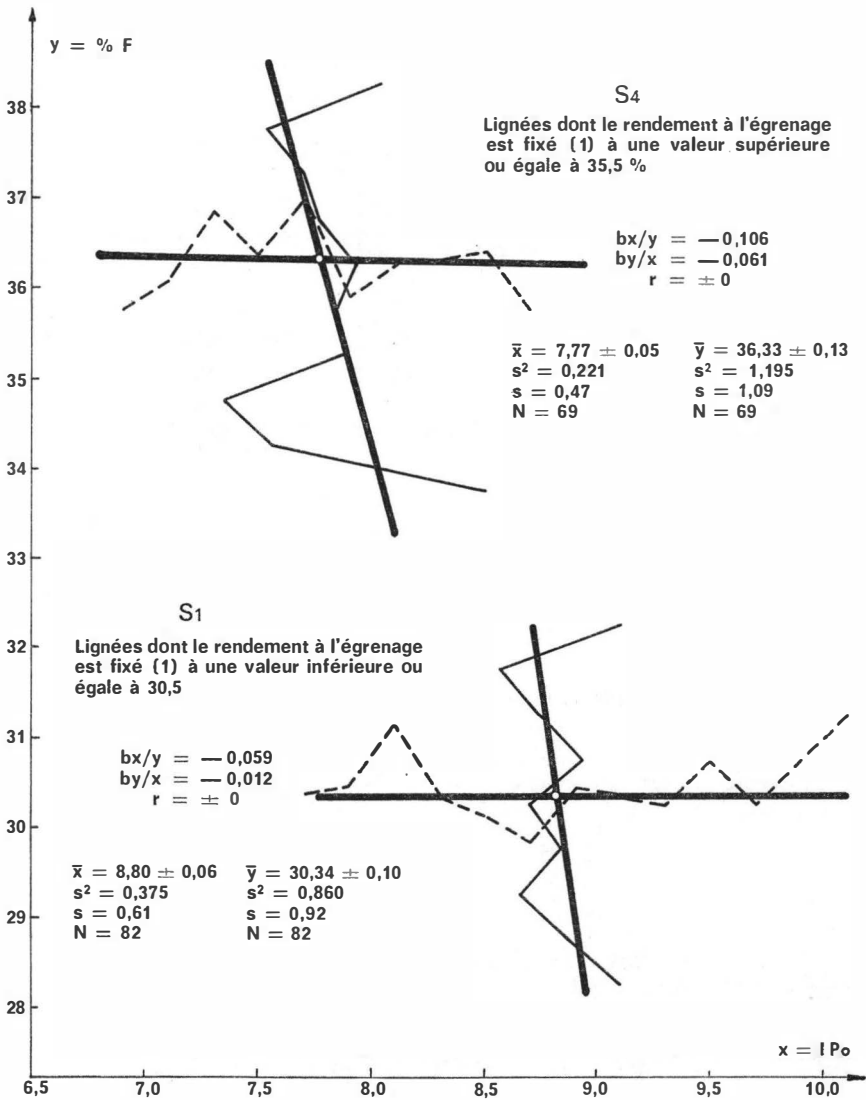


Fig. 16. — Relation entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage des lignées introgressées - ($C_2 \times G. Raimondii$) $\times C_1 \times C_2$.

(1) Voir texte.

TABLEAU

Corrélations partielles

Variables	Constantes	P ₁	
		S ₁	S ₂
		r	r
XY	Z _t	-0,009	-0,308*
XZ	Y _t	-0,079	-0,118
X _t	YZ	-0,141	-0,005
YZ	X _t	-0,058	-0,141
Z _t	XY	+0,175	+0,348**
Y _t	XZ	+0,057	+0,193
Nombre de lignées		82	52
Nombre de familles		14	11

X = IP Y = % F Z = LgF t = Rdt

P₁, P₂, S₁, S₂, S₃, S₄ : voir texte

*: r calculé > r 0,975

**: r calculé > r 0,995

***: r calculé > r 0,9995

caractères : en effet, dans les strates extrêmes de la population globale, ces relations doivent être différentes de celles qui prévalent dans les strates médianes.

c. *Relations en I₆, entre les quatre principaux caractères chez S₁, S₂, S₃ et S₄.*

L'expression des liaisons entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage retient l'attention dans les quatre strates : les coefficients de corrélation font ressortir une différence marquée entre d'une part, le groupe des deux strates extrêmes S₁ et S₄ et, d'autre part, le groupe des deux strates médianes S₂ et S₃ (tableau XIX).

Pour les lignées des strates médianes, les coefficients de corrélation

X

tre X, Y, Z, t en S^s, S^r, S[₃ S]₄

P ₂		P (pour mémoire)	
S ₃	S ₄	P ₁	P ₂
r	r	r	r
-0,446***	-0,071	-0,264**	-0,228**
-0,090	-0,193	-0,118	-0,201*
-0,229	-0,208	-0,120	-0,246**
-0,042	-0,051	-0,097	-0,067
-0,129	+0,228*	+0,175*	+0,112
+0,045	-0,031	+0,118	-0,082
60	69	134	129
14	12	25	26

entre IP et % F, sont négatifs, significatif pour S₂, hautement significatif pour S₃. Cela les différencie des strates extrêmes S₁ et S₄ dont les coefficients correspondants sont nuls (figure 16).

Les coefficients de corrélation négatifs, hautement significatifs, qui définissent la relation entre IP₀ et % F chez P₁ et chez P₂ (tableau XIX) sont donc très probablement dus avant tout, à la situation relative des strates et aux corrélations existant dans les strates médianes S₂ et S₃.

d. Analyse de la variance.

Le tableau XX présente l'analyse de la variance en tenant compte des diverses sources de variation que nous avons définies (populations P₁ et P₂, strates S₁ à S₄, familles à ascendance directe commune, lignées).

TABLEAU
Analyse de

Source de variation	Degré liberté	% F			SCE
		SCE	CM	F	
Différence entre populations P ₁ et P ₂	1	1260,492	1260,492	121,271**** > F _{0,9995}	27,12
Différence entre strates dans les populations	2	219,231	109,616	10,546**** > F _{0,9995}	106,82
Différence entre familles dans les strates	47	488,499	10,394	7,119**** > F _{0,9995}	602,24
Différence entre lignées	212	309,429	1,459		192,78
Totaux	262	2277,651			928,97

N.B. : Les strates n'étant pas aléatoires le CM, au niveau « différences entre populations » doit être rapporté au CM du niveau « différences entre familles ».

SCE : sommes des carrés des écarts.

CM : carrés moyens.

Cette analyse confirme :

- L'existence en I₆ de différences très hautement significatives entre les deux populations P₁ et P₂, quant aux rendements à l'égrenage et aux résistances de la fibre. Entre les longueurs de la fibre et les rendements de ces deux populations, il n'apparaît pas de différence significative.
- L'autonomie des quatre strates à l'intérieur des deux populations par l'existence d'une différence, très hautement significative, entre les rendements à l'égrenage. Les longueurs de fibre semblent également différentes de strate à strate mais, ni la résistance ni le rendement ne le sont.
- Qu'à l'intérieur des strates, les familles sont différentes les unes des autres à un niveau très hautement significatif. Cette hétérogénéité de

ariance.

LgF		IP ₀			Rdt		
CM	F	SCE	CM	F	SCE	CM	F
7,120	2,116	46,926	46,926	12,665*** > Fo,999	4,239	4,239	2,463
3,145	4,147* > Fo,875	4,408	2,204	0,594	2,902	1,451	0,843
2,814	14,097**** > Fo.9995	174,113	3,705	21,416**** > Fo.9995	80,870	1,721	4,794**** > Fo,9995
0,909		36,395	0,173		76,565	0,359	
		261,842			164,576		

chaque strate est une mesure des possibilités d'élargir la variabilité par introgression.

- Que le rendement à l'égrenage est le caractère le plus sensible et peut être exploité comme tel.

5. Discussion et interprétation.

a. Discussion.

La différence de structure enregistrée entre strates extrêmes et strates médianes peut provenir de la position relative des familles dans le diagramme de dispersion, de la position des lignées, ou du cumul de ces positions. La part de chaque cause ne peut être déterminée dans les conditions de cette étude. Cette différence est toutefois telle, qu'il n'est

pas possible de l'expliquer sans confirmer l'existence des limites à la dégradation des qualités culturales, à savoir :

- du rendement à l'égrenage, sous l'effet de la pression de sélection qui vise l'amélioration exclusive de la résistance de la fibre;
- de la résistance de la fibre sous l'effet de la pression de sélection dont le but est de rétablir les caractères culturaux et principalement le rendement à l'égrenage.

Notre interprétation des coefficients de corrélation doit se borner à cette constatation qui, par ailleurs, répond aux questions posées au début de ce chapitre. Une interprétation plus poussée entraînerait une confusion entre, d'un côté, l'étude globale définie au chapitre précédent et, de l'autre, l'étude des résultats uniquement axée sur l'observation des lignées en tant qu'individualités.

Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer l'existence de ces limites :

1^o La résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage ne seraient liés par une corrélation négative qu'en deça de seuils de stabilisation propres à chacun de ces caractères. Au-delà de ces seuils, ces derniers évolueraient indépendamment l'un de l'autre.

Cette hypothèse ne résiste pas à l'examen de l'évolution de la relation entre les deux caractères au cours des générations. En effet, présentée comme telle, l'existence de seuils serait indépendante du degré de fixation des caractères. Dans une telle éventualité, ces seuils devraient être marqués aussi nettement en début qu'en fin de purification.

Or, il a été mentionné que l'apparition de deux populations P_1 et P_2 résulte des pressions de sélection conjuguées aux effets de la purification. Il en est ainsi a fortiori, pour les strates extrêmes de ces deux populations.

Une visualisation simple et suffisante du phénomène est fournie par l'examen de la série de figures 17 à 19; celles-ci présentent, pour la population globale P, les configurations successives au cours des générations, des lignes de régression de $X = IP_0$ en $Y = \% F$ et de Y en X .

En I_6 , les lignes de régression déterminent trois zones importantes (fig. 19) :

- Une zone médiane qui réunit les surfaces de dispersion de S_2 et S_3 , où les lignes de régression tendent à se rejoindre.
- Deux zones extrêmes qui correspondent aux surfaces de dispersion S_1 et S_4 , où les lignes de régression suivent des directions perpendiculaires l'une à l'autre.

Ces constatations ne peuvent être expliquées par une densité décroissante de la population représentée en zones extrêmes; ce sont, au contraire, celles qui rassemblent les strates les plus denses.

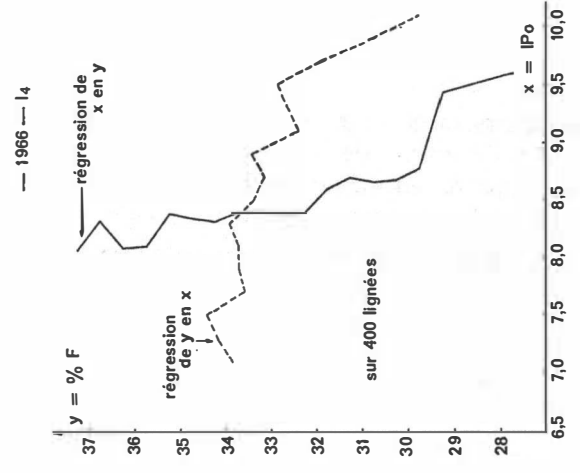


Fig. 17

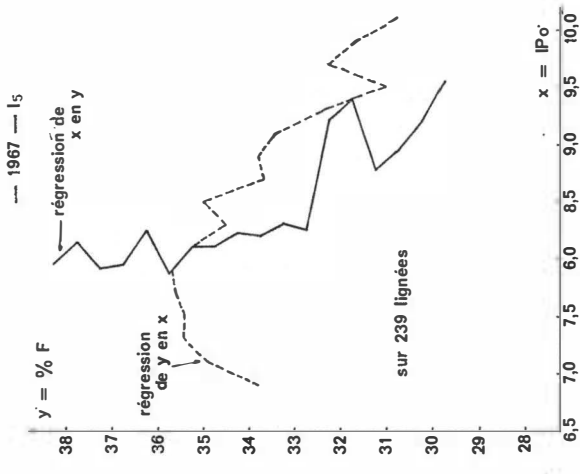


Fig. 18

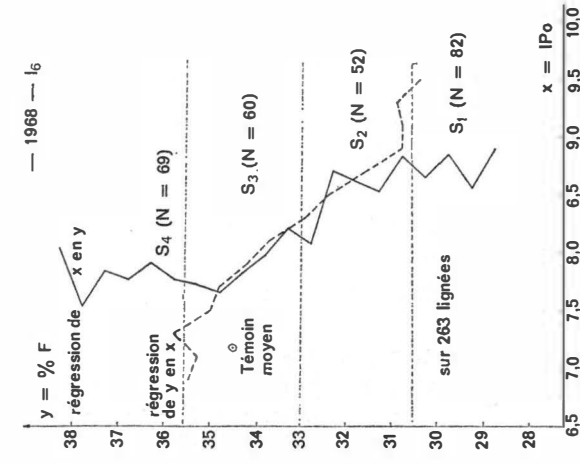


Fig. 19

Relation générale entre la résistance de la fibre et le rendement à l'égrenage des lignées introgressées issues du croisement $(C_3 \times G. Raimondii) \times C_4 \times C_5$.

Si l'hypothèse des seuils de stabilisation répondait à la réalité, le tracé des lignes de régressions en I_6 se retrouverait dans l'ascendance. Or, la figure 17 montre qu'il n'en est rien; il y a donc bien lieu de considérer le diagramme établi en I_6 comme l'expression de l'aboutissement d'une évolution, qui prend forme en I_5 (figure 18) et est encore indécelable en I_4 .

2° L'apparition de limites aux relations entre IP_0 et % F, en tant qu'aboutissement d'une évolution, ne peut être due qu'à la fixation des caractères, elle-même aboutissement de la purification imposée au matériel végétal en sélection.

En I_6 , le degré de fixation et, par conséquent, d'homogénéité, est variable de strate en strate. S_2 et S_3 , parties médianes de la population globale P, sont moins fixées et moins homogènes que les strates extrêmes. En S_4 , les coefficients de corrélation entre IP_0 et % F, établis tant à partir des lignées que des moyennes familiales, sont nuls. Cette strate peut être considérée comme la plus homogène et la plus fixée.

En S_1 , le coefficient de corrélation établi sur les moyennes familiales n'est pas différent de zéro; il semble que, si la fixation des caractères est plus avancée qu'en S_2 et S_3 , l'hétérogénéité de la strate reste encore considérable.

b. *Interprétation.*

Si on admet cette dernière hypothèse, nos différentes constatations peuvent s'interpréter comme suit :

1° La pression de sélection, exercée en vue de rétablir un type cultivable, a conduit une partie de la population d'origine vers un génotype très proche de celui du parent cultivé; pour certains caractères importants de ce parent, on peut concevoir que l'homozygotie s'exprime assez rapidement sous l'effet des pressions de sélection. Dès la I_6 , la strate S_4 se fixe, et la fraction conservée du patrimoine génétique d'origine sauvage est très réduite.

Uniquement responsable d'une faible amélioration de la résistance de la fibre, elle n'entraîne pas une dégradation du rendement à l'égre-nage; il est probable qu'elle résulte de la présence d'un seul ou d'un petit nombre de gènes majeurs, ou même seulement de quelques rares accentuateurs. Cette strate S_4 doit donc être relativement homogène.

2° Par contre, en S_1 , la résistance de la fibre, caractère hautement polygénique, est très augmentée. Cette amélioration n'est qu'une expression, parmi d'autres, d'un patrimoine génétique où la pression de sélection, exclusivement exercée sur l' IP_0 , a permis de rétablir une certaine homozygotie, notamment pour des caractères propres au parent sauvage.

Les pressions de sélection ne s'exercent ici que sur le seul caractère

« résistance de la fibre », aussi l'hétérogénéité de la strate peut-elle être beaucoup plus importante.

3^o En S_2 et S_3 , l'éclectisme, qui préside à l'application des pressions de sélection et qui tente d'éviter un retour brutal aux types parentaux, a pour effet de conférer une hétérozygotie rémanente. Celle-ci ralentit le processus de fixation; les conséquences en seront estimées au chapitre suivant.

CHAPITRE III

Les résultats en tant qu'individualités.

1. Présentation des résultats.

La description des trois cas représentatifs, qui viennent d'être définis, et des étapes caractéristiques de leur obtention, suffisent à définir les résultats de la sélection de cotonniers introgressés par *G. raimondii*.

L'amélioration de la résistance de la fibre y est considérée comme la marque la plus simple de l'apport de l'espèce sauvage. Suivant les cas, cet apport peut être plus ou moins considérable et peut conduire à une dépréciation des autres caractères cultureux.

Dans le premier cas, *G. raimondii* confère d'emblée à *G. hirsutum* une amélioration relativement faible de la résistance de la fibre, sans trop influencer les qualités qui doivent être conservées chez le parent cultivé. Ceci constitue une réponse à la première pression de sélection précédemment décrite, par laquelle le spécialiste tend à rétablir un cultivar amélioré, à partir de souches introgressées. Il est représentatif de la strate S_4 définie au chapitre précédent.

Dans le deuxième cas, *G. raimondii* confère à *G. hirsutum* une amélioration plus sensible de la résistance de la fibre, mais l'introgresion provoque également une dégradation importante des caractères du parent cultivé. Cela se manifeste très clairement pour le rendement à l'égrenage mais porte aussi sur les caractères végétatifs et ceux de la production.

Ce deuxième cas constitue une réponse à la deuxième pression de sélection, par laquelle le spécialiste tend à créer des cotonniers dont la résistance de la fibre très élevée, est recherchée pour transmission ultérieure. Ce type de lignées est représentatif de la strate S_1 .

Le troisième cas, qui correspond aux strates S_2 et S_3 , réunit des situations intermédiaires dont l'existence est le fruit d'un manque de rigueur dans l'application des pressions de sélection. Certaines familles y sont spécialement intéressantes suite aux possibilités offertes par les effets d'une hétérozygotie plus longtemps maintenue.

Pour ne pas surcharger de chiffres les descriptions et commentaires qui vont suivre, chacun des trois cas fait l'objet de quatre tableaux (tableaux XXI à XXXV) qui réunissent toutes les données utiles.

Ils présentent :

- Les caractères principaux (IP_0 , % F, LgF, et Rdt) de quelques lignées typiques, de leur famille, et de leur ascendance élargie à toutes les lignées issues de la même souche introgressée d'origine I_2 . Les tableaux permettent de concevoir dans chacun des cas, l'évolution des caractères en cours de purification.

- Les caractéristiques de lignées particulièrement représentatives obtenues en I_7 , c'est-à-dire en cinquième année de purification. Elles sont comparées à celles des témoins les plus proches en jardin des pédigrées et justifient les tests réalisés en essais comparatifs.

- Les résultats des tests de productivité en essais comparatifs; ils servent à déterminer le potentiel productif des lignées dont question ci-dessus.

- Les autres caractéristiques observées en essais comparatifs (IP_0 , % F, LgF, PMC, S.I.); elles confirment les résultats enregistrés dans le jardin des pédigrées.

2. Description.

a. *Premier cas : lignées de bonne valeur culturale dont la résistance de la fibre est améliorée* (tableaux XXI à XXIV).

Dès la première année de purification (I_3), la résistance de la fibre témoigne de l'apport de l'espèce sauvage qui ne paraît pas provoquer une dévalorisation de la longueur de la fibre et du rendement à l'égrenage. Cette heureuse association de caractères se maintient sans difficulté en cours de purification, bien que l'amélioration de l'indice de résistance ait tendance à s'amenuiser.

Tant en jardin des pédigrées qu'en essais comparatifs, ces lignées font preuve, en fin de purification, d'une résistance de la fibre supérieure d'environ une demi unité PRESSLEY à celle du cultivar parent. Cette amélioration, but principal de l'introggression par *G. raimondii*, est accompagnée d'une augmentation du rendement à l'égrenage de 1 à 2 % et d'un allongement de la fibre de plus ou moins 2 mm. Le poids moyen des capsules équivaut à celui du témoin, tandis que le poids de cent graines peut lui être un peu supérieur.

b. *Deuxième cas : lignées sans valeur culturale dont la résistance de la fibre est fortement améliorée (tableaux XXVI à XXIX).*

On peut distinguer deux groupes familiaux dans la descendance de la souche originelle.

D'une part, un groupe (a) dont le rendement à l'égrenage, assez élevé au départ, se dégrade sous l'effet de la pression sélective. Celle-ci ne retient que les lignées à fibre très résistante. Ce caractère, couplé aux dégradations des caractères cultureux, notamment du rendement à l'égrenage, introduit donc souvent des facteurs de dévalorisation de ces lignées au point de vue agronomique. Dès la I_6 , la relation précitée s'affaiblit; l'homogénéité familiale et la transmission régulière des caractères semblent un gage de fixation.

D'autre part, un groupe (b) dont le rendement à l'égrenage se situe d'emblée à un niveau inférieur et qui, jusqu'en I_6 , conserve une certaine hétérogénéité des caractères.

Il convient d'insister sur le fait que la moindre valeur des rendements à l'égrenage, traduit très bien ici un phénotype particulièrement marqué par l'espèce sauvage. Peu productives, de telles lignées présentent un développement végétatif trop poussé, un type de ramification inadmissible, de petites capsules souvent partiellement avortées, des graines arrondies, volumineuses et lourdes, couvertes d'un fuzz vert émeraude, etc.

Le tableau XXVII résume les caractéristiques de quatre lignées qui ont subi quatre années de purification et sont conservées comme géniteurs éventuels. Les données reproduites confirment la description ci-dessus : par rapport au témoin, l' IP_0 est supérieur d'environ deux unités, mais les rendements à l'égrenage sont de 5 % inférieurs, la fibre mesurée sur halo se montre légèrement plus longue, mais la production s'avère significativement plus faible.

c. *Troisième cas (tableaux XXXI à XXXIV).*

Les deux cas précédents évoluent, soit vers une haute résistance de la fibre et un rendement à l'égrenage peu élevé, soit vers un IP_0 légèrement amélioré et un % F très suffisant. Au contraire, le troisième cas, conséquence d'un manque de rigueur dans l'application des pressions de sélection, en est le moyen terme.

En cours de purification apparaissent deux branches familiales principales, issues de deux lignées I_4 . L'une d'elles, à faible rendement à l'égrenage, peut être assimilée au second groupe (b) du cas précédent; cependant, le rendement à l'égrenage y est un peu plus élevé et la résistance de la fibre légèrement inférieure. L'autre branche fait preuve de plus d'hétérogénéité à tous les stades de purification, et maintient une certaine variabilité du rendement à l'égrenage dans une fraction de sa descendance.

TABLEAU
Évolution des quatre caractères
Première

	Longueur fibre					Rendement	
	1963	1966	1967	1968	1969	1963	1966
	—	28,04	29,61	28,96	28,36	—	34,70
Témoins moyens							
				31,56	28,87		
				31,82	30,45		
				30,98	30,66		
400 276 330	29,76	29,61		31,70	30,53	38,30	30,53
401 277 331	29,92	29,71		31,65	30,54	37,12	35,79
402 853—	26,72	29,76	33,09			35,87	33,18
403 854 332	30,04	29,30	31,18		30,61	36,36	34,84
404 855 333	28,96	29,79	32,24		30,20	35,39	35,26
G214-679 -405 856 334	29,56	21,78	33,00		28,84	38,05	35,33
406 857 335	26,28	28,47	32,22		30,28	36,81	34,14
407 858 336	27,48	29,19	32,42		29,06	36,86	36,30
408	28,32	30,58	—			36,82	36,49
409 278 337	29,52	28,80		30,52	30,30	36,13	36,05
				31,47	30,89		
				31,65	30,18		
				31,82	30,80		
					28,60		

Trenage			Résistance fibre					Rendement				
1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969
35,40	34,40	35,58	(8,35)	7,66	7,53	7,27	7,62	—	3,90	5,05	6,08	5,26
	36,70	38,47				7,71	8,11				5,14	4,89
	36,77	38,11				7,28	8,17				6,08	6,25
	38,01—	38,15				8,21—	8,00				5,72—	4,86
	36,64	37,42	9,05	8,42		7,50	8,14	—	1,60		5,07	4,84
	37,05	38,05	8,72	8,58		7,57	8,30	—	1,49		5,98	4,53
37,89—			9,29	8,41	8,48—			—	0,81	5,50—		
36,81		36,94	8,72	8,52	8,50		8,07	—	1,85	4,67		5,26
36,83		36,25	8,92	8,31	7,97		7,91	—	2,73	4,40		5,17
32,50—		36,98	8,95	7,70	8,56		7,83	—	2,00	4,82—		5,01
37,04		36,33	8,81	8,33	7,80		8,18	—	2,76	5,22		5,45
37,11		36,62	8,89	8,16	7,91		8,63	—	2,83—	4,58		4,85
			8,94—	8,25—				—	2,83—			
	36,83	36,36	9,40	8,47		7,48	8,06		3,08		5,60	5,00
	37,88—	36,14				7,89—	8,05				6,47—	4,46
	38,46—	37,26				8,04—	7,76				6,14—	4,89
	36,83	36,41				7,40	8,19				5,86	5,86
		36,56					8,19					4,79

TABLEAU XXII

Types de lignées obtenues après cinq années de purification

I₇

données réelles (données corrigées : voir tableau XXI)

Références	LgF	% F	IP ₀	PMC	S.I.	Rdt
328	30,15	38,11	8,01	6,44	12,67	5,691
T	27,66	35,47	7,53	6,17	11,70	4,924
332	31,24	37,22	7,92	6,37	12,15	4,709
T	28,42	35,64	7,27	6,07	11,70	4,619
335	30,90	36,70	8,02	6,54	12,42	4,879
T	28,97	35,76	7,54	6,16	12,06	4,744
340	31,43	36,78	8,03	6,87	12,93	5,987
T	28,50	35,67	7,36	6,71	12,01	5,958

T : témoin le plus proche.

TABLEAU
Test de productivité en essais comparatifs
 En coté

Référence	Rendement		Différences
	lignées	témoin	
I ₅ -I ₆ 853	439 kg ₆ ha	430 kg ₆ ha	+ 9 kg ₆ ha
I ₆ -I ₇ 275	710	729	- 19
279	738	729	+ 9
280	733	729	+ 4

TABLEAU
Autres caractéristiques

Référence	LgF			% F		
	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
I ₅ -I ₆ 853 . . .	31,62	32,74	30,49	37,81	38,90	37,15
T . . .	29,62	30,09	28,57	37,13	37,91	35,89
I ₆ -I ₇ 275 . . .	31,09	32,12	28,83	38,41	38,64	37,98
279 . . .	31,03	32,54	29,91	37,56	38,13	37,19
280 . . .	30,97	33,07	28,34	37,60	38,27	36,53
T . . .	29,00	29,93	27,85	36,00	37,29	35,34

XIII

split-plot design. 7 répétitions).

bre

Plus petite différence significative	Seuil	m %	Conclusion
24 kg ₆ ha	P = 0,25	3,56	Pas de différences significatives
42 kg ₆ ha	P = 0,25	4,05	

CXIV

n essais comparatifs.

IP ₀			PMC			S _I		
Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
8,05	8,30	7,66	6,12	6,58	5,38	10,61	11,64	9,84
7,47	7,89	7,25	6,02	6,43	5,62	10,71	11,44	10,19
—	—	—	5,89	6,14	5,65	11,60	12,13	11,32
—	—	—	6,55	6,86	6,27	12,11	12,44	11,83
—	—	—	6,10	6,61	5,54	11,58	12,24	10,82
—	—	—	5,94	6,32	5,58	11,03	11,39	10,44

TABLEAU
Analyses textiles complètes
 Premier

N° Référence	280	T
Parenté	—	—
Année de purification	I ₆	
ML longueur moyenne en pouces .	0,85	0,86
UHML upper half mean en pouce . .	1,06	1,05
SL staple length equivalent . . .	1'1 ₆ 16	1'1 ₆ 16
UR uniformity ratio en %	80	82
FM indice micronaire	3,4	3,1
FA finesse gravimétrique en mtex .	154	143
MA % de fibres mûres	63,6	55,0
PA périmètre moyen en microns .	55,4	56,1
IP ₀ résistance avec pinces jointives	7,51	7,30
IP ₃ résistance avec pinces écartées .	4,30	4,30
R rapport 100 IP ₃ IP ₀	57,4	59,0
A allongement de rupture	8,7	9,8
N nombre de neps par m ²	370	510
DC déchet à la carde en %	6,1	5,7
Na numéro anglais du fil	24,3-35,4	24,0-35,6
Re résistance des échevettes en kg	45,6-29,2	42,4-27,0
Lr longueur de rupture en km . .	11,7-10,9	10,8-10,2
IN indice de niveau	97 -97	88 -89
U irrégularité en section	16,4-18,1	16,8-18,8
Ab aspect du fil jugé d'après la présence de boutons	B.B-	B.B-
Af aspect du fil jugé d'après la présence de flammes	B.C.	B.C+

340 issue de 280 I ₇	T —	335 issue d'une lignée sœur de 280 I ₇	T —
0,84	0,79	0,83	0,76
1,09	1,01	1,05	0,98
1'3,32	1'1,32	1'1,16	1
77,1	78,2	79,0	77,6
3,08	2,75	3,74	3,32
135	131	157	154
53,8	55,0	71,2	62,2
54,8	55,2	53,4	56,0
8,07	7,71	7,94	7,46
4,54	4,57	4,20	3,93
56,3	59,3	52,8	52,7
7,8	8,2	8,4	8,5
340	480	—	230
5,0	5,1	7,7	4,6
23,5-36,0	24,3-36,8	24,0	18,5-24,7
50,6-30,6	46,0-28,9	44,8	59,4-42,1
12,6-11,6	11,8-11,2	11,4	11,6-11,0
94,0-93,3	96,3-99,1	94,8	93,7-93,1
17,4-18,4	18,5-19,1	18,3	19,5-18,1
B.B.	B.B.	B	B. B+
B.B.	C+B-	B-	C+B.

TABLEAU
Évolution des quatre caractères
Deuxième

	Longueur fibre					Rendement	
	1963	1966	1967	1968	1969	1963	1966
Témoins moyens	—	28,04	29,61	28,96	28,36	—	34,70
a)							
759-470 76 403	27,60	—	29,26	29,30	30,58	37,01	—
bulk 760-471 77 (col)	27,96	—	28,06	29,55		36,57	—
G45-750-761-472 78 188	28,28	—	29,18	29,34	29,03	35,28	—
50 762-473 79	28,44	—	29,79	30,49		35,34	—
51 763-474--80—	28,64--		--31,06—	30,08—		35,04--	—
72 764-475	26,60	—	29,73			38,37	—
b)							
556-944 329- 413	24,96	28,76--	30,82	30,59--	30,46	30,51	-29,01
557-945 330- (col)	27,72	29,93	31,14	27,30—		33,66	32,44
946-331 414			30,53—	27,40	27,25		
332 (col)				31,30			
333- 415				31,60—	29,92		
(col)							

XVI

incipaux de I₃ à I₇.

Tenue			Résistance fibre					Rendement				
1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969
5,40	34,40	35,58	(8,35)	7,66	7,53	7,27	7,62	—	—	5,05	6,08	5,26
5,30	29,78	31,13	9,49	—	8,75	9,21	—	—	4,88	5,26	5,24	
6,42	29,72		8,88	—	7,87	8,98	—	—	4,94	5,00		
2,37	29,79	34,30	9,53	—	8,51	8,64	8,50	—	—	5,39	5,00	5,72
5,37	30,96		9,32	—	7,68	8,62	—	—	4,78	6,05		
1,74—	29,56—		10,46—	—	—9,12	—9,61—	—	—	3,31	—5,30—		
6,24			9,15	—	8,15		—	—	3,71			
0,21	28,57—	29,38	10,33—	10,34—	9,15	10,30—	9,99	—	2,57—	5,25	5,69	5,35
9,71	29,43—		9,85	9,85	9,29	10,35—	—	1,34	4,56	4,75—		
9,65—	31,57	28,95			9,81—	8,93	9,46		4,49—	4,83	3,11	
	30,34					10,05				4,92		
	32,00—	30,14				—10,07—	9,43			5,40—	4,60	

TABLEAU XXVII

Types de lignées obtenues après cinq années de purification

I₇

données réelles (données corrigées : voir tableau XXVI).

Références	LgF	% F	IP ₀	PMC	S.I.	Rdt
403 (col.)	30,58	31,13	9,21	5,86	12,68	5,24
413 (col.)	30,46	29,38	9,99	6,31	13,65	5,35
414 (col.)	27,25	28,95	9,46	5,38	12,43	3,11
415 (col.)	29,92	30,14	9,43	6,15	13,59	4,60
T	26,67	35,16	7,60	6,35	11,86	5,35

T : témoin le plus proche.

TABLEAU

Test de productivité en essais comparatifs

En cotons

Référence	Rendement		Différences
	lignées	témoin	
I ₅ -I ₆ 474	319 kg ₆ ha	451 kg ₆ ha	— 132 kg ₆ ha
946	323	413	— 90 kg ₆ ha

TABLEAU

Autres caractéristiques

Référence	LgF			% F		
	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
I ₅ -I ₆ 474 . . .	30,65	31,38	29,54	31,41	32,30	29,75
T . . .	29,10	30,04	27,68	37,03	37,55	36,32
946 . . .	30,68	31,17	29,88	30,73	31,25	30,15
T . . .	28,98	29,95	27,20	37,05	37,73	36,10

XXVIII

(split-plot design- 7 répétitions).

bre.

Plus petite différence significative	Seuil	m %	Conclusion
54 kg ₆ ha	0,01	3,56	Très significativement inférieures au témoin

XXIX

n essais comparatifs.

IP ₀			PMC			S ₁		
Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
9,42	9,98	9,07	5,30	5,72	4,82	10,12	10,96	9,36
7,32	7,55	7,09	5,72	6,58	4,96	9,94	10,32	8,91
9,69	9,88	9,48	5,85	6,45	5,36	11,90	12,29	11,60
7,32	7,52	7,04	5,68	6,06	5,08	10,39	11,49	9,89

TABLEAU XXX

Analyses textiles complètes et tests de filature.

Deuxième cas.

N° Référence	403	414	T
Parenté	Collection (a)	Collection (b)	
Année de purification	I ₇	I ₇	
ML longueur moyenne en pouces	0,90	1,02	0,86
UHML upper half mean en pouces	1,10	1,02	1,05
SL staple length equivalent	1'3/32	1'1/32	1'1/16
UR uniformity ratio en %	82	84	82
FM indice micronaire	3,4	3,0	3,1
FA finesse gravimétrique en mtex	143	131	143
MA % de fibres mûres	65,4	55,7	55,0
PA périmètre moyen en microns	52,9	53,4	56,1
IP ₀ résistance avec pinces jointives	9,02	9,31	7,30
IP ₃ résistance avec pinces écartées	4,88	5,13	4,30
R rapport 100 IP ₃ /IP ₀	54,1	55,0	59,0
A allongement de rupture	6,9	7,3	9,8
N nombre de neps par m ²	790	—	510
DC déchet à la carde en %	8,2	—	5,7
Na numéro anglais du fil	24,2-35,3	24,4	24,0-35,6
Re résistances des échevettes en kg	52,6-34,2	54,6	42,4-27,0
Lr longueur de rupture en km	13,5-12,8	14,1	10,8-10,2
IN indice de niveau	95 -96	98	88 -89
U irrégularité en section	16,8-17,6	16,0	16,8-18,8
Ab aspect du fil jugé d'après la présence de boutons	B-,C-	B	B,B-
Af aspect du fil jugé d'après la présence de flammes	B,B-	B	B-,C+

On remarquera dans le tableau XXXI que cette partie de la descendance, tant en I_6 qu'en I_7 , se trouve encadrée de familles sœurs très homogènes. En fait, chaque purification :

- entraîne une part de la descendance dans une situation assimilable ou marginale à l'un des cas précédents;
- maintient une autre fraction dans un état dont l'hétérogénéité autorise la continuation de la sélection;
- engendre quelques lignées dont l'hétérogénéité des descendances devient un gage de fixation; ces dernières réunissent des caractères excellents, beaucoup plus indépendants les uns des autres que dans les cas précités.

Les analyses de quelques lignées types confirment l'intérêt qu'elles suscitent : la productivité testée en essai comparatif reste sensiblement égale à celle du témoin, tandis que les associations des autres caractéristiques ne paraissent plus découler des liaisons qui régissent les deux situations précédentes.

3. Analyses complètes, tests de filature et commentaires.

Les analyses textiles et les tests de filature en fin de purification doivent compléter les données acquises en pédigrée et en essais comparatifs.

Elles doivent être interprétées avec prudence. Il est, en effet, impossible de procéder à de telles analyses sur un grand nombre de lignées; il convient donc de se limiter à quelques types représentatifs des cas énoncés. De plus, l'analyse des témoins se réalise, non plus sur le témoin le plus proche de l'individualité en question, mais sur un mélange intime d'échantillons récoltés sur tous les témoins du jardin des pédigrées ou de l'essai comparatif. Cette technique diminue évidemment la précision des comparaisons.

Les tableaux XXV, XXX, XXXV, réunissent les résultats des analyses faites au Laboratoire textile de l'Université de Gand.

a. *Premier cas.*

Les résultats obtenus en essais comparatifs et en jardin des pédigrées sont confirmés et complétés par les analyses textiles et les tests de filature de quelques lignées typiques, représentatives de la strate S_4 .

Ils montrent la possibilité d'améliorer la résistance mécanique de la fibre de coton (IP_0) d'une demi-unité PRESSLEY, sans porter préjudice aux caractères cultureux du parent cultivé.

La lignée n° 335 dont les résultats des analyses figurent aux tableaux XXI à XXV peut être prise à titre d'exemple. Sa productivité et ses caractères végétatifs sont excellents, et son IP_0 dépasse d'une demi-

Principaux de I₃ à I₇.

8.

Tirage			Résistance fibre					Rendement				
1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969	1963	1966	1967	1968	1969
35,40	34,40	35,58	(8,35)	7,66	7,53	7,27	7,62	—	3,90	5,05	6,08	5,26
		37,29					8,36					4,97
	30,40	37,58				8,10	8,34				4,85	4,51
31,57	30,52	37,20			8,01	7,95	8,65		5,23	5,06		4,31
33,40	32,66	37,29			8,02	7,34	8,16		4,57	5,32		3,91
33,36—		37,96			7,97		7,27		5,44—			4,88
35,64	32,62				7,53	7,52			5,38	5,33		
34,31	32,42	33,98			8,02	7,95	8,49		4,71	5,71		4,38
34,07	31,60	37,88			6,97	8,32	8,26		4,53	5,64		5,18
33,81	34,74—	31,85			7,53	8,21—	8,46		4,86	5,99—		5,24
33,01—	32,24—	37,56			8,61—	7,94—	8,56		5,09—	6,34—		5,24
33,21	33,81—	33,85			7,58	9,21—	8,14		5,26	5,76—		5,20
31,11					8,29				5,63			
		35,81					8,73					5,37
		35,79					8,49					4,92
		35,77					8,40					4,59
			10,03—	8,38—					—	1,21		
	30,76	31,35	10,07	8,16		8,89	8,98		—	1,73	5,80	5,16
	31,25—		9,08	8,43		9,30—			—	2,02	6,65—	
	30,14—	31,35	9,02—	8,15—		9,30—	9,24		—	3,04—	7,01—	4,90
	31,84	30,29				8,38	8,82				6,88	4,32
	30,58	31,11				9,02	9,00				5,50	4,31
	30,95	31,44				9,05	8,70				4,85	3,85
33,11	30,40	31,21			8,53	8,97	9,28		4,93	5,70		3,59
30,50—	30,83—				9,22—	9,11—			4,84—	8,77—		
32,03—		30,80			8,80—		8,85		5,92—			5,58
36,33					8,43				5,09			
34,76	30,79				8,55	8,24			4,73	6,01		
	31,16					8,07				5,93		
	30,77					8,15				6,04		
	30,47					8,55				4,13		
	30,37					8,43				5,34		
	31,08					8,81				5,14		
	29,81					8,43				5,15		
	30,96					8,56				5,61		

TABLEAU XXXII

Types de lignées obtenues après cinq années de purification
I₇

données réelles (données corrigées : voir tableau XXXI)

Références	LgF	% F	IP ₀	PMC	S.I.	Rdt	
254	28,49	30,93	8,64	6,67	13,53	4,23	} Famille hétérogène en 17
255	28,62	36,43	8,74	6,35	12,37	4,23	
T	28,73	34,73	7,96	6,54	12,37	4,03	
248	28,04	36,49	8,02	6,26	12,56	4,80	} Famille hétérogène jusqu'en 16
T	28,90	34,29	7,06	6,89	12,70	6,97	
257	28,56	36,18	9,01	5,73	13,39	4,59	
T	28,73	34,73	7,96	6,54	12,37	4,03	
270	28,84	30,74	9,34	5,52	12,34	4,866	} Famille homogène en 16
T	28,40	34,63	7,56	5,84	12,14	5,756	

T : témoin le plus proche.

unité celui du témoin. L'allongement de rupture de la fibre reste sensiblement égal à celui du témoin; il en est de même du rapport $100 IP_3/IP_0$ ⁽¹⁾ ce qui rend effective l'amélioration enregistrée. On note aussi une augmentation sensible de l'indice micronaire, facteur lié au pourcentage de fibres mûres. Les autres caractères sont semblables à ceux du témoin.

L'introgession n'est marquée que faiblement mais semble permettre l'apport aisé de qualités à l'espèce cultivée, à l'exclusion du cortège des défauts inhérents à la nature sauvage du parent diploïde.

Les analyses textiles de deux autres lignées, les numéros 280 et 340, mettent en évidence le risque bien connu qu'il y a de limiter au seul IP₀ les mesures de résistance de la fibre [RAES et FRANSEN, 1957-1958]. Si la méthode se justifie d'un point de vue génétique, cette mesure ne reflète pas toujours la résistance effective de la fibre. En effet, si l'allon-

(1) Comme mentionné au début de cette étude, l'IP₀ est une des composantes de l'IP₃. Il arrive qu'un accroissement de l'IP₀ corresponde à une réduction des valeurs des autres composantes; de ce fait, l'IP₃ peut ne pas changer, ou même diminuer.

gement de rupture n'est pas maintenu à un niveau suffisant, l'amélioration de l' IP_0 en tant que tel, a perdu sa portée pratique tout en gardant sa signification de caractère introgressé.

Aussi faut-il insister sur l'importance du contrôle de la résistance effective de la fibre par la mesure des IP_3 , en cours de purification. L' IP_3 de lignées du type des deux précitées (numéros 280 et 340), ne rend peut-être pas toujours compte de l'introggression, mais, par contre, fournit une donnée plus exhaustive sur la résistance de la fibre et sur son efficacité.

b. *Deuxième cas.*

De même, les analyses textiles et les tests de filature de deux lignées typiques (tableau XXX), représentatives de la strate S_1 , confirment et complètent les résultats obtenus en essais comparatifs et en jardin des pédigrées.

Dans certains cas, la portée de l'amélioration de la résistance, beaucoup plus importante ici, est encore affaiblie par une diminution de l'allongement de rupture. Les valeurs du rapport $100 IP_3/IP_0$ de ces lignées, comparées à celle du témoin, traduisent parfaitement le phénomène déjà décrit dans la présentation du premier cas. La diminution de l'allongement de rupture est cependant insuffisante pour empêcher une amélioration sensible de la résistance des échevettes et de la longueur de rupture. Par rapport au témoin, les échevettes présentent une résistance supérieure de 30 %; pour la longueur de rupture, la différence atteint 40 %. Si la maturité des fibres peut exceller et si quelques caractères ont encore une valeur culturale, d'autres, tels le nombre de neps, le déchet à la carde, etc., trahissent un retour au parent sauvage. Ce comportement se révèle non seulement par les caractères végétatifs et la production, mais surtout par la diminution du rendement à l'égrenage.

c. *Troisième cas.*

Les analyses textiles et les tests de filature (tableau XXXV) ont été pratiqués sur :

- Trois lignées qui en I_7 , forment une famille homogène, mais dont l'ascendance directe appartient à une branche encore hétérogène en I_6 . Au tableau XXXV, ces trois lignées portent les numéros 257, 258 et la lignée mère le numéro 176. Elles sont représentatives des possibilités moyennes d'exploitation des cas dits « intermédiaires », fruits d'un manque de rigueur dans l'application des pressions de sélection.

- Un cas d'espèce, parmi d'autres, est repris au tableau XXXV sous le numéro 276; la lignée mère y est présentée sous le numéro 201. Cet exemple complémentaire n'a pas été décrit précédemment parce que l'ensemble familial est numériquement peu représentatif.

TABLEAU
Test de productivité en essais comparatifs
 En cotons

Référence	Rendement		Différences
	lignées	témoin	
I ₅ I ₆ 709	488 kg ₆ ha	469 kg ₆ ha	+ 19 kg ₆ ha
I ₆ I ₇ 174	712	} 690	+ 22
175	660		- 30
176	656		- 34

TABLEAU
Autres caractéristiques

Référence	LgF			% F		
	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
I ₅ -I ₆ 709 . . .	29,28	30,62	28,11	36,56	37,32	35,57
T . . .	29,51	30,73	27,99	36,42	37,52	35,48
I ₆ -I ₇ 174 . . .	28,60	29,05	28,11	37,12	37,73	36,16
175 . . .	28,28	29,40	27,14	35,49	35,81	35,44
176 . . .	28,45	29,56	27,82	34,72	35,23	34,18
T . . .	28,19	29,13	27,06	36,03	36,99	35,15

XXIII

split-plot design. 7 répétitions).

re.

Plus petite différence significative	Seuil	m %	Conclusion
24 kg ₈ ha	0,25	3,56	Pas de différences significatives
42	0,25	4,05	

XXIV

essais comparatifs.

IP ₀			PMC			S ₁		
Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.	Min.
8,19	8,59	7,91	6,11	6,56	5,64	11,23	11,83	10,67
7,37	8,01	6,99	5,57	5,91	4,80	10,26	11,54	9,72
—	—	—	6,32	6,87	6,05	11,82	12,64	11,31
—	—	—	5,94	6,39	5,44	11,59	12,26	11,50
—	—	—	6,01	6,26	5,80	11,63	11,86	11,39
—	—	—	5,99	6,48	5,61	11,13	11,74	10,26

TABLEAU
Analyses textiles complètes
Troisième

N° Référence	176	T	257
Parenté			issue de la lignée 176
Année de purification	I ₆		I ₇
ML longueur moyenne en pouces	0,78	0,86	0,77
UHML upper half mean en pouces	0,99	1,05	0,97
SL staple length equivalent.	1	1'1/16	1
UR uniformity ratio en %	79	82	79,4
FM indice micronaire	3,0	3,1	3,97
FA finesse gravimétrique en mtex	135	143	176
MA % de fibres mûres	55,0	55,0	69,0
PA périmètre moyen en microns	54,3	56,1	57,3
IP ₀ résistance avec pinces jointives	8,30	7,30	8,43
IP ₃ résistance avec pinces écartées	4,38	4,30	4,33
R rapport 100 IP ₃ /IP ₀	54,7	59,0	51,2
A allongement de rupture	8,2	9,8	8,1
N nombre de neps par m ²	580	510	—
DC déchet à la cardé en %	7,9	5,7	9,6
Na numéro anglais du fil.	18,4 - 25,0	24,0 - 35,6	24,8
Re résistance des échevettes en kg.	64,6 - 44,2	42,4 - 27,0	42,0
Lr longueur de rupture en km	12,6 - 11,7	10,8 - 10,2	11,0
IN indice de niveau	95 - 97	88 - 89	92,5
U irrégularité en section.	16,7 - 16,8	16,8 - 18,8	10,5
Ab aspect du fil jugé d'après la présence de boutons	B. B+	B. B.	C+
Af aspect du fil jugé d'après la présence de flammes	B - .B.	B - .C+.	C

XXV

tests de filature.

258	259	T	201	T	276	T
issue de la lignée 176	issue de la lignée 176				issue de la lignée 176	
I ₇	I ₇		I ₈			
0,80	0,80	0,76	0,85	0,86	0,83	0,76
0,98	0,99	0,98	1,01	1,05	1,00	0,98
1	1	1	1'1/32	1'1/16	1'1/32	1
81,6	80,8	77,6	84	82	83,0	77,6
3,89	3,88	3,32	4,6	3,1	5,47	3,32
163	166	154	200	143	215	154
72,2	70,8	62,2	74,4	55,0	87,7	62,2
54,3	55,3	56,0	59,2	56,1	55,4	56,0
8,43	8,65	7,46	8,44	7,30	8,70	7,46
4,40	4,66	3,93	4,28	4,30	4,33	3,93
52,1	53,9	52,7	50,8	59,0	49,7	52,7
7,9	7,8	8,5	7,4	9,8	7,3	8,5
—	—	230	220	510	—	230
9,0	8,9	4,6	5,8	5,7	9,6	4,6
24,1	23,3	18,5 - 24,7	18,1 - 23,8	24,0 - 35,5	24,1	18,5 - 24,7
44,8	48,7	59,4 - 42,1	63,5 - 45,5	42,4 - 27,0	44,6	59,4 - 42,1
11,4	12,0	11,6 - 11,0	12,2 - 11,5	10,8 - 10,2	11,4	11,6 - 11,0
97,7	99,8	93,7 - 93,1	95 - 92	88 - 89	100	93,7 - 93,1
19,9	18,1	19,5 - 18,1	16,1 - 16,5	16,8 - 18,8	18,5	19,5 - 18,1
C+	B-	B. B+.	A - .B.	B. B-	B	B - .B+
C	B-	C+ .B.	B. B.	B - .C+	B-	C+ .B.

Les lignées possèdent des caractères végétatifs et de production équivalents à ceux du témoin et fournissent une fibre à résistance mécanique nettement améliorée. L'indice IP_0 augmente d'une unité. Si les valeurs de l' IP_3 et du rapport $100 IP_3/IP_0$ sont relativement faibles, par suite de la diminution de l'allongement de rupture, la résistance des échevettes et la longueur de rupture marquent respectivement 50 et 20 % d'augmentation par rapport au parent cultivé. Le pourcentage de fibres mûres, dans ce cas, toujours supérieur à celui du témoin, atteint 87 % dans une lignée contre 62,2 chez le témoin. Du fait de l'augmentation spectaculaire de la maturité, l'indice microinaire atteint parfois des valeurs très élevées (5,47 contre 3,32 pour le témoin). Le nombre de nepts tombe de 510 pour le parent cultivé à 220 pour la lignée 201.

Cet exemple suggère les possibilités d'exploitation de types marginaux inclus en ce troisième cas, mais fait également apparaître le transfert, de *G. raimondii* à *G. hirsutum*, de propriétés rares, autres que la résistance recherchée. L'introgession de ces dernières qualités ne semblent pas avoir d'effets défavorables sur le patrimoine du parent cultivé.

Le troisième cas est représentatif des strates S_2 et S_3 . Il se différencie des deux autres par l'hétérogénéité des ensembles qu'il contient, et par la rémanance de l'hétérozygotie de structure, qui semble maintenir plus longtemps des possibilités d'amélioration dans une part de la descendance.

Voisinant avec des familles encore fort hétérogènes, des familles homogènes apparaissent en fin de purification. Celles-ci se présentent comme des types marginaux où la fixation des caractères, estimée d'après leur homogénéité et la régularité de leur transmission semble acquise. De toute évidence, ce sont des cas d'espèce, mais particulièrement intéressants et qui présentent des qualités et des associations de qualités exceptionnelles.

CHAPITRE IV

Interprétation synthétique et conclusions.

1. Interprétation synthétique.

L'amélioration de la résistance mécanique de la fibre du cotonnier s'associe à la dégradation de caractères économiques importants, notamment à celle du rendement à l'égrenage. Ce fait, déjà bien connu en amélioration classique, se retrouve au cours de la sélection des descendances de souches introgressées issues du croisement :

$[(G. \textit{hirsutum} \times G. \textit{raimondii}) \text{ doublé} \times G. \textit{hirsutum}] \times G. \textit{hirsutum}$.

Les valeurs limites du rendement à l'égrenage, caractère très sensible aux pressions de la sélection, sont liées à celles de la résistance de la fibre; elles présagent un retour à l'un ou à l'autre des parents de l'hybride interspécifique.

Cette association peu favorable entre la qualité recherchée et les caractères indésirables, impose l'exercice de deux pressions de sélection qui agissent au cours de la purification du matériel introgressé.

– L'une tente de retrouver le phénotype du parent cultivé *G. hirsutum*, auquel serait conféré une amélioration de la résistance de la fibre.

– L'autre a pour but de créer des géniteurs dont la résistance mécanique, la plus élevée possible, sera obtenue beaucoup plus indépendamment des considérations portant sur les autres caractères.

Ces deux pressions de sélection ont pour premier effet, de partager en deux grands groupes ou populations, l'ensemble des lignées issues du croisement précité. En cinquième génération autofécondée (I_6), ces groupes se différencient nettement par leur rendement à l'égrenage; à chacun d'eux correspond une valeur propre de la résistance mécanique de la fibre dont on recherche l'amélioration.

Au sein même de chacune des deux populations ainsi définies, il est possible de distinguer deux strates qui se différencient par leur niveau de rendement à l'égrenage et le degré de liaison entre ce caractère et la résistance de la fibre.

La population globale P serait donc composée de quatre strates : deux extrêmes et deux médianes. La première strate extrême (S_1) se caractérise par une très haute résistance de la fibre mais un faible rendement à l'égrenage, la seconde (S_4) par un rendement à l'égrenage suffisant, égal ou supérieur à celui du parent cultivé, mais une résistance de la

22
fibre faiblement améliorée. La liaison entre le rendement à l'égrenage et l'indice de résistance mécanique de la fibre, ne s'exprime pas dans ces deux strates médianes.

Ceci revient à constater une différence de structure entre strates médianes et strates extrêmes de la population qui réunit les descendances de l'hybride interspécifique en cinquième génération (I_5).

La différence de structure des strates s'explique si on admet que les strates extrêmes constituent une réponse stricte aux pressions de sélection définies et que les strates intermédiaires résultent d'un manque de rigueur dans l'application des pressions de sélection.

Sous l'effet de l'éclectisme qui préside à l'application des pressions de sélection, les descendances constituant les strates intermédiaires conserveraient donc plus longtemps un état d'hétérozygotie rémanente, responsable de l'hétérogénéité des familles. Il est aisé de rattacher des cas particuliers à cette conception générale.

L'excellence des associations de qualités, constatée chez certaines descendances fixées des strates intermédiaires, suscite l'idée de rupture des liaisons génétiques rédhibitoires. Celles-ci peuvent être mises en relation avec le maintien, dans ces strates médianes, d'une hétérozygotie plus élevée, durant plusieurs générations, que celle des strates extrêmes. Ce phénomène de rémanence explique à la fois, la persistance de l'hétérogénéité des strates en question et un nombre sans doute élevé de « crossing-over », origine des ruptures recherchées.

Le phénomène du « crossing-over » permet au sélectionneur de rassembler les qualités désirées à un niveau élevé. D'autres qualités qui n'étaient pas sciemment recherchées apparaissent également. Elles constituent l'expression de caractères exceptionnels comme : l'augmentation spectaculaire de la maturité qui peut atteindre une valeur extraordinaire pour la région (85 %), l'amélioration de l'indice micronaire subséquent et la diminution du nombre de neps.

2. Conclusions.

1° Le transfert de caractères nouveaux aux variétés culturales, par introgression directe de *G. raimondii* à *G. hirsutum*, est réalisable. Nous avons pu notamment améliorer l'indice de résistance mécanique de la fibre de 5 à 15 % sans, pour autant, entraîner une dégradation des caractères acquis, tels que le rendement à l'égrenage, la longueur de la fibre, le poids des graines, le poids des capsules, le rendement, etc.

L'augmentation de l'indice PRESSLEY d'une demi unité, soit de 7,5 %, manifestée par une lignée parfaite à tous autres égards, peut être de grand intérêt pour deux raisons :

– elle démontre la possibilité d'introduire du matériel génique d'origine sauvage dans un parent cultivé, sans disloquer et éparpiller le patrimoine acquis par ce dernier;

- elle permet pratiquement de parfaire les lignées irréprochables, à tout autre point de vue, pénalisée sur le marché, pour un indice PRESSLEY qui n'atteint pas, de quelques dixièmes d'unité, le niveau prescrit. Ce cas est très fréquent en sélection cotonnière.

En fait, le sélectionneur parvient ici à réaliser l'objectif immédiat de l'introggression par *G. raimondii*, puisqu'il fournit la possibilité de dégager certaines sélections de l'impasse décrite au deuxième point ci-dessus. L'amélioration plus sensible de l'indice PRESSLEY et des autres caractères de la fibre, fait partie d'un programme à plus long terme; celui-ci garantit l'avenir de la culture cotonnière africaine dans les concurrences futures.

2° Il est possible de créer des géniteurs dont les caractères issus du parent sauvage peuvent être poussés à l'extrême, en admettant alors une stabilisation des autres caractères à des niveaux inacceptables comme tels. Ainsi, avons-nous pu produire des lignées dont l'indice de résistance de la fibre est augmenté de 15 à 45 % mais qui ne sont pas cultivables par suite d'un retour général au type sauvage et notamment à cause d'un rendement à l'égrenage inférieur aux normes admises. Par la suite, de telles lignées pourront servir de géniteurs en sélection cumulative qui s'est avérée d'application valable dans le cas assez similaire de l'utilisation des hybrides trispécifiques [DEMOL, 1966]. Cette méthode est susceptible de provoquer la rupture des liaisons défavorables, par l'exploitation du phénomène de « crossing-over ».

3° Parmi les descendancees que nous n'avons pas conduites par pression de sélection vers l'un de ces deux premiers types, il est possible d'obtenir une forte amélioration de la résistance mécanique de la fibre associée à celle de caractères culturaux.

L'hétérozygotie rémanente qui perdure alors au cours de quelques générations est inhérente au fait que les pressions ne sont pas strictement appliquées à ces descendancees. Elle permet, comme le fait la sélection cumulative, des ruptures de liaisons et engendre des cas d'espèces dotés de qualités exceptionnelles, en maintenant la fréquence des possibilités de « crossing-over » à un taux efficace. On peut alors améliorer la résistance mécanique de la fibre de 15 à 40 %, non seulement en conservant l'excellence du patrimoine du parent cultivé, mais en lui apportant d'autres qualités; celles-ci sont parfois extraordinaires comme la maturité liée à l'excellence de l'indice micronaire, ou la faible quantité de neps. Ces dernières propriétés étaient totalement inattendues de l'introggression par *G. raimondii*.

4° La troisième et dernière possibilité ci-dessus, se présente en outre comme un gage de réussite dans l'utilisation des géniteurs décrits au deuxième point. En effet, en sélection cumulative, l'hétérozygotie recrée périodiquement, permet la rupture des liaisons entre qualités

recherchées et caractères défavorables. Cette méthode de sélection, si elle s'est avérée adaptée à l'amélioration des hybrides trispécifiques [DEMOL, 1966], doit aussi s'adapter aux descendance d'hybrides bispécifiques réalisés cette fois par l'introggression directe. La meilleure garantie en est qu'il existe ici des cas où les ruptures sont déjà acquises par un mécanisme naturel dont le principe est identique à celui de la sélection cumulative : le maintien de l'état d'hétérozygotie durant plusieurs générations. Ceci résulte, dans notre cas, d'un manque de rigueur dans l'application des pressions de sélection et non de l'intervention périodique des croisements.

Cette dernière constatation met en évidence la possibilité d'utiliser ce « manque de rigueur », et d'en élever l'exploitation au rang de technique d'amélioration du matériel obtenu par introggression directe.

Il suffirait de maintenir volontairement l'hétérozygotie rémanente qui se manifeste chez certaines lignées (1). Ceci devrait se faire durant quelques générations dont le nombre optimal reste à déterminer. Dans ce cas, le sélectionneur, au lieu d'axer exclusivement son programme sur la fixation d'un ou de plusieurs caractères, conservera aussi la part moins fixée de son matériel, à chaque génération, jusqu'à l'apparition de cas marginaux; parmi ceux-ci, certains seront susceptibles de se fixer à des niveaux très intéressants.

Cette technique de travail n'est pas admise en sélection dite classique. Elle pourrait faire ses preuves dans le cas particulier de l'amélioration du matériel obtenu par introggression directe.

(1) Il est bien entendu qu'il s'agit ici des effets de l'hétérozygotie structurelle. Celle-ci sera mieux définie dans l'étude subséquente des remaniements génomiques au cours des générations d'hexaploïdes.

DEUXIÈME PARTIE

Effets des remaniements génomiques au cours des générations d'allohexaploïdes.

CHAPITRE PREMIER

Utilité des transferts intergénomiques Possibilité de les augmenter – Leur mise en évidence.

1. Situation du problème cytologique dans son cadre agronomique.

Dans la première partie de cette étude, nous avons exposé les possibilités offertes au sélectionneur par l'introgession directe de matériel génique d'une espèce sauvage au sein du cotonnier cultivé.

Le taux de réussite d'une telle opération est relativement bas, aussi impose-t-il la manipulation d'un matériel très important. Pour garder réunis les caractères du parent cultivé, nous avons été conduit à admettre une augmentation assez faible de la valeur des caractères polygéniques recherchés, due vraisemblablement à l'action d'un petit nombre de gènes.

Des améliorations beaucoup plus sensibles, intimement liées à des propriétés indésirables du parent sauvage, entraînent une dépréciation très nette des qualités culturales; le matériel ainsi obtenu est alors destiné à servir de géniteurs en sélection cumulative.

A ce sujet, nous avons montré qu'un gage de réussite est acquis puisque dans certaines descendances, le maintien de l'hétérozygotie structurelle et en conséquence l'intervention prolongée du « crossing-over », sont susceptibles de provoquer les ruptures des liaisons défavorables. Ce dernier phénomène peut provoquer le cumul des différents gènes responsables de l'amélioration recherchée.

Afin d'exploiter au mieux les ressources de la méthode de sélection dite cumulative, il s'impose d'utiliser des géiteurs qui ont largement bénéficié de transferts intergénomiques.

On est en droit, en effet, de se demander s'il est possible d'augmenter l'intensité de ces échanges dans le cas de l'introggression par *G. raimondii*. Dans l'affirmative, on pourrait :

- dans le cadre de la création de lignées cultivables, produire une population où les chances de succès seraient optimales ;

- dans le cadre de la création de géiteurs utilisables en sélection cumulative, augmenter jusqu'à leur optimum les possibilités de transferts entre espèces.

Influencer l'intensité des échanges de matériel génique prend encore plus d'importance dans l'optique générale de l'introggression par d'autres espèces que *G. raimondii*. Augmenter ces échanges permettrait, par exemple, d'éviter le rejet complet du génome sauvage et, par conséquent, d'utiliser des espèces phylogéniquement plus éloignées du parent cultivé que ne l'est *G. raimondii* [MARÉCHAL, 1962].

Enfin, sur un plan plus général encore, nous pensons que le contrôle de l'intensité des échanges peut préciser les données actuelles relatives aux affinités entre génomes voisins.

2. Possibilité d'augmenter les transferts intergénomiques.

Accroître l'intensité des remaniements du matériel génique ne peut se faire qu'en multipliant les possibilités d'échanges entre génomes, soit le nombre de méioses. Ceci revient à augmenter le nombre de générations hexaploïdes qui précèdent le stade pentaploïde. En effet, seuls les hexaploïdes peuvent être conduits durant plusieurs générations, car les triploïdes sont stériles et les pentaploïdes engendrent directement des souches aneuploïdes ou tétraploïdes (Généralités).

KAMMACHER [1966] déjà, sans approfondir la question, admet que la régularité de l'appariement en méiose d'un triploïde doublé « ne garantit pas la régularité des méioses dans les générations ultérieures ». WOUTERS, cité par MARÉCHAL [1962], souligne plus précisément le fait que les descendances de certains hexaploïdes, plus particulièrement de l'hexaploïde *G. hirsutum* × *G. sturtianum*, se caractérisent par une variabilité des caractères morphologiques, uniquement explicable par des remaniements génomiques au cours des générations. MARÉCHAL présume que le recours à des générations successives d'allohexaploïdes, qui multiplieraient le nombre de méioses, augmenterait, par là même, les chances de « contact » et donc d'échanges, entre le génome du cotonnier cultivé et celui de l'espèce sauvage.

La figure 20 schématise notre technique d'obtention de pentaploïdes et de souches introgressées, sélectionnables, à partir de générations

successives d'hexaploïdes. L'hybride interspécifique utilisé est : *G. hirsutum* × *G. raimondii*.

Ce triploïde doublé par la colchicine, est considéré comme l'hexaploïde d'origine et représenté ici par le sigle 6 n/0. Le semis des graines, obtenues par autofécondation des 6 n/0, fournit des hexaploïdes ayant subi un premier remaniement génomique; ils sont figurés par le sigle 6 n/1. Les 6 n/1 donnent de la même manière les 6 n/2.

Chaque génération d'hexaploïde croisé par *G. hirsutum* produit des pentaploïdes : soit des 5 n/0 issus de 6 n/0, des 5 n/1 issus de 6 n/1, etc. Les pentaploïdes 5 n/0, 5 n/1, 5 n/2 engendreront des souches, têtes de lignées. Ces dernières peuvent provenir, soit du croisement des divers pentaploïdes par *G. hirsutum* (S.C.), soit de l'autofécondation de ces mêmes pentaploïdes (S.A.). On obtiendra donc des descendance, S.C. et S.A., issues de générations successives et distinctes d'hexaploïdes.

Si les remaniements génomiques ont lieu au cours de ces générations hexaploïdes, il est certain qu'elles auront un effet cytologique observable sur le pentaploïde, et une action sur la sélection à venir.

3. Mise en évidence de l'augmentation des transferts intergénomiques.

Dans la combinaison interspécifique étudiée ici, les générations successives d'hexaploïdes présentent des phénotypes identiques et ne se distinguent que par leur degré de fertilité.

Parmi les pentaploïdes et les souches introgressées issues de ces générations, d'éventuelles différences phénotypiques sont masquées par l'irrégularité des ségrégations. Par contre, les générations successives d'hexaploïdes se distinguent entre elles par leur capacité plus ou moins grande de se reproduire par autofécondation; nous avons observé qu'elles font preuve d'une stérilité d'autant plus marquée qu'elles sont plus éloignées du triploïde doublé (6 n/0). Toutefois, chez les hexaploïdes issus du croisement *G. hirsutum* × *G. sturtianum* ⁽¹⁾, WOUTERS, [in MARECHAL 1962], constate une augmentation brusque de la fertilité au stade 6 n/1. Le croisement *G. hirsutum* × *G. raimondii* (génome D) ne réagit pas de la même façon; la diminution de la fertilité se dessine dès le stade 6 n/1 et la génération 6 n/0 se montre la plus fertile.

Tester l'autofertilité des différents groupes polyploïdes est une tâche délicate. La capacité de reproduction dépend d'un grand nombre de facteurs qui vont de la floraison à la germination des graines. Elle se réduit au cours des générations d'hexaploïdes et, très tôt, interdit l'obtention d'un nombre d'individus suffisamment élevé pour pallier les

(1) Le génome C de *G. sturtianum* montre beaucoup moins d'affinité pour les sub-génomes de *G. hirsutum* que le D₅ de *G. raimondii* utilisé ici.

inconvenients de la grande variabilité. Cette difficulté se double encore d'influences d'ordre écologique difficilement contrôlables dans les conditions qui ont présidé à la réalisation de nos travaux.

Il est intéressant de constater que, dans notre cas, les hexaploïdes ne supportent pratiquement plus l'autofécondation dès la $6n/2$. A ce stade, les rares capsules qui arrivent à maturité contiennent, soit des graines vides, soit des graines d'apparence normale souvent incapables de germer; si elles le font, les plantules s'arrêtent de croître et meurent après une courte phase de développement de la radicule.

Dans les conditions qui, en Station, président à la création de souches introgressées sélectionnables, il ne nous a pas été possible de pousser plus avant l'examen de la fertilité des diverses générations d'hexaploïdes.

Or, il existe un moyen plus simple d'étudier l'évolution de l'intensité des échanges intergénomiques au cours des générations d'hexaploïdes. Il trouve sa justification dans le fait que ces transferts doivent avoir des répercussions cytologiques très nettes sur la phase pentaploïde. Ce stade, directement responsable du patrimoine génétique exploitable en sélection, est caractérisé par l'absence d'un lot homologue de chromosomes. Sa garniture chromosomique est composée des deux lots (AD)1 de *G. hirsutum* et d'un lot isolé D_5 sans homologue, de *G. raimondii*. En principe, ce fait entraînera l'apparition d'appariements méiotiques particuliers dont l'expression sera accentuée par l'isolement du génome D_5 ; il mettra ainsi en valeur l'existence d'éventuelles homologues provoquées par un cumul des échanges au stade hexaploïde.

4. Conclusion.

L'observation des associations de chromosomes en métaphase I des pentaploïdes, doit mettre en évidence les effets de variations dans l'intensité des échanges intergénomiques au cours des générations d'hexaploïdes; en effet, ces associations impliquent la formation de chiasmata et, par conséquent, des possibilités d'échanges.

CHAPITRE II

Triploïdes, hexaploïdes et pentaploïdes. Expression des affinités et appariements méiotiques.

De nombreux auteurs, BOZA et MADOO [1941], HUTCHINSON, SILOW et STEPHENS [1947], STEPHENS [1950], GERSTEL [1955], KAMMACHER [1960], mettent en évidence la grande affinité entre le génome D_5 de *G. raimondii* et le génome D des espèces amphidiploïdes. Cette affinité se traduit dans les modes d'appariements des chromosomes, lorsque ces génomes sont mis en présence dans un hybride interspécifique.

1. Triploïdes.

Les triploïdes sont stériles et comptent 39 chromosomes; ceux-ci se répartissent en trois subgénomes dont un A_h et un D_h du parent cultivé amphidiploïde, et un D_5 du parent sauvage diploïde.

Chez les hybrides triploïdes, l'appariement des chromosomes est du type *Drosera*; chacun des treize chromosomes du génome D_5 de l'espèce diploïde, forme un bivalent avec son homologue du génome D_h de l'espèce amphidiploïde. Dans ces conditions, si la syndèse entre D_h et D_5 était complète, la formule d'appariements devrait être 13 II (bivalents) et 13 I (univalents) (1).

Ce type d'appariements a été effectivement observé dans la majorité des cas :

– BOZA et MADOO [1941], travaillant sur quarante cellules mères, observent : 11,65 II, 0,87 III, 0,125 IV et 12,57 I;

– le résultat moyen des examens de KAMMACHER [1960], effectués sur une centaine de cellules mères, s'établit comme suit : 12,47 II, 0,25 III, 0,19 IV et 12,57 I.

Il apparaît donc que la syndèse entre D_h et D_5 est presque complète.

La fréquence moyenne des chiasmata confirme ces données. Dans des cellules mères de pollen à 13 II et 13 I, KAMMACHER (*op. cit.*) observe une moyenne de 1,90 chiasmata par bivalent. Cette valeur dépasse celle déterminée chez les triploïdes qui associent les génomes

(1) Le « bivalent » est une association comprenant deux chromosomes, il est noté II. Le « trivalent » est une association comprenant trois chromosomes, il est noté III etc. L'« univalent » est un chromosome isolé, il est noté I.

(AD)_h et un génome D autre que D₅. En outre, entre chromosomes parfaitement homologues du génome D_h, on admet une fréquence le 1,80 chiasmata (1). N'étant pas établis par les mêmes auteurs, ces chiffres ne sont pas strictement comparables. Toutefois, ils traduisent à suffisance, la très grande affinité entre les chromosomes du génome D₅ et ceux du génome D_h, puisque celle-ci exprimée en fréquence de chiasmata (1,90), est très semblable à celle qui existe entre les chromosomes de deux lots homologues D_h (1,80).

Ces résultats sont encore confirmés par la rareté des cas de non appariement des chromosomes des génomes D; il y a en moyenne 0,14 univalent, donc non apparié, du type D chez le triploïde (AD)₁ D₅ [KAMMACHER, 1960].

Comme déjà mentionné, la grande affinité entre D₅ de *G. raimondii* et le génome D_h de *G. hirsutum*, justifie l'utilisation de *G. raimondii* dans cette étude.

BROWN et MENZEL [1952] présentent le taux d'appariements intergénomiques, dans l'hybride triploïde, comme étant un indice de la fréquence maximum absolue des chiasmata possibles entre génomes différents (2). En effet, à ce stade, chaque génome étant présent une seule fois, l'appariement en métaphase, en l'absence d'homologue parfait, doit traduire les affinités hétérogénétiques entre chromosomes.

2. Hexaploïdes.

Suivant BROWN et MENZEL [1952], une estimation plus réaliste du nombre des chiasmata utiles à la sélection peut être obtenue par l'analyse des appariements chez les allohexaploïdes. Chez ceux-ci, les génomes étant doublés, chacun d'eux se trouve en présence de son homologue parfait. Les chromosomes resteront appariés avec leurs homologues, et les appariements intergénomiques seront donc moins fréquents, quelle que soit l'affinité des lots mis en présence. En conséquence, la fréquence des appariements intergénomiques sera beaucoup moindre que dans la phase triploïde.

Le nombre d'appariements entre chromosomes (AD)_h et un génome étranger quelconque désigné par « N », maximum chez le triploïde, est donc fortement diminué chez l'allohexaploïde. Cette réduction résulterait des appariements préférentiels entre homologues parfaits; elle se retrouverait chez tous les allohexaploïdes.

L'effet en serait négligeable chez les hexaploïdes dérivés de croisements entre *G. hirsutum* et les espèces dont les génomes C, E et F mon-

(1) Cette fréquence a été observée notamment au Laboratoire de phytotechnie des régions chaudes à la Faculté des Sciences Agronomiques de l'État à Gembloux.

(2) La conception de ces auteurs est d'ailleurs admise par tous ceux qui, par la suite, ont estimé les possibilités de transfert de matériel génique par croisements interspécifiques.

trent peu d'affinité pour les subgénomés A_h et D_h . Les gamètes des cytotypes C, E et F formeraient toujours un génome distinct, compte tenu du faible taux de syndèse qui y existe, même au stade triploïde [BROWN et MENZEL, 1952].

Chez les allohexaploïdes, produits au départ d'espèces des groupes A et D, 2 [(AD)A] et 2 [(AD)D] et, en particulier, chez celui qui nous occupe 2 [(AD)₁D₅], la fréquence des substitutions de segments de chromosomes entre (AD) et A, ainsi qu'entre (AD) et D, est évidemment plus élevée; chez le triploïde, la syndèse entre A_h et A, ou entre D_h et D (notamment D₅), est quasi complète.

Cependant, BROWN et MENZEL [1952] supposent que les taux d'allosyndèse observés chez le triploïde, quel qu'il soit, ne permettent pas d'évaluer les possibilités d'appariements intergénomiques en phase hexaploïde. D'un point de vue strictement cytologique, et non génétique, l'allohexaploïde reconstituerait la formule génomique théorique 2 [(AD)₁ N] (1).

3. Pentaploïdes et compétition entre génomes D_h et D₅.

D'après BROWN et MENZEL [1952], chez le pentaploïde, l'appariement préférentiel des deux génomes (AD) de *G. hirsutum* est encore supposé. Toutefois, puisque le génome étranger « N », contrairement à ce qui se passe chez l'allohexaploïde, ne possède pas d'homologue, on s'attend à un accroissement des appariements intergénomiques.

A ce point de vue, le pentaploïde pourrait alors être partiellement comparable au triploïde. Néanmoins, chez ce dernier, l'appariement était maximal, car toutes les garnitures chromosomiques n'étaient présentes qu'une seule fois. Par contre, chez le pentaploïde, seule, la garniture D₅ ne trouve pas d'homologue et provoquera des appariements intergénomiques. Ces appariements seront la conséquence d'une concurrence entre les chromosomes du cytotype D_h présents deux fois, et ceux du cytotype D₅ présents une fois. Treize chromosomes D₅ entrent donc en compétition avec treize chromosomes D_h pour la formation d'associations avec le second lot D_h . Le nombre d'associations intergénomiques devrait s'avérer donc maximum chez le triploïde, minimum chez l'hexaploïde, et intermédiaire chez le pentaploïde.

Ces mêmes auteurs, qui présentent cette hypothèse sous forme : « Nbre II 3n > Nbre III 5n > Nbre IV 6n », l'infirmant suite aux résultats de leurs observations, reproduits au tableau XXXVI.

(1) Ces auteurs observent les appariements suivants chez l'hexaploïde 2 (AD)₁D₅ : 0,93 I; 27,93 II; 0,31 III; 4,34 IV sur 29 sporocytes. Les valeurs extrêmes données par la littérature sont : 0,42 à 1,26 I; 27,51 à 28,70 II; 0,31 à 0,50 III; 4,34 à 5,76 IV [SARVELLA, 1958].

TABLEAU XXXVI

Comparaison des appariements entre 3 n, 5 n et 6 n.

BROWN et MENZEL, 1952.

II/cell. (AD) ₁ D ₅ = 3 n	III/cell. [2 (AD) ₁ D ₅] = 5 n	IV/cell. 2 [(AD) ₁ D ₅] = 6 n
13	3,22	4,34

Ces chiffres conduisent ces auteurs aux déductions suivantes :

- « L'absence d'un lot homologue de chromosomes ne stimule apparemment pas l'affinité du génome « N » pour (AD) » et donc celle du génome D₅ pour (AD)₁.

- « Les chromosomes qui ne possèdent pas d'homologues parfaits, semblent incapables d'entrer en compétition, pour la formation de chiasmata, avec le génome (AD) quand un second génome (AD) est en présence. »

Il faut noter que toutes ces constatations proviennent de l'analyse cytologique, soit d'allohexaploïdes issus directement d'un triploïde doublé, soit de pentaploïdes obtenus par rétrocroisement sur cette unique génération, soit encore d'allohexaploïdes et de pentaploïdes sans distinction de générations.

En effet, ces auteurs remarquent « ...ces considérations sont basées sur l'analyse de croisements d'allohexaploïdes, car il peut être *supposé* que dans les hybrides 2 [(AD)N] × 2 [(AD)M] (hybrides entre hexaploïdes), l'appariement entre (AD) et N comme celui entre (AD) et M, *n'est pas plus fort que l'appariement existant chez les hexaploïdes parents...* » (1).

Il nous a paru nécessaire de contrôler cette dernière hypothèse car, si elle se vérifie, la théorie du cumul des échanges au cours des générations successives d'hexaploïdes n'est pas valable. Dans le cas contraire, chez les pentaploïdes issus de différentes générations d'hexaploïdes, les appariements méiotiques en métaphase I doivent pouvoir exprimer ce cumul.

(1) Ces termes ne sont pas en italiques dans le texte original.

Celui-ci « stimulera » l'affinité du génome D_5 pour D_h puisque chaque échange intergénomique définira une homologie croissante entre D_h et D_5 et provoquera peut-être une compétition entre génomes.

4. Conclusions.

La compétition entre le génome du parent cultivé et celui du parent sauvage, n'est pas admise par BROWN et MENZEL. Ces auteurs rejettent ainsi la possibilité de remaniements génomiques au cours des générations d'allohexaploïdes.

Nous montrerons par la suite, que leur position peut être corrigée, comme celle des chercheurs qui, après eux, n'ont pas tenu compte de l'existence d'éventuels remaniements.

Les conséquences de notre mise au point font partie intégrante de l'établissement des principes de création par introgression et conditionnent la réalisation pratique de l'augmentation des échanges intergénomiques. Nous en montrerons la grande importance, tant sur le plan cytogénétique que sur le plan agronomique.

CHAPITRE III

Observations cytologiques sur les pentaploïdes issus de générations successives d'hexaploïdes.

1. Matériel utilisé.

Des boutons floraux ont été récoltés parmi trois ensembles de pentaploïdes $5n/0$, $5n/1$ et $5n/2$. Ceux-ci sont issus de dix hexaploïdes d'origine ($6n/0$) et des descendances autofécondées de ces derniers ($6n/1$, $6n/2$). Ces boutons sont plongés pendant douze heures dans un fixateur dont la formule a été inspirée par celle de CARNOY (1). Ils sont ensuite conservés dans l'alcool à 70° à basse température ($+4^\circ\text{C}$); ils ont fait l'objet d'analyses cytologiques classiques sur cellules mères de pollen, après frottis d'anthers et coloration au carmin acétique (méthode de BELLING).

(1) Le fixateur de CARNOY est composé d'alcool éthylique, d'acide acétique et de chloroforme (100-16-50), nos proportions furent de 100-100-100.

La variabilité des plaques métaphasiques d'un même plant, d'un même bouton, d'un même anthère, ne nous ont pas permis de mettre en évidence d'autres distinctions que celles propres aux groupements issus de générations différentes d'hexaploïdes ⁽¹⁾. D'éventuelles différences entre individus, ou groupes d'individus, n'ont pas été décelées dans les conditions de notre étude. Nos observations ont donc eu pour but essentiel, de différencier des ensembles de pentaploïdes identifiés d'après la place occupée par leur ascendance hexaploïde dans la succession des générations. Dès lors, chaque cellule analysée a été traitée comme une unité à rattacher à une population (5 n/0, 5 n/1 ou 5 n/2).

Dans chacune de ces populations, le nombre de cellules observées a été considéré comme suffisant dès que les moyennes, au vu des graphiques de distribution, ne variaient plus sensiblement suite à l'augmentation du nombre d'analyses. Dans la mesure des possibilités en matériel végétal, un nombre maximum de sujets, aux généalogies les plus diverses, ont été étudiés. L'examen microscopique a porté sur 204 cellules, réparties comme suit :

67 appartenant à 14 cotonniers 5 n/0,
79 provenant de 17 plants 5 n/1,
58 récoltés sur 14 sujets 5 n/2.

Seules, les plaques métaphasiques lisibles, c'est-à-dire celles où la dispersion des chromosomes autorise une analyse sûre, sont prises en considération.

Une accumulation de multivalents rend malaisée, parfois même impossible, l'interprétation des métaphases. De ce fait, il est évident que nos résultats sont entachés d'une légère erreur quant au nombre de multivalents ⁽²⁾; celui-ci pourrait être légèrement en deçà de la réalité. Cependant, ceci ne réduit pas l'intérêt de l'étude comparative, ni la valeur de l'analyse de l'évolution.

2. Spectres observés.

Les spectres observés sont détaillés dans les tableaux XXXVII et XXXVIII; ils nous serviront de références par la suite.

Le tableau XXXVII, rassemble les moyennes des fréquences d'associations chromosomiques par cellule mère pour 5 n/0, 5 n/1 et 5 n/2. Le tableau XXXVIII, établi à partir des données du précédent, reproduit, par cellule mère, les nombres moyens de chromosomes inclus dans chaque type d'association : univalente (I), bivalente (II), trivalente (III), etc.

(1) La définition des sources de cette variabilité et de ses conséquences constituent une part essentielle de cette étude; elle sera précisée plus loin.

(2) Voir aussi le paragraphe 4-b du présent chapitre.

TABLEAU
Comparaison des associations
 (moyenne)

	Valeurs de						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
5 n 0	8,47	20,92	3,46	0,80	0,10	0,02	—
5 n 1	7,01	18,96	3,70	1,45	0,51	0,02	0,01
5 n 2	5,24	15,51	4,69	1,77	0,63	0,18	0,10

Nombre de cellules observées : 5 n/0 = 67 sur 14 plants
 5 n/1 = 79 sur 17 plants
 5 n/2 = 58 sur 14 plants

TABLEAU
Comparaison des nombres de chromosomes inclus dans
 (moyenne)

	Valeurs de					
	I	II	III	IV	V	VI
5 n 0	8,47	41,84	10,38	3,20	0,50	0,12
5 n 1	7,01	37,92	11,10	5,80	2,55	0,12
5 n 2	5,24	31,02	14,07	7,08	3,15	1,08

\overline{S} = somme calculée à partir des données du tableau

\overline{M} = nombre moyen observé, soit la moyenne des nombres chromosomiques observés.

XXVII

chez 5 n/0, 5 n/1 et 5 n/2

(par cellule)

Associations						
VIII	IX	X	XI	XII	Nombre de chromosomes	Nombre moyen d'éléments
—	—	—	—	—	64,73	33,80
—	—	—	—	—	64,65	31,67
0,08	0,06	0,03	0,03	0,01	64,75	28,29

XXVIII

chaque type d'association chez 5 n/0, 5 n/1, 5 n/2.

(par cellule)

Associations						
VII	VIII	IX	X	XI	XII	Nombre total
—	—	—	—	—	—	$\frac{S}{M} = 64,51$ $\frac{M}{M} = 64,73$
0,07	—	—	—	—	—	$\frac{S}{M} = 64,57$ $\frac{M}{M} = 64,65$
0,70	0,64	0,54	0,30	0,33	0,12	$\frac{S}{M} = 64,27$ $\frac{M}{M} = 64,75$

Deux valeurs, S et \bar{M} , figurent à la dernière colonne du tableau XXXVIII. \bar{M} , moyenne arithmétique réelle, correspond au nombre de chromosomes observés par cellule et S , nombre calculé, équivaut, pour chaque type d'appariement, à la somme des produits : (nombre d'associations \times valeur de l'association).

Ces spectres sont analysés dans les paragraphes suivants. Nous envisageons successivement le nombre de chromosomes, les causes et les conséquences des aberrances constatées, le nombre d'éléments c'est-à-dire d'associations, le nombre d'univalents, de bivalents et de multivalents. L'ensemble de nos observations fera finalement l'objet d'interprétations générales.

Il y a lieu de remarquer ici que nos examens n'ont conduit ni à la description des figures présentées par les associations, ni au comptage des chiasmata. Les planches 1 à 5 représentent quelques aspects de la métaphase I; un élément multivalent peut parfois être rapporté à l'une ou l'autre des nombreuses figurations théoriques de translocations, définies par KAMMACHER [1966] (1).

Cependant, selon nous, la part d'interprétation personnelle est beaucoup trop importante pour garantir la validité de ce genre de rapprochement, quand on tente de le faire dans chaque cas. Le pentaploïde n'est certainement pas le matériel idéal pour réaliser ce type d'observations.

Il en est de même pour le comptage des chiasmata : s'il est aisé à effectuer sur un tétraploïde (planche 1), il ne l'est plus sur beaucoup de pentaploïdes (planche 2).

Les approximations dues aux interprétations seront telles qu'elles retireront toute leur portée aux valeurs observées. Ces difficultés peuvent être imputées au phénomène qui, décrit plus loin, entraîne dans notre matériel une allosyndèse presque complète entre les trois lots de treize chromosomes ($D_h D_h D_5$) et complique à l'extrême les configurations.

(1) SARVELLA (1958) définit également quelques configurations théoriques plus simples observées chez les hexaploïdes.

Planches 1 à 5

PLANCHE 1

Types de métaphases I chez les pentaploïdes issus
de générations successives d'hexaploïdes.

Grossissement : (a), (b), (c) = $\times 1500$; (d) = $\times 2000$.

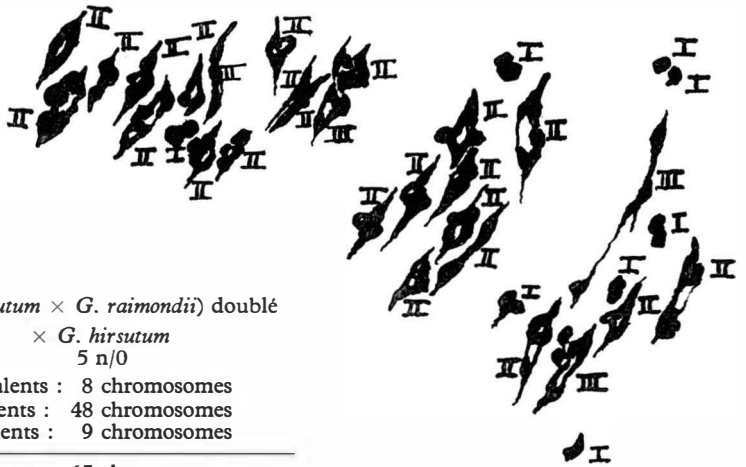


(a) *G. hirsutum*

(Cultivar C₂)

4n = 52

26 bivalents : 52 chromosomes



(b) (*G. hirsutum* \times *G. raimondii*) doublé

\times *G. hirsutum*

5n/0

8 univalents : 8 chromosomes

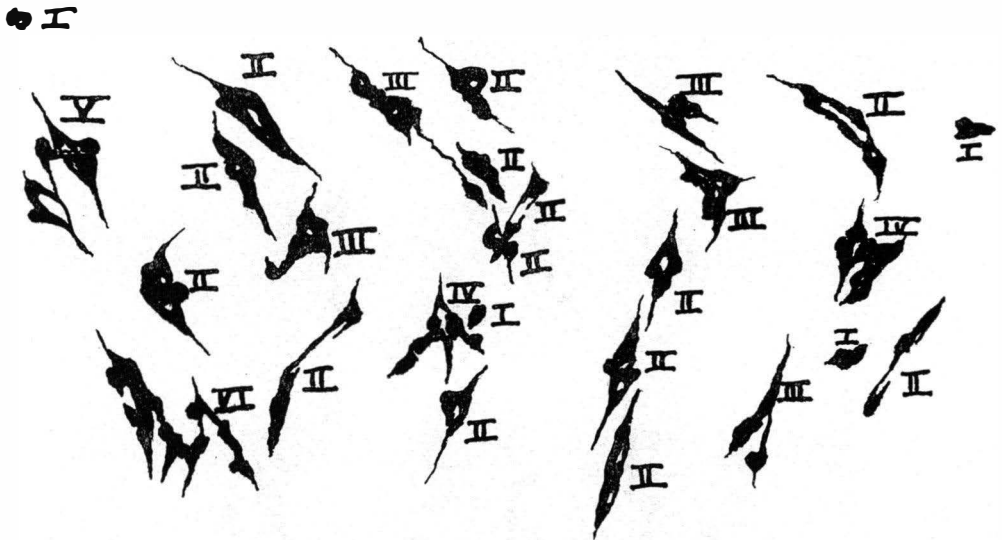
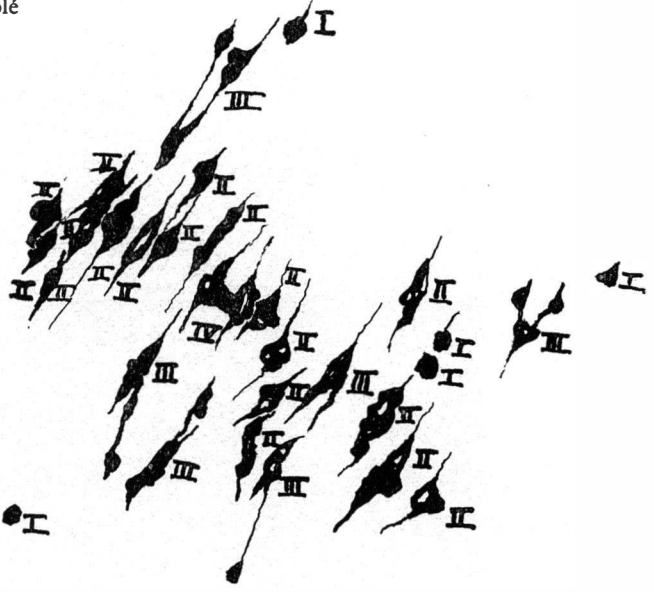
24 bivalents : 48 chromosomes

3 trivalents : 9 chromosomes

35 éléments : 65 chromosomes

(c) (*G. hirsutum* × *G. raimondii*) doublé
 × *G. hirsutum*
 5 n/1

7 univalents :	7 chromosomes
18 bivalents :	36 chromosomes
6 trivalents :	18 chromosomes
1 quadrivalent :	4 chromosomes
<hr/>	
32 éléments :	65 chromosomes



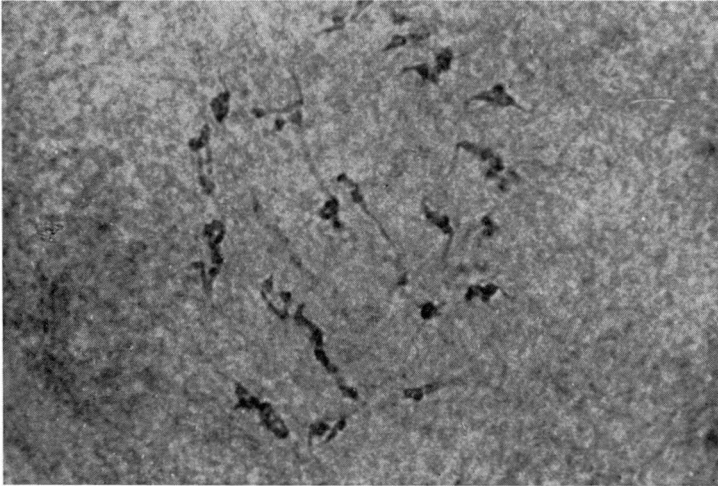
(d) [(*G. hirsutum* × *G. raimondii*) doublé] × *G. hirsutum*
 5 n/2

3 univalents :	3 chromosomes
14 bivalents :	28 chromosomes
5 trivalents :	15 chromosomes
2 quadrivalents :	8 chromosomes
1 pentavalent :	5 chromosomes
1 hevalent :	6 chromosomes
<hr/>	
26 éléments :	65 chromosomes

PLANCHE 2

Types de difficultés rencontrées.

(Qui ont fait abandonner l'interprétation des chiasmata,
et le rapport des appariements observés à des schémas théoriques de translocation.)





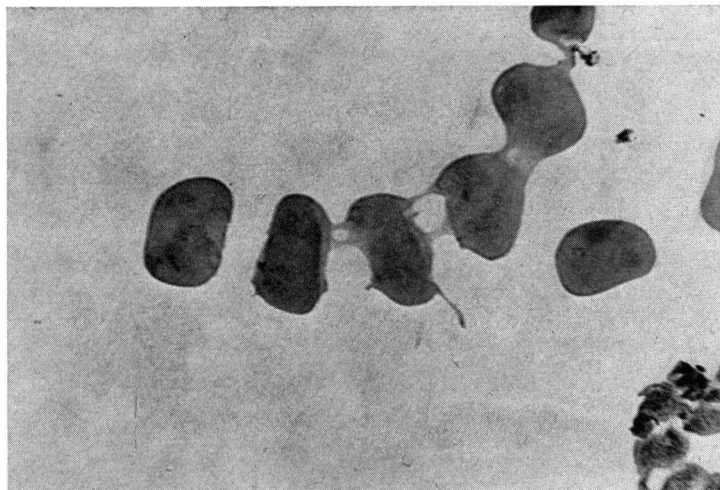
XII

chez 5n/2



PLANCHE 3

Le phénomène de la cytomixie.



Chaîne de cellules.

De gauche à droite, on distingue une cellule qui vient de se séparer de la chaîne, deux cellules prêtes à s'en détacher et deux cellules encore nettement liées.

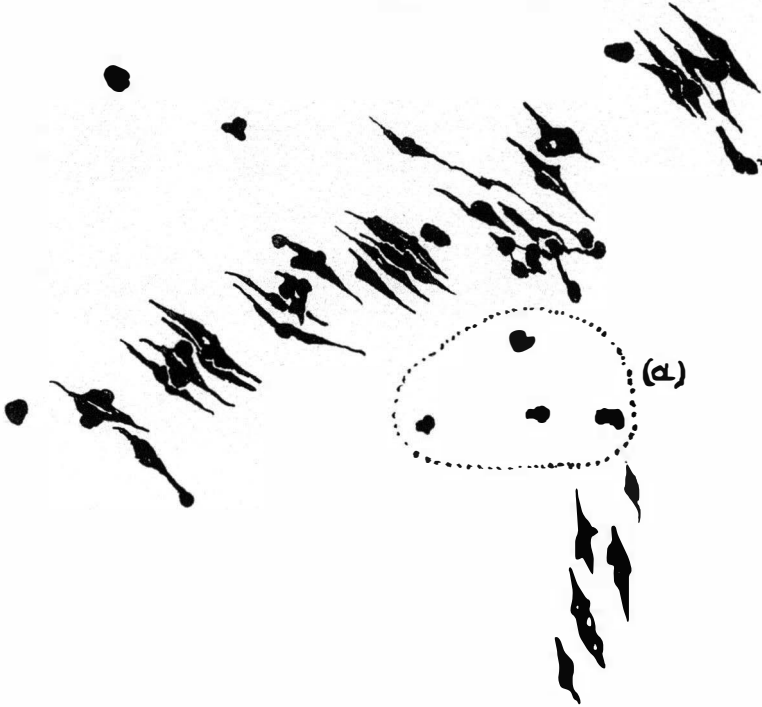


Mouvement
de la chromatine



PLANCHE 4

*Manifestation des effets de la cytomixie en métaphase I.
Présence d'un fuseau étranger incomplet.*



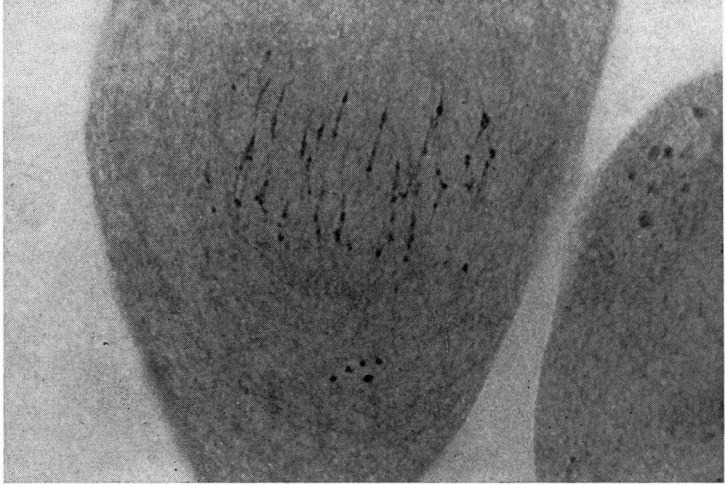
(a)

Le fuseau étranger est aisément identifiable; sa polarisation est indépendante de la polarisation du fuseau principal. Sa présence est une conséquence de la cytomixie. Les univalents, compris dans la zone que nous avons entourée d'une ligne pointillée, peuvent appartenir à l'un ou l'autre des deux fuseaux.

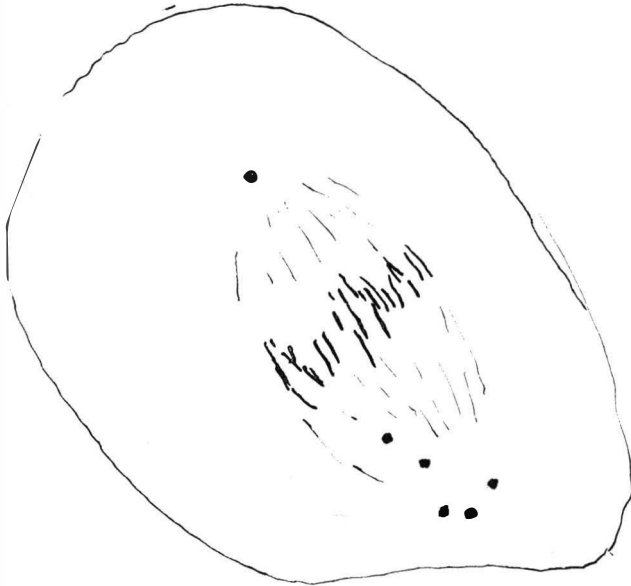
(Grossissement : $\times 1500$.)

PLANCHE 5

Position périphérique des univalents à la métaphase I.



(Grossissement : $\times 400$.)





(Grossissement : $\times 2000$.)

3. Nombres de chromosomes.

Les caractéristiques des distributions des nombres de chromosomes que nous avons observés font l'objet du tableau XXXIX. L'examen de celui-ci montre que le nombre chromosomique théorique de 65 chez les pentaploïdes, fluctue en réalité entre 59 et 72. Les moyennes trouvées pour chacun des trois types étudiés sont légèrement inférieures à la valeur théorique. Cette première constatation fait déjà apparaître l'existence d'aberrances. Avant d'émettre une hypothèse explicative, il y a lieu de préciser que :

- La distribution est nettement moins étalée pour le groupe des $5 n/2$; alors que le nombre chromosomique varie de 59 à 71 pour les $5 n/0$, et de 59 à 72 pour les $5 n/1$, les valeurs extrêmes pour $5 n/2$ sont de 61 et 69. Les coefficients de variation (V) et les écarts types traduisent bien le phénomène.

- La classe modale, soit celle qui groupe les résultats des observations les plus proches du nombre théorique, contient :

17,91 % des cellules examinées chez les $5 n/0$,

25,31 % chez les $5 n/1$,

55,17 % chez les $5 n/2$.

C'est donc chez $5 n/2$ que le nombre chromosomique observé s'écarte le moins fréquemment du nombre théorique $5 n = 65$.

TABLEAU XXXIX

Caractéristiques des distributions des nombres chromosomiques.

Types	Nombres de chromosomes	Écarts types	b_1	b_2	V	Extrêmes
$5 n/0$	64,73 ($\pm 0,27$)	2,24	0,029	3,10	3,46	59-71
$5 n/1$	64,65 ($\pm 0,25$)	2,26	0,209	3,49	3,49	59-72
$5 n/2$	64,75 ($\pm 0,21$)	1,67	0,0005	3,54	2,57	61-69

b_1 et b_2 = coefficients de Pearson :

b_1 caractérise le degré de symétrie, b_2 le degré d'aplatissement d'une distribution

b_1 tend vers zéro à mesure que la distribution se rapproche de la normale réduite

b_2 tend alors vers trois

Ces constatations trouveront une interprétation dans le paragraphe qui suit.

4. Nombres chromosomiques aberrants.

Deux facteurs peuvent expliquer les nombres aberrants observés :

– D'une part, les effets de la cytomixie qui affecte un nombre très élevé et sensiblement constant de cellules, mais dont la portée semble différente chez les 5 n/0, les 5 n/1 et les 5 n/2.

– D'autre part, les erreurs de comptage qui ne peuvent être à l'origine que d'une part minime de la variabilité constatée au paragraphe précédent.

a. Cytomixie.

Dans notre matériel, la plupart des microsporocytes sont réunis entre eux par de nombreux plasmodesmes à travers lesquels s'observe un déplacement de chromatine (planche 3). Cette définition de la cytomixie chez le cotonnier, a été donnée par MARÉCHAL [1963] (1).

De toutes nos observations, il ressort que le taux de cytomixie est beaucoup plus élevé chez un pentaploïde que chez un triploïde, un hexaploïde ou un tétraploïde pris comme témoins. Ce phénomène prend une telle ampleur chez les 5 n, qu'il est souvent difficile de trouver une cellule mère de pollen dont il soit possible de certifier l'indépendance à tous les stades de la méiose. Dans les plasmodesmes qui relient de longues chaînes de cellules, on observe que le cytoplasme charrie les garnitures chromosomiques de l'une à l'autre. Aussi note-t-on de très nombreuses aberrations : cellules binucléées, cellules à fuseaux annexes, etc.

Nous croyons que les nombres chromosomiques aberrants sont imputables à ces mouvements de la chromatine.

Avant de décrire le mécanisme responsable, il faut insister sur le fait que, d'après SARVELLA [1958], il est improbable que chez *Gossypium*, la cytomixie soit une conséquence de l'hybridation, de la polyploïdie ou du traitement par la colchicine. D'après cet auteur, il faudrait plutôt en rechercher l'origine dans les conditions intérieures ou extérieures, qui entravent le mécanisme d'épaississement de la paroi cellulaire et modifient aussi la vitesse de division (2). De son côté, MARÉCHAL [1963] définit la part prépondérante des conditions écologiques, susceptibles de perturber l'épaississement normal des membranes cellulaires et d'entraîner ainsi l'apparition de la cytomixie. SARVELLA (*op. cit.*) note que la cytomixie pourrait être en relation avec la vitesse de division. Elle rend ce phénomène responsable d'anomalies constatées chez *Gossypium*, et cite, comme nous l'avons fait nous-même, les cellules binucléées, les cellules mères de pollen à nombre aberrant de chromosomes (« low count and high count cells »), et les pertes de chromosomes somatiques.

(1) Cet auteur impute l'apparition massive de cytomixie aux conditions particulières de culture des plants sur lesquels il a prélevé ses objets d'analyse.

(2) VAARAMA (1941) met en cause, lui aussi, la nature de la paroi cellulaire.

De fait, nous avons observé que la cytomixie conduit souvent au retrait ou à l'incorporation de fragments nucléaires ou de noyaux entiers avec leur caryolymphe (planche 3). Souvent, les deux phénomènes apparaissent simultanément.

Pour MARÉCHAL [1963], contrairement aux idées émises par MENDES et RIJO [1951], le phénomène de cytomixie peut se produire depuis la prophase jusqu'à la télophase; la phase la plus affectée de la méiose n'est pas la même dans les différents boutons d'un même plant, et la proportion de cellules cytomictiques rencontrées fluctue fortement, à la fois sur un même individu, et d'un plant à l'autre.

Le phénomène peut s'être produit entièrement avant le stade observé; à ce moment, il est donc possible que les cellules remaniées aient repris leur autonomie, et paraissent normales. Des fragments nucléaires ou des chromosomes ont pu, selon nous, être introduits ou retirés sans autres effets décelables ultérieurement.

Cette conception implique qu'il a pu y avoir, entre le stade diplotène et le stade observé, des transferts de chromosomes entre cellules. Dès lors, il nous paraît évident que :

- L'incorporation de fragments nucléaires formés de bi- ou multivalents est généralement décelable *a posteriori* dans la cellule hôte. Bien qu'au moment de l'observation, celle-ci ait déjà repris son autonomie, la polarisation indépendante d'un fuseau annexe, constitué par le fragment étranger, trahit l'action passée de la cytomixie. Ce fragment est souvent nettement différenciable de la polarisation principale et deux fuseaux sont alors présents (planche 4). De telles cellules, où se décèlent les effets des échanges cytomictiques autres que les nombres « aberrants » de chromosomes, ont été éliminées des observations.

- Le retrait de tout fragment nucléaire est indécélable *a posteriori* sinon par le nombre inférieur aberrant de chromosomes. Il peut aussi être accompagné d'une incorporation dont il est possible de se rendre compte ultérieurement, du moins s'il s'agit de fragments bi- ou multivalents, suite à leur polarisation indépendante.

- L'incorporation de fragments nucléaires formés uniquement d'univalents, c'est-à-dire d'éléments non polarisés, ne s'extériorise pas par après, sinon par le nombre aberrant de chromosomes. Même lorsque ces univalents restent groupés en périphérie, ils ne forment pas, faute de polarisation, un fuseau indépendant. Ils se confondent généralement avec les univalents de la cellule hôte qui, eux-mêmes occupent souvent des positions périphériques à la métaphase I (planche 5).

Suite à l'action de la cytomixie en diacinèse et en prométaphase, dont on peut se rendre compte par la suite, nous admettons que certaines métaphases présentent des nombres chromosomiques aberrants :

- Soit inférieurs à la normale, conséquence du retrait d'un fragment nucléaire quelconque formé de n'importe quel type de conjugaison et non compensé par une incorporation.

– Soit supérieurs à la normale, par suite d'un apport d'univalents non différenciables de ceux de la cellule hôte, apport non contrebalancé par un retrait.

– Soit quelconques, conséquence de l'interaction des deux phénomènes précités.

On remarque que, sur des cellules normales à tous autres égards, les nombres chromosomiques observés sont souvent inférieurs à la valeur théorique. Pour lui être supérieurs, il faut en effet qu'il y ait incorporation, et uniquement d'univalents, tandis que le déplacement de tout autre association peut aboutir à un nombre inférieur.

Notre hypothèse permet :

1° *D'expliquer la plus grande constance du nombre chromosomique relevé chez les $5n/2$, où le nombre d'univalents est très réduit (tableau XXXVII).* Celui-ci constitue, en effet, un des facteurs les plus importants de la variabilité du nombre chromosomique observé. Par opposition aux résultats de l'incorporation de fragments polarisés, le retrait comme l'incorporation d'univalents dans une cellule, n'ont pas d'autres effets que l'apparition d'un nombre chromosomique aberrant; il l'est d'autant plus que les univalents ont la possibilité d'être plus nombreux. Or chez $5n/2$, le nombre observé d'univalents est inférieur à celui des $5n/0$ et $5n/1$.

La variabilité du nombre chromosomique s'amenuise donc chez $5n/2$ par suite de la réduction d'une des causes de sa modification. Le déplacement préférentiel des univalents (souvent périphériques au cours de la métaphase), renforce encore leur importance. Notons enfin que SARVELLA [1958] remarque, sans tirer de conclusions, que le nombre moyen d'univalents est plus élevé dans les cellules dont le nombre chromosomique s'écarte de la normale (1,17), que dans les cellules normales (0,17).

2° *D'expliquer que les nombres moyens observés de chromosomes sont toujours plus petits que le nombre théorique 65.* Les nombres aberrants ont plus de chances d'être inférieurs au nombre normal que de lui être supérieurs. En effet, le retrait d'éléments quelconques (univalents compris) ne se traduit jamais par l'apparition d'une seconde plaque métaphasique; en revanche l'incorporation, pour ne pas faire apparaître ce phénomène, ne peut comporter que les univalents.

3° *D'expliquer une légère asymétrie des distributions des nombres chromosomiques vers les valeurs inférieures à la normale chez $5n/0$ et $5n/1$.* Chez $5n/2$ où, d'après nos comptages, les effets de la cytomixie sont réduits, la dissymétrie disparaît.

4° *D'expliquer l'équivalence des trois nombres chromosomiques moyens observés.* En fait, les nombres réels sont égaux aux nombres théoriques; ils sont légèrement inférieurs dans nos observations pour les raisons

développées au 2^o mais équivalents entre eux, car dans les moyennes, les « low count cells » et « high count cells » s'équilibrent.

Les cellules dont le nombre chromosomique aberrant est l'unique conséquence de la cytomixie, ne peuvent être éliminées des observations; leur fréquence est telle qu'il faudrait, pour obtenir un nombre suffisant de données, faire appel à un matériel végétal beaucoup plus important et presque impossible à réunir.

b. *Erreurs de comptage.*

Bien que nous ayons rejeté toutes les interprétations hasardeuses, les erreurs de comptage sont inévitables. La complexité de la configuration des associations observées à la métaphase, augmente avec le nombre et l'importance des multivalents. Il est donc évident qu'éliminer systématiquement toute plaque difficile à interpréter, revient à rejeter celles qui présentent le plus d'associations multivalentes. En procédant de la sorte, nous n'aurions pu tenir compte, par exemple, de cas plus rares mais de grande importance théorique comme celui de la planche 2, où la configuration des multivalents embarrasse l'observateur. La mise en évidence de ceux-ci constitue un des buts de notre étude, aussi ne pouvions-nous adopter une telle façon de faire.

Nous avons donc été amené à interpréter des configurations difficiles, où le nombre de chromosomes n'était pas défini *a priori*, puisque les effets de la cytomixie en faussaient généralement la valeur.

Nous sommes conscient du fait que des erreurs d'interprétation peuvent avoir été commises. Sur le grand nombre d'examen effectués, celles-ci se corrigent et surtout, n'influencent en aucune façon les conclusions relatives à l'évolution constatée entre 5 n/0 et 5 n/2.

Enfin, ces erreurs sont minimes puisque nos chiffres établis sur 5 n/0 concordent avec ceux trouvés dans la littérature. C'est ainsi, par exemple, que le nombre de trivalents (3,22) trouvé par BROWN et MENZEL [1952] chez le pentaploïde 2(AD)₁D₅ (tabl. XXXVI), s'accorde avec celui obtenu lors de nos observations (3,46).

5. Nombres moyens d'éléments.

Le nombre d'éléments est le total par cellule des uni-, bi-, et multivalents, chaque association étant posée égale à l'unité.

Comme le fait ressortir le tableau XL, qui résume les caractéristiques des distributions observées, le nombre moyen décroît de 5 n/0 à 5 n/2.

La différence entre les pentaploïdes, issus de générations successives d'allohexaploïdes, est hautement significative (tableau XLI).

Le caractère hautement significatif de cette différence revêt une grande importance. Du fait que les nombres de chromosomes de ces pentaploïdes sont identiques, la diminution du nombre d'éléments ne

TABLEAU XL

Caractéristiques des distributions des nombres d'éléments.

Types	Nombres d'éléments	Écarts types	b_1	b_2	V	Extrêmes
5 n/0	33,80 ($\pm 0,30$)	2,53	0,158	3,11	7,48	27-40
5 n/1	31,67 ($\pm 0,30$)	2,72	0,062	3,01	8,58	26-39
5 n/2	28,29 ($\pm 0,32$)	2,50	0,071	2,69	8,83	23-33

TABLEAU XLI

Test d'homogénéité selon FISCHER.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Entre 5 n/0,5 n/1 et 5 n/2	2	1.053	526,5	74,36 supérieur à F 0,9995
Entre cellules . . .	201	1.425	7,08	
Total.	203	2.478		

peut être imputée qu'à un accroissement du nombre moyen de chromosomes par élément, en d'autres termes, au nombre plus élevé de multivalents.

Le nombre moyen semble tendre vers 26 (tableau XL); il aurait atteint ce chiffre chez une génération imaginaire 5 n/3, si on supposait que l'évolution observée se maintient entre 5 n/2 et 5 n/3. Ce dernier type de pentaploïde est impossible à obtenir eu égard à la stérilité des hexaploïdes à ce niveau.

La planche 1 fait ressortir cette évolution. Elle montre bien la complexité croissante des configurations qui tendent de 5 n/0 à 5 n/2, à rassembler les chromosomes en un nombre de plus en plus réduit d'associations.

Seule l'analyse détaillée des observations peut apporter des précisions à ce sujet.

6. Nombres moyens d'univalents et de bivalents.

Les résultats de nos examens relatifs aux nombres d'uni- et de bivalents doivent être étudiés parallèlement à ceux des multivalents.

a. *Le nombre d'univalents diminue de 5 n/0 à 5 n/2.*

Il faut rappeler que les univalents sont en général aisément identifiables. Souvent, ils sont rassemblés en un ou plusieurs groupes et isolés de l'ensemble des chromosomes.

Les différences entre les nombres observés (tableau XLII) chez 5 n/0, 5 n/1 et 5 n/2 sont significatives (1). Le nombre d'univalents diminue donc de 5 n/0 à 5 n/2.

Quant au coefficient de variation, il augmente de 5 n/0 à 5 n/2.

TABLEAU XLII

Caractéristiques des distributions des nombres d'univalents.

Types	Nombres d'univalents	Écarts types	b ₁	b ₂	V	Extrêmes
5 n/0	8,47 (±0,33)	2,71	0,012	1,91	31,99	3-13
5 n/1	7,01 (±0,31)	2,78	0,940	3,77	39,65	3-15
5 n/2	5,24 (±0,29)	2,28	0,163	3,15	43,51	1-10

Cette constatation vaut aussi pour les distributions des *nombres d'éléments* et des *nombres de bivalents*. Elle laisse supposer une augmentation réelle de la variabilité cytologique des 5 n au cours des générations successives. Elle trouve son interprétation dans le fait que, de 5 n/0 à 5 n/2, les pentaploïdes évoluent vers une hétérozygotie structurale (2) au spectre de plus en plus large; ceci détermine l'apparition d'associa-

(1) Les distributions (tabl. XLII) peuvent être considérées comme proches de la normale, malgré la faiblesse du coefficient d'aplatissement b₂ chez 5 n/0. Pour 11 degrés de liberté, χ^2 s'élève à 16,878, inférieur à la limite 19,68 (P 0,05); cette valeur, bien qu'élévée, ne permet pas de conclure en l'existence de deux distributions indépendantes au sein de la population 5 n/0.

(2) L'hétérozygotie de structure (ou structurale) est le résultat de translocations diverses entre chromosomes de cytotypes différents mais qui présentent entre eux une certaine homologie. Le matériel génique qui fait l'objet de ces translocations, peut être plus ou moins important : bras entiers, segments, ou infimes parties de chromosomes. Lorsque les deux génomes mis en présence présentent une forte affinité entre eux, le nombre de translocations, c'est-à-dire l'hétérozygotie structurale, augmente en proportion de celle-ci.

tions de moins en moins régentées par l'appartenance des chromosomes à l'un ou l'autre cytotype. Ce phénomène a déjà été matérialisé par la mise en évidence de l'augmentation du nombre d'éléments très polyvalents; il sera développé par la suite.

b. *Le nombre de bivalents diminue également de 5 n/0 à 5 n/2.*

Les courbes sont gaussiennes et les différences entre 5 n/0, 5 n/1 et 5 n/2 hautement significatives (tableau XLIII).

TABLEAU XLIII

Caractéristiques des distributions des nombres de bivalents.

Types	Nombres bivalents	Écarts types	b_1	b_2	V	Extrêmes
5 n/0	20,92 ($\pm 0,28$)	2,36	0,126	2,67	11,28	15-26
5 n/1	18,96 ($\pm 0,35$)	3,16	0,041	2,92	16,66	13-26
5 n/2	15,51 ($\pm 0,42$)	3,22	0,50	2,91	20,76	9-24

Il faut remarquer que le nombre maximal de bivalents est de 26 chez les 5 n/0 et 5 n/1, soit le nombre théorique de la formule génomique des pentaploïdes [$2(AD)_1 N$]. Chez les 5 n/2, malgré la variabilité accrue, ce maximum est de 24.

On note aussi l'augmentation du coefficient de variation, déjà signalée au paragraphe ci-dessus à propos des univalents. La discussion de ce phénomène, au même titre que l'étude des relations entre l'évolution des nombres d'univalents et de bivalents, s'intègre dans l'interprétation synthétique du chapitre suivant.

7. Nombres de multivalents.

Le nombre moyen de chromosomes inclus dans les associations multivalentes, augmente de 5 n/0 à 5 n/2; les associations sont de plus en plus complexes et leur nombre de plus en plus élevé.

Le tableau XLIV réunit les distributions des multivalents chez les pentaploïdes issus de générations successives d'hexaploïdes. Celles-ci, exception faite pour les trivalents, peuvent être assimilées au type de distribution de POISSON. Il est remarquable de constater que la distri-

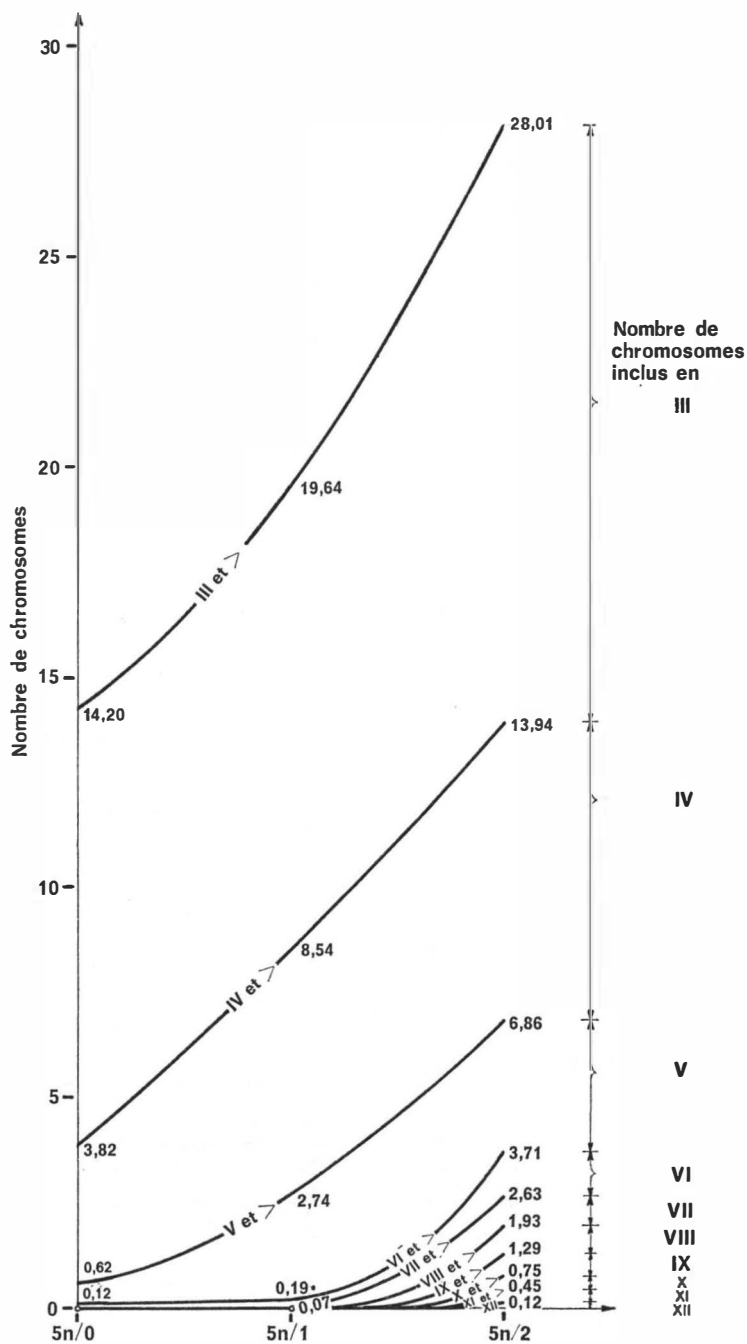


Fig. 21. — Évolution du nombre moyen de chromosomes par cellule inclus dans des associations multivalentes chez 5n/0, 5n/1 et 5n/2.

TABLEAU
Distributions de

Multivalents		5n/0 N = 67									
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	
III	a	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
	b	1	4	16	18	13	5	6	3	1	
	c	x = 3,46					n = 10,38				
IV	b	29	24	12	2	-	-	-	-	-	
	c	x = 0,80					n = 3,20				
V	b	60	7	-	-	-	-	-	-	-	
	c	x = 0,10					n = 0,50				
VI	b	65	2	-	-	-	-	-	-	-	
	c	x = 0,02					n = 0,12				
VII	b										
	c										
VIII	b										
	c										
IX	b										
	c										
X	b										
	c										
XI	b										
	c										
XII	b										
	c										
Totaux		4,38 associations					14,20 chromosomes				

a: nombre d'appariements par cellule
b: nombre de cellules observées
c: x = nombre moyen d'associations par cellule
n = nombre moyen de chromosomes inclus dans l'association en question.

multivalentes.

5n/1 N = 79										5n/2 N = 58										
0	1	2	3	4	5	6	7	8		0	1	2	3	4	5	6	7	8		
2	7	15	10	21	12	9	4	-		2	3	6	5	8	10	13	6	5		
x = 3,70					n = 11,10						x = 4,69					n = 14,07				
18	26	24	7	-	4	-	-	-		9	18	16	7	8	-	-	-	-		
x = 1,45					n = 5,80						x = 1,77					n = 7,08				
41	35	3	-	-	-	-	-	-		30	20	7	1	-	-	-	-	-		
x = 0,51					n = 2,55						x = 0,63					n = 3,15				
77	2	-	-	-	-	-	-	-		47	11	-	-	-	-	-	-	-		
x = 0,02					n = 0,12						x = 0,18					n = 1,08				
78	1	-	-	-	-	-	-	-		53	4	1	-	-	-	-	-	-		
x = 0,01					n = 0,07						x = 0,10					n = 0,70				
										53	5	-	-	-	-	-	-	-		
										x = 0,08					n = 0,64					
										54	4	-	-	-	-	-	-	-		
										x = 0,06					n = 0,54					
										56	2	-	-	-	-	-	-	-		
										x = 0,03					n = 0,30					
										56	2	-	-	-	-	-	-	-		
										x = 0,03					n = 0,33					
										57	1	-	-	-	-	-	-	-		
										x = 0,01					n = 0,12					
5,69 associations					19,64 chromosomes						7,58 associations					28,01 chromosomes				

bution des trivalents chez $5 n/1$ est pratiquement symétrique ($m_3 = 0,182$) (1), tandis qu'elle est asymétrique chez $5 n/0$ et $5 n/2$: déportée vers les nombres inférieurs chez $5 n/0$ ($m_3 = + 2,87$), et plus encore vers les nombres supérieurs chez $5 n/2$ ($m_3 = - 3,72$). Ceci ne fait que confirmer le processus évolutif qui conduit les $5 n$ à former un nombre de multivalents de plus en plus grand.

A ce stade d'analyse des appariements, les moyennes arithmétiques suffisent à caractériser les données.

Remarquons encore que le nombre moyen de chromosomes inclus dans des associations multivalentes augmente de $5 n/0$ à $5 n/2$. Dès le départ, il atteint une valeur importante (tableau XLIV) ; plus de 14 chromosomes sont déjà associés en 4,38 éléments chez les $5 n/0$. Ceci implique d'importants échanges intergénomiques dès le premier remaniement au stade hexaploïde d'origine. Cette constatation s'intègre, elle aussi, dans l'interprétation synthétique du chapitre suivant.

L'augmentation du nombre et du niveau des multivalents est schématisée par la figure 21 ; celle-ci traduit l'évolution du nombre moyen de chromosomes inclus dans des associations multivalentes.

À chaque niveau d'abscisse $5 n/0$, $5 n/1$, $5 n/2$, l'intervalle mesuré sur l'ordonnée entre chaque courbe successive, représente le nombre de chromosomes inclus dans l'association reprise en marge du graphique.

Les courbes complètes, c'est-à-dire celles qui ont une valeur $y \neq 0$ au moins pour $5 n/1$ et $5 n/2$, peuvent répondre à l'équation générale du second degré :

$$y = ax^2 + bx + c$$

où x prend les valeurs 0 pour $5 n/0$, 1 pour $5 n/1$ et 2 pour $5 n/2$.

En ce qui concerne le nombre total de chromosomes inclus dans des associations multivalentes, la courbe porterait les points suivants :

$$\text{pour } 5 n/0 : x = 0 \text{ et } y = 14,20,$$

$$\text{pour } 5 n/1 : x = 1 \text{ et } y = 19,64,$$

$$\text{pour } 5 n/2 : x = 2 \text{ et } y = 28,01, \text{ son équation deviendrait :}$$

$$y = 1,47 x^2 + 3,97 x + 14,20.$$

Appliquée par extrapolation, nous admettrons que cette équation fournit le nombre moyen de chromosomes inclus dans des associations multivalentes à un stade imaginaire $5 n/3$:

$$x = 3 \text{ d'où } y = 39,34.$$

Ce stade n'est jamais atteint puisque la stérilité de l'hexaploïde l'interdit. Le chiffre obtenu, très proche de $3 n = 39$, trouvera sa place dans les interprétations synthétiques qui suivent.

(1) Moment centré d'ordre impair, indice de dissymétrie ou d'obliquité; il est nul pour une distribution parfaitement symétrique.

CHAPITRE IV

Interprétation.

Toutes les observations rapportées au chapitre III peuvent se compléter l'une l'autre par l'étude des rapports entre l'évolution du nombre d'univalents, de bivalents et de multivalents chez les pentaploïdes. Nous verrons qu'une seule et même interprétation générale peut expliquer toutes ces relations; nous en exposerons ensuite les implications.

1. Portée de l'allosyndèse.

Nous admettons, comme hypothèse de base, que les bivalents observés sont généralement des conjugaisons homogénétiques; les multivalents forment alors un ensemble d'associations généralement hétérogénétiques et les univalents représentent le reliquat du génome D_5 , reliquat non inclus dans ces complexes multivalents. Cette hypothèse comme on va le voir, devra être nuancée.

Le nombre de chromosomes peut être exprimé de trois façons :

- nombre théorique;
- nombre moyen observé, soit la moyenne des nombres de chromosomes; il se rapproche du nombre théorique;
- nombre calculé, soit la somme de chromosomes calculée à partir des nombres moyens d'éléments trouvés lors de l'examen de chaque type.

Les tableaux XXXVII et XXXVIII rassemblent les données nécessaires aux calculs très simples, repris ci-dessous et où la formule théorique $[2(AD)_1D_5]$ du pentaploïde est, selon les cas, décomposée sur la base :

- Soit du nombre théorique, $5n = 65$, d'où il vient $26\text{ II} + 13\text{ I}$,

- Soit de la valeur \bar{M} (tableau XXXVIII),

$$5n = \frac{64,73 + 64,65 + 64,75}{3} = 64,71$$

ce qui donne : $25,88\text{ II} + 12,94\text{ I}$,

- Soit encore du nombre calculé S (tableau XXXVIII),

$$5n = \frac{64,51 + 64,57 + 64,27}{3} = 64,45$$

dont on tire : $25,78\text{ II} + 12,89\text{ I}$.

Cette dernière façon de décomposer la formule théorique, à partir d'un nombre calculé, est la mieux adaptée lorsque l'erreur expérimentale contient une approximation due aux mêmes types de calculs; ce qui est le cas dans les considérations qui vont suivre.

Suivant l'hypothèse de base précitée, le premier chiffre obtenu (25,78) représente le nombre de bivalents nécessairement homogénétique, c'est-à-dire composés de chromosomes soit du cytotype A_h soit du cytotype D_h . En effet, les chromosomes du génome isolé D_5 , sont peu susceptibles de s'apparier entre eux. Cette valeur 25,78 serait observée si aucune allosyndèse n'était possible et, de ce fait, aucun multivalent présent. Cependant, nous n'avons pas observé 25,78 bivalents, parce que certains « bivalents » D_h sont inclus dans des associations multivalentes. Pour connaître le nombre de ceux-ci, il suffit de soustraire du nombre calculé (25,78), le nombre réellement observé « X ».

La différence obtenue multipliée par deux :
 $(25,78 - X) \times 2$ équivaut donc au nombre de chromosomes D_h inclus dans les associations multivalentes.

De même, le second chiffre obtenu (12,89) correspond au nombre calculé d'univalents, au cas où toute allosyndèse est impossible. Ce nombre (12,89) se rapporte donc aux chromosomes du cytotype isolé D_5 . Il ne correspond pas non plus aux résultats de nos examens puisque certains chromosomes du génome D_5 sont inclus dans les associations multivalentes. Pour connaître le nombre, de chromosomes D_5 ainsi associés, il suffit de retrancher du nombre calculé (12,89) le nombre d'univalents réellement observé « Y », soit : $12,89 - Y$.

Les valeurs ainsi calculées pour $5n/0$, $5n/1$ et $5n/2$ et, déduits de celles-ci, les taux de participation des deux génomes D_h et D_5 à la formation de multivalents, font l'objet du tableau XLV. L'examen de ces données conduit à la conclusion suivante : le taux de participation supposé du génome D_5 à la formation des multivalents, diminue de $5n/0$ à $5n/2$, tandis que celui du génome D_h augmente.

TABLEAU XLV

*Nombres calculés de chromosomes inclus dans des associations multivalentes.
Taux de participation calculés des génomes D_h et D_5 .*

Types	Supposés D_h	Supposés D_5	Total	Taux D_h (%)	Taux D_5 (%)
$5n/0$	9,72	4,42	14,14	68,74	31,26
$5n/1$	13,64	5,88	19,52	69,90	30,10
$5n/2$	20,54	7,65	28,19	72,86	27,14

Cette évolution, indépendamment des valeurs intrinsèques, est très importante. Les chromosomes D_h possèdent leurs homologues, et leur introduction dans les multivalents se comprenait jusqu'ici comme l'effet de l'isolement du génome D_5 . Ce dernier, démuné d'homologues, formait avec les chromosomes D_h des associations trivalentes, maillon originel de chaînes plus longues. Or, nous constatons que le taux de participation de D_h se définit, très vite, indépendamment de ces considérations, puisqu'il augmente tandis que celui de D_5 diminue. C'est dire que *certaines chromosomes D_h se conduisent parfois comme des D_5 et inversement.*

En fait, dire que le génome sauvage participe de moins en moins à la formation de multivalents, et que le génome cultivé y participe de plus en plus, c'est affirmer que l'hétérozygotie structurelle augmente. Celle-ci ne peut être due qu'à des cumuls d'échanges intergénomiques ($D_h - D_5$) au cours des générations d'allohexaploïdes.

Le premier effet de ce phénomène est de compromettre l'individualité des différents cytotypes, c'est-à-dire du patrimoine génétique dès le stade $5 n/0$; cette action s'accroît chez $5 n/1$ et a fortiori chez $5 n/2$.

Cette interprétation permet d'expliquer l'évolution des taux de participation des génomes D_h et D_5 aux multivalents. Elle résout aussi le problème de l'augmentation (de $5 n/0$ à $5 n/2$) de la variabilité cytologique enregistrée à propos des distributions des nombres d'éléments, d'univalents et de bivalents. L'accroissement de cette variabilité traduit alors l'évolution, de $5 n/0$ à $5 n/2$, vers une hétérozygotie structurelle au spectre de plus en plus large. Si, au stade $5 n/0$, la plupart des chromosomes D_h sont encore astreints à s'apparier suivant des affinités préférentielles dues à l'homologie qui existe entre eux, cette contrainte disparaît partiellement chez $5 n/1$ et plus encore chez $5 n/2$. Dès lors, les associations peuvent se diversifier et augmenter ainsi la variabilité cytologique.

En l'absence d'homologues parfaits, les chromosomes du génome D_5 entrent donc en compétition avec ceux du génome D_h . Ces derniers ont été remaniés au cours des générations successives d'hexaploïdes, mais dès le premier remaniement ($6 n/0 - 5 n/0$), et suite à la grande homologie entre D_h et D_5 , cette compétition a entraîné l'apparition de formations hétérogénétiques.

Remarquons ici que le taux de participation du génome D_h aux associations multivalentes, atteint déjà 68,7 % au stade $5 n/0$; il n'augmentera plus que de quelque 4 % entre $5 n/0$ et $5 n/2$. Cette première conclusion contredit les conceptions de BROWN et MENZEL [1952] énoncées au chapitre II. Elle a des implications importantes que nous verrons après les confirmations que nous apporteront les deux paragraphes suivants.

L'hypothèse de base, émise préalablement à l'établissement des taux supposés de participation des génomes D_h et D_5 à la formation de mul-

tivalents (p. 154), doit donc être nuancée : quelques bivalents peuvent être hétérogénétiques, tout comme certains univalents appartiennent au génome D_h remanié. Par conséquent, il y a lieu de bien insister, dans l'énoncé de l'hypothèse, sur le sens très général de celle-ci.

2. Univalents, bivalents et allosyndèse.

La diminution du nombre moyen d'univalents, observée de $5n/0$ à $5n/2$, et celle du nombre moyen de bivalents sont liées (figure 22).

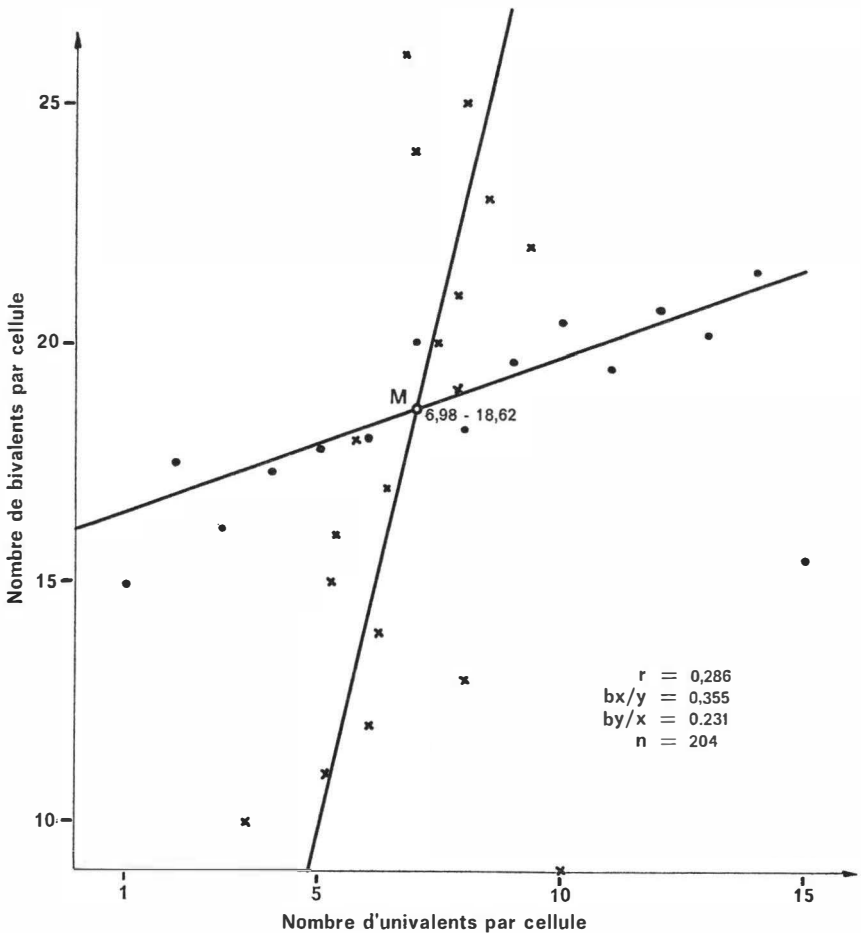


Fig. 22. — Corrélation apparente entre le nombre de I et de II par cellule pour l'ensemble des pentaploïdes. Droites de régression de x en y et de y en x .

Trois types de coefficient de corrélation peuvent être déterminés selon que l'on envisage :

- les nombres moyens établis pour chaque groupe;
- toutes les données rassemblées, quel que soit le groupe 5 n;
- les données de chaque groupe pris séparément : trois coefficients sont alors établis.

Calculé sur les nombres moyens établis sur chaque groupe de pentaploïdes, le coefficient de corrélation $r = 0,995$ est très hautement significatif ($P,001$) (tableau XLVI).

TABLEAU XLVI

Relation entre nombres moyens d'univalents et de bivalents.

	Nombres moyens de I	Nombres moyens de II
5 n/0	8,47	20,92
5 n/1	7,01	18,96
5 n/2	5,24	15,51
	$r = 0,995$	

Le coefficient de corrélation entre le nombre d'univalents et le nombre de bivalents, pour l'ensemble des pentaploïdes, est $r = 0,286$ pour 204 observations. Bien que faible, il est toutefois significativement différent de zéro au seuil $P = 0,01$ (figure 22).

Les corrélations entre le nombre d'univalents et le nombre de bivalents, au sein de chaque groupe différencié 5 n/0, 5 n/1 et 5 n/2, ne sont pas significativement différentes de zéro; les coefficients atteignent respectivement : 0,13 (pour 67 observations), 0,036 (pour 79 observations) et 0,01 (pour 58 observations) (figure 23).

La corrélation n'exprime donc pas une liaison stricte entre le nombre de bivalents et le nombre d'univalents mais bien le rapport entre la diminution du nombre moyen d'univalents et celle du nombre moyen de bivalents de 5 n/0 à 5 n/2. Cette relation trouve sa justification dans le fait que ces éléments s'associent en proportion définie pour former les associations multivalentes.

On peut se demander pourquoi les nombres d'univalents et de bivalents ne sont pas liés à l'intérieur même des strates. A ce niveau, tout se passe comme si ces deux nombres étaient indépendants l'un de l'autre.

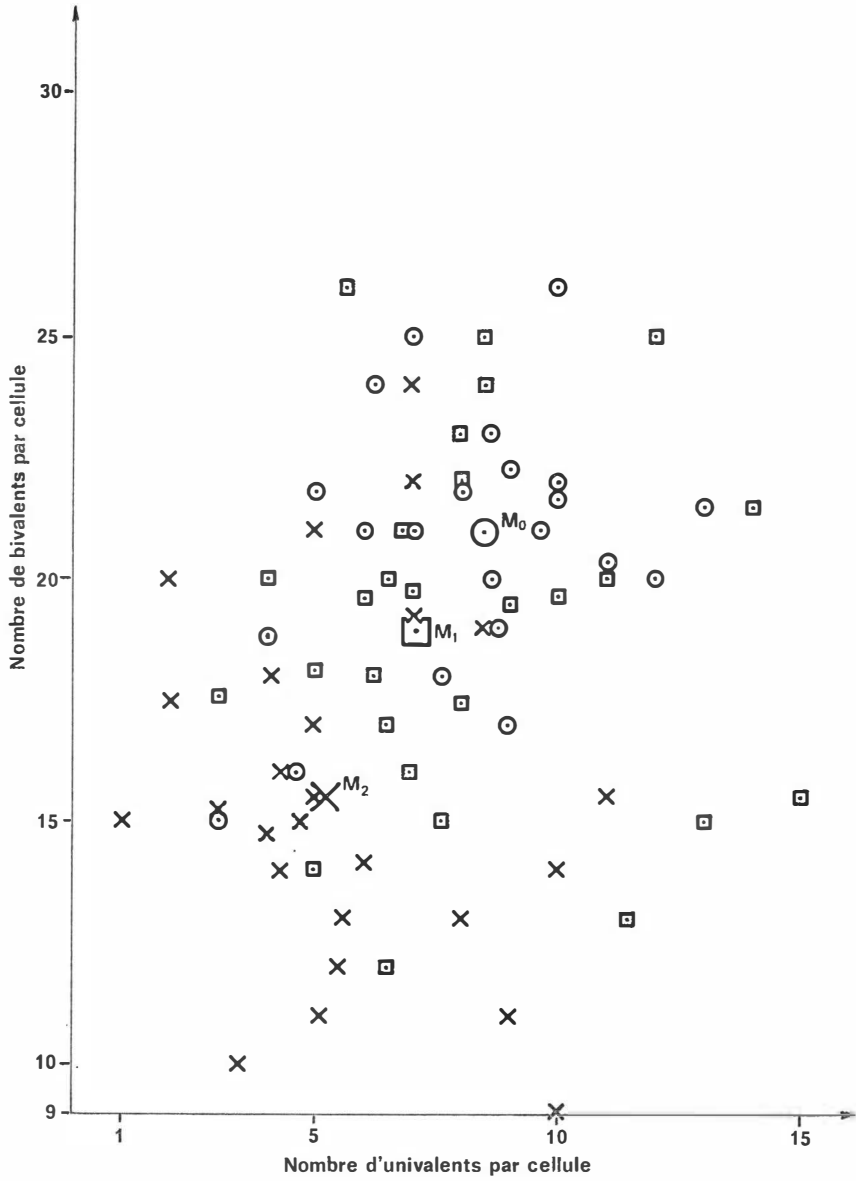


Fig. 23. — Relation entre la diminution du nombre de bivalents et la diminution du nombre d'univalents en

$5n/0$ ○
 $5n/1$ ◻
 $5n/2$ ×

Deux facteurs peuvent être mis en cause :

a. *La cytomixie.*

Nous avons défini la cytomixie comme un phénomène qui peut augmenter dans de fortes proportions la variabilité des dénombrements effectués. Son action est d'autant moins marquée que le nombre d'univalents est réduit. Plus les effets de la cytomixie seront déterminants, plus la variabilité sera grande, et moins la relation s'exprimera. La variabilité, bien que constamment élevée, s'amenuise donc de $5n/0$ à $5n/2$ puisque le nombre d'univalents diminue de la même façon. Si, seule, cette variabilité influence l'expression des corrélations, elle doit avoir pour conséquence une augmentation des coefficients de $5n/0$ à $5n/2$.

Ce phénomène peut donc expliquer le fait que les coefficients, établis pour chacun des trois groupes, ne sont pas significatifs; toutefois, il ne peut être mis en cause dans l'évolution des valeurs de ces coefficients.

Un autre facteur doit donc intervenir.

b. *L'allosyndèse $D_h - D_5$, les substitutions $D_h - D_5$, et l'hétérozygotie structurelle.*

Certes, des cas d'allosyndèse $D_h - D_5$ et de substitutions $D_h - D_5$ peuvent se produire; ils ne doivent pas être assez nombreux pour expliquer l'évolution décrite.

L'hétérozygotie structurelle, quant à elle, est un facteur beaucoup plus important de la variabilité cytologique, son influence déterminante dès le stade $5n/0$, s'accroît de $5n/0$ à $5n/2$, et peut justifier l'affaiblissement proportionnel de la liaison.

La thèse de l'hétérozygotie structurelle permet ici encore une interprétation des faits observés.

3. Multivalents et expression limite de l'allosyndèse.

Nous avons signalé que la courbe portant les nombres de chromosomes inclus dans des associations multivalentes chez $5n/0$, $5n/1$ et $5n/2$, répond à une équation de second degré. Celle-ci peut être résolue pour une génération imaginaire $5n/3$; si on admet l'extrapolation, l'évolution générale tend vers un stade, jamais atteint, où 39 chromosomes seraient associés en éléments multivalents. Or, on a vu aussi que le nombre d'éléments qui apparaîtrait chez les $5n/3$ serait de l'ordre de 26.

Les chromosomes du génome A_h n'entrent en concurrence qu'en proportion fort négligeable dans les associations multivalentes; ils restent par conséquent associés en treize formations bivalentes. Dès lors

celles-ci sont hors de cause dans la discussion de l'allosyndèse. On peut donc les retrancher :

- Du total de toutes les formations qui apparaîtraient en $5 n/3$.

Le nombre d'associations hétérogénétiques est alors de $26 - 13 = 13$.

- Du nombre de chromosomes qui apparaissent quelle que soit la génération.

Le nombre de chromosomes qui peuvent se prêter à l'allosyndèse est alors de $65 - 26 = 39$.

Ceci revient à dire que treize éléments de différents ordres (I, II, III etc.) contiendraient, au stade hypothétique $5 n/3$, les deux génomes D_h étroitement associés au génome D_5 .

Le taux de participation de chacun des génomes D_h et D_5 à la formation des associations hétérogénétiques, n'est pas constant (tabl. XLV). De $5 n/0$ à $5 n/2$, il évolue pour D_h de 68,74 à 72,86 %, et pour D_5 de 31,26 à 27,14 %.

La tendance générale se retrouve donc puisque, ici aussi, l'aboutissement dans une génération imaginaire $5 n/3$, pourrait tendre vers 75 % de chromosomes D_h et 25 % de D_5 .

En fait, tout se fait comme si les multivalents trouvaient leur origine dans des éléments de chaînettes dont les maillons initiaux sont des trivalents. Les bivalents homo- ou hétérogénétiques sont entraînés, par l'adjonction d'univalents, dans des formations trivalentes puis multivalentes sous l'effet de l'affinité D_h-D_h , d'affinités D_5-D_h ou d'affinités partielles entre $D(h+5)$ ou entre $D(5+h)$ (tableau XLVII) ⁽¹⁾.

TABLEAU XLVII

Types	Nombres moyens de chromosomes en association multivalentes par associations	Nombres moyens d'éléments en associations multivalentes par cellule	Nombres moyens de chromosomes en associations multivalentes par cellule
$5 n/0$	3,24	4,38	14,20
$5 n/1$	3,45	5,69	19,64
$5 n/2$	3,69	7,58	28,01

(1) Sous les signes D_5+h ou D_h+5 nous désignons des génomes où les chromosomes ont perdu leur individualité d'origine D_h ou D_5 par suite de translocations diverses.

Ces affinités partielles sont l'expression d'un état d'hétérozygotie structurelle qui s'accroît de $5n/0$ à $5n/2$; celles-ci résultent du cumul des échanges intergénomiques et se traduisent par la diminution de la spécificité des génomes D_5 et D_h .

A nouveau, la thèse de l'hétérozygotie structurelle explique parfaitement l'évolution qui tendrait à créer, au sein des pentaploïdes, un lot de treize associations de tout ordre réunissant les génomes D_h et D_5 .

CHAPITRE V

Conclusions de la deuxième partie.

1. Remaniements, cumul des échanges, stimulation de l'affinité et comportement limite des génomes.

Nos observations sur le mode d'appariements des chromosomes, au cours de la métaphase I des pentaploïdes issus de générations successives d'allohexaploïdes, nous conduisent aux quatre affirmations essentielles qui suivent :

1° *Les allohexaploïdes, résultant du croisement de *G. hirsutum* (4 n) par *G. raimondii* (2 n), doublé par la colchicine, subissent au cours des générations autofécondées, d'importants remaniements génomiques.*

Après croisement avec *G. hirsutum*, les différentes générations d'allohexaploïdes fournissent des descendance pentaploïdes cytologiquement distinctes.

Cette première constatation infirme l'hypothèse de BROWN et MENZEL [1952] selon laquelle l'appariement entre chromosomes est semblable dans les diverses générations d'hexaploïdes. Leur hypothèse semble généralement admise dans la littérature scientifique où aucun comptage ni aucune description, ne fait état de ces remaniements. Seuls WOUTERS et MARÉCHAL [MARÉCHAL, 1962] présageaient ce phénomène et KAMMACHER [1966] ne le niait point.

2° *Les différences observées entre les pentaploïdes issus de générations successives d'allohexaploïdes, résultent de l'allosyndèse; ils traduisent un cumul d'échanges divers entre génomes, au cours des générations d'allohexaploïdes.*

Le nombre d'associations chromosomiques entre les cytotypes D_h — *G. hirsutum* et D_5 — *G. raimondii*, et l'effectif de celles-ci,

croissent chez les pentaploïdes à mesure que l'allohexaploïde parent s'éloigne de sa génération d'origine : le triploïde doublé. Les chromosomes du cytotype D_5 , isolés dans le pentaploïde, entrent donc en concurrence avec ceux du cytotype D_h ; ces derniers possèdent pourtant tous, leurs homologues parfaits.

Cette seconde constatation infirme l'hypothèse de BROWN et MENZEL [*op. cit.*], qui semble admise dans la littérature (1). Selon ces auteurs les chromosomes qui ne possèdent pas d'homologues parfaits sont incapables d'entrer en compétition avec le génome (AD) quand un second génome (AD) est en présence (2).

3° Le cumul des échanges intergénomiques stimule l'affinité du génome D_5 pour D_h au cours des générations successives d'allohexaploïdes ; il détermine un accroissement de l'hétérozygotie structurelle chez le pentaploïde.

Le nombre de chromosomes inclus dans les associations hétérogénétiques multivalentes s'accroît, suivant une évolution parabolique, à mesure que le parent allohexaploïde s'éloigne de sa génération d'origine. A chaque génération, le « contact » entre génomes permet des échanges, translocations et substitutions, qui augmentent l'hétérozygotie structurelle.

Ces échanges cumulés déterminent l'augmentation des effets de l'homologie préexistante entre génomes, par l'addition à celle-ci, d'homologies provoquées par les remaniements.

4° Le pentaploïde qui bénéficierait d'un maximum de remaniements génomiques au stade hexaploïde, se comporterait comme un diploïde en ce qui concerne la garniture $A_h A_h$ et comme un autotriploïde en ce qui concerne les garnitures $D_h D_h$ et D_5 .

Aux effets, de l'homologie préexistante entre les génomes D_h et D_5 , s'ajoutent les effets d'homologies provoquées par les translocations cumulées; celles-ci déterminent une hétérozygotie structurelle croissante chez le pentaploïde.

Ce processus d'accroissement de l'« homologie » a une limite naturelle : la stérilité de l'hexaploïde. Elle devient quasi totale, dès la troisième génération et interdit ainsi l'aboutissement prévisible par extrapolation des résultats de nos analyses cytologiques.

Au stade final, non atteint, les trois lots de treize chromosomes des deux cytotypes D_h et D_5 , perdraient totalement leur individualité chez le pentaploïde; ils formeraient alors treize associations de diverses importances réunissant trente neuf chromosomes $D(h + 5)$. La stérilité

(1) Pour les mêmes raisons que celles déjà précédemment exposées.

(2) A moins de considérer D_5 comme homologue parfait de D_b , ce qui est contraire à la vérité, voir étude des triploïdes et plus loin.

de l'hexaploïde empêche d'atteindre ce niveau de confusion entre les génomes. Ce fait peut être interprété comme l'expression de l'impossibilité, dans laquelle se trouvent les génomes D_h et D_5 , de s'associer entièrement. Une telle association déterminerait l'apparition de phénomènes affectant la fertilité. Ceci montre encore, qu'aussi proche soit-il du génome D_h , le génome D_5 s'en différencie cependant.

2. Augmentation et élargissement des possibilités de l'introgression.

Les quatre constatations précitées sont essentielles. Elles permettent de répondre à la principale question du sélectionneur qui utilise l'introgression des caractères de cotonniers diploïdes dans les espèces cultivées : *Est-il possible d'amplifier l'intensité de l'introgression en augmentant celle des échanges intergénomiques ?*

Il suffit de multiplier les occasions d'échanges par l'accroissement du nombre de méioses préalables au croisement qui fournira les pentaploïdes. Ce but sera atteint en conduisant les hexaploïdes durant plusieurs générations autofécondées, avant d'effectuer ce croisement.

Une telle façon de procéder s'applique à l'obtention de souches sélectionnables par la méthode aphylétique d'introgression. On pourrait, en principe, employer le même procédé d'intensification des échanges, au stade hexaploïde, dans la méthode pseudophylétique, pour autant qu'il y ait intérêt à augmenter l'influence du parent diploïde intervenant dans l'hexaploïde. Or, dans ce cas, le génome A_h , seul génome sauvage représenté à ce stade, ne sert généralement que de « liant génomique »

Dans le matériel introgressé par *G. raimondii*, nous constatons que l'hexaploïde fournit un pentaploïde où des remaniements génomiques sont déjà très importants dès la génération d'origine. Par conséquent, vu l'affinité exceptionnelle du génome du parent sauvage vis-à-vis du subgénomme de *G. hirsutum*, il est peut-être moins utile d'intensifier l'apport du parent diploïde. Seule, une expérimentation systématique serait susceptible de confirmer, ou non, cette manière de voir.

Il n'en est pas de même lors d'introgression par d'autres espèces diploïdes. Leurs génomes sont tous moins proches des subgénommes de *G. hirsutum*, et augmenter les échanges de matériel génique prend alors toute son importance. Il sera possible d'y exploiter au maximum les homologies entre génomes, même résiduelles, dans la mesure où celles-ci existent ⁽¹⁾. Ainsi, nous avons remarqué à Gandajika que le génome C de *G. sturtii*, confère à *G. hirsutum* certaines propriétés relatives surtout à l'aspect du plant et dont la portée n'est pas encore définie. Les lignées

(1) Il serait évidemment impossible d'amener un quelconque remaniement s'il n'existait aucune homologie naturelle.

ainsi obtenues sont issues d'un unique cas, exception dans une nombreuse descendance d'hexaploïdes qui n'ont probablement pas bénéficié de plus d'un remaniement. Le reste de la descendance est nettement retourné au parent cultivé par rejet du génome étranger. Dans ce cas, la nécessité de l'intensification des échanges est indiscutable car, d'une part, l'introggression est possible et, d'autre part, les échanges réalisés sont trop limités. Il suffit donc d'élargir les possibilités par augmentation du nombre de générations d'allohexaploïdes. Ce processus peut être suivi pour l'introggression de tous les génomes sauvages; en effet, tous sont plus éloignés des subgénomés de *G. hirsutum* que ne l'est celui de *G. raimondii*. En particulier, nous pensons à *G. armourianum* (D_{2-1}) et *G. harknessii* (D_{2-2}), dont le caractère « bractée caduque » est recherché mais qui, en introggression, en fournissent à Gandajika que ses propriétés moins utiles, ou plus faciles à obtenir au départ d'autres espèces.

3. Variabilité cytologique entre $5n/0$, $5n/1$ et $5n/2$ et sélection.

Les différences cytologiques entre pentaploïdes, issus de générations successives d'hexaploïdes, doivent avoir des répercussions sur les phénotypes des souches introggressées. Le sélectionneur, s'il veut exploiter le bénéfice de l'augmentation de la variabilité, but de l'introggression, doit avant tout exploiter cette première occasion qui lui est offerte.

Le choix du type de pentaploïde qu'il utilisera doit être considéré comme point de départ.

Les ségrégations ultérieures pourront faire apparaître, dans les descendances d'une souche considérée *a priori* comme quelconque, des caractères très recherchés. En conséquence, le choix du type de pentaploïde, pour le futur, doit donc être axé sur le principe général de la détermination des élites basée sur l'analyse des descendances.

4. Point de vue cytologique - Mesure de l'affinité.

Les remaniements génomiques chez les hexaploïdes, mis en évidence par notre étude des pentaploïdes, ont une grande portée sur un plan moins strictement agronomique.

Au cours des générations successives, les échanges affectent une part de plus en plus importante du matériel génique. L'effet maximal est évidemment atteint lorsque l'hexaploïde perd toute fertilité. Cette limite correspond aussi à celle des conséquences observables des homologies entre le génome sauvage et le subgénome cultivé.

Elle s'exprime chez le pentaploïde par l'inverse du nombre moyen d'univalents : ce dernier représente de fait le reliquat, non apparié en allosyndèse, du génome sauvage. De même, l'inverse du nombre moyen

de bivalents peut servir de mesure, puisqu'il représente le reliquat du génome cultivé non apparié en allosyndèse.

Cette « mesure » des effets de l'homologie, pourrait être faite pour toutes les espèces du cytotype A et du cytotype D, après croisement $(AD) \times A$ et $(AD) \times D$. On produirait ainsi dans ces deux groupes, une échelle des homologies plus précise que celle établie à partir des observations de la méiose au stade triploïde.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'objet de ce travail était d'étudier les modalités et les effets de l'introggression directe de matériel génique d'un cotonnier diploïde sauvage, *G. raimondii*, dans un cotonnier tétraploïde cultivé *G. hirsutum*.

Nous croyons avoir pu montrer, de manière définitive, qu'il est possible d'améliorer le cotonnier cultivé par cette méthode dite aphy-létique.

Les résultats obtenus répondent à trois objectifs du sélectionneur :

- introduire un caractère par hybridation sans assister, lors des ségrégations, à un éparpillement des qualités préalablement réunies chez le parent receveur;
- préciser les techniques d'exploitation du matériel introgressé en cours de sélection;
- obtenir des géniteurs à grande variabilité utilisables en sélection cumulative.

Ci-après, nous développerons successivement chacun de ces trois points.

1° *Le spécialiste dégage certaines sélections de l'impasse où elles se trouvent* quand, parfaites à tout autre point de vue, elles sont dépréciées sur le marché par la faiblesse d'une seule de leurs qualités. Il peut alors transférer dans l'espèce cultivée, une part minimale du patrimoine génétique de l'espèce sauvage, susceptible de rétablir ce caractère à un niveau admissible. L'intérêt de l'opération est de ne pas détruire l'association des qualités du parent cultivé préalablement acquises. Le parent diploïde ne confère, alors, au tétraploïde qu'une part infime de son matériel génique, dégagee de toute introduction défavorable.

Dans notre étude, cette restriction du transfert a pour résultat de limiter l'importance intrinsèque de l'amélioration. En effet, le caractère « résistance de la fibre » recherché est polygénique; probablement sous la dépendance de gènes accentuateurs liés à de nombreux facteurs dépréciatifs, il ne pourra s'améliorer ici que dans la mesure, très limitée, où le matériel transféré n'influence en rien l'équilibre du cultivar.

Ainsi, nous avons obtenu des lignées où l'indice de résistance mécanique de la fibre était amélioré de 5 à 15 %, sans, pour autant, entraîner

une dégradation des caractères culturaux tels que le rendement à l'égre-nage, la longueur de la fibre, le poids des graines, le poids des capsules, la productivité, etc.

2° *Des descendance introgressées se distinguent par une certaine rémanence de l'hétérozygotie qui est exploitable au cours du processus de sélection.* Ce principe peut sembler paradoxal au sélectionneur qui tente, au contraire, de fixer les caractères recherchés, c'est-à-dire de rendre les lignées homozygotes pour ceux-ci. Toutefois en sélection cumulative, le sélectionneur utilise l'hétérozygotie pour maintenir à un taux efficace la fréquence des « crossing-over ». Ces derniers déterminent la rupture de certaines liaisons défavorables entre les caractères recherchés et les indésirables; ils permettent ainsi d'isoler les gènes intéressants. Or, dans une fraction de notre matériel, l'hétérogénéité maintenue au cours des générations traduit, sans aucun doute, un état d'hétérozygotie qui s'est avéré bénéfique. Nous avons obtenu quelques lignées dont la résistance mécanique de la fibre est améliorée de 40 % tout en conservant les caractères culturaux. De plus, certaines qualités exceptionnelles apparaissent comme des conséquences inattendues de l'introggression : maturité, micronaire, nombre de neps.

L'énumération même de ces apports, exclusivement positifs, revient à affirmer que ce matériel a bénéficié des effets de rupture de liaisons génétiques défavorables.

Ces ruptures ne peuvent être dues qu'au maintien de la fréquence des « crossing-over » dans les lignées où l'hétérozygotie rémanente permet ce phénomène. Dans le cas de la sélection cumulative, celle-ci doit être périodiquement recrée; dans le nôtre, elle se maintient naturellement grâce à l'hétérozygotie structurelle. Dans le cas qui nous occupe, on peut donc en élever l'exploitation au rang de technique d'amélioration.

3° *L'apport du parent diploïde peut être tel que les caractères introgressés favorables et défavorables se manifestent de concert.* Nous constatons alors des augmentations plus sensibles encore de l'indice de résistance (45 %), mais nous devons admettre l'introduction concomitante de propriétés rédhitoires. Nous avons, de la sorte, pu fixer des lignées très intéressantes à cet unique point de vue, qui pourront donc servir de géniteurs en sélection cumulative. Un gage de succès dans l'application de cette technique de sélection nous est donné non seulement par les résultats acquis par DEMOL [1966] à partir d'un matériel trispécifique montrant les mêmes liaisons mais également par la rupture de ces liaisons au sein de notre propre matériel. (Voir paragraphe précédent).

* * *

L'introggression trouve sa justification génétique dans les possibilités de transfert, donc d'échanges de matériel génétique, entre les génomes mis en présence par l'hybridation interspécifique.

Rappelons que la création et la sélection du matériel introgressé par la méthode aphyllétique comprend cinq phases, quatre de création :

- une phase triploïde stérile, issue de l'hybridation interspécifique d'un tétraploïde cultivé par un diploïde sauvage;

- une phase allohexaploïde fertile, conséquence du doublement chromosomique de la phase triploïde par la colchicine;

- une phase pentaploïde fertile, descendance directe des allohexaploïdes croisés par le parent cultivé tétraploïde;

- une phase « souches introgressées » ou « têtes de lignées » issues soit de l'autofécondation soit du croisement des pentaploïdes par *G. hirsutum*;

- une cinquième, de sélection du matériel ainsi créé : la phase de sélection généalogique soumise, au cours des générations subséquentes, aux pressions de sélection et à la purification selon les normes habituelles.

Jusqu'à ce jour, dans la pratique, la création était un mécanisme de production de matériel végétal sélectionnable, dans lequel l'influence du spécialiste se limitait au choix de l'espèce sauvage dont il espérait transférer quelques caractères. Quant à la sélection, elle était menée dans le but habituel de fixer rapidement les caractères introduits.

Or, hormis la résolution définitive du problème des possibilités offertes par l'introggression, il s'avère que nos observations nous conduisent à énoncer trois lois nouvelles, qui remanient profondément l'application du processus exposé ci-dessus :

1^o Loi de l'intensification des échanges au cours des générations d'allohexaploïdes.

On intensifie le transfert de matériel génique des espèces sauvages diploïdes aux espèces cultivées tétraploïdes par la production, au cours de générations successives d'allohexaploïdes, d'un cumul des échanges intergénomiques qui stimulera l'affinité entre les génomes.

2^o Loi de la variabilité cytologique entre les ensembles de pentaploïdes issus de générations successives d'allohexaploïdes.

Les remaniements au cours des générations successives d'allohexaploïdes, ont pour effet d'engendrer des types de pentaploïdes cytologiquement différents selon la génération dont ils sont issus. Ces différences doivent permettre le choix du type pentaploïde issu de la génération d'allohexaploïde ayant subi le nombre optimum de remaniements.

3^o Loi de l'hétérozygotie rémanente.

L'hétérozygotie rémanente, propre à une part de la descendance des souches introgressées, doit être conservée et exploitée. La fréquence des « crossing-over » sera maintenue dans ce matériel à un taux suffisamment efficace, pour permettre la rupture des liaisons entre caractères recherchés et indésirables.

Ces trois lois sont commentées ci-après.

Première loi. — La nécessité de l'application de la loi de l'intensification des échanges au cours des générations d'allohexaploïdes est indiscutable, si on désire augmenter l'introggression du matériel génique du diploïde dans l'espèce cultivée. Le nombre de générations allohexaploïdes doit donc être multiplié, avant l'obtention des pentaploïdes.

Cependant, dès l'origine « triploïde doublé », le génome de *G. raimondii*, très proche du subgénome D_h de *G. hirsutum*, réalise des échanges suffisamment nombreux que pour être efficaces.

En conséquence, dans ce cas particulier, l'application de cette loi doit être nuancée, et mérite une expérimentation systématique dans l'avenir.

Tant par les résultats de sélection que par l'analyse cytologique des pentaploïdes, nous avons vu que l'introggression de caractères de *G. raimondii* est possible et bénéfique, même sans augmenter l'intensité des échanges intergénomiques. La sélection, suivie dans cette étude, porte sur des lignées issues d'un hexaploïde de première génération (6 n/1) (1). Le pentaploïde bien que peu « remanié » avait pourtant dû être croisé par le parent *hirsutum*, afin de restaurer la fertilité de ce matériel; il ressort en effet qu'un taux très important de souches autofécondées (S.A.) sont stériles; la pratique de la sélection est y donc rendue très difficile, puisque les têtes de lignées sont peu nombreuses et peu productives.

Dès lors, on peut se demander si l'augmentation de l'intensité des échanges sera favorable à la sélection. Au contraire, n'engendrera-t-elle pas de plus grandes difficultés encore dans le rétablissement de la valeur culturelle? En revanche, l'apparition de certaines qualités inattendues de l'introggression par *G. raimondii*, fait penser qu'un brassage plus complet des génomes, cultivés et sauvages, pourrait provoquer des apports nouveaux.

Deuxième loi. — La loi de la variabilité des pentaploïdes est d'application générale. A partir des résultats acquis en sélection, le spé-

(1) La création du matériel introgressé sélectionnable ne tenait pas encore compte des générations hexaploïdes; la majorité de ces derniers provenaient d'une multiplication par graines de quelques rameaux doublés par la colchicine.

cialiste doit déterminer le type pentaploïde qui, issu d'une génération définie d'hexaploïde, bénéficie du nombre optimal de remaniements.

Dès lors, au lieu de travailler le grand nombre de descendances de n'importe quel type, il pourra limiter la sélection à un grand nombre de sujets provenant du type le plus favorable.

Troisième loi. — La loi de l'exploitation de l'hétérozygotie structurelle rémanente s'oppose aux règles habituelles de la sélection classique. Le sélectionneur cherche généralement à atteindre rapidement l'homozygotie pour les caractères qu'il désire obtenir. Rappelons cependant l'identité qui existe entre les bases de ce principe et de celui qui justifie l'utilisation de la sélection cumulative : le maintien de l'hétérozygotie permet à la fréquence des « crossing-over », responsables des ruptures, de conserver un taux efficace pour la sélection. Il est évident que, lorsque les ruptures seront acquises, il s'agira à nouveau d'obtenir un matériel homozygote pour tous les caractères cultureux. La rémanence de cette hétérozygotie doit donc être limitée.

* * *

Nous insisterons enfin sur un phénomène connexe à la loi des intensifications des échanges au cours des générations d'allohexaploïdes.

Au cours des observations, qui nous ont conduit à l'élaboration de cette règle, nous avons été frappé par le fait que, non seulement, les pentaploïdes issus de générations successives d'allohexaploïdes (*G. hirsutum* × *G. raimondii*) doublés, sont cytologiquement différents mais aussi, que ces différences suivent une évolution.

L'aboutissement de celle-ci est rendue impossible par la stérilité grandissante, puis absolue, des hexaploïdes : il consisterait en la formation d'un pentaploïde qui réunirait tous les chromosomes en treize associations bivalentes du cytotype A_h (subgénomme asiatique du cotonnier cultivé), et treize associations de tout ordre contenant les trente-neuf chromosomes D, soit vingt-six chromosomes D_h (subgénomme américain du cotonnier cultivé) et treize chromosomes D_5 (génomme du cotonnier sauvage *G. raimondii*). Ce spectre serait évidemment fort éloigné de la théorie qui définit la formule génomique du pentaploïde comme étant treize bivalents A_h , treize bivalents D_h et treize univalents D_5 .

Le nombre d'associations du pentaploïdes tend vers celui d'un tétraploïde par l'addition de treize associations $2 A_h$, qui se comportent comme un ensemble diploïde, et de treize associations $3 D$ qui se comportent comme un ensemble autotriploïde.

Nous pouvons donc affirmer que les remaniements génomiques, au cours des générations d'allohexaploïdes, sont tels qu'ils déterminent une association de plus en plus intime entre les subgénommes partiellement homologues. Cette association est telle, qu'au stade pentaploïde,

le génome sauvage isolé entre en concurrence avec le subgénomme partiellement homologue du parent cultivé. Ce phénomène induit la stimulation des échanges et une hétérozygotie structurelle grandissante; il est limité par l'incapacité de l'hexaploïde à se reproduire, lorsqu'un certain niveau de « confusion » est atteint entre les génomes.

Ceci vaut pour le croisement étudié, soit l'hybride *G. hirsutum* × *G. raimondii*. S'il en est de même pour les autres hybrides $(AD)_h \times D_x$ ou $(AD)_h \times A_x$, l'évolution doit être d'autant moins rapide que le génome sauvage présente moins d'homologie avec un des subgénommes cultivés.

La vitesse de l'évolution est donc une mesure directe de l'affinité entre $D_h D_x$ ou $A_h A_x$. Elle peut être chiffrée par l'inverse du nombre moyen d'univalents ou du nombre de bivalents, tous deux reliquats non appariés en allosyndèse, respectivement du génome sauvage et du génome cultivé. Cette « mesure » de l'homologie peut être à la base d'une échelle des affinités, entre les chromosomes des cytotypes A et ceux du subgénomme A_h , et entre les chromosomes des cytotypes D et ceux du subgénomme D_h .

★

Schéma des implications pratiques.

1° L'hexaploïde ne peut plus être considéré comme la phase transitoire entre le triploïde stérile et le pentaploïde.

Le sélectionneur devra au contraire le considérer comme unique champ d'action pour influencer l'intensité des échanges intergénomiques qu'il recherche. Il pourra augmenter ceux-ci en multipliant le nombre de générations hexaploïdes.

2° La phase pentaploïde ne peut plus être considérée comme une seule unité de semenciers destinés à fournir un grand nombre de souches introgressées. Le sélectionneur devra y déterminer de quelle génération hexaploïde est issue le type de pentaploïde susceptible d'augmenter les chances de la sélection.

3° La sélection ne peut plus se limiter au seul exercice de pressions bien définies. Dans une partie des descendance, le spécialiste cherchera à maintenir les lignées où l'hétérogénéité est une expression de l'hétérozygotie. Il exploitera celle-ci dans le but d'obtenir les ruptures entre liaisons géniques indésirables.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON, E. (1949), Introgressive hybridization, New York, Wiley and Sons, 109 pp.
- ANONYME (1970), Genetics and cytology of cotton 1956-1957, Southern Coop. Ser. Bull. 139.
- ARMSTRONG, G.M. et BENNETT, C.C. (1933), Some factors influencing the variability in length of cotton fibres on individual plants as shown by the sorter method, *Jl agr. Res.*, LCVII, p. 447.
- ARMSTRONG, G.M. et BENNETT, C.C. (1933), Effect of soil fertility, boll maturation, and early and late production of bolls on the length of cotton fibers, *Jl agr. Res.*, LCVII, pp. 467-474.
- BALLS, W.L. (1909), Studies of Egyptian cotton, Yrbk. Khediv. Agr. Soc. for 1909, Cairo, p. 1-141 (résumé dans Exp. Sta. Rec. 1912, XXVI, p. 635).
- BALLS, W.L. (1912), The cotton plant in Egypt, Mac Millan, London.
- BEASLEY, J.O. (1940), The origin of American tetraploid *Gossypium* species, *Amer. Nat.*, LXXIV, pp. 285-286.
- BEASLEY, J.O. (1942), Meiotic chromosome behaviour in species, species hybrids, haploid and induced polyploids of *Gossypium*, *Genetics*, XXVII, pp. 25-54.
- BEASLEY, J.O. et RICHMOND, T.R. (1940), Cytogenetics and improvement of cotton, 53rd Rep. Tex. Agric. Exp. Sta., p. 72 (résumé dans *Emp. Cott. Gr. Rev.*, XX, pp. 54-55).
- BEASLEY, J.O. et RICHMOND, T.R. (1941), Cytogenetics and improvement of cotton, 54th Rep. Tex. Agric. Exp. Sta., p. 14 (résumé dans *Emp. Cott. Gr. Rev.* XX, p. 55).
- BOZA BARDUCCI, T. et MADDO, R.M. (1941), Investigaciones acerca del parentesco de la especie peruana de algodón *Gossypium raimondii* Ulbrich, Estacion Experimental Agrícola de la Molina, Lima, Peru, Boletín N° 22.
- BROWN, M.S. (1951), The spontaneous occurrence of amphidiploidy in species hybrids of *Gossypium*, *Evolution*, V, pp. 25-41.
- BROWN, M.S. et MENZEL, M.Y. (1950), New trispecies hybrids in cotton, *Jl Hered.* XLI, pp. 291-295.
- BROWN, M.S. et MENZEL, M.Y. (1952), Polygenomic hybrids in *Gossypium*. I. Cytology of hexaploids, pentaploids and hexaploid combinations, *Genetics*, XXXVII, pp. 242-263.
- COOK, O.F. (1932), Cotton improvement through type selection with special reference to the Acala variety, Tech. Bull. U.S. Dept. Agric., 302, 62 pp.
- DAGNELIE, P. (1968), Introduction aux problèmes et aux méthodes de classification numérique, Biométrie-Praximétrie, IX, Texte non publié, communiqué par l'auteur.
- DAGNELIE, P. (1969), Théorie et méthodes statistiques, Vol. I, Traités n° 1, Presses agronomiques de Gembloux.
- DAGNELIE, P. (1970), Théorie et méthodes statistiques, Vol. II, Traités n° 2, Presses agronomiques de Gembloux.
- DE COENE, R., WOUTERS, W. et BOLYN, J. (1962), Amélioration du cotonnier au Congo, *Bull. Inf. INÉAC*, XI, 4-6, pp. 261-282.

- DEMOL, J. (1966), Amélioration de la résistance de la fibre chez *Gossypium hirsutum* L., Publ. I.N.É.A.C., sér. sci. n° 108, 86 pp.
- DEMOL, J. (1966), Étude des variations de la résistance de la fibre chez *Gossypium hirsutum* L., Publ. I.N.É.A.C., sér. sci., n° 109, 91 pp.
- DEMOL, J. (1969), Sur les relations qui existent entre quelques facteurs climatiques, le développement et la productivité du cotonnier en région (Am)N de Köppen, Publ. I.N.É.A.C., sér. sci., n° 111, 47 pp.
- DEMOL, J. et NICLAES, J. (1958), Contribution à l'étude des variations de la résistance de la fibre de coton en relation avec les facteurs du climat, *Bull. agric. Congo belge*, XLIX, 5, pp. 1291-1299.
- DEMOL, J., LOUANT, B.P. et CAMMERMAN, A. (1969), Sur l'utilisation de l'hybride trispécifique « *hirsutum-arboreum-thurberi* » (H.A.T.) en amélioration cotonnière, I. Application aux cotonniers cultivés dans les provinces méridionales du Congo, *Bull. Rech. agron. Gembloux*, IV, 2, pp. 240-259.
- DEMOL, J., LOUANT, B.P. et CAMMERMAN, A. (1969), Sur l'utilisation de l'hybride trispécifique « *hirsutum-arboreum-thurberi* » (H.A.T.) en amélioration cotonnière. II. Application aux cotonniers cultivés dans la plaine de la Ruzizi, *Bull. Rech. agron. Gembloux*, IV, 3-4, pp. 420-437.
- DENHAM, H.J. (1924), The cytology of the cotton plant, *Ann. Bot.*, London, XXXVIII, pp. 407-438.
- DEODIKAR, G.B. (1949), Cytogenetic studies on crosses of *Gossypium anomalum* with cultivated cottons (*G. hirsutum* X *G. anomalum*) doubled x *G. hirsutum*, *Ind. J. agric. Sci.*, XIX, 3, pp. 389-399.
- DEODIKAR, G.B. (1950), Cytogenetic studies on crosses of *Gossypium anomalum* with cultivated cottons, *Ind. J. agric. Sci.* XX, 4, pp. 399.
- DOAK, C.C. (1934), A new technique in cotton hybridizing : suggested changes in existing methods of emasculating and bagging cotton flowers, *Jl Hered.*, XXV, 5, pp. 201-202.
- EWING, E.C. (1956), Quality challenges in cotton breeding, 2nd Ann. Beltwide cotton Prod. Conf., Birmingham (Alabama), pp. 8-9.
- FRYKELL, P.A. (1969), A classification of *Gossypium* L. (Malvaceae), *Taxon*, XVIII, 5, pp. 585-591.
- FULTON, H.J. (1938), Hopi cotton, a variable species, *Jl agric. Res.*, LVI, pp. 333-336.
- GERSTEL, D.U. (1953), Chromosomal translocations in interspecific hybrids of the genus *Gossypium*, *Evolution*, VII, 3, pp. 234-245.
- GERSTEL, D.U. (1955), Segregation in new allopolyploids of *Gossypium*, *Genetics*, XLI, pp. 31-44.
- GERSTEL, D.U. (1956), The use of segregation ratios of synthetic allopolyploids as taxonomic tool, *Jl Elisha Mitchell Sci. Soc.*, LXXII, p. 193.
- GERSTEL, D.U. (1963), Evolutionary problems in some polyploid crop plants, Second Int. Wheat Genet-Symp. *Hereditas*, Suppl., II, pp. 481-504.
- GERSTEL, D.U. et SARVELLA, P.A. (1956), Additional observations on chromosomal translocations in cotton hybrids, *Evolution*, X, pp. 408-414.
- GERSTEL, D.U. et PHILLIPS, L.L. (1957), Segregation in new allopolyploids of *Gossypium*. II. Tetraploid combinations, *Genetics*, XLII, 6, pp. 783-797.
- HANCOCK, N.I. (1944), Length, fineness and strength of cotton lint as related to heredity and environment, *Jl amer. Soc. Agron.*, XXXVI, 6,
- HANSON, R.G., EWING, E.C. et EWING, E.C. Jr. (1956), Effect of environmental factors on fiber properties and yield of Deltapine cottons. *Agronomy Journal*, XVIII, 12.
- HARLAND, S.C. (1936), The genetic conception of the species, *Biol. Rev.* XI, pp. 82-112.
- HARLAND, S. C. (1939), The genetics of cotton, Jonathan Cap., London, 193 pp.
- HARLAND, S.C. (1940), New polyploids in cotton by the use of colchicine, *Trop. Agric., Trin.*, XVII, pp. 53-54.

- HARLAND, S.C. (1949), Methods and result of selection experiments with Peruvian Tangüis cotton, I. A survey of present methods of cotton breeding and a description of the « mass pedigree system », *Emp. Cott. Gr. Rev.*, XXVI, pp. 163-174.
- HARLAND, S.C. (1949), Methods and result of selection experiments with Peruvian Tangüis cotton, II. The « mass pedigree system » in practice, *Emp. Cott. Gr. Rev.*, XXVI, pp. 247-255.
- HARLAND, S.C. (1955), Recent progress in the breeding of cotton for quality, *Jl Text. Inst.*, II, pp. 172-182.
- HUTCHINSON, J.B. (1959), The application of genetics to cotton improvement, Cambridge, Univ. Press. 87 pp.
- HUTCHINSON, J.B. et MANNING, H.L. (1943), The efficiency of progeny row-breeding in cotton improvement, *Emp. Jl exp. Agric.*, XI, pp. 140-154.
- HUTCHINSON, J.B., SILOW, R.A. et STEPHENS, S.G. (1947), The evolution of Gossypium and the differentiation of the cultivated cottons, Oxford Univ. Press, 160 pp.
- I.N.É.A.C. (1936-1959), Rapports annuels.
- IYENGAR, N.K. (1943), Chromosomes conjugation in pentaploid cottons, *Ind. Jl Gen. and Pl. Breeding*, III, pp. 99-107.
- IYENGAR, N.K. (1944), Cytological investigations of hexaploid cottons, *Ind. Jl agric. Sci.*, XIV, pp. 142-151.
- KALYANARAMAN, S.M. et SANTHANAM, V. (1957), A note on the performance of some inter-specific hybrids involving wild species of Gossypium. I. arboreum x anomalum crosses, *Ind. Cott. Grow. Rev.*, XI, 2, pp. 136-140.
- KAMMACHER, P. (1956), Les possibilités actuelles d'application de l'hybridation interspécifique à l'amélioration du cotonnier en milieu africain, *Cot. et Fib. trop.*, XI, pp. 101-136.
- KAMMACHER, P. (1960), Observations cytologiques sur deux hybrides F₁ entre espèces cultivées tétraploïdes de cotonniers et l'espèce diploïde sauvage Gossypium raimondii Ulb., *Revue Cyt. Biol. vég.*, XXII, 1, pp. 1-31.
- KAMMACHER, P. (1966), Étude des relations génétiques et caryologiques entre génomes voisins du genre Gossypium, *Cot. et Fib. trop.*, XXI et XXII.
- KEARNEY, T.H. (1910), Recent progress in cotton breeding in the U.S., Rep. Amer. Breed. Ass., VII, pp. 11-25.
- KNIGHT, R.L. (1945), The theory and application of the back-cross technique incotton breeding, *Jl Genet.*, XLVII, pp. 76-86.
- KNIGHT, R.L. (1946), Breeding cotton resistant to blackarm disease, *Emp. Jl exp. Agric.* XIV, pp. 153-174.
- KNIGHT, R.L. (1948), The genetics of blackarm resistance, VI. Transference of resistance from G. arboreum to G. barbadense, *Jl Genet.*, XLVIII, pp. 359-369.
- KNIGHT, R.L. (1948), The role of major genes in the evolution of economic characters, *Jl Genet.*, XLVIII, pp. 370-387.
- KNIGHT, R.L. (1954), Breeding Sudan cottons, *Emp. Cott. Gr. Rev.* XXXI, 1, p. 1.
- KNIGHT, R.L. (1954), The genetics of blackarm resistance, XI. Gossypium anomalum, *Jl Genet.*, LII, 2, pp. 466-471.
- KNIGHT, R.L. (1954), The genetics of jassid resistance in cotton. IV. Transference of hairiness from G. herbaceum to G. barbadense, *Jl Genet.*, LII, 1, pp. 199-207.
- KNIGHT, R.L. (1955), The genetics of jassid resistance in cotton. V. Transference of hairiness from Gossypium arboreum to G. barbadense, *Jl Genet.*, LIII, 1, pp. 150-153.
- LECOMTE, M. (1949), Étude des qualités et des méthodes de multiplication des nouvelles variétés cotonnières au Congo belge, Publ. I.N.É.A.C., sér. tech. n° XXXVI, 56 pp.
- LEWIS, C.F. (1957), New genetic and breeding techniques, Cott. Gen. Oil Mill Press, pp. 19-21.
- LEWIS, C.F. (1970), Concepts of varietal maintenance in cotton, *Cott. Gr. Rev.*, XLVII, pp. 272-284.

- MANNING, C.W. (1955), Sélection techniques in cotton breeding, Abstracts of Doctoral Thesis, *Iowa State College Jl Sci.*, XXIX, pp. 461-462.
- MANNING, H.L. (1955), Response to selection for yield in cotton, Cold. Spring Harbour Symposia on Quantit, *Biology*, XX, pp. 103-110.
- MARÉCHAL, R. (1962), Considérations sur l'amélioration du cotonnier par croisements interspécifiques (non publié).
- MARÉCHAL, R. (1963), Quelques observations sur le phénomène de cytomixie chez *Gossypium*, *Bull Inst. agr. Sta. Rech. Gembloux*, XXXI, 2, pp. 223-240.
- MARÉCHAL, R. (1963), Rapports non publiés et communications personnelles.
- MARYNEN, T. (1960), Précis de phytotechnie des principales cultures industrielles, Publ. I.N.É.A.C., Hors série, 112 pp.
- MASON, T.G. (1938), A note on the technique of cotton breeding, *Emp. Cott. Gr. Rev.*, XV, pp. 113-117.
- MATHER, K. (1943), Polygenic inheritance and natural selection, *Biol. Rev.*, XVIII, pp. 32-64.
- MENDES, F.J. et RIJO, L. (1951), A new interpretation for cytomixis, *Portug. Acta Biol.*, A3, pp. 211-218.
- MILLER, P.A. *et al.* (1958), Estimates of genotypic and environmental variances and covariances in Upland cotton and their implications in selection. *Agron. Jl*, L, 3, pp. 126-131.
- MILLER, P.A. *et al.* (1962), Cotton variety testing : additional information on variety x environment interactions, *Crop. Sci.*, II, pp. 349-352.
- MILLER, P.A. et RAWLINGS, J.O. (1967), Breakup of initial linkage blocks through intermating in a cotton breeding population, *Crop Sci.*, VII, pp. 199-204.
- PHILLIPS, L.L. (1966), The cytology and phylogenetics of the diploid species of *Gossypium*, *Amer. Jl Bot.*, LIII, 4, pp. 328-335.
- PHILLIPS, L.L. et STRICKLAND, M.A. (1966), The cytology of a hybrid between *Gossypium hirsutum* and *G. longicalyx*, *Can. Jl Genet. Cytol.*, VIII, pp. 91-95.
- RAES, G. et FRANSEN, T. (1958), Que signifie une mesure de résistance effectuée sur des faisceaux de fibres de longueur d'essai définie, *Ann. Text. Belges*, II à VI, pp. 48-71.
- RAMACHANDRAN, C.K., KRISHNAMURTHY, J. et PETER, S.D. (1964), Recent advances in interspecific hybridisation work involving wild species of cotton in Madras, *Ind. Cott. Grow. Rev.*, XVIII, 4, pp. 248-257.
- RICHMOND, T.R. (1949), Research in cotton genetic, Proc. Thenth. Cott. Res. Congress, Dallas (Texas), p. 30-33.
- RICHMOND, T.R. (1951), Procedures and methods of cotton breeding with special reference to American cultivated species, *Advances in Genetics*, IV, pp. 213-245.
- SANTHANAM, V. (1958), A brief review of the progress in the utilisation of wild species of *Gossypium* for the improvment of cultivated cottons in Madras, *Madras agr. Jl*, XLV, 4, pp. 142-145.
- SARVELLA, P.A. (1958), Cytomixis and the loss of chromosomes meiotic and somatic cells of *Gossypium*, *Cytologia*, XXXIII, pp. 14-24.
- SAUNDERS, J.H. (1961), The wild species of *Gossypium* and their evolutionary history, London, Oxford Univ., 61 pp.
- SAUNDERS, J.H. (1966), Genetics of hairiness transferred from *Gossypium raimondii* to *G. hirsutum*, *Emp. Cott. Grow. Corp.*, Res. Mem. LXIII et *Euphytica*, 1965, XOV, pp. 276-282.
- SILOW, R.A. (1944), The genetics of species development in the Old World cottons, *Jl Genet.*, XLVI, pp. 62-77.
- SKOVSTED, A. (1934), Cytogenetics in relation to plant breeding in cotton, Rep. and Summary Proc. 2nd Conf. Cott. Gr. Probl., *Emp. Cott. Grow. Corpor.*, p. 46-51.
- SKOVSTED, A. (1937), Cytological studies in cotton, IV, Chromosome conjugation in interspecific hybrids, *Jl Genet.*, XXXIV, pp. 97-134.

- SOYER, L. (1935), Les méthodes de mensuration de la longueur des fibres de coton, Publ. I.N.É.A.C., sér. tech. n° 2, 27 pp.
- SOYER, L. (1935), Technique de l'autofécondation et de l'hybridation des fleurs du cotonnier, Publ. I.N.É.A.C., sér. tech. n° 3, 19 pp.
- STEBBINS, G.L., jr. (1967), Variation and evolution in plants, Columbia biological series, XVI, Columbia Univ. Press. 643 pp.
- STEPHENS, S.G. (1944), Phenogenetic evidence for the amphidiploid origin of New World cottons, *Nature*, London., CLIII, pp. 53-54.
- STEPHENS, S.G. (1950), The internal mechanism of speciation in *Gossypium*, *Bot. Rev.* XVI, pp. 115-149.
- STEPHENS, S.G. (1957), Cytogenetics of *Gossypium* and the problem of the origin of New World cottons, *Advances in Genetics*, I, pp. 431-442.
- THOMAS, M. (1952), Back-crossing, Cambridge, Commonwealth Plant Breed., *Rev. of Gen.*, Reg. Res. Sta., Min. of Agr., Samaru, Northern Nigeria, p. 144-148.
- VAARAMA, A. (1941), Beobachtungen über die cytomixis in meiotischen pollennutterzellen von *Sagittaria natans*, Pall. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, A-IV, 4, p. 3-20.
- VESSERAU, A. (1960), Méthodes statistiques en biologie et en agronomie, S.B. Baillièere et Fils, Paris.
- WADDLE, B.A. (1950), A study of genetic variation in the segregating populations following intervarietal crosses in american Upland cotton, Texas A. et M. College library.
- WADDLE, B.A. et RICHMOND, T.R. (1950), Measurement of genetic variation in certain varieties of American Upland cotton and their hybrids (cité par RICHMOND, T.R., 1951).
- WOUTERS, W. (1948), Contribution à l'étude taxonomique et caryologique du genre *Gossypium* et application à l'amélioration du cotonnier au Congo belge, Publ. I.N.É.A.C., sér. sci. n° 34, 403 pp.
- WOUTERS, W. (1953), Les techniques nouvelles appliquées aux U.S.A. dans l'amélioration génétique du cotonnier, Réunion à Yangambi des spécialistes de l'expérimentation de la sélection cotonnière (non publié).
- WOUTERS, W. (1958), Rapport annuel de l'I.N.É.A.C., Station de Gandajika, Groupe génétique (non publié).
- WOUTERS, W. (1958), Communications personnelles.
- WOUTERS, W. (1960a), in I.N.É.A.C., Réunion préparatoire Programmes, Bruxelles (non publié).
- WOUTERS, W. (1960b), Rapport annuel de l'I.N.É.A.C. pour l'exercice 1959, Secteur Sud, Groupe génétique, Publ. I.N.É.A.C.
- ZAITSEV, G.S. (1928), A contribution to the classification of genus *Gossypium* L., *Trans. Turkestan Pl. Br. Sta.*, Tashkent, XII, 65 pp. (Article en russe — résumé par KNIGHT in *Abstr. Biblio. Cott. Breed. and Gen.*, 1954).



PRIX : 600 F

Imprimerie WELLENS-PAY S.A.
rue Gustave Schildknecht, 26-52
1020 Bruxelles
