

Introgressions interspécifiques chez le cotonnier

Guy Mergeai

Unité de phytotechnie tropicale et d'horticulture,
Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux (Fusagx),
2, passage des Déportés,
B-5030 Gembloux
Belgique
<mergeai.g@fsagx.ac.be>

Résumé

Des travaux d'amélioration génétique de la principale espèce de cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) sont menés à la Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux (Fusagx) depuis plus de quarante années. Ces recherches ont abouti à la constitution d'une des plus importantes collections d'hybrides interspécifiques de cotonniers au monde. L'étude et l'exploitation de ce matériel unique ont permis d'identifier des caractères d'intérêt agronomique susceptibles d'être introgressés à partir d'espèces diploïdes chez *G. hirsutum*, espèce tétraploïde, d'améliorer les connaissances concernant les possibilités de transferts de gènes entre les génomes des espèces diploïdes et tétraploïdes, de développer des variétés commerciales de cotonnier à fibres de très haute qualité adaptées aux conditions de culture des savanes méridionales de la République démocratique du Congo et d'introgresser de nouveaux caractères d'intérêt agronomique chez *G. hirsutum*. Les principaux résultats obtenus depuis 1963 et les perspectives offertes par la collection d'hybrides interspécifiques créée à Gembloux sont présentés et discutés en les situant par rapport aux acquis de la recherche internationale dans ce domaine.

Mots clés : coton ; Congo (République démocratique) ; hybridation interspécifique ; introgression.

Thèmes : productions végétales ; méthodes et outils.

Abstract

Cotton improvement through interspecific hybridization

For more than forty years, investigations have been carried out at the Gembloux Agricultural University, Belgium, to genetically improve the main cultivated cotton species (*Gossypium hirsutum* L.) through interspecific hybridization. This work has led to the development of one of the largest collection of cotton interspecific hybrids in the world made of 21 bispecific diploids, 12 bispecific triploids, 6 bispecific synthetic allotetraploids, 8 trispecific synthetic allotetraploids, 11 bispecific synthetic allohexaploids, 11 bispecific pentaploids and 13 monosomic alien addition lines involving species of A, B, C, D, E, F and G genomes of genus *Gossypium*. Cytological analyses were carried out on some of these hybrid genotypes to determine the genetic relationships of the different species involved in their development and to assess the possibility to exploit them in breeding programs. During the first thirty years, the priority of the investigations was to improve the technological quality of the lint (strength, length, fineness and elasticity). Two recurrent selection programs were carried out in collaboration with l'Institut national pour l'étude agronomique au Congo (Ineac) and now the Institut National pour l'Etude et la Recherche Agronomiques (Inera) in the Congo Democratic Republic to develop improved cultivars from *G. arboreum* L. x *G. thurberi* Tod. x *G. hirsutum* trispecific hybrid, and from *G. hirsutum* x *G. anomalum* Wawra, *G. hirsutum* x *G. thurberi* and *G. hirsutum* x *G. raimondii* Ulb. bispecific hybrids. Complementary work in this field was realized to assess the possibility to use a *G. hirsutum* x *G. areysianum* Hutch. hybrid to simultaneously improve the strength and the elasticity of the fiber. Over the last ten years, researches have been focused on the improvement of the quality of the seed, by trying to develop upland cotton commercial varieties presenting the glanded-plant and glandless-seed trait of *G. sturtianum* Wil. and on increasing the resistance of cotton to reniform nematodes (*Rotylenchulus reniformis* Lind. & Oliveira) by exploiting the immunity to this pest presented by *G. longicalyx* Hutch & Lee. A last program concerns the assessment of the possibility to exploit Australian diploid species (C and G genome species) through the

Tirés à part : G. Mergeai

development of bi-specific hybrids with *G. hirsutum*. DNA marker-assisted (RAPD, RFLP, AFLP, SSR) selection methods and *in situ* hybridization techniques were introduced in these new programs in collaboration with the Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement-Département Cultures annuelles (Cirad-CA (Cirad-CA, France)). The main achievements of this research work are presented and the prospects of using interspecific hybrids in the future to improve cotton are discussed.

Key words: cotton; Congo (Democratic Republic); interspecific hybridization; introgression.

Subjects: vegetal productions; tools and methods.

Le genre *Gossypium* compte cinquante espèces différentes. Sa diversité a pour origine un génome ancestral aujourd'hui disparu qui a donné naissance à quarante-cinq espèces diploïdes ($2n = 2x = 26$) réparties en huit cytotypes désignés par des lettres de l'alphabet (A, B, C, D, E, F, G et K). Le genre *Gossypium* comporte également cinq allotétraploïdes naturels ($2n = 4x = 52$) issus du croisement spontané entre espèces diploïdes des cytotypes A et D, suivi du doublement du nombre chromosomique. *G. hirsutum* L. [$2(A_nD_n)$] est l'espèce économiquement la plus importante. À elle seule, elle fournit près de 95 % de la production mondiale de coton. L'ensemble des espèces du genre *Gossypium* constitue un stock de variabilité généti-

que considérable pour *G. hirsutum*. En fonction de la perméabilité génétique qui existe entre leur génome et celui de *G. hirsutum*, les différents types de cotonniers sont classés en trois réservoirs génétiques [1]. Le réservoir génétique tertiaire regroupe toutes les espèces diploïdes du genre *Gossypium*. Le présent article a pour but de présenter les principaux résultats obtenus à la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (Fusagx) en ce qui concerne l'introgression de caractères d'intérêt agronomique chez *G. hirsutum* à partir d'espèces de cotonniers diploïdes en les situant par rapport aux acquis des travaux réalisés dans ce domaine dans le reste du monde.

Principaux acquis dans l'amélioration génétique du cotonnier par hybridation interspécifique

Les premiers travaux d'amélioration du cotonnier par hybridation interspécifique ont été lancés aux États-Unis et en Inde à la fin des années 1930 [2, 3]. Leur objectif principal concernait l'élargissement de la diversité génétique de la plus importante espèce de cotonnier cultivé, *G. hirsutum* L., qui était déjà à ce moment considérée comme trop étroite pour permettre une amélioration significative de la qualité de la fibre de coton face à la concurrence des fibres synthétiques. Trois grands schémas de croisement ont été développés à cette époque pour permettre la création et l'exploitation d'hybrides de cotonnier impliquant *G. hirsutum* et une ou deux espèces diploïdes [2-4]. Tous ces schémas exigent le recours à la colchidiploïdisation d'un hybride intermédiaire stérile et deux d'entre eux aboutissent à la création d'hybrides trispécifiques. La méthode paraphylétique d'introgression (figure 1) simule le processus naturel qui a donné naissance aux amphidiploïdes cultivés tandis que la méthode pseudophylétique d'introgression (figure 2) passe par la création d'un allohexaploïde de synthèse entre *G. hirsutum* et une des deux espèces diploïdes, puis par le croisement de cet allohexaploïde avec la seconde espèce diploïde. La création et l'exploitation d'hybrides bispécifiques se font en suivant la méthode aphyllétique d'introgression (figure 3). Dans cette dernière,

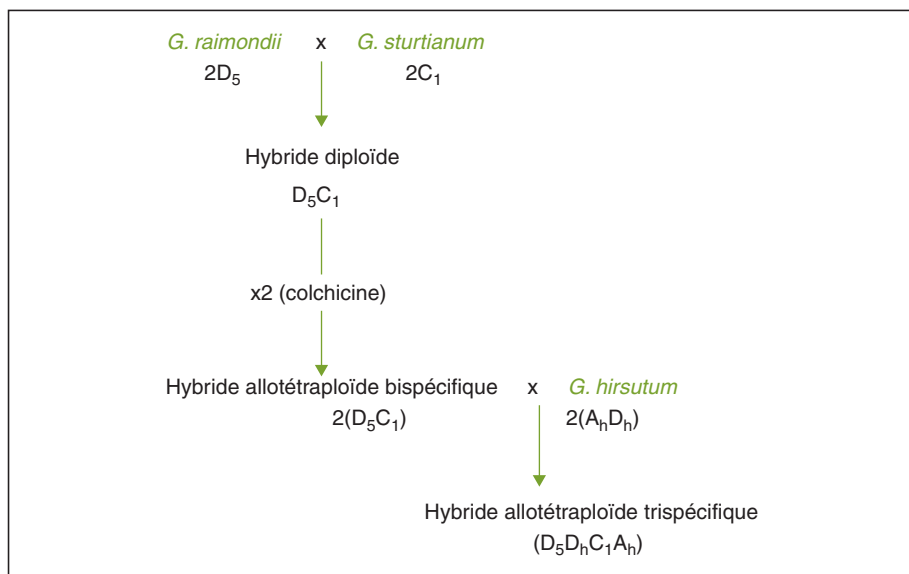


Figure 1. La méthode paraphylétique d'introgression.

Figure 1. The paraphyletic introgression method.

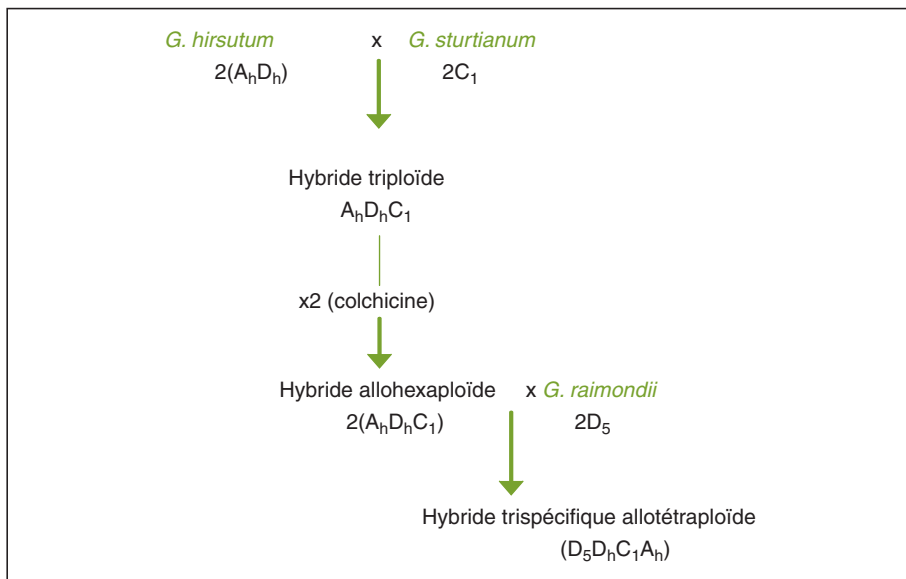


Figure 2. La méthode pseudophylétique d'introgression.

Figure 2. The pseudophyletic introgression method.

l'allohexaploïde de synthèse n'est pas croisé avec une autre espèce diploïde mais rétrocroisé par *G. hirsutum* pour produire un pentaploïde qui est autofécondé ou rétrocroisé à nouveau par *G. hirsutum* pour donner des plantes euploïdes, introgressées ou non, et des plantes porteuses d'un ou plusieurs chro-

mosomes surnuméraires entiers de l'espèce diploïde. Le génome de ces souches aneuploïdes peut également être introgressé ou non de fragments de chromosomes de l'espèce diploïde. La connaissance des affinités d'appariement entre les chromosomes des différentes espèces est très importante pour orienter

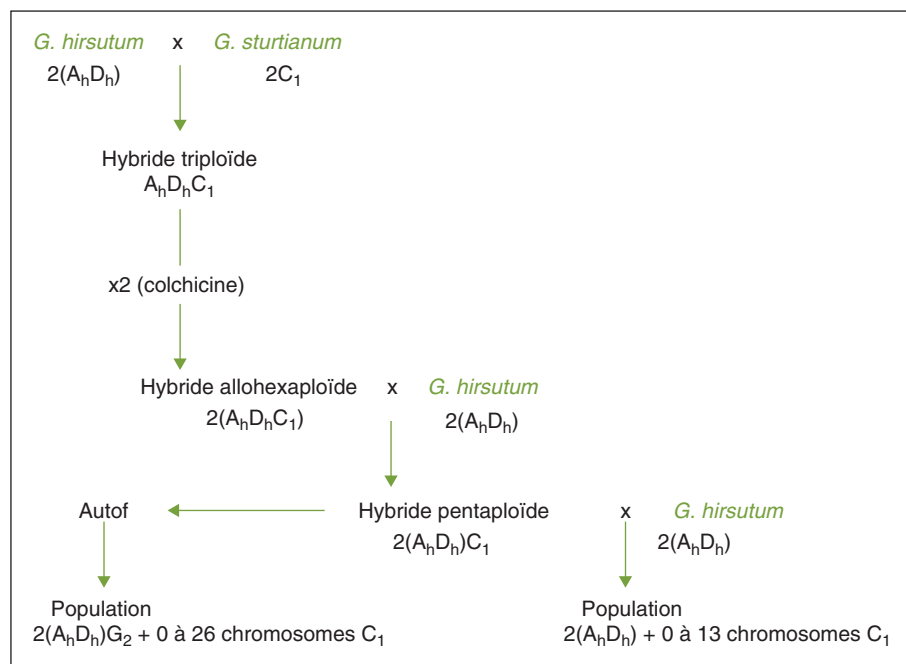


Figure 3. La méthode aphyletique d'introgression.

Figure 3. The aphyletic introgression method.

le choix des schémas de croisement à suivre afin d'exploiter avec succès la variabilité génétique d'une espèce diploïde donnée au profit de la principale espèce de cotonnier cultivée.

Il ressort des travaux ayant permis la création des hybrides entre espèces de cotonnier que les barrières d'incompatibilité qui existent entre les espèces de cotonniers sont souvent moins importantes que ce qui est observé dans d'autres genres. À l'exception notable des hybrides impliquant les espèces *G. gossypoides*, *G. davidsonii*, *G. klotzschianum* et *G. arboreum* race *sanguineum* qui présentent un système de gènes de létalité complémentaires induisant la mort des embryons produits lors de croisements avec des cotonniers cultivés tétraploïdes, la production de graines hybrides viables peut généralement être obtenue en croisant *G. hirsutum* avec toutes les espèces diploïdes du genre *Gossypium* sans avoir recours au sauvetage d'embryons immatures. Il suffit pour cela qu'un nombre suffisamment important de croisements soit réalisé et qu'un mélange adéquat de régulateurs de croissance soit appliqué au moment de la fécondation [5].

Une fois un hybride interspécifique créé, l'occurrence d'échanges de fragments d'ADN entre les chromosomes des génomes qui le constituent dépend principalement des affinités d'appariement qui existent entre ceux-ci. Ces affinités peuvent être quantifiées en observant les fréquences de paires de chromosomes homéologues qui se constituent lors de la métaphase I chez les cellules mères des grains de pollen. De très nombreux travaux de cytogénétique ont été réalisés au cours des cinquante dernières années pour quantifier ces affinités. Ils ont mis en évidence l'importance du choix d'un cotonnier diploïde appartenant au génome D comme espèce pont quand on veut créer ce type de matériel. En effet, comme les chromosomes préfèrent les appariements autosyndétiques lors de la méiose, le niveau de recombinaison est bas dans les cas de chromosomes qui présentent une faible homologie. Les chromosomes des espèces du génome D ayant une taille nettement plus petite que celle des chromosomes des autres cytotypes diploïdes, leur affinité d'appariement avec ceux-ci est très faible.

La voie trispécifique utilisant une espèce pont du génome D est intéressante car, dans les structures allotétraploïdes obtenues, les chromosomes du sous-génome

A_h de *G. hirsutum* ne possèdent pas de partenaires autosyndétiques et ne peuvent normalement s'apparier qu'avec les chromosomes de l'espèce diploïde donneuse de caractères recherchés. Cependant, le succès de l'exploitation de tels hybrides complexes demande généralement de larges efforts pour produire une descendance fertile et pour éliminer le matériel génétique indésirable apporté par l'espèce donneuse et l'espèce pont. Les hybrides triples obtenus sont toujours fortement déséquilibrés et présentent une très faible fertilité. Le retour à une forme plus fertile exige généralement la réalisation de plusieurs générations de rétrocroisements avec l'espèce cultivée. Une fois rétabli un certain niveau de fertilité, l'application de schémas de sélection cumulative longs et coûteux peut être nécessaire afin de briser les linkats existant chez ce type de matériels entre caractères intéressants et rédhibitoires.

Bien que les fréquences de recombinaisons homéologues entre les chromosomes des espèces donneuses et ceux des sous-génomés A_h et D_h soient généralement plus faibles chez les hybrides bispécifiques que chez les hybrides trispécifiques, la méthode aphyliétique d'introggression offre théoriquement la possibilité de produire un nombre de descendants fertiles plus important pour une même quantité d'efforts et donc de tirer profit d'un nombre plus élevé d'échanges homéologues de matériel génétique.

Chez les souches aneuploïdes issues de pentaploïdes, les appariements hétérologues sont d'autant plus nombreux que la plante contient un nombre plus réduit de chromosomes surnuméraires [6]. Les lignées monosomiques d'addition constituent donc un matériel très intéressant pour réaliser des transferts de gènes entre les chromosomes de l'espèce cultivée et un chromosome de l'espèce sauvage, l'état d'addition du chromosome de l'espèce donneuse pouvant être maintenu autant de générations que nécessaire jusqu'à l'obtention de la recombinaison désirée [7].

Principaux résultats obtenus par création d'hybrides trispécifiques

La mise au point des méthodes para- et pseudophylétiques d'introggression a permis la création, aux États-Unis, de deux familles d'hybrides triples qui furent exploitées ultérieurement dans plusieurs

pays : le matériel (*G. arboreum* x *G. thurberi*) x *G. hirsutum*, (A.T.H.) et le matériel (*G. hirsutum* x *G. arboreum*) x *G. raimondii*, (H.A.R.). Ces triples hybrides (A.T.H. et H.A.R.) possèdent une résistance de fibre considérablement supérieure à celle des variétés commerciales de *G. hirsutum*. Ils se caractérisent également par des performances agronomiques largement inférieures à celle du matériel cultivé.

Dans le but de se débarrasser des caractères défavorables associés à la très haute résistance de la fibre, des programmes de rétrocroisements, utilisant des variétés *Upland* comme parents récurrents, ont été mis en place aux États-Unis. Les résultats obtenus par ce biais furent décevants. Les caractères défavorables étaient trop étroitement liés à la haute résistance de la fibre pour en être dissociés par simple rétrocroisement [8]. La réalisation de plusieurs cycles de sélection cumulative fut nécessaire pour briser les linkats rédhibitoires existants et aboutir à la création de lignées à ténacité accrue [9].

Les deux familles d'hybrides triples créées aux États-Unis furent ramenées en Côte d'Ivoire par Kammacher [10] où le matériel H.A.R. permit de créer, après trois croisements de retour sur *G. hirsutum*, une collection de lignées intéressantes, à ténacité et rendement en fibre élevés. Des pressions de sélection ont été exercées avec succès sur les têtes de lignées issues des croisements effectués entre *G. hirsutum* et l'hybride H.A.R. Elles ont permis la création de nombreux cultivars diffusés en Afrique [11] et en Amérique du Sud.

Principaux résultats obtenus par création d'hybrides bispécifiques

La création d'hybrides bispécifiques a permis la transmission au cotonnier cultivé d'une série de caractéristiques agronomiques et technologiques intéressantes [11]. Le *tableau 1* reprend les principaux caractères introgressés chez *G. hirsutum* à partir d'espèces de cotonniers diploïdes.

Il est à remarquer que tous les caractères transférés à ce jour au cotonnier cultivé proviennent d'espèces appartenant aux cytotypes A, D et B qui sont phylétiquement les plus proches des sous-génomés A_h et D_h .

La Fusagx et l'amélioration du cotonnier par hybridation interspécifique

Dès 1953, suite à un séjour d'étude réalisé par son responsable, Willy Wouters, à l'université de Texas A&M, le programme coton de la station de Gandajika de l'Institut national pour l'étude agronomique au Congo (Ineac) a commencé à constituer une collection d'espèces diploïdes de cotonniers et à développer des hybrides en les croisant entre elles et avec *G. hirsutum*. En 1963, après l'indépendance du Congo belge, cette collection a été dupliquée et envoyée vers l'Institut des sciences agronomiques de Gembloux (faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux). À partir de cette époque, grâce à la contribution des anciens de l'Ineac réaffectés à Gembloux (Willy Wouters, Robert Maréchal, Julien Demol) et de leurs successeurs (Benoît Louant, Jean-Pierre Baudoin, Guy Mergai), les hybrides interspécifiques et les espèces sauvages de cotonniers ramenés en Belgique ont été utilisés dans différents programmes d'investigations réalisés en partie en collaboration avec le programme coton du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement-Département Cultures annuelles (Cirad-CA). Ces travaux ont abouti à : i) la création de nouveaux hybrides interspécifiques ; ii) l'identification de caractères d'intérêt agronomique susceptibles d'être introgressés à partir d'espèces diploïdes chez la principale espèce de cotonnier cultivé ; iii) l'amélioration des connaissances concernant les possibilités de transferts de gènes entre les génomes des espèces diploïdes et tétraploïdes ; iv) le développement de variétés commerciales de cotonnier à fibres de très haute qualité adaptées aux conditions de culture des savanes méridionales de la République démocratique du Congo ; v) l'introggression de nouveaux caractères d'intérêt agronomique chez *G. hirsutum*.

Création de nouveaux hybrides interspécifiques

La collection d'hybrides interspécifiques de cotonnier maintenues à la Fusagx

Tableau 1. Principales caractéristiques introgressées chez *G. hirsutum* à partir d'espèces de cotonnier diploïdes.

Table 1. Main traits introgressed to *G. hirsutum* from cotton diploid species.

Caractères introgressés	Intérêt agronomique ou technologique	Origine	Génome espèce donneuse	Référence
Haute ténacité de la fibre	Production de filés plus résistants	<i>G. thurberi</i>	D ₁	[30]
Forte pilosité de la tige et des feuilles	Amélioration de la résistance aux jassides <i>Empoasca</i> spp.	<i>G. raimondii</i>	D ₅	[31]
Stérilité mâle cytoplas-mique	Exploitation de la vigueur hybride du croisement <i>G. hirsutum</i> x <i>G. barbadense</i>	<i>G. anomalum</i> <i>G. arboreum</i> <i>G. harknesii</i>	B ₁ A ₂ D ₂₋₂	[32] [33] [34]
Restauration de la fertilité mâle	Exploitation de la vigueur hybride du croisement <i>G. hirsutum</i> x <i>G. barbadense</i>	<i>G. harknesii</i>	D ₂₋₂	[35]
Avortement embryonnaire	Mise au point d'un schéma de production massive d'haploïdes doublés	<i>G. davidsonii</i>	D _{3-d}	[37]
Haute teneur des tissus en gossypol	Amélioration de la résistance contre les vers de capsules (<i>Heliothis</i> spp.)	<i>G. raimondii</i> <i>G. thurberi</i>	D ₅ D ₁	[38]
Résistance à la bactériose [<i>Xanthomonas malvacearum</i> (E.F. Smith)]	Amélioration de la productivité du coton-nier dans les zones infectées par la bactériose	<i>G. herbaceum</i>	A ₁	[39]
Résistance à la rouille (<i>Puccinia cacabata</i> Arth. & Holw.)	Amélioration de la productivité du coton-nier dans les zones infectées par la rouille	<i>G. arboreum</i> <i>G. anomalum</i>	A ₂ B ₁	[40]
Feuilles glabres	Amélioration de la résistance contre les vers de capsule (<i>Heliothis</i> spp.)	<i>G. armourianum</i>	D ₂₋₁	[41]

compte actuellement 21 hybrides diploïdes bispécifiques, 12 hybrides triploïdes bispécifiques, 6 hybrides allotétraploïdes bispécifiques, 8 hybrides allotétraploïdes trispécifiques, 11 hybrides allohexaploïdes bispécifiques, 11 hybrides allohexaploïdes bispécifiques et 13 lignées monosomiques d'addition impliquant des espèces diploïdes des génomes A, B, C, D, E, F et G [12, 13]. Ces 82 hybrides bi- et trispécifiques qui composent cette collection constituent un matériel de choix pour réaliser des recherches dans le domaine de la génétique du cotonnier et obtenir l'introgression de caractères d'intérêt agronomique chez *G. hirsutum* à partir des nombreuses espèces diploïdes impliquées dans leur création.

Identification de caractères d'intérêt agronomique introgressables à partir d'espèces diploïdes

L'analyse des caractéristiques phénotypiques des différents hexaploïdes de synthèse et de lignées monosomiques d'addition créés à Gembloux a permis d'identifier de nombreux caractères d'intérêt agronomique qui pourraient être transférés à partir d'espèces diploïdes. *G. anomalum*, *G. stocksii*, *G. areysianum* et *G. longicalyx* constituent une source possible de gènes pour obtenir une augmentation de la longueur de la fibre [14, 15]. L'emploi des espèces diploïdes amé-

ricaines (*G. thurberi*, *G. harknesii*, *G. raimondii* et *G. aridum*) devrait permettre d'obtenir une amélioration significative de la ténacité de la fibre [14, 15]. L'amélioration simultanée de la résistance et de l'élasticité de la fibre devrait pouvoir être obtenue à partir des espèces diploïdes du génome E (*G. stocksii* et *G. areysianum*) [15]. Des améliorations substantielles de la finesse et de la maturité de la fibre ont été observées chez des lignées portant un chromosome surnuméraire de *G. areysianum* [16]. *G. anomalum*, *G. sturtianum*, *G. australe*, *G. stocksii* et *G. areysianum* constituent des sources possibles de gènes pour l'augmentation du rendement à l'égre-nage [14, 15]. Une meilleure résistance à

Tableau 2. Configurations chromosomiques en métaphase I observées chez différents hybrides interspécifiques de la collection de la Fusagx.

Table 2. Chromosome configurations at metaphase I observed in Gembloux (Fusagx) for different interspecific hybrid combinations.

Formules génomiques	Nb. Chr*	Configurations chromosomiques						Nb. de cellules observées	Références	
		I	II	III	IV	V	VI			
Hybride diploïde bispécifique										
<i>G. arboreum</i> x <i>G. armourianum</i> A ₂ D ₂₋₁	26	23,04	1,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	109	[42]
Hybrides triploïdes bispécifiques										
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. robinsonii</i> A _h D _h C ₁	39	24,03	6,22	0,72	0,05	0,00	0,00	0,00	100	[43]
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. robinsonii</i> A _h D _h C ₂	39	25,08	5,76	0,75	0,06	0,00	0,00	0,00	100	[43]
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. australe</i> A _h D _h G ₂	39	26,76	5,44	0,40	0,04	0,00	0,00	0,00	100	[43]
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. areysianum</i> A _h D _h E ₃	39	35,98	1,45	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	100	[44]
Hybrides hexaploïdes bispécifiques										
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. areysianum</i> A _h D _h E ₃ génération C1	78	1,57	37,94	0,10	0,06	0,00	0,00	0,00	105	[44]
Hybrides pentaploïdes bispécifiques										
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. areysianum</i> A _h D _h E ₃ génération C1	65	12,85	25,85	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	108	[44]
Hybrides tétraploïdes trispécifiques										
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. anomalum</i> x <i>G. thurberi</i> A _h D _h B ₁ D ₁	52	11,45	17,13	1,22	0,50	0,04	0,03	0,03	130	[45]
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. anomalum</i> x <i>G. harknesii</i> A _h D _h B ₁ D ₂₋₂	52	17,72	16,24	0,46	0,10	0,00	0,00	0,00	90	[45]
<i>G. hirsutum</i> x <i>G. raimondii</i> x <i>G. sturtianum</i> A _h D _h D ₅ C ₁	52	13,64	17,04	0,85	0,35	0,00	0,07	0,07	56	[46]
<i>G. thurberi</i> x <i>G. sturtianum</i> x <i>G. hirsutum</i> D ₁ C ₁ A _h D _h	52	14,55	15,68	0,91	0,35	0,00	0,25	0,25	56	[47]

Fusagx : faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux. * Nb Chr : nombre de chromosomes de l'hybride analysé.

la sécheresse devrait pouvoir être obtenue à partir de *G. stocksii* et *G. areysianum* [17]. La production de capsules présentant un pédicelle recourbé vers le bas a été observée chez la lignée monosomique d'addition G₂-F de *G. australe* sur *G. hirsutum* [18]. Ce caractère devrait permettre de limiter la pourriture qui se produit avant la déhiscence des capsules dans les régions très pluvieuses. La diminution de la taille des bractées qui entourent les organes reproducteurs (fleurs et capsules) devrait pouvoir être introgressée à partir de la lignée monosomique d'addition G₂-B [18]. *G. longicalyx* est susceptible d'être exploitée pour introgresser l'immunité aux attaques de nématodes réniformes [19]. Les espèces diploïdes australiennes des génomes C et G constituent des parents potentiellement intéressants pour introgresser l'inhibition de la synthèse du gossypol uniquement dans la graine [20].

Possibilités de transferts de gènes entre espèces diploïdes et tétraploïdes

Le tableau 2 résume les résultats des études cytogénétiques réalisées à Gembloux sur une partie des hybrides interspécifiques qui y ont été créés. Outre la confirmation de l'importance du choix d'une espèce du génome D comme pont lors de la création d'hybrides allotétraploïdes trispécifiques, ces travaux ont montré qu'étant donné les liaisons défavorables qui existent entre certaines composantes du rendement et les caractères technologiques de la fibre chez les hybrides trispécifiques impliquant *G. thurberi* [21], il est préférable d'utiliser *G. raimondii* comme espèce pont. Ils ont également mis en évidence le fait que la méthode aphylétique permettait un certain niveau de contrôle de l'intensité des échanges de

matériel génétique au niveau des hybrides hexaploïdes et des lignées d'addition [13]. Chez ces structures interspécifiques fertiles, il est en effet possible de cumuler les recombinaisons intergénomiques au fil des générations. Le nombre de générations d'autofécondations successives qu'il faut atteindre afin de profiter de manière optimale des remaniements géniques dépend de l'affinité d'appariement qui existe entre les chromosomes de l'espèce diploïde et ceux des sous-génomes constitutifs de l'amphidiploïde cultivé. Pour les espèces phylétiquement les plus proches de *G. hirsutum* (appartenant aux génomes A et D), la multiplication des générations en autofécondation au stade hexaploïde induit des échanges intergénomiques excessifs qui ont pour effet de déséquilibrer l'hybride et de provoquer la stérilité de ce dernier, souvent dès la deuxième génération en autofécondation [13]. Dans le cas des espèces moins pro-

ches des sous-génomés constitutifs de *G. hirsutum* (appartenant aux génomes B, C, F, G), l'intensité des recombinaisons intergénomiques au stade hexaploïde varie en fonction de leur distance phylétique vis-à-vis des génomes A et D. Pour les espèces du génome E, la multiplication du nombre de générations en autofécondation au stade hexaploïde ne semble pas s'accompagner de remaniements génétiques [13].

Introgression de caractères d'intérêt agronomique chez les cotonniers tétraploïdes

La réalisation à Gandajika d'un travail de sélection en champ sur la descendance obtenue en autofécondant une lignée monosomique d'addition de *G. areysianum* sur *G. hirsutum* isolée à Gembloux [22] a permis l'introgression d'une amélioration simultanée de la ténacité et de l'élasticité des fibres chez la principale espèce de cotonnier cultivé. Cette association de caractères s'accompagne de l'apparition d'une proportion élevée de fibres présentant des plis anormaux au niveau de leur paroi [16].

Une série de souches produisant au moins 10 % de graines avec une très faible teneur en gossypol a été obtenue en rétrocroisant pendant plusieurs générations l'hybride trispécifique *Gossypium hirsutum* x *G. raimondii* x *G. sturtianum* par *G. hirsutum*, puis en autofécondant pendant plusieurs générations les meilleures souches obtenues [23]. Une analyse menée sur ce matériel au moyen de marqueurs microsatellites cartographiés a permis de mettre en évidence l'implication de trois fragments de chromosomes différents de l'espèce *G. sturtianum* dans l'expression de l'inhibition de la synthèse du gossypol uniquement dans la graine. Au moins un de ces trois fragments de chromosome devrait être porteur d'un facteur de létalité qui s'exprime à l'état homozygote [24]. Des travaux sont actuellement en cours en collaboration avec l'école nationale supérieure d'agriculture de Thiès au Sénégal pour tenter de briser la liaison répressive existant entre gènes de létalité et facteurs responsables de l'inhibition de la synthèse du gossypol uniquement dans la graine. La sélection du matériel présentant le caractère recherché dans ce programme se fonde sur une méthode de quantification visuelle de la teneur en gossypol de chaque graine mise au point à Gembloux par Benbouza *et al.* [25].

Dans le but de développer des variétés commerciales de cotonnier *Upland* résistantes au nématode réniforme (*Rotylenchulus reniformis*) qui constitue une menace majeure pour la production de coton en Amérique du Nord et du Sud, un hybride trispécifique incluant *G. hirsutum* comme espèce receveuse, *G. longicalyx* comme espèce donneuse de la résistance recherchée et *G. thurberi* comme espèce pont a été créé à Gembloux selon la méthode pseudophylétique d'introgression. Les tests de résistance au nématode réniforme réalisés sur l'hybride HTL obtenu et sur l'allohexaploïde de synthèse *G. hirsutum* x *G. longicalyx* ont mis en évidence une quasi-absence d'attaques de *R. reniformis* chez les plantes contenant les treize chromosomes du génome de *G. longicalyx*. Le rétrocroisement de l'hybride HTL par différentes variétés de *G. hirsutum* est en cours.

Nouvelles variétés commerciales de high quality cotton

Certaines des plantes issues du rétrocroisement par *G. hirsutum* de l'hybride trispécifique *G. arboreum* x *G. thurberi* x *G. hirsutum* qui produisaient des fibres présentant un niveau exceptionnel de

résistance à la rupture ont été introduites dans un schéma de sélection cumulative afin de briser les linkats existant entre la haute ténacité de leur fibre et leur très faible rendement à l'égrenage [26]. Les meilleures lignées obtenues après trois cycles de sélection cumulative ont été croisées avec le cultivar élite local « NC8 » de *G. hirsutum* et leur descendance a subi une sélection généalogique qui a abouti en 1976 au choix d'un cultivar à la fois très productif, bien adapté aux conditions de culture locale et produisant des fibres à très haute valeur technologique, la variété Zaïre 407-1832 [27].

Par la suite, la variété Zaïre 407-1832 et plusieurs lignées directement introgressées par *G. anomalum*, *G. raimondii* et *G. thurberi* ont servi de matériel de base pour lancer un second programme de sélection cumulative qui a abouti à la création de cotonniers produisant des fibres de qualité exceptionnelle (lignée S.C.G.) [27]. Le tableau 3 montre les améliorations obtenues pour les meilleurs matériels issus de travaux d'amélioration par hybridation interspécifique à la station de recherche de Gandajika au cours des deux phases successives de sélections cumulative et généalogique menées jusqu'en 1990 grâce au soutien de la coopération belge et à l'encadrement des chercheurs de Gembloux.

Tableau 3. Progrès obtenus en République démocratique du Congo (RDC) par les programmes d'amélioration interspécifiques

Table 3. Progress obtained in the Congo Democratic Republic (CDR) through the interspecific improvement programme.

Caractéristiques comparées	Témoin Cultivar NC8	Cultivar (ATH) Zaïre 407-1832	Cultivar SCG 471-149
Rendement en coton-graine (% témoin)	100	141	152
Rendement en fibre (% témoin)	100	147	165
Rendement à l'égrenage (%)	37,2	38,8	42,1
Poids moyen capsulaire (g)	5,7	6,4	6,9
Poids de 100 graines (g)	10,3	11,4	12,8
Longueur de la fibre (halo) (mm)	31,7	32,2	33,5
Longueur moyenne (mm)	24,6	24,8	24,6
Longueur moyenne moitié supérieure (mm)	27,6	28,1	29,2
Ratio d'uniformité (%)	89,6	88,57	84,83
Ténacité de la fibre (Pressley) (1 000 psi)	76,9	93,6	96,2
Ténacité de la fibre (stélomètre) (g/tex)	18,8	21,6	21,9
Élongation de rupture (%)	6,32	4,66	4,46
Maturité (%)	69	76	75

Conclusions et perspectives

Les travaux réalisés dans le monde au cours des soixante dernières années ont abouti à des résultats très intéressants au niveau de l'amélioration génétique de la principale espèce de cotonnier cultivé, *G. hirsutum*. Ces résultats montrent que l'application des outils disponibles actuellement pour l'amélioration du cotonnier par hybridation interspécifique devrait permettre l'exploitation de la diversité génétique de presque toutes les espèces diploïdes du genre *Gossypium*. Ces espèces constituent un énorme réservoir de gènes d'intérêt agronomique utilisables pour l'amélioration de la productivité de la culture du cotonnier et de la qualité de sa fibre. Parmi les caractères les plus intéressants qui pourraient être transmis à partir des cotonniers diploïdes nous pouvons citer : la chute précoce (*G. armourianum*, *G. barknessii*, *G. turneri*) ou la très faible taille des bractées (espèces du génome G), la courbure du pédicelle vers le bas (espèces du génome C et K), la résistance à la sécheresse (*G. aridum*, *G. stocksii*, *G. areysianum*, *G. bickii* et d'autres), la tolérance à la salinité (*G. davidsonii*), la tolérance aux basses températures (*G. sturtianum*), la résistance partielle ou totale à de très nombreux ravageurs et maladies (la plupart des espèces diploïdes). Comme dans le cas de l'amélioration des caractéristiques technologiques de la fibre, la découverte de nouveaux caractères non observables chez les parents et liés à l'existence de combinaisons de gènes totalement nouvelles peut également se produire chez les nouveaux hybrides interspécifiques qui seront créés. Le développement récent de cartes génétiques du cotonnier constitue une avancée importante pour l'emploi des marqueurs moléculaires de l'ADN dans les travaux d'amélioration génétique de cette culture [28, 29]. Ces cartes permettent d'améliorer fortement l'efficacité de la sélection et de l'introgession de gènes contrôlant l'expression de caractères d'intérêt dans la descendance des hybrides interspécifiques, tout en facilitant l'élimination du matériel génétique indésirable.

Les travaux menés actuellement à Gembloux participent aux efforts de la communauté scientifique internationale pour rendre la culture du cotonnier plus rentable tout en limitant ses impacts parfois

nocifs pour l'environnement. Ils devraient aboutir dans un futur relativement proche au développement de nouvelles variétés commerciales présentant une inhibition de la synthèse du gossypol uniquement dans la graine. La création de tels cotonniers constituera une contribution majeure à la lutte contre la malnutrition dans les pays en développement producteurs de coton. Les travaux en cours à Gembloux devraient également donner bientôt naissance à de nouvelles variétés commerciales totalement résistantes au nématode réniforme, ce qui se traduirait par une réduction drastique de l'emploi de nématicides particulièrement dommageables pour l'environnement. L'isolation prochaine des treize lignées monosomiques d'addition de *G. australe* sur *G. hirsutum* permettra des avancées prometteuses pour la génétique du cotonnier, tant au niveau fondamental qu'appliqué. ■

Références

1. Harlan JR, de Wet JMJ. Towards a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 1971 ; 20 : 509-17.
2. Beasley JO. The production of polyploids in *Gossypium*. *J Hered* 1940 ; 31 : 39-48.
3. Harland SC. New allopolyploids in cotton by the use of colchicine. *Trop Agric* 1940 ; 17 : 53-5.
4. Brown MS, Menzel MY. Polygenomic hybrids in *Gossypium*. I. Cytology of hexaploids, pentaploids and hexaploid combinations. *Genetics* 1952 ; 37 : 242-63.
5. Altman DW. Exogenous hormone applications to pollination for *in vitro* and *in vivo* production of cotton interspecific hybrids. *Plant Cell Rep* 1988 ; 7 : 257-61.
6. Hau B. Lignées d'addition sur l'espèce *G. hirsutum* L. I. Utilisation de l'hybridation interspécifique et de la méthode des lignées d'addition pour l'amélioration du cotonnier. *Coton Fibres Trop* 1981 ; 36 : 247-58.
7. Hau B. Lignées d'addition sur l'espèce *G. hirsutum* L. III. Évolution d'une collection de lignées d'addition de *G. anomalum* et de *G. stocksii* sur *G. hirsutum* après plusieurs générations d'autofécondation. *Coton Fibres Trop* 1982 ; 37 : 163-77.
8. Richmond TR. Procedures and method of cotton breeding with special reference to American cultivated species. *Adv Genet* 1951 ; 8 : 213-45.
9. Meredith WR, Bridge RR. Break up of linkage blocks in cotton *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci* 1971 ; 11 : 695-8.
10. Kammacher P. Les possibilités d'application de l'hybridation interspécifique à l'amélioration du cotonnier en milieu africain. *Coton Fibres Trop* 1956 ; 11 : 101-36.
11. Narayanan SS, Singh J, Varma PK. Introgressive gene transfer in *Gossypium*. Goals, problems, strategies and achievements. *Coton Fibres Trop* 1984 ; 39 : 123-35.
12. Maréchal R. Une collection d'hybrides interspécifiques du genre *Gossypium*. *Coton Fibres Trop* 1983 ; 38 : 240-6.
13. Mergeai G. Forty years of Genetic improvement of cotton through interspecific hybridisation at Gembloux Agricultural University: achievement and prospects. In : Swanepoel A, ed. Cotton production for the new millennium – proceedings of the World cotton Research Conference – 3. Cape Town, South Africa 9-13 March 2003. Pretoria : Agricultural research council ; Institute for industrial crops, 2004.
14. Demol J, Verschraege L, Maréchal R. Utilisation des espèces sauvages en amélioration cotonnière. Caractéristiques et formes allohexaploïdes. *Coton Fibres Trop* 1976 ; 31 : 381-9.
15. Demol J, Verschraege L, Maréchal R. Utilisation des espèces sauvages en amélioration cotonnière. Observations sur les caractéristiques technologiques des nouvelles formes allohexaploïdes. *Coton Fibres Trop* 1978 ; 33 : 327-33.
16. Mergeai G, Noël JM, Louwagie J, Baudoin JP. Utilisation du cotonnier sauvage *Gossypium areysianum* (Defl.) Hutch. pour l'amélioration de l'espèce cultivée *G. hirsutum* L. : description de deux nouvelles lignées d'addition monosomiques. *Coton Fibres Trop* 1993 ; 49 : 231-51.
17. Demol J, Maréchal R. Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse de quelques cotonniers allohexaploïdes. *Bull Rech Agron Gembloux* 1975 ; 10 : 151-62.
18. Ahoton L, Lacape JM, Baudoin JP, Mergeai G. Introduction of Australian diploid cotton genetic variation into Upland Cotton. *Crop Sci* 2003 ; 43 : 1999-2005.
19. Konan ON, Ruano O, Prud'homme S, Baudoin JP, Mergeai G. Introgression in tetraploid cotton of the resistance to reniform nematode *Rotylenchulus reniformis* Lind and Oliveira from the *Gossypium hirsutum* x *G. longicalyx* x *G. thurberi* trispecific hybrid. In : Swanepoel A, ed. Cotton production for the new millennium – proceedings of the World cotton Research Conference – 3. Cape Town, South Africa 9-13 March 2003. Pretoria : Agricultural research council ; Institute for industrial crops, 2004.
20. Mergeai G. Nouvelles perspectives concernant la méthodologie à suivre pour l'introgession chez les cotonniers cultivés (*Gossypium hirsutum* L.) du caractère retard à la morphogénèse des glandes à gossypol. *Coton Fibres Trop* 1992 ; 47 : 113-6.
21. Demol J. Amélioration de la résistance de la fibre chez *Gossypium hirsutum* L. Publication de l'Institut national pour l'étude agronomique au Congo belge (Ineac), série scientifique, n°108. Bruxelles : Ineac, 1966.
22. André B, Verschraege L. Amélioration du cotonnier *Gossypium hirsutum* L. par hybridation interspécifique : utilisation de l'espèce *G. areysianum* (Defl.) Hutch. *Bull Rech Agron Gembloux* 1983 ; 18 : 151-64.
23. Vroh Bi I, Maquet A, Baudoin J-P, du Jardin P, Jacquemin J-M, Mergeai G. Breeding for « low-gossypol seed and high-gossypol plants » in upland cotton. Analysis of trispecies hybrids and backcross progenies using AFLP and mapped RFLPs. *Theor Appl Gen* 1999 ; 99 : 1233-44.

24. Benbouza H, Lacape JM, Jacquemin JM, Baudoin JP, Mergeai G. Molecular monitoring of the introgression in *Gossypium hirsutum* L. of *G. sturtianum* Willis genes controlling the "glanded-plant and glandless-seed" trait. In : Swanepoel A, ed. *Cotton production for the new millennium – proceedings of the World cotton Research Conference – 3. Cape Town, South Africa 9-13 March 2003*. Pretoria : Agricultural research council ; Institute for industrial crops, 2004.
25. Benbouza H, Lognay G, Palm R, Baudoin JP, Mergeai G. Development of a visual method to quantify the gossypol content in cotton seeds. *Crop Sci* 2002 ; 42 : 1937-42.
26. Demol J, Louant B. Les cotonniers trispécifiques en amélioration cotonnière. *Bull Rech Agron Gembloux* 1972 : 364-371 (volume extraordinaire édité à l'occasion de la semaine d'étude des problèmes intertropicaux, 11-15 septembre 1972, Gembloux, Belgique).
27. Mergeai G, Ndungo V, Follo A, Delhove G, Hofs J-L, Baudoin J-P. Choix d'une nouvelle variété pour les zones cotonnières méridionales du Zaïre. Résultats des essais variétaux préliminaires. *Bull Rech Agron Gembloux* 1994 ; 29 : 423-47.
28. Lacape JM, Nguyen T, Thibivilliers S, et al. A combined RFLP-SSR-AFLP map of tetraploid cotton based on a *G. hirsutum* x *Gossypium barbadense* backcross population. *Genome* 2003 ; 46 : 612-26.
29. Nguyen T, Giband M, Brottier P, Risterruci AM, Lacape JM. Wide coverage of the tetraploid cotton genome using newly developed microsatellites markers. *Theor Appl Genet* 2004 ; 109 : 167-75.
30. Meyer VG. Interspecific cotton breeding. *Econ Bot* 1974 ; 28 : 56-60.
31. Saunders JH. Genetics of hairiness transferred from *Gossypium raimondii* to *G. hirsutum*. *Euphytica* 1966 ; 14 : 276-82.
32. Meyer VG, Meyer JR. Cytoplasmically controlled male sterility in cotton. *Crop Sci* 1965 ; 5 : 444-8.
33. Meyer VG. Some effects of gene cytoplasm and environment on male sterility of cotton (*Gossypium hirsutum*). *Crop Sci* 1969 ; 9 : 237-42.
34. Meyer VG. Male sterility from *Gossypium harknessii*. *J Hered* 1975 ; 66 : 23-7.
35. Weaver JB, Weaver DB. Inheritance of fertility restoration in cytoplasmic male-sterile upland cotton. *Crop Sci* 1977 ; 17 : 497-9.
37. Lee JA. A genetical scheme for isolating cotton cultivars. *Crop Sci* 1981 ; 21 : 339-41.
38. Rhyne CL, Smith FH. Genetic aspect of gossypol content of leaves and flower buds in *Gossypium*. *Crop Sci* 1965 ; 5 : 419-21.
39. Innes NL. Inheritance of resistance to bacterial blight of cotton. III. *G. herbaceum* resistance transferred to tetraploid cotton. *J Agric Sci* 1966 ; 66 : 433-9.
40. Percival EA, Kohel RJ. Distribution, collection and evaluation of *Gossypium*. *Adv In Agron* 1991 ; 44 : 225-6.
41. Meyer JR. Origin and inheritance of D2 smoothness in Upland cotton. *J Hered* 1957 ; 48 : 249-50.
42. Louant BP, Maréchal R. La méiose réductionnelle de l'hybride interspécifique *Gossypium arboreum* L. x *G. armourianum* Kerr. *Coton Fibres Trop* 1975 ; 30 : 389-93.
43. Maréchal R. Analyses de la conjugaison méiotique chez les hybrides triploïdes entre *Gossypium hirsutum* L. et des espèces sauvages australiennes. *Bull Rech Agron Gembloux* 1974 ; 9 : 193-204.
44. Maréchal R. Comportement méiotique chez l'hybride *Gossypium hirsutum* L. x *G. areysianum* (Defl.) Hutch aux niveaux triploïde, hexaploïde et pentaploïde. *Coton Fibres Trop* 1972 ; 27 : 205-11.
45. Louant BP, Maréchal R. Comportement méiotique des hybrides trispécifiques (*Gossypium thurberi* Tod. x *G. anomalum* Wawr.) doublé x *G. hirsutum* L. et (*G. hirsutum* L. x *G. anomalum* Wawr.) doublé x *G. harknessii* Brandg. *Coton Fibres Trop* 1975 ; 30 : 383-7.
46. Vroh Bi I, Baudoin JP, Mergeai G. Cytogenetics of cotton plants used to introgress the «glandless seed-glanded plant» trait from *Gossypium sturtianum* Willis into cultivated upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant Breed* 1998 ; 117 : 235-41.
47. Vroh Bi I, Baudoin JP, Hau B, Mergeai G. Development of high-gossypol cotton plants with low gossypol seeds using trispécies bridge crosses and *in vitro* culture of seed embryos. *Euphytica* 1999 ; 106 : 243-51.