

Etude multilocale d'un diallèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain

IV. - Hétérosis et homéostasie

J. Lançon, B. Bachelier, J.-L. Chanselme, D. Dessau,
C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane

J. Lançon, E. N'Guessan : IDESSA, BP 604, Bouaké 01, Côte-d'Ivoire ;
B. Bachelier, C. Klassou : IRA Nord, BP 22, Maroua, Cameroun ;
J.-L. Chanselme, E. Ousmane : CIRAD-CA, BP 764, N'Djaména, Tchad ;
D. Dessau : Ambassade de France, Avenida España 676, Asunción, Paraguay ;
T.B. Nguyen : Kasetsart University, Pakchong district, Nakorn Ratchasima 30320, Thaïlande.

Résumé

Quatre variétés ou lignées élites, sélectionnées dans le cadre du réseau coton africain, et leurs douze hybrides sont étudiés simultanément dans deux localités d'Afrique de l'Ouest, en Côte-d'Ivoire et au Togo, et dans deux localités d'Afrique centrale, au Cameroun et au Tchad.

La comparaison des variances résiduelles ne permet pas de mettre en évidence une quelconque différence d'homéostasie entre les parents et les hybrides. Par contre, il semble que les parents manifestent pour un petit nombre de variables technologiques (longueur et ténacité) une plus grande réactivité aux variations du milieu.

L'hétérosis moyen n'est important que pour le rendement (+22 %). Il se réalise par une augmentation du poids capsulaire

(+9 %) et du nombre de capsules par plant (+12 %). Exprimé par rapport au meilleur parent, l'hétérosis du rendement reste positif (+9 %).

Parmi les caractéristiques technologiques, seules les longueurs 2,5 % S.L. et 50 % S.L. et la teneur en huile de la graine sont significativement hétérotiques (+2 %). Parmi les composantes de l'hétérosis, c'est l'hétérosis moyen qui joue le rôle le plus important, l'hétérosis parental étant presque toujours négligeable. Globalement, l'hétérosis moyen pour le rendement varie peu en valeur relative, quel que soit le niveau de production de l'essai, tandis que l'hétérosis moyen pour la longueur reste sensiblement constant. Les interactions entre hétérosis et milieu sont cependant détectables.

MOTS-CLES : coton, *Gossypium hirsutum*, hétérosis, homéostasie, Afrique de l'Ouest, Afrique du centre.

Introduction

La division de génétique de l'Institut de recherche du coton et des textiles exotiques (IRCT*), département du CIRAD, a réalisé, en 1987 et 1988, une expérimentation multilocale mettant à contribution les équipes de sélectionneurs de l'Institut de recherche agronomique (IRA) du Cameroun, de l'Institut des Savanes de Côte-d'Ivoire, et de l'IRCT du Tchad et du Togo.

Un diallèle 4 x 4 a été constitué et mis en place dans chacun des quatre pays participants, chaque pays ayant désigné un des parents.

Le modèle d'analyse choisi est un modèle à effets aléatoires dans lequel les parents sont considérés comme représentatifs d'une population dite des géniteurs d'élite, de longueur moyenne, du réseau coton d'Afrique de l'Ouest et du centre.

Bien que l'expérience décrite ici mette en présence un nombre limité de géniteurs et qu'elle ait été mise en place dans un environnement relativement protégé (LANÇON *et al.*, 1992), il était intéressant de décrire et d'analyser les informations sur la manifestation de l'hétérosis dans un

* Nota : l'IRCT, l'IRAT et le programme oléagineux annuels de l'IRHO ont fusionné, le 1er juillet 1992, sous le nom de CIRAD-CA (département des cultures annuelles du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement).

contexte multilocal et d'aborder ainsi la notion controversée d'homéostasie comparée entre hybrides et lignées.

Les différences de comportement des quatre localités vis-à-vis de l'hétérosis moyen sont assez faibles, en particulier la caractéristique qui y est sensible, c'est-à-dire la productivité. La plupart des analyses statistiques de l'hétérosis ont donc été faites sur les données moyennes

par croisement et par lieu, tandis que les interactions sont traitées sous forme graphique.

En conclusion, les résultats de cette expérience particulière seront examinés à la lumière d'une large revue bibliographique et on discutera de l'opportunité de valoriser la vigueur liée à l'hétérozygotie par la vulgarisation de structures variétales appropriées.

Matériel et méthode

Dispositif expérimental et variables étudiées

Le dispositif expérimental et les variables étudiées ont été décrits dans la première partie de cet article, le matériel parental dans la deuxième (LANÇON *et al.*, 1992).

Le matériel génétique qui fait l'objet de cette quatrième partie comprend les quatre parents et leurs douze hybrides, soit un ensemble de seize génotypes.

Méthode

Par rapport à l'analyse des aptitudes à la combinaison, qui s'applique à décrire le potentiel des génotypes en tant que géniteurs, la prise en compte des performances des parents, comparées à celles des hybrides simples, permet d'étudier les manifestations d'hétérosis et d'homéostasie. L'étude de ces phénomènes est réalisée à partir des données moyennes obtenues après regroupement des localités.

L'homogénéité des variances intra parents et intra F1 (homéostasie) est examinée par un test F bilatéral sur les carrés moyens résiduels des deux analyses.

On note que, pour certaines variables, les carrés moyens résiduels ont tendance à croître avec les moyennes. En particulier, lorsque la manifestation du phénomène d'hétérosis est importante, ce biais peut masquer la

meilleure homéostasie des hybrides que prédit la théorie. Pour y apporter une correction, il sera intéressant de comparer également les coefficients de variation (C.V.).

L'hétérosis est exprimé en pourcentage sous la forme :
(moyenne F1 - moyenne parents) / moyenne parents x 100
et testé par :
(moyenne F1 - moyenne parents) / [CM_{r_{F1}} / n_{F1} + CM_{r_{par.}} / n_{par.}]^{1/2}
(test t)

Les abréviations sont les suivantes :

- par. : parents ;
- CMr : carré moyen résiduel ;
- n : nombre.

Accessoirement, une approche graphique des effets d'interaction avec le milieu sera esquissée pour quelques variables choisies, notamment, en fonction de l'importance de l'effet d'hétérosis global.

La décomposition de l'hétérosis (h_{ij}) d'un croisement en hétérosis moyen (h), parental (h_i et h_j) et spécifique (s_{ij} ou ASC) a été proposé par GARDNER et EBERHART (1966), cités par GALLAIS (1990), d'après le modèle suivant :

$$h_{ij} = h + h_i + h_j + s_{ij}$$

Résultats et discussion

Hétérosis

La supériorité de l'hybride sur ses parents, ou phénomène d'hétérosis, a été déjà longuement décrite chez le cotonnier. Selon l'étude de WELLS et MEREDITH (1986) et de WELLS *et al.* (1988), le différentiel de croissance entre les hybrides et leurs parents s'établit essentiellement au stade plantule. Plus tard, la différence de masse végétale initiale ne fait que se perpétuer. L'efficacité photosynthétique serait identique pour les deux génotypes (MURAMOTO, cité par ces auteurs obtient des résultats contraires). Pour MARANI (1968), la supériorité des hybrides en productivité se traduit par un plus grand nombre de capsules, conséquence d'une meilleure rétention de capsules chez l'hybride.

Hétérosis moyen (tabl. 1 à 5)

Des effets d'hétérosis moyen sont décelables pour de nombreuses caractéristiques morphologiques ou liées à la productivité. Ils sont, en général, faibles ou négligeables pour les caractéristiques de la fibre ou de la graine.

Ainsi, exprimée en pourcentage du parent moyen, la supériorité des hybrides atteint 20 % pour le rendement ou la production par plante.

Même si on prend le meilleur parent comme référence (hétérobeltiosis), les hybrides sont plus grands de 0,3 % et plus productifs de près de 10 %.

TABLEAU 1

Hétérosis moyen sur les caractéristiques morphologiques.**Mean heterosis of morphological characteristics.**

Variable	Moyenne des F1	Moyenne des parents	Hétérosis (1) (%)	Hétérobeliosis (2) (%)
NBV	2,67	2,64	+ 1,1 n.s.	
NBF	18,93	19,02	- 0,5 n.s.	
HTOT cm	151,1	146,3	+ 3,3 *	+ 0,3

(1) Hétérosis moyen estimé par rapport à la moyenne de tous les parents.

(2) Hétérobeliosis moyen estimé par rapport à la moyenne des meilleurs parents.

NBV : nombre de branches végétatives.

NBF : nombre de branches fructifères.

HTOT (cm) : hauteur totale d'une plante.

n.s. Non significatif ; (*) significatif pour $P = 0,05$ par le test de Student.

(1) Mean heterosis estimated in relation to the mean of all the parents.

(2) Mean heterobeliosis estimated in relation to the mean of the best parents.

NVB: number of vegetative branches.

NBF: number of fruit-bearing branches.

HTOT (cm): total height of a plant.

n.s. Not significantly different; (*) different at $P = 0,05$ according to Student's test.

TABLEAU 2

Hétérosis moyen sur les caractéristiques de productivité.**Mean heterosis of productivity characteristics.**

Variable	Moyenne des F1	Moyenne des parents	Hétérosis (%)	Hétérobeliosis (%)
DIF j.a.l.	60,1	61,2	- 1,7*	+ 1,9
PCG g/plante	220,0	180,4	+ 22,0 ***	+ 8,6
RDT g/m ²	309,1	250,6	+ 23,3 ***	+ 8,6
PMC g	5,48	5,04	+ 8,6 **	- 3,5
CBV	11,3	10,5	+ 8,1 n.s.	- 24,2
CBF	27,7	24,3	+ 13,9 ***	- 3,3
CTOT	39,0	34,8	+ 12,1 ***	+ 2,3

DIF (jours après la levée) : temps moyen d'apparition de la première fleur.

PCG (g) : production d'une plante.

RDT (g/m²) : rendement moyen d'une parcelle de 1 m².

PMC (g) : poids moyen d'une capsule.

CBV : nombre moyen de capsules récoltées sur l'ensemble des branches fructifères d'une plante.

CBF : nombre moyen de capsules récoltées sur l'ensemble des branches fructifères d'une plante.

CTOT = CBV + CBF

n.s. Non significatif ; (*) significatif pour $P = 0,05$, (**) pour $P = 0,01$, (***) pour $P = 0,001$ par le test de Student.

DIF (days after emergence): mean time to production of the first flower.

PCG (g): production per plant.

RDT (g/m²): mean yield from a plot of 1 m².

PMC (g): mean boll weight.

CBV: mean number of bolls harvested from all the vegetative branches of a plant.

CBF: mean number of bolls harvested from all the fruit-bearing branches of a plant.

CTOT = CBV + CBF

n.s. Not significantly different; (*) different at $P = 0,05$, (**) at $P = 0,01$, (***) at $P = 0,001$ according to Student's test.

Cet hétérosis du rendement (fig.1) dépend essentiellement du nombre de capsules portées par les branches fructifères (CBF). Il se conserve aux deux écartements utilisés dans cette étude, et pourrait donc certainement être transmis en condition de grande culture.

Le dénombrement de chaque type de branche a été fait

dans deux localités (Cameroun et Togo) : il en ressort que l'accroissement du nombre de capsules portées par les branches fructifères (CBF), et en conséquence de la production de tout le plant, est dû à une plus grande densité de capsules portées par chaque branche et non à un plus grand nombre de branches fructifères. Ce résultat est à rapprocher de celui rapporté par MARANI (1968).

TABLEAU 3

Hétérosis moyen sur les caractéristiques technologiques de la fibre.
Mean heterosis of fibre technology characteristics.

Variable	Moyenne des F1	Moyenne des parents	Hétérosis (%)	Hétérobeltiliosis (%)
L25 mm	29,47	28,90	+ 2,0 **	- 0,5
L50 mm	14,72	14,34	+ 2,0 **	- 0,8
LUR %	49,88	49,54	+ 0,7 **	
MIM	4,15	4,16	- 0,1 n.s.	
MFM %	84,10	84,46	- 0,4 n.s.	
MHS mtex	172,7	171,9	+ 0,5 n.s.	
ST1 g/tex	22,70	22,88	- 0,8 n.s.	
SE1 %	7,06	7,08	- 0,4 n.s.	
CRD %	72,71	72,55	+ 0,2 n.s.	
CPB	10,50	10,53	- 0,3 n.s.	

L25 (mm) : longueur 2,5 % S.L.

L50 (mm) : longueur 50 % S.L.

LUR (%) : uniformité, calculée par $(L50/L25) \times 100$.

MIM : indice micronaire.

MFM (%) : pourcentage de fibres mûres.

MHS (mtex) : finesse standard.

ST1 (g/tex) : ténacité stérométrique.

SE1 (%) : allongement.

CRD (%) : réflectance.

CPB : indice de jaune.

L25 (mm) : 2.5% span length.

L50 (mm) : 50% span length.

LUR (%) : uniformity calculated by $(L50/L25) \times 100$.

MIM : micronaire index.

MFM (%) : percentage of mature fibres.

MHS (mtex) : standard fineness.

ST1 (g/tex) : stelometric strength.

SE1 (%) : elongation.

CRD (%) : reflectance.

CPB : yellow index.

n.s. Non significatif ; (**) significatif pour $P = 0,01$ par le test de Student.n.s. Not significantly different; (**) different at $P = 0.01$ according to Student's test.

TABLEAU 4

Hétérosis moyen sur les caractéristiques technologiques du fil.
Mean heterosis of yarn technology characteristics.

Variable	Moyenne des F1	Moyenne des parents	Hétérosis (1) (%)
RKM km	16,32	16,19	+ 0,8 n.s.
DAL %	6,29	6,25	+ 0,6 n.s.
FIN	120,8	105,7	+ 14,3 n.s.
GRO	396,4	388,6	+ 2,0 n.s.
NEP	489,4	505,1	- 3,1 n.s.
UPC %	15,71	15,71	0,0 n.s.
GRD	119,6	118,7	+ 0,8 n.s.

RKM (km) : résistance kilométrique.

DAL (%) : allongement à la rupture.

FIN, GRO, NEP : nombre de points sur 1 000 m de fil, classés comme tels lors de l'analyse réalisée par le régularimètre Uster.

UPC (%) : régularité du fil.

GRD : grade.

RKM (km) : kilometric resistance.

DAL (%) : elongation to break point.

FIN, GRO, NEP : number of points on 1 000 m of yarn, classified as such through analysis with the Uster regularimeter.

UPC (%) : yarn regularity.

GRD : grade.

n.s. Non significatif pour $P = 0,05$ par le test de Student.n.s. Not significantly different at $P = 0.05$ according to Student's test.

TABLEAU 5

Hétérosis moyen sur les caractéristiques de la graine.
Mean heterosis of seed characteristics.

Variable	Moyenne des F1	Moyenne des parents	Hétérosis (%)	Hétérobeltiliosis (%)
RFR %	43,24	43,15	+ 0,2 n.s.	
GSI g/100	8,97	8,86	+ 1,3 n.s.	
LID g/100	6,84	6,72	+ 1,8 n.s.	
GHL %	26,49	25,96	+ 2,0 *	+ 1,2

RFR (%) : pourcentage de fibre.

GSI (g/100) : poids frais de 100 graines non délintées (seed index).

LID (g/100) : indice de fibre (lint index), poids de fibre porté par 100 graines.

GHL (%) : taux d'huile dans la graine délintée et déshydratée.

RFR (%) : fibre percentage.

GSI (g/100) : fresh weight of 100 undelinted seeds (seed index).

LID (g/100) : lint index, weight of fibre per 100 seeds.

GHL (%) : oil content of delinted and dehydrated seeds.

n.s. Non significatif ; (*) significatif pour $P = 0,05$ par le test de Student.n.s. Not significantly different; (*) different at $P = 0.05$ according to Student's test.

Seules parmi les variables technologiques, la longueur de la fibre et la teneur en huile de la graine manifestent un peu d'hétérosis. Cet hétérosis n'a pas d'incidence significative sur la résistance ou l'allongement du fil.

Les résultats obtenus sont en plein accord avec ceux des travaux réalisés tant en Afrique par les chercheurs de l'IRCT (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974b ; CATELAND et SCHWENDIMAN, 1976 ; HAU et MERDINOGLU, 1982 ; LANÇON, 1987) que dans d'autres parties du monde (MARANI, 1963 ; WHITE et RICHMOND, 1963 ; MILLER et LEE, 1964 ; YOUNG et MURRAY, 1966 ; LEE *et al.*, 1967 ; MARANI, 1968 ; KOHEL, 1969 ; KOHEL et RICHMOND, 1969 ; MEREDITH *et al.*, 1970 ; EL ADL et MILLER, 1971 ; THOMSON, 1971 ; INNES, 1973 ; BAKER et VERHALEN, 1975 ; DA SILVA *et al.*, 1985 ; SCHEETZ et QUISENBERRY, 1986 ; LUCKETT, 1989).

En conclusion de cet ensemble de travaux, on peut estimer l'avantage de l'hétérozygote par rapport au parent moyen à environ :

- 10 à 30 % de productivité (dont 5 à 10 % de poids moyen capsulaire) ;
- 1 à 4 % de longueur de fibre ;
- et dans un tiers des cas, un pourcentage de fibre supérieur de 1 %.

Le plus souvent, les effets de dominance trouvés dans la littérature ont été largement supérieurs aux effets d'épistasie et, approximativement, la moitié de l'hétérosis est transmis à la génération F2 (MARANI, 1968 ; MEREDITH *et al.*, 1970 ; LUCKETT, 1989). Lorsque des effets d'épistasie sont signalés, par exemple pour le pourcentage de fibre (RFR) et ses composantes (LID et SI), ils sont peu importants au regard des effets d'additivité et de dominance (RAMEY, 1963 ; MARANI, 1968 ; VERHALEN et MURRAY, 1969), sauf pour plusieurs variables agronomiques et pour le pourcentage de fibre dans l'expérience de LEFORT et SCHWENDIMAN (1974b).

Interaction avec le milieu (fig. 1 à 4)

En général, l'écart entre les hybrides et les parents croît en fonction du niveau de performance. En d'autres termes, exprimé en pourcentage du parent moyen, l'hétérosis moyen reste sensiblement constant.

Cette constatation, qui s'applique en particulier au rendement en coton-graine (fig. 1), est assez remarquable lorsque l'on tient compte des conditions de culture très variables d'une localité à l'autre. Elle confirme cependant assez bien la théorie selon laquelle la supériorité de l'hybride se manifesterait d'autant plus que les conditions de compétitions entre plantes sont sévères (LEFORT-BUSON et DATTEE, 1986).

Par contre, la longueur 2,5 % S.L. semble faire exception à la règle puisque l'écart entre les hybrides et leurs parents est à peu près constant en valeur absolue, quel que soit le niveau du parent moyen (fig. 3). La gamme de longueurs

rencontrée dans les localités testées est comprise entre 28,5 et 30,0 mm : elle représente une plage de variation qui, en comparaison, est nettement moins importante que celle des autres caractéristiques. Les conclusions concernant la longueur sont donc plus imprécises. Cependant, cette observation mériterait d'être confirmée dans le cadre d'une étude plus spécifique portant sur les avantages comparés de l'hybride et de l'homozygote.

Un examen plus minutieux des graphiques présentés montre l'existence d'interactions entre hétérosis moyen et localité :

- pour le rendement, les valeurs obtenues au Cameroun s'écartent des autres localités par une valeur d'hétérosis supérieure due à des parents un peu moins productifs et à des hybrides un peu supérieurs (fig. 1) ;
- l'hétérosis sur la longueur 2,5 % S.L. est supérieur au Cameroun et au Togo et inférieur au Tchad et en Côte-d'Ivoire (fig. 3) ;
- les interactions sont encore plus fortes pour la longueur 50 % S.L. (fig. 4). L'hétérosis moyen est maximal au Cameroun, alors que les valeurs du Tchad n'en expriment aucun.

De ces quelques observations, on peut penser que l'hétérosis et la dépression de consanguinité sont plus sensibles au Cameroun que dans les autres localités, en particulier au Tchad. Cependant, les paramètres pédo-climatiques ne permettent pas d'interpréter ces différences dans l'ampleur de l'hétérosis.

Hétérosis parental et hétérosis spécifique (tabl. 6)

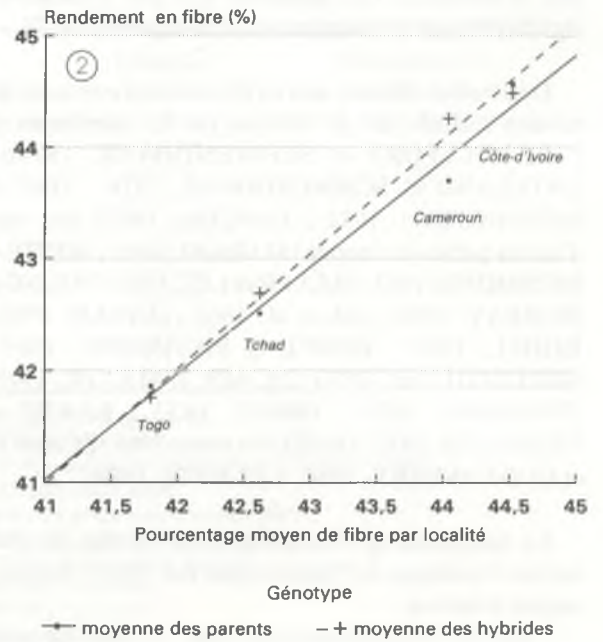
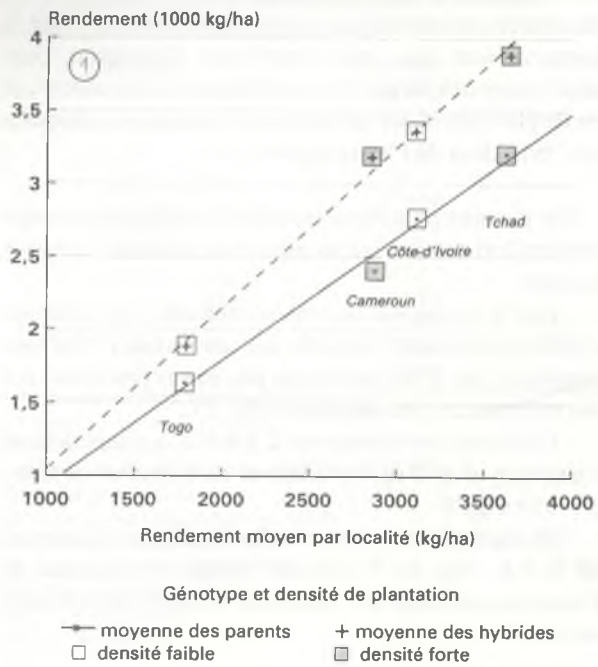
Les valeurs extrêmes constatées dans les croisements entre parents communs sont indiquées en pourcentage du parent moyen, dans la première partie du tableau 6 et en valeur absolue dans la seconde partie.

Parmi les sept variables retenues dans cette analyse, il apparaît que l'hétérosis moyen est prépondérant pour cinq d'entre elles ; celles justement pour lesquelles l'on a pu mettre en évidence un hétérosis moyen significatif (RDT, CBF, L25, L50 et GHL).

Pour le rendement et la production des branches fructifères, les autres composantes de l'hétérosis semblent ne pas jouer un rôle aussi important que celui joué par l'hétérosis moyen (ou général), ce qui confirme les faibles effets génétiques spécifiques mis en évidence dans la première partie de l'analyse.

Au contraire, l'hétérosis spécifique n'est pas négligeable pour les deux variables de longueur qui ont manifesté simultanément un hétérosis moyen plus faible et des effets significatifs d'aptitude spécifique à la combinaison.

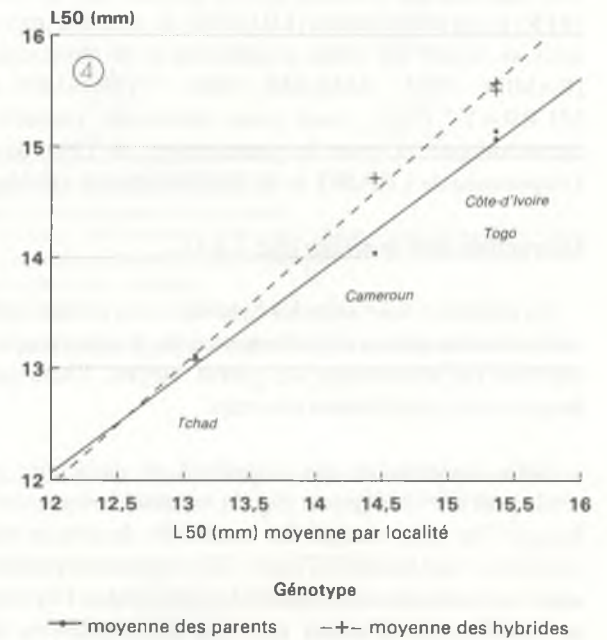
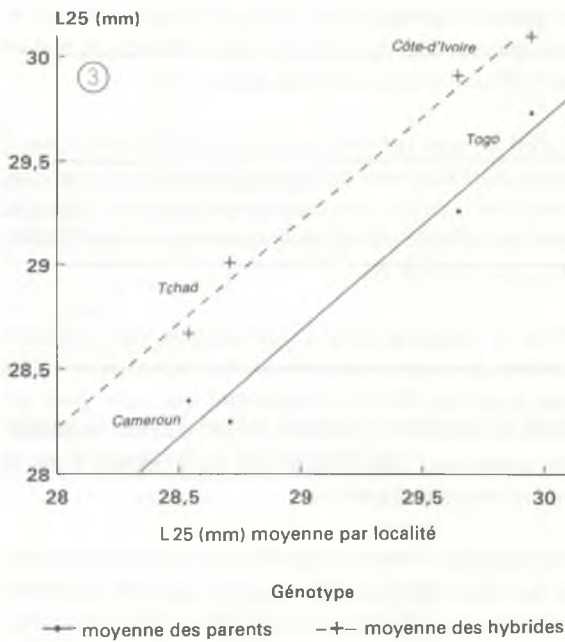
Pour les deux variables chez lesquelles aucun hétérosis moyen n'avait pu être mis en évidence, les formes spécifique ou parentale de l'hétérosis jouent un rôle équivalent quoique peu important.



Figures 1 et 2

Stabilité de la production. Comparaison des rendements en coton-graine (fig. 1) ou des rendements en fibre à l'égrenage (fig. 2) entre les parents et leurs hybrides.

Production stability. Comparison of the seed cotton output (fig. 1) or of the fibre ginning output (fig. 2) between parents and their hybrids.



Figures 3 et 4

Stabilité de la qualité. Comparaison des longueurs 2,5 % S.L. (L25, fig. 3) ou des longueurs 50 % S.L. (L50, fig. 4) entre les parents et leurs hybrides.

Quality stability. Comparison of the 2.5 % S.L. (L25, fig. 3) or of the 50 % S.L. (L50, fig. 4) between parents and their hybrids.

TABLEAU 6

Décomposition de l'hétérosis en hétérosis moyen, parental et spécifique, selon le modèle de GARDNER et EBERHART (1966).

Breakdown of heterosis into mean, parental and specific heterosis according to the GARDNER and EBERHART model (1966).

Variable		Hétérosis en pourcentage de la moyenne parentale			Parent hétérotique
		Moyen	Parental	Spécifique	
RDT	kg/ha	+ 23,0	- 4,2 à + 4,3	- 3,2 à + 3,1	U 195
CBV	/plante	+ 8,0	- 9,7 à + 8,2	- 5,8 à + 4,7	F 264-12
CBF	/plante	+ 13,9	- 3,8 à + 3,5	- 1,6 à + 3,3	IRMA 2364
RFR	%	+ 0,2	- 0,8 à + 0,8	- 1,0 à + 1,1	G 93-3
L25	mm	+ 1,8	- 0,6 à + 0,3	- 1,0 à + 1,4	U 195
L50	mm	+ 2,6	- 0,4 à + 0,7	- 1,2 à + 1,6	U 195
GHL	%	+ 2,0	- 0,3 à + 0,4	- 0,8 à + 1,3	IRMA 2364

Variable		Hétérosis en valeur			Parent hétérotique
		Moyen	Parental	Spécifique	
RDT	kg/ha	+ 576	- 110 à + 110	- 82 à + 75	U 195
CBV	/plante	+ 0,8	- 0,9 à + 0,8	- 0,7 à + 0,4	F 264-12
CBF	/plante	+ 3,4	- 1,0 à + 0,8	- 0,4 à + 0,7	IRMA 2364
RFR	%	+ 0,1	- 0,3 à + 0,1	- 0,2 à + 0,4	G 93-3
L25	mm	+ 0,5	- 0,2 à + 0,1	- 0,3 à + 0,4	U 195
L50	mm	+ 0,4	- 0,1 à + 0,1	- 0,2 à + 0,2	U 195
GHL	%	+ 0,5	- 0,1 à + 0,1	- 0,2 à + 0,4	IRMA 2364

Modèle $h_{ij} = h + h_i + h_j + s_{ij}$

Model $h_{ij} = h + h_i + h_j + s_{ij}$

Dans le matériel génétique exploré, la création de variétés hybrides nécessite la mise au point de combinaisons performantes. En pratique, on pourrait rechercher les parents présentant à la fois une productivité intrinsèque élevée et une bonne aptitude spécifique à la combinaison pour les caractéristiques technologiques (longueur ou pourcentage de fibre).

Homéostasie

Les caractéristiques du fil résultent d'une combinaison des qualités intrinsèques de la fibre. Ce sont des variables complexes qui, pour cette raison, n'ont pas été prises en compte dans cette partie de l'analyse.

On admet, en général, que la vigueur hybride manifestée par les croisements par rapport aux lignées pures parentales s'accompagne d'une sensibilité moins grande aux variations du milieu. La variabilité phénotypique de l'hybride serait ainsi inférieure à celle du parent, manifestant une meilleure homéostasie. Cette théorie s'oppose à celle de LERNER (1954), cité par KOHEL (1969). Pour celui-ci, l'évolution a sélectionné un système d'homéostasie en rapport avec le régime de reproduction. Ainsi, chez les plantes allogames naturellement hétérozygotes, les hybrides ont une homéostasie supérieure à celle des lignées parentales, tandis que l'inverse se produirait chez les plantes autogames. Dans ce domaine, les résultats paraissent contradictoires selon les auteurs.

A partir des analyses de variance multilocales pratiquées indépendamment sur les parents et sur les hybrides, trois voies ont été explorées :

- la comparaison des variances résiduelles (variance des résidus) fondée sur l'hypothèse qu'une différence d'homéostasie pourrait être détectée même par de faibles variations du milieu ;

- la comparaison des variances d'interaction entre génotypes et localités ;

- l'examen des droites de régression de chacun des génotypes sur la moyenne de l'ensemble qui caractérise le potentiel biologique d'un lieu (SIMMONDS, 1979). EBERHART et RUSSELL (1966) jugent que l'estimation de la stabilité doit s'apprécier à la fois par la pente de la droite et par l'écart à la régression. Ce dernier calcul, critiqué par WESTCOTT (1986) parce que trop dépendant des génotypes en présence, n'a pas été fait.

Le facteur localité prend en compte un plus grand nombre de sources de variabilité, et s'affranchit de certaines erreurs expérimentales qui, dans certains cas, peuvent augmenter proportionnellement au niveau d'une observation (cas des dénombrements ou des récoltes par exemple).

Comparaison des variances intra-parentales et intra-F1

Pour aucune des variables étudiées, les variances des résidus des parents ne sont significativement différentes des variances des résidus des hybrides. En définitive, on ne peut pas conclure à une différence d'homéostasie entre lignées parentales et hybrides F1 pouvant être liées à leur niveau d'homozygotie (tabl. 7, 8, 9 et 10).

TABLEAU 7

Comparaison des résidus des parents et des hybrides pour les caractéristiques morphologiques, de productivité, de technologie de la fibre et de la graine.

Comparison of parent and hybrid residues for morphological, productivity and fibre and seed technology characteristics.

Variable	Nombre de lieux	Homogénéité des résidus des parents et des hybrides	
		F (1)	Rapport des C.V. (2)
Morphologie			
NBV	2	0,69 n.s.	0,84
NBF	3	1,30 n.s.	1,13
HTOT	4	1,55 n.s.	1,30
Productivité			
DIF	4	1,00 n.s.	0,98
PRE	2	0,62 n.s.	0,81
PCG	4	0,64 n.s.	0,97
PMC	4	0,87 n.s.	1,01
CBV	4	0,72 n.s.	0,92
CBF	4	0,84 n.s.	1,04
Technologie de la fibre			
L25	4	0,79 n.s.	0,90
L50	4	0,82 n.s.	0,94
LUR	4	0,66 n.s.	0,82
MIM	4	1,15 n.s.	1,07
MFM	4	0,85 n.s.	0,93
MHS	4	0,68 n.s.	0,83
ST1	4	0,77 n.s.	0,86
SE1	4	1,00 n.s.	1,02
CRD	4	1,04 n.s.	1,00
CPB	4	1,05 n.s.	1,02
Graine			
RFR	4	0,87 n.s.	0,93
GSI	4	0,83 n.s.	0,92
LID	4	0,62 n.s.	0,80

(1) Test F, $CM_{r_{par.}}/CM_{r_{F1}}$

Intervalle pour le test bilatéral (0,05) :
0,57 à 1,63 pour 4 lieux (36 et 132 degrés de liberté) ;
0,51 à 1,75 pour 3 lieux (27 et 99 degrés de liberté) ;
0,43 à 1,96 pour 2 lieux (18 et 66 degrés de liberté).

(2) Rapport des coefficients de variation.

n.s. Non significatif pour $P = 0,05$ par le test de Fisher.

(1) F test $RMS_{par.}/RMS_{F1}$

Interval in 2-tail test (0,05):
0,57 to 1,63 for 4 sites (36 and 132 d. f.);
0,51 to 1,75 for 3 sites (27 and 99 d. f.);
0,43 to 1,96 for 2 sites (18 and 66 d. f.).

(2) Ratio of the coefficients of variation.

n.s. Not significantly different at $P = 0,05$ according to Fisher's test.

Comparaison des variances d'interaction (tabl. 8 et 9)

L'analyse de variance multilocale pratiquée indépendamment sur les hybrides et sur leurs parents permet de mettre en évidence les deux types d'interactions entre génotypes et lieux.

En considérant que les variances résiduelles sont semblables pour les parents et les hybrides, on peut comparer les variances d'interaction par un test F sur les carrés moyens d'interaction (tabl.8). Pour le rendement à l'égrenage et la ténacité, les parents sont en interaction plus sensible avec les lieux que les hybrides ($P = 0,05$).

TABLEAU 8

Comparaison des effets d'interaction mesurés par le test F sur les carrés moyens.
Comparison of the effects of interaction measured using the F test on mean squares.

Variable	Carrés moyens d'interaction		F	Test bilatéral
	(P x L)	(H x L)	(P x L / H x L)	
DIF	4,67	13,91	0,34	n.s.
HTOT	125,6	149,7	0,84	n.s.
PCG	998	2517	0,40	n.s.
CBV	41,91	31,25	1,34	n.s.
CBF	20,60	22,32	0,92	n.s.
RFR	6,22	2,29	2,72	*
GSI	0,97	0,81	1,20	n.s.
L25	1,80	1,40	1,29	n.s.
L50	0,98	0,59	1,66	n.s.
ST1	5,32	2,10	2,53	*
SE1	0,13	0,15	0,87	n.s.
CRD	3,67	2,58	1,42	n.s.
CPB	0,34	0,26	1,31	n.s.
MFM	39,0	35,7	1,09	n.s.
MHS	202,9	276,5	0,73	n.s.

(P x L) : carrés moyens d'interaction parents x lieux.

(H x L) : carrés moyens d'interaction hybrides x lieux.

Intervalle pour le test bilatéral de niveau $\alpha = 0,05$: [0,28 ; 2,53] ; 9 et 33 degrés de liberté, et 4 lieux.
 n.s. Non significatif ; (*) Significatif pour $P = 0,05$ par le test de Fisher.

(P x L) Mean squares of interaction parents x sites.

(H x L) Mean squares of interaction hybrids x sites.

Interval for the 2-tail test with $\alpha = 0,05$: [0,28 ; 2,53] ; 9 and 33 degrees of freedom, and 4 sites.
 n.s. Not significantly different ; (*) Different at $P = 0,05$ according to Fisher's test.

TABLEAU 9

Variances d'interaction génotype x lieu estimées pour les hybrides et les parents.
Variations of the genotype x site interactions estimated for hybrids and parents.

Variable	σ^2 hyb. x l	σ^2 hyb. x l	σ^2 par. x l	σ^2 par. x l	Rapport (1)	
		/moy. hyb.		/moy. par.	Variances (a)	C.V. (b)
DIF	0,81	1,49	0	n.a.	n.a.	n.a.
HTOT	11,5	2,24	0	n.a.	n.a.	n.a.
PCG	59,4	3,50	0	n.a.	n.a.	n.a.
CBV	2,37	13,60	6,57	24,48	2,77	1,80
CBF	0,14	1,35	0,60	3,18	4,29	2,36
RFR	0,40	1,46	1,41	2,75	3,53	1,88
GSI	0,13	3,98	0,18	4,79	1,41	1,20
L25	0,19	1,47	0,30	1,90	1,61	1,29
L50	0,023	1,02	0,143	2,63	6,33	2,58
ST1	0,20	1,95	1,08	4,54	5,51	2,33
SE1	0,010	1,40	0,004	0,87	0,39	0,62
CRD	0,14	0,51	0,39	0,86	2,83	1,69
CPB	0,015	1,16	0,033	1,71	2,17	1,47
MFM	3,77	2,31	5,38	2,75	1,43	1,19
MHS	39,5	3,65	30,7	3,23	0,78	0,88

(1) Rapport des variances (a) ou rapport des coefficients de variation (b) d'interaction entre génotypes et lieux (parents / hybrides).

(1) Ratio of variances (a) and coefficients of variation (b) for the interaction between genotypes and sites (parents / hybrids).

Les estimations des variances d'interaction, présentées au tableau 9, permettent de comparer l'ampleur des interactions en évitant de poser l'hypothèse d'homogénéité des variances résiduelles. En contrepartie, on ne peut associer un test F exact à ces comparaisons.

L'une ou l'autre de ces présentations montrent une tendance à une meilleure stabilité de la qualité de la fibre chez les hybrides que chez les parents.

Peu d'auteurs se sont intéressés aux différences de stabilité entre structures génétiques homozygotes et hétérozygotes telles que le prédit la théorie. Nos résultats sont à rapprocher de ceux de KOHEL et WHITE (1963), KOHEL (1969), MEREDITH *et al.* (1970) et de GREEN et CULP (1990) qui ont trouvé que les interactions avec le milieu étaient en majorité plus fortes chez les lignées pures ou haploïdes doublés que chez des structures hybrides F1 ou F2 : en particulier pour un petit nombre de variables technologiques (longueur, allongement, ténacité, micronaire et S.I.), ce qui recoupe donc nos propres conclusions.

Comparaison des droites de régression

(tabl. 10 ; fig. 5 à 12)

Le rendement des hybrides en coton-graine répond plus nettement que celui des parents à une amélioration des conditions de milieu. Les pentes des droites de régression présentées au tableau 10 sont plus fortes (fig. 5 et 6). Comme nous l'avons montré précédemment (fig. 1), l'hétérosis est proportionnel au niveau de rendement moyen.

La rusticité des hybrides, mesurée par l'ordonnée à l'origine de la droite de régression, est en moyenne un peu supérieure à celle des parents. Le parent G 93-3 est pourtant le génotype le plus stable et le plus rustique.

Dans l'ensemble, la dispersion des points autour de la droite, mesurable par le coefficient de corrélation entre les deux variables, n'est pas pour les parents très différente de ce qu'elle est pour les hybrides.

TABLEAU 10

Régression des rendements sur le rendement moyen de la localité.
Regression of output on the mean yield of the location.

Génotype	Ordonnée à l'origine	Pente	Coefficient de corrélation
IRMA 2364	- 70	0,83	1,00
U 195	- 145	0,95	0,99
G 93-3	+ 910	0,48	0,82
F 264-12	- 352	1,13	0,99
IRMA x U 195	+ 463	0,92	0,90
IRMA x G 93	+ 64	1,00	1,00
IRMA x F 264	+ 379	0,90	0,98
U 195 x G 93	- 369	1,26	0,97
U 195 x F 264	- 545	1,36	0,97
G 93 x F 264	- 330	1,17	0,91

L'importance des interactions entre hétérosis (parental ou spécifique) et milieu, pour le rendement en coton-graine, peut également être visualisée par l'examen des graphiques 7 à 12 représentant la régression de chaque hybride et de ses deux parents sur le rendement moyen de la localité.

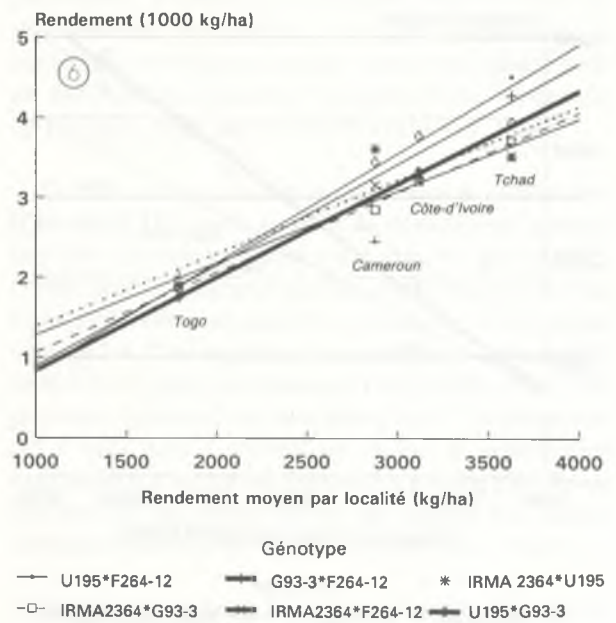
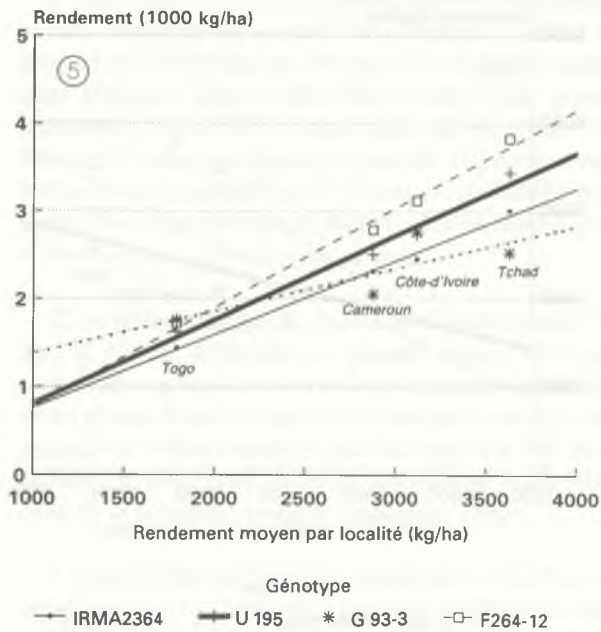
On note des différences de comportement importantes d'un hybride à l'autre.

Deux croisements sur les six, IRMA 2364 x U 195 (fig. 7) et U 195 x F 264-12 (fig. 11) sont toujours

supérieurs à chacun des parents, quel que soit le potentiel de rendement de la localité.

Les croisements issus du parent G 93-3 (fig. 8, 10, 12) ne le dépassent que pour des rendements élevés. Ce génotype, à petites capsules et production de type fructifère, s'est montré intrinsèquement productif au Togo, pour une date de semis tardive et une structure de production légèrement atypique.

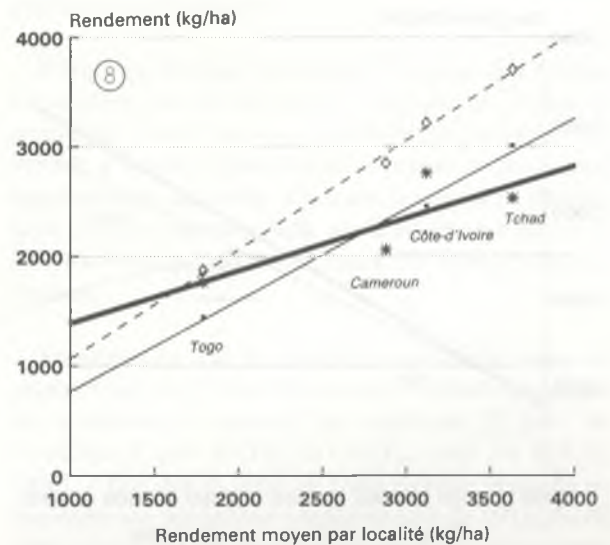
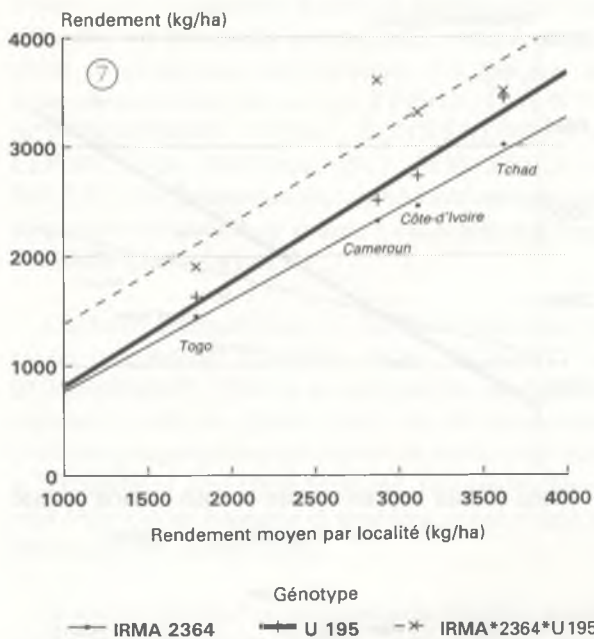
L'hybride IRMA 2364 x F264-12 (fig. 9) manifeste un écart de production supérieur aux parents pour de faibles rendements seulement.



Figures 5 et 6

Stabilité de la production. Comparaison des rendements en coton-graine des génotypes parentaux (fig. 5) ou des génotypes hybrides (fig. 6).

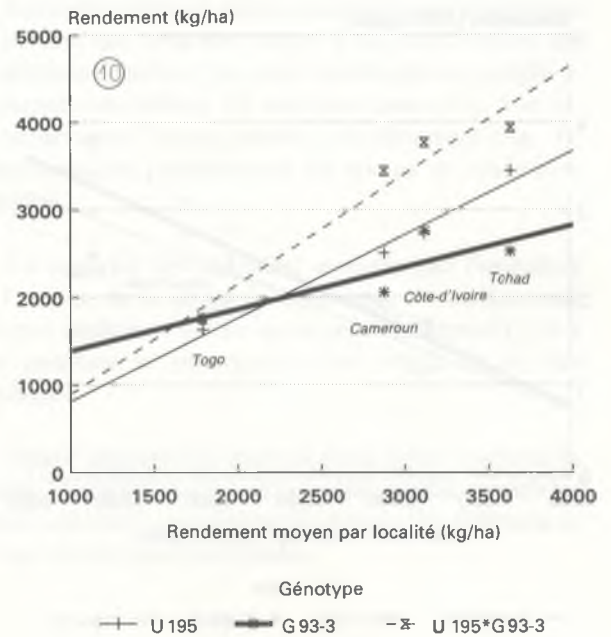
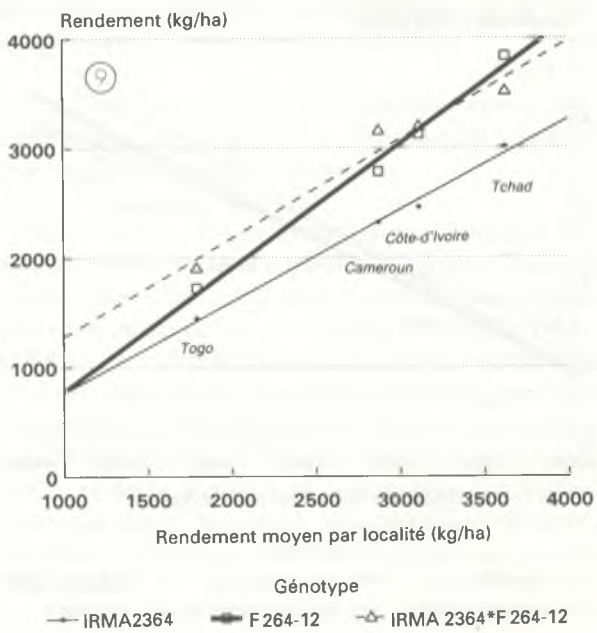
Production stability. Comparison of the seed cotton output of parental genotypes (fig. 5) or of hybrid genotypes (fig. 6).



Figures 7 et 8

Stabilité du rendement. Comparaison des parents et de leur F1 : IRMA 2364 et U 195 (fig. 7) ; IRMA 2364 et G 93-3 (fig. 8).

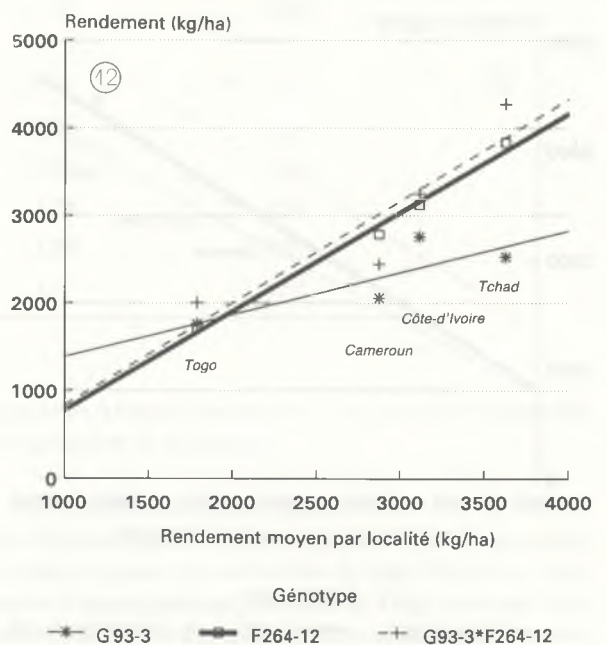
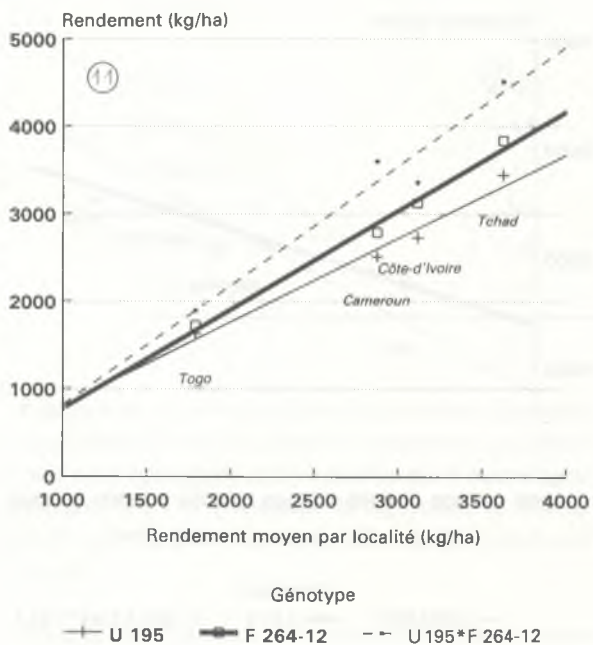
Yield stability. Comparison of the parents and their F1: IRMA 2364 and U 195 (fig. 7); IRMA 2364 and G 93-3 (fig. 8).



Figures 9 et 10

Stabilité du rendement. Comparaison des parents et de leur F1 : IRMA 2364 et G 264-12 (fig. 9) ; U 195 et G 93-3 (fig. 10).

Yield stability. Comparison of the parents and their F1: IRMA 2364 and G 264-12 (fig. 9); U 195 and G 93-3 (fig. 10).



Figures 11 et 12

Stabilité du rendement. Comparaison des parents et de leur F1 : U 195 et F 264-12 (fig. 11) ; G 93-3 et F 264-12 (fig. 12).

Yield stability. Comparison of the parents and their F1: U 195 and F 264-12 (fig. 11); G 93-3 and F 264-12 (fig. 12).

Conclusion

L'exploitation de l'effet d'hétérosis chez le cotonnier a suscité beaucoup de travaux ces dernières années. La production d'hybrides de cotonniers a été expérimentée dans plusieurs pays (Etats-Unis, Israël, Inde principalement). Des variétés commerciales ont été créées : les hybrides F1 interspécifiques *G. hirsutum* x *G. barbadense*, les hybrides intraspécifiques *G. hirsutum* (au stade F1 et au stade F2) et, plus récemment, les hybrides interspécifiques *G. herbaceum* x *G. arboreum* en Inde.

C'est seulement en Inde, depuis le début des années 70, que la culture d'hybrides a pu être lancée de façon significative, grâce à la mise en place de champs semenciers où les plantes femelles sont castrées manuellement par une main-d'œuvre nombreuse et peu onéreuse. Le coût de la semence hybride reste toutefois supérieur de vingt fois à celui de la semence classique (anonyme, 1990).

L'hybride interspécifique *G. herbaceum* x *G. arboreum* présenterait un fort hétérosis à la fois en productivité et en technologie, notamment en longueur de fibre. Seule l'Inde exploite ce type d'hybride.

L'hybride interspécifique *G. hirsutum* x *G. barbadense* est productif, mais son cycle est long et la maturité de sa fibre insuffisante. Si l'utilisation de parents précoces et à fort micronaire peut permettre d'obtenir des hybrides à maturité de fibre convenable, il reste que la production, intermédiaire entre celle des deux parents, est difficilement classable selon les standards habituels et donc délicate à commercialiser par des industriels modernes. Cet hybride a été développé en Inde ; les tentatives réalisées dans d'autres pays (notamment Israël) ne semblent pas avoir débouché sur des succès commerciaux, malgré un gros effort de promotion internationale. En Afrique, les recherches conduites sur ce type d'hybride (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974a ; SCHWENDIMAN et LEFORT, 1974 ; ANO *et al.*, 1983 ; GUIBORDEAU et HEQUET, 1985) ont abouti à la conclusion d'une mauvaise adaptation au système de culture local (cycle trop long, sensibilité à la bactériose).

L'hybride intraspécifique *G. hirsutum* dans tous les essais comparatifs (DAVIS, 1978 ; SCHEETZ et QUISENBERRY, 1986) a un potentiel de productivité supérieur à celui des lignées pures dans de nombreuses conditions, en particulier aux densités de semis vulgarisées et certainement sous stress hydrique. Ils manifestent un petit hétérosis en longueur et semblent moins réagir au milieu que des variétés fixées.

La mise en oeuvre d'un programme de sélection pour la vulgarisation d'hybrides repose sur le contrôle de la production de semences.

Aux Etats-Unis, la découverte d'une stérilité mâle cytoplasmique d'origine interspécifique (*G. harknessii*) par MEYER, en 1975, a galvanisé les efforts des sélectionneurs

américains. Pourtant, 15 ans plus tard, la voie est pratiquement abandonnée : à haute température, le cytoplasme de l'espèce sauvage semble induire une perte de fertilité qui entraîne l'instabilité du rendement (WEAVER, 1986 ; CANO-RIOS et DAVIS, 1986).

Certains auteurs préconisent l'utilisation de gamétocides (Chembred TM) ou du système de stérilité mâle génique (ms 5-6). La voie chimique a été explorée par OLVEY (1986) avec la commercialisation des hybrides Pennwalt et, en 1990, elle continue à être productive. La deuxième voie, ms 5-6, n'induit pas les effets secondaires défavorables de la stérilité mâle cytoplasmique (WEAVER, 1986). Elle présente, cependant, l'inconvénient d'une F2 en disjonction (15 fertiles pour 1 stérile) qui, en cas de pollinisation satisfaisante, pourrait être compensée par une plus grande productivité des mâles stériles par rapport aux plantes normales (transfert trophique du pollen vers l'ovule).

L'usage des techniques induisant une stérilité mâle ne semble pas permettre en définitive de s'affranchir d'une opération de pollinisation manuelle, les insectes pollinisateurs (notamment les abeilles) ayant tendance à ne pas visiter les fleurs mâles stériles.

L'expérience que nous avons exposée représente un échantillonnage de la variabilité actuellement sélectionnable en Afrique. Il est logique de discuter à présent de l'exploitation possible des effets d'hétérosis mis en évidence dans les conditions de culture africaine. En d'autres termes, il convient ici de s'interroger sur l'intérêt économique de ce phénomène génétique et de sa possible exploitation pour la création variétale.

Il faut rappeler tout d'abord que la semence, en Afrique francophone au sud du Sahara, n'est pas un facteur de production payant. Dans ces conditions, la rentabilité d'un hybride s'évaluera directement en terme de production supplémentaire attendue à l'hectare, le coût de production de la semence étant supporté par la société qui en fait la distribution et qui, en retour, achète le coton-graine aux paysans.

En admettant que le contrôle de la stérilité mâle est résolu et que la création de semences hybrides passe par une pollinisation manuelle qui représente 25 jours de travail/ha (d'après PATEL et CATEL, cités par ROUX, 1960), il faut que le semis de coton hybride permette au minimum une production supplémentaire de 150 kg/ha de coton-graine. Si l'on estime que l'hybride F1 peut produire 10 % de plus que le meilleur parent quel que soit le niveau d'intensification, il ne pourra être valorisé que pour des cultures de lignées pures dépassant le rendement de 1 500 kg/ha. Ce rendement n'est atteint en Afrique que par une minorité d'agriculteurs.

Dans les mêmes conditions, la production d'hybrides F2, envisagée sous le seul angle de la productivité, permet,

en introduisant une génération supplémentaire de multiplication sous pollinisation naturelle, de ramener le coût de l'hybridation des semences à environ 5 kg/ha de coton-graine, pour un coefficient de multiplication de l'ordre de 30. Dans ces conditions, si on peut compter sur un gain de rendement d'environ 5 % par rapport au meilleur parent, la production de semences F2 sera toujours justifiée quel que soit le rendement des cultures pures.

L'intérêt des composites a été discuté par WALKER (1963) et étudié d'abord en Ouganda par des chercheurs de la «Cotton Growing Corporation», puis par une équipe de généticiens de l'IRCT à la fin des années 1970. Les synthèses de ces travaux, publiées par RIGGS (1970) et ROUX (1979), ne permettent cependant pas de dégager de conclusion définitive. En général, la productivité des composites est légèrement supérieure à la moyenne de ses composants grâce, peut-être, à un résidu d'hétérozygotie. Mais elle reste inférieure à celle du meilleur constituant. Pour la plupart des autres caractéristiques, la valeur moyenne du composite apparaît égale à la moyenne de tous ses constituants. Ni la réponse des composites au milieu (stabilité, rusticité), ni leur évolution durant les phases de multiplication (sélection ou dérive) ne sont suffisamment précisées.

Dans les conditions africaines de développement de la culture cotonnière où la semence n'est pas un facteur de production possédant un prix, et où le niveau de rendement est moyen (autour de 1t/ha de coton-graine en moyenne), il ne semble pas que l'exploitation de l'hétérosis puisse être une voie de recherche à recommander actuellement. Elle serait envisageable, moyennant une organisation délicate à mettre en œuvre, là où les agriculteurs les plus performants (obtenant un rendement supérieur à 1,5 t/ha) seraient considérés comme des paysans semenciers et où les autres agriculteurs exploiteraient les générations ultérieures (F2 ou F3). Un tel système de production de semences exigerait à des commercialisations différenciées au sein d'un même centre d'achat, ce qui paraît difficilement imaginable pour le moment.

Toutefois, les systèmes de diffusion des semences en Afrique francophone peuvent évoluer, et certains pays commencent à fixer un prix de vente au paysan pour ce facteur de production. Les chercheurs, qui anticipent les demandes du développement, doivent donc continuer à évaluer leur matériel et identifier des fonds génétiques qui, en croisement, manifestent les meilleurs hétérosis.

Références bibliographiques

- ANO G., FERSING J., LACAPE J.M., 1983.- Etude comparée du comportement de douze hybrides F1 entre *Gossypium hirsutum* L. et *Gossypium barbadense* L. avec leurs parents. *Coton Fibres Trop.*, 38, 228-239.
- ANONYME, 1990.- Rapport sur le programme 1990 du CCIC concernant les attachés de recherche. *ICAC Recorder*, mars 1990, 16-26.
- BAKER J. L., VERHALEN L. M., 1975.- Heterosis and combining ability for several agronomic and fibre components among selected lines of upland cotton. *Cotton Grow. Rev.*, 52, 209-273.
- CANO-RIOS P., DAVIS D. D., 1986.- Performance of intraspecific and interspecific cotton hybrids across environments. *Proc. Belt. Cotton Prod. Res. Conf.*, Jan. 4-6, Las Vegas, Nevada, 100.
- CATELAND B., SCHWENDIMAN J., 1976.- Croisements dialèles entre variétés de cotonniers américains ou africains. Comportement de six caractéristiques de la fibre, approche des structures génétiques et implications possibles pour l'amélioration. *Coton Fibres Trop.*, 31, 349-367.
- DA SILVA F. P., DE OLIVEIRA J. F., ALVES J. F., CRISÓSTOMO J. R., 1985.- Heterosis, combining ability and gene action in cotton. *Rev. Bras. Genet.*, 8, 2, 303-318.
- DAVIS D. D., 1978.- Hybrid cotton : specific problems and potentials. *Adv. Agron.*, 30, 129-147.
- EBERHART S. A., RUSSELL W. A., 1966.- Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.*, 6, 36-40.
- EL ADL A. M., MILLER P. A., 1971.- Transgressive segregation and the nature of gene action for yield in an intervarietal cross of upland cotton. *Crop Sci.*, 11, 381-384.
- GALLAIS A., 1990.- Théorie de la sélection en amélioration des plantes. *Masson*, Paris, 588.
- GARDNER C. O., EBERHART S. A., 1966.- Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22, 439-452.
- GREEN C. C., CULP T. W., 1990.- Simultaneous improvement of yield, fiber quality and yarn strength in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop Sci.*, 30, 66-69.
- GUIBORDEAU P., HEQUET E., 1985.- Etude d'hybrides F1 issus de croisements interspécifiques entre deux variétés de *Gossypium hirsutum* et une variété de *G. barbadense*. Analyse de certains caractères de la fibre. *Coton Fibres Trop.*, 40, 169-186.

- HAUB., 1989.- Objectifs de sélection pour l'amélioration du cotonnier. Ire Conf. Rech. Cot. Afr., Lomé, 31 janvier - 2 février 1989. Ministère du développement rural du Togo, tome 1, 53-64. *IRCT-CIRAD*, Montpellier, France.
- HAUB., MERDINOGLUD., 1982.- Etude de huit lignées de *Gossypium hirsutum* dans un croisement diallèle. *Coton Fibres Trop.*, 37, 365-378.
- INNES N. L., 1973.- Selection for fibre characters in Upland cotton. *Cotton Grow Rev.*, 50, 2, 101-105.
- KOHEL R. J., 1969.- Phenotypic stability of homozygous parents and their F1 hybrides in Upland cotton. *Crop Sci.*, 9, 85-88.
- KOHEL R. J., RICHMOND T. R., 1969.- Evaluation of synthetic varieties of Upland cotton developed under two levels of natural outcrossing. *Crop Sci.*, 9, 92-96.
- KOHEL R. J., WHITE T. G., 1963.- An analysis of the variability of five parents and their F1 progenies in *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 3, 359-361.
- LANÇON J., 1987.- Behaviour of sixteen agronomic traits and fibre properties in two diallel crosses involving African and American varieties of Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Coton Fibres Trop.*, 42, 255-262.
- LANÇON J., BACHELIER B., CHANSELME J.-L., DESSAUW D., KLASSOU C., N'GUESSAN E., NGUYEN T.-B., OUSMANE E., 1992.- Etude multilocale d'un diallèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain.
I.- Variabilité des localités. *Coton Fibres Trop.*, 47, 4, 251-263.
II.- Variabilité des parents. *Coton Fibres Trop.*, 47, 4, 265-276.
- LANÇON J., GOZE E., HAU B., BACHELIER B., CHANSELME J.-L., DESSAUW D., KLASSOU C., N'GUESSAN E., NGUYEN T.-B., OUSMANE E., 1993.- Etude multilocale d'un diallèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain.
III.- Corrélations entre variables, *Coton Fibres Trop.*, 48, 1, 5 - 15.
- LEE J. A., 1983.- Is there much genetical room left for hybrid cotton? *Proc. Belt. Cotton Prod. Mech. Conf.*, San Antonio, Texas.
- LEE J. A., MILLER P. A., RAWLINGS J. O., 1967.- Interaction of combining ability effects with environments in diallel crosses of Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop Sci.*, 7, 477-481.
- LEFORT P. L., 1970.- Essai de mise au point d'une méthode de production à grande échelle d'hybrides de première génération *Gossypium hirsutum* x *G. barbadense*. *Coton Fibres Trop.*, 25, 435-442.
- LEFORT P. L., SCHWENDIMAN J., 1974a.- Qualités et défauts de diverses combinaisons FI issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense*. *Coton Fibres Trop.*, 29, 231-236.
- LEFORT P. L., SCHWENDIMAN J., 1974b.- Etude d'un matériel d'origine triple hybride *Gossypium hirsutum* x *G. arboreum* x *G. raimondii*.
I - Application de l'analyse multivariable à la description des lignées de base. *Coton Fibres Trop.*, 29, 3, 405-413.
II - Hétérosis, inbreeding et aptitudes à la combinaison. *Coton Fibres Trop.*, 29, 4, 405-413.
III - Epistasie, hérédité des principales caractéristiques utiles. Conclusions générales. *Coton Fibres Trop.*, 29, 4, 415-435.
- LEFORT-BUSON M., DATTÉE Y., 1986.- Heterosis chez le colza oléagineux. Analyse génétique et prédiction. Influence of plant density on yield of homozygous and heterozygous winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Thèse de Doctorat, Univ. Orsay*, 228 p.
- LERNER I.M., 1954.- Genetic homeostasis. *J. Wiley and sons, New York*, 134 p.
- LUCKETT D. J., 1989.- Diallel analysis of yield components, fibre quality and bacterial blight resistance using spaced plants of cotton. *Euphytica*, 44, 11-21.
- MARANI A., 1963.- Heterosis and combining ability for yield and components in a diallel cross of two species of *Gossypium*. *Crop Sci.*, 3, 552-555.
- MARANI A., 1968.- Heterosis and F2 performances in intraspecific crosses among varieties of *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. *Crop Sci.*, 8, 111-113.
- MEREDITH W. R., 1984.- Quantitative genetics. In «Cotton». *Kohel and Lewis, Agronomy*, n° 24, 131-150.
- MEREDITH W. R. Jr, BRIDGE R. R., 1972.- Heterosis and gene action in cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 12, 304-310.
- MEREDITH W. R. Jr, BRIDGER R., CHISM J. F., 1970.- Relative performance of F1 and F2 hybrids from doubled haploids and their parent varieties in Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 10, 295-298.

- MEYER V. G., 1975.- Male sterility from *Gossypium harknessii*. *J. Hered.*, 66, 23-27.
- MILLER P. A., LEE J. A., 1964.- Heterosis and combining ability in varietal top crosses of Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 4, 646-649.
- OLVEY J. M., 1986.- Performance and potential of F2 hybrids. *Proc. Belt. Cotton Prod. Res. Conf.*, January 4-6, Las Vegas, Nevada, 101-102.
- RAMEY H. H., 1963.- Gene action in the inheritance of lint index in Upland cotton. *Crop Sci.*, 3, 311-315.
- RIGGS T. J., 1970.- Trials of cotton seed mixtures in Uganda. *Cotton Grow Rev.*, 47, 100-111.
- ROUX J. B., 1960.- Considérations sur l'intérêt du coton hybride et les techniques possibles de production. *Coton Fibres Trop.*, 15, 3, 376-382.
- ROUX J. B., 1979.- Etude de composites de cotonnier. *Coton Fibres Trop.*, 34, 339-348.
- SCHEETZR. H., QUISENBERRY J. E., 1986.- Heterosis and combining ability effects in Upland cotton hybrids. *Proc. Belt. Cotton Prod. Res. Conf.*, January 4-6, Las Vegas, Nevada, 94-98.
- SCHWENDIMAN J., LEFORT P. L., 1974.- Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. -IV. Corrélations entre caractères, hétérosis, effets d'inbreeding et aptitudes à la combinaison en croisement diallele. *Coton Fibres Trop.*, 29, 383-394.
- SIMMONDS N. W., 1979.- Principles of crop improvement. *Longman*, 408 p.
- THOMSON N. J., 1971.- Heterosis and combining ability of American and African cultivars in a low altitude, under high yield conditions. *Austr. J. Agric. Res.*, 22, 759-770.
- VERHALEN L. M., MURRAY J. C., 1969.- A diallel analysis of several fiber property traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.)- II. *Crop Sci.*, 9, 311-315.
- WALKER J. T., 1963.- Multiline concept and intra-varietal heterosis. *Cotton Grow. Rev.*, 40, 190-215.
- WEAVER J. B. Jr, 1986.- Performance of open pollinated cultivars, F2's and CMS Upland x Upland restorer strains. *Proc. Belt. Cotton Prod. Res. Conf.*, January 4-6, Las Vegas, Nevada, 98-99.
- WELLS R., MEREDITH W. R. Jr, 1986.- Heterosis in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). I. Growth and leaf area partitioning. *Crop Sci.*, 26, 1119-1123.
- WELLS R., MEREDITH W. R. Jr, WILLIFORD J. R., 1988.- Heterosis in Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). II. Relationship of leaf area to plant photosynthesis. *Crop Sci.*, 28, 522-525.
- WESTCOTT B., 1986.- Some methods of analysing genotype-environment interaction. *Heredity*, 56, 243-253.
- WHITE T. G., RICHMOND T. R., 1963.- Heterosis and combining ability in top and diallel crosses among primitive, foreign and cultivated American Upland cotton. *Crop Sci.*, 3, 1, 58-63.
- YOUNG E. F., MURRAY J. C., 1966.- Heterosis and inbreeding depression in diploid and tetraploid cottons. *Crop Sci.*, 6, 436-438.

Multi-site trial of a diallel with four elite parents bred within the cotton research African network

IV. - Heterosis and homeostasis

J. Lançon, B. Bachelier, J.-L. Chanselme, D. Dessau,
C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane

Summary

Four varieties or elite lines, selected from the cotton research African network, and their twelve hybrids were studied simultaneously at two locations in West Africa (Côte-d'Ivoire and Togo) and at two locations in Central Africa (Cameroon and Chad).

A comparison of residual variances did not show any differences between the parents and the hybrids as regards homeostasis. By contrast, it would seem that the parents demonstrated more reactivity to environmental variations for a small number of technological variables (length and strength).

Mean heterosis was only important for yield (+22 %). This heterosis was expressed as an increase in boll weight (+9 %) and

in the number of bolls per plant (+12 %). Expressed in relation to the best parent, yield heterosis remained positive (+9 %).

Of the technological characteristics measured only 2.5% S.L., 50% S.L. and seed oil content were significantly heterotic (+2 %).

Of the components that made up the heterosis, it was mean heterosis that played the most important part, parental heterosis nearly always being negligible. Overall, mean heterosis for yield varied little in relative terms, being unrelated to trial production, whereas mean heterosis for length remained practically constant. The interactions between heterosis and environment were nevertheless detectable.

KEY WORDS: cotton, *Gossypium hirsutum*, heterosis, homeostasis, West Africa, Central Africa.

Introduction

The genetic division at the «Institut de recherche du coton et des textiles exotiques» (IRCT*), a department within CIRAD, performed a multisite trial in 1987 and 1988 using the selector teams stationed at the «Institut de recherche agronomique» (IRA) in Cameroon, the «Institut des Savanes» (IDESSA) in Côte-d'Ivoire and the IRCT in Chad and in Togo.

A 4x4 diallele was produced and planted in each of the four participating countries, each country having designated one of its parents.

The method of analysis chosen was a model of random effects in which the parents were considered as representatives of a so-called elite parent population, of average length, taken from the cotton research network in West and Central Africa.

Although the experiment described here brought together

a limited number of parents and was conducted in a relatively protected environment (LANÇON *et al.*, 1992), it was interesting to describe and analyze the results obtained on the heterosis phenomenon in a multisite context and thus to tackle the controversial notion of comparative homeostasis between hybrids and lines.

The differences in behaviours at the four locations vis a vis mean heterosis were fairly small, particularly for that character which is most influenced by these changes i.e. productivity. Most statistical analyses of heterosis were therefore performed on mean data by cross and by site, whereas interactions were treated in graphical form.

In conclusion, the results of this particular experiment will be examined in the light of a broad bibliographic review and the opportunity will be taken to discuss the importance of heterozygote-related vigor through the extension of appropriate varietal structures.

* NB: IRCT, IRAT and the IRHO annual oil crops programme were merged on July 1, 1992 under the name of CIRAD-CA (annual crops department of the Center for International Cooperation in Development-Oriented Agricultural Research).

Materials and methods

Experimental methods and variables studied

The experimental methods and the variables studied have already been described in the first part of this article, and the parental material in the second (LANÇON *et al.*, 1992).

The genetic material used in this fourth part comprised the four parents and their twelve hybrids, i.e. a set of sixteen genotypes.

Method

In relation to an analysis of aptitudes in combination - which is applied to describe the potential of genotypes as parents - the comparison of the performance of the parents with that of the simple hybrids is used to study the occurrence of heterosis and homeostasis. These phenomena are studied from mean data obtained after grouping the locations together.

The homogeneity of intra parent and intra F1 variances (homeostasis) was studied using a 2-tail F test on residual mean squares from the two analyses.

It was noted that the residual mean squares for certain variables tended to increase with the means. In particular, it was noted that when the heterosis phenomenon was highest, this bias was able to mask the improved hybrid

homeostasis predicted by the theory. To provide a correction, it would also be of interest to compare the coefficients of variation.

Heterosis was expressed in percent in the following form:

(mean F1 - mean parents) / mean parents x 100

and tested by:

(mean F1 - mean parents) / [RMS_{F1}/nF1 + RMS_{par}/n_{par}]^{1/2}
(t test)

Abbreviations used:

- par.: parents;
- RMS: residual mean squares;
- n: number.

As a secondary step, a graphical approach to describe the effects of interaction with the environment will be outlined for a few variables chosen, notably in relation to the magnitude of the overall heterosis effect.

The breakdown of the heterosis (h_y) of a cross into mean (h), parental (h_p and h_q) and specific (s_{ij} or SCA) heterosis was proposed by GARDNER and EBERHART (1966), and cited by GALLAIS (1990), using the following model:

$$h_y = h + h_p + h_q + s_{ij}$$

Results and discussion

Heterosis

The superiority of a hybrid over its parents, or the heterosis phenomenon, has already been described at length in the cotton plant. According to the study conducted by WELLS and MEREDITH (1986 and 1988), the growth differential between the hybrids and their parents is mainly established at the seedling stage. This difference in vegetal mass is maintained during subsequent growth. Photosynthetic efficacy is identical in both genotypes (MURAMOTO, cited by these authors, obtained opposite results). MARANI (1968) considered the superior productivity of the hybrid to be the result of a larger number of bolls, itself a consequence of better boll retention by the hybrid.

Mean heterosis (tables 1 to 5)

Mean heterosis effects were detectable for numerous characteristics, be they morphological or related to productivity. In general they were weak or negligible for fibre and seed characteristics.

Thus, when expressed as a percentage of the mean parent, hybrid superiority could reach 20 % for yield or production per plant.

Even if the best parent is taken as a reference (heterobeltiosis), the hybrids were taller by 0.3% and more productive by close to 10 %.

This yield heterosis (fig. 1) was mainly dependent upon the number of bolls on the fruit-bearing branches (CBF) and was maintained in the two separations used in this study, and would therefore definitely be transmitted under conditions of widespread growing.

The enumeration of each type of branch and the bolls produced (undertaken in two locations, i.e. Cameroon and Togo) showed that the cross of the number of bolls on the fruit-bearing branches (CBF), and consequently the production of the entire plant, was due to a higher density of bolls per branch, and not to a greater number of fruit-bearing branches. This result is supported by that reported by MARANI (1968).

Only fibre length and seed oil content among the technological variables showed a little heterosis. This heterosis had no significant impact on yarn resistance or on elongation.

The results obtained were in complete agreement with those obtained from work performed in Africa by IRCT researchers (LEFORT and SCHWENDIMAN, 1974b; CATELAND and SCHWENDIMAN, 1976; HAU and MERDINOGLU, 1982; LANÇON, 1987) and in other parts of the world (MARANI, 1963; WHITE and RICHMOND, 1963; MILLER and LEE, 1964; YOUNG and MURRAY, 1966; LEE *et al.*, 1967; MARANI, 1968; KOHEL, 1969; KOHEL and RICHMOND, 1969; MEREDITH *et al.*, 1970; EL ADL and MILLER, 1971; THOMSON, 1971; INNES, 1973, BAKER and VERHALEN, 1975; DA SILVA *et al.*, 1985; SCHEETZ and QUISENBERRY, 1986; LUCKETT, 1989).

The conclusion from all the above work was that the heterozygote's advantage over the parent was a mean of about:

- 10 to 30 % in terms of productivity (of which 5 to 10 % of mean boll weight);
- 1 to 4 % in fibre length;
- and in a third of cases, a fibre percent above 1 %.

Most often in the literature, the dominance effects far outweighed the epistatic effects and approximately half the heterosis is transmitted to the F₂ generation (MARANI, 1968; MEREDITH *et al.*, 1970; LUCKETT, 1989). When epistatic effects were reported, e.g. for fibre percent (RFR) and its components (LID and S.I.), these were minor in comparison with the additive effects and the dominance effects (RAMEY, 1963; MARANI, 1968; VERHALEN and MURRAY, 1969), except in the case of several agricultural variables and for the fiber percentage in the LEFORT and SCHWENDIMAN experiment (1974b).

Interaction with the environment (fig. 1 to 4)

The difference between the hybrids and their parents generally increased in relation to the level of performance. In other words, mean heterosis expressed as a percentage of the average parent remained fairly constant.

This observation, which in particular can be applied to seed-cotton yield (fig. 1), is quite remarkable when the very variable growing conditions from one location to another are taken into consideration. It however provides a fairly good confirmation of the theory by which the hybrid's superiority is ever more evident as the competition between plants increases in severity (LEFORT-BUSON and DATTEE, 1986).

By contrast, 2.5 % S.L. seemed to be the exception to the rule as the difference between the hybrids and their parents was just about constant for absolute values regardless of

the value in the average parent (fig. 3). The range of lengths recorded at the test locations was from 28.5 mm to 30.0 mm; and represents a range of variation which is far smaller in comparison with the other characteristics. The conclusions drawn concerning length are therefore less precise. However, this observation merits to be confirmed in a more specific study designed to compare the advantages of the hybrid and the homozygote.

A more detailed examination of the graphs presented reveals the presence of interactions between mean heterosis and location:

- when considering yield, values obtained in Cameroon are one heterosis value above the other locations because of slightly less productive parents and slightly superior hybrids (fig. 1);

- heterosis on 2.5% S.L. was superior in Cameroon and in Togo and inferior in Chad and Côte-d'Ivoire (fig. 3);

- the interactions were even stronger as regards 50% S.L. (fig. 4). Mean heterosis was highest in Cameroon, whereas values in Chad did not show any heterosis.

We can consider from these few observations that heterosis and the depression of inbreeding were more sensitive in Cameroon than in the other locations, particularly in Chad. However, the soil and climatic parameters do not allow these differences to be interpreted within the extent of the heterosis.

Parental heterosis and specific heterosis (table 6)

The extreme values observed in the crosses between common parents are indicated in percent of mean parent in the first part of table 6 and in absolute values in the second part.

Of the seven variables employed in this analysis, it was mean heterosis that appeared as preponderant in five, i.e. those where we were able to demonstrate a mean significant heterosis phenomenon (RDT, CBF, L25, L50 and GHL).

As far as yield and fruit-bearing branch production were concerned, the other components of the heterosis did not seem to play such an important part as that played by mean (or general) heterosis. This confirms the weak specific genetic effects demonstrated in the first part of the analysis.

By contrast, specific heterosis was manifest for the two length variables that simultaneously demonstrated a lower degree of heterosis and significant specific aptitude effects when combined.

For the two variables for which we were unable to demonstrate any mean heterosis, the specific or parental forms of heterosis played an equivalent part, even if this was minor.

The creation of hybrid varieties from the genetic material used would require the development of high performance combinations. In practice, we could select parents that presented both high intrinsic productivity and good specific combination aptitude for technological characteristics (length and fibre percentage) when combined.

Homeostasis

Yarn characteristics are the result of a combination of the intrinsic qualities of the fibre. These are complex variables which, for this reason, were not taken into consideration in this part of the analysis.

It is generally recognized that the hybrid's vigor in relation to pure parental lines is accompanied by less sensitivity to environmental variations. The phenotypic variability of the hybrid would thus be less than that of the parent, showing improved homeostasis. This theory is in opposition to that of LERNER (1954), cited by KOHEL (1969). For this author, evolution has selected a system of homeostasis in relation to the reproduction system employed. Thus, the hybrids of naturally heterozygote allogamous plants show better homeostasis than those of the parental lines, whereas, the opposite is true in autogamous plants. The results in this field appear to be contradictory among the different authors.

Multisite analyses of variance performed independently on parents and on hybrids have explored three different roads:

- by comparing residual variances (variance of residues) based on the hypothesis that a difference in homeostasis could be detected even by small changes in the environment;
- by comparing the variances of interactions between genotypes and locations;
- by examining the regression curves for each genotype on the mean of the entire set which characterises the biological potential of the site (SIMMONDS, 1979). EBERHART and RUSSELL (1966) considered that any estimation of stability must be founded both on the slope of the curve and by the regression deviation. This latter calculation, which has been criticised by WESTCOTT (1986) for being too dependent upon the genotypes present, has not been performed here.

The location factor takes account of a larger number of sources of variability and is therefore free of certain experimental errors which in certain cases can result in a proportional increase in a given observation (e.g. the case for enumerations or harvests).

Comparison of intra-parental and intra-F1 variances

None of the variances for the parental residual variances were significantly different from the hybrid residual variances for any of the variables studied. We cannot therefore conclude that any difference exists from a homeostasis point of view between the parental lines and

the F1 hybrids that could be related to their homozygous character (tables 7, 8, 9 and 10).

Comparison of interaction variances (tables 8 and 9)

The multisite analysis of variance performed independently on the hybrids and on their parents demonstrated both types of interaction between genotypes and sites.

By considering that residual variances are similar for the parents and for the hybrids, one can compare the variances of the interactions using an F test on the mean squares of the interaction (table 8). The parents were seen to be in a more sensitive interaction with the site for ginning yield and for strength than were the hybrids ($p = 0.05$).

The values estimated for interaction variances, presented in table 9, allow the amplitude of the interactions to be compared while avoiding adoption of the hypothesis of residue homogeneity. On the other hand, one cannot associate an exact F test with these comparisons.

One or the other of these presentations shows a trend toward greater fibre stability and quality in the hybrids than in the parents.

Few authors have taken an interest in the differences in stability between the genetically homozygous and heterozygous structures as predicted by the theory. Our results are similar to those of KOHEL and WHITE (1963), KOHEL (1969), MEREDITH *et al.* (1970) and GREEN and CULP (1990) who found that the interactions with the environment were generally more pronounced in pure lines or in doubled haploids than in F1 or F2 hybrids. This was particularly true for a small number of technological variables (length, elongation, strength, micronaire index and S.I.), which supports our own conclusions.

Comparison of regression curves (table 10; figures 5 to 12)

The hybrids' seed cotton yield responded more clearly than that of the parents to an improvement in environmental conditions. The slopes of the regression curves presented in table 10 were steeper (fig. 5 and 6). As we have already shown (fig. 1), heterosis was proportional to mean yield.

The robustness of the hybrids, measured on the ordinate at the origin of the regression curve, was generally a little above that of the parents. The G 93-3 parent was, however, the most stable and robust genotype.

The overall dispersion of the points around the curve measurable by the coefficient of correlation between the two variables, is not very different between the parents and the hybrids.

The extent of the interactions between heterosis (parental or specific) and environment as regards seed cotton yield can also be visualized as shown in graphs 7 to 12 which represent the regression of each hybrid and its two parents on the mean yield at each.

It can be seen that the hybrids' behavior is very different from one to another.

Two crosses out of six, IRMA 2364 x U 195 (fig. 7) and U 195 x F 264-12 (fig. 11) were always better than each of the parents, and this regardless of the location's yield potential.

Conclusion

The use of the heterosis effect in the cotton plant has been the subject of considerable work over the last few years. The production of hybrid cultivars has been tried in several countries (principally in the United States, Israel and India). Several marketed varieties have been developed: interspecific *G. hirsutum* x *G. barbadense* F1 hybrids, intraspecific *G. hirsutum* hybrids (at the F1 or F2 stage) and, more recently, interspecific *G. herbaceum* x *G. arboreum* hybrids in India.

It is only in India, and since the beginning of the 1970s, that the growing of hybrids has been launched in a significant manner, and this thanks to the development of seed fields where the female plants are castrated manually by numerous low-paid field workers. The cost of this hybrid seed remains nevertheless twenty times higher than that of classical seed (anon., 1990).

The interspecific *G. herbaceum* x *G. arboreum* hybrid presents considerable heterosis both as concerns productivity and technology, notably in fibre length. Only India is currently using this type of hybrid.

The interspecific *G. hirsutum* x *G. barbadense* hybrid is productive, but its cycle is long and its fibre insufficiently mature. If the use of early parents with an elevated micronaire index could produce hybrids of acceptable fibre maturity, the production, which is situated between that of the two parents, would be difficult to classify by usual standards and therefore difficult to market to modern industry. This hybrid was developed in India; attempts in other countries (notably Israel) do not seem to have produced any commercial success despite a considerable effort in international promotion. Research work conducted in Africa on this type of hybrid (LEFORT and SCHWENDIMAN, 1974a; SCHWENDIMAN and LEFORT, 1974; ANO *et al.*, 1983; GUIBORDEAU and HEQUET, 1985) concluded that it was poorly adapted to the local growing system (cycle excessively long, susceptibility to blight).

The intraspecific *G. hirsutum* hybrid has demonstrated a productivity potential above that of pure lines in all comparative trials conducted under numerous conditions,

Crosses involving parent G 93-3 (fig. 8, 10 and 12) were only above the parents' level in high yielding environments. This parent, which bears small bolls and expresses fruiting-type production, was shown to be intrinsically productive in Togo when sown late and with a production structure that was slightly atypical.

The IRMA 2364 x F 264-12 hybrid (fig. 9) showed better cotton production than its parents at low levels of yield only.

particularly as concerns the density of extended plants which are under considerable hydric stress (DAVIS, 1978; SCHEET and QUISENBERRY, 1986). The hybrid has shown slight heterosis for length and seems less sensitive to environmental variations than the fixed varieties.

The implementation of a program of selection for hybrid extension is based on the control of seed production.

The discovery in the United States (by MEYER, 1975) of cytoplasmic male sterility of interspecific origin (*G. harknessii*) galvanized the efforts of American plant breeders. However, 15 years later, this research has practically been abandoned: the cytoplasm of the wild species seems to induce a loss of fertility at high temperature and this leads to unstable yield (WEAVER, 1986; CANORIOS and DAVIS, 1986).

Other authors recommend the use of gametocides (Chembred TM) or the system of male genetic sterility (ms 5-6). The chemical technique was explored by OLVEY (1986) with the marketing of the Pennwalt hybrids, a system that was still productive in 1990. The second technique, ms 5-6, does not induce the unfavorable side effects recorded with cytoplasmic male sterility (WEAVER, 1986). It does, however, present the inconvenience of a F2 in disjunction (15 fertile for 1 sterile), which, in the case of satisfactory pollenization, could be compensated by higher productivity in sterile males than in normal plants (trophic transfer of pollen to the ovule).

The use of male sterility-inducing techniques does not seem to liberate the grower from the operation of manual pollenization as pollen insects (notably bees) tend not to visit the sterile male flowers.

The experiment that we have presented here represents a sample of variability that is currently selectable in Africa; it is therefore logical to now discuss the possible use of heterosis effects demonstrated under African growing conditions. In other words, we must now consider the economic possibilities of this genetic phenomenon and its possible use in varietal creation.

It should first be recalled that seed production in French-speaking Africa and South of the Sahara is not a cost-effective production factor. Under these conditions, a hybrid's yield is evaluated directly in terms of additional production per hectare, seed-production costs being borne by the company that distributes the seeds and, in return, purchases the seed cotton from the growers.

If we consider that the problem of the control of male sterility is resolved and that the creation of hybrid seeds continues to use manual pollenization, i.e. representing 25 working days/ha (according to PATEL and CATEL, cited by ROUX, 1960), it would be necessary for the hybrid cotton plant to produce at least 150 kg/ha of supplementary seed cotton. If we consider that the F1 hybrid can produce 10 % more than the best of its parents, and this regardless of the level of intensification, this would only be profitable for pure line cotton plants producing more than 1 500 kg/ha. This level of yield is only reached by a minority of producers in Africa.

Under the same conditions, the production of F2 hybrids, which is envisaged only from a productivity point of view, can through the introduction of a supplementary generation of multiplication using natural pollenization, bring down the cost of seed hybridization to about 5 kg/ha of seed cotton, and this for a coefficient of multiplication of about 30. Under these conditions and with an yield gain of about 5 % over the best parent, the production of F2 seed would still be justified regardless of the yield of the homozygous lines.

The advantages of composites has been discussed by WALKER (1963) and studied firstly in Uganda by researchers from the Cotton Growing Corporation, and

then by a team of geneticists from the IRCT at the end of the 1970s. The syntheses of this work, which were published by RIGGS (1970) and by ROUX (1979) do not, however, enable a definitive conclusion to be drawn. In general, composite productivity was slightly higher than the mean of its components, thanks perhaps to a residue of heterosis character. But it remained below that of the best constituent. The mean values for most of the other composites' characteristics also appeared to be at the same level as the mean of its constituents. Neither the composites' response to the environment (stability, robustness), nor their evolution during multiplication phases (selection or derivative) were sufficiently specified.

Under African conditions of cotton growing development, where the seeds are a costless production factor, and where yield is moderate (an average of around 1t/ha seed cotton), it would not currently seem useful to recommend research into the use of heterosis. This could be envisaged through very careful organization where the most productive growers (obtaining yield of above 1.5 t/ha) could be considered as seed-producing peasants and where the others would then use advanced generations (F2 or F3). Such a seed-production system would result in a differentiated marketing system within the same purchasing center, something that is difficult to imagine at the moment.

Nevertheless, the systems used for seed distribution in French-speaking Africa can evolve, particularly in certain countries which are starting to fix a sale price with the peasants for this production factor. The research workers, who anticipate development requests, should therefore continue to evaluate the material available and identify the genetic stock which, once crossed, would produce the best heterosis.

Estudio en varios sitios de un dialelo con cuatro genitores selectos procedentes de la red algodonera africana

IV.- Heterosis y homeostasis

J. Lançon, B. Bachelier, J.-L. Chanselme, D. Dessau,
C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane.

Resumen

Cuatro variedades o líneas de élite, seleccionadas en la red algodonera africana y sus doce híbridos son estudiados simultáneamente en dos localidades de Africa del Oeste, Côte-d'Ivoire y Togo, y dos localidades de Africa central, Camerún y Chad.

La comparación de las variancias residuales no permite poner de relieve ninguna diferencia de homeostasis entre los padres y los híbridos. En cambio, parece que los padres manifiestan por un pequeño número de variables tecnológicas (longitud y tenacidad) una mayor reactividad a las variaciones del medio.

La heterosis media es importante únicamente en lo referente al rendimiento (+ 22%) y se realiza mediante un aumento del peso capsular (+ 9%) y del número de cápsulas por planta (+ 12%).

Expresada con respecto al mejor padre, la heterosis del rendimiento es positiva (+ 9%).

Entre las características tecnológicas, solamente las longitudes 2,5% S.L. y 50% S.L. y el contenido de aceite del grano tienen importancia heterótica (+ 2%).

Entre los componentes de la heterosis, la heterosis media desempeña el papel más importante, siendo la heterosis parental casi siempre despreciable. Globalmente, la heterosis media para el rendimiento varía poco en valor relativo, cualquiera que sea el nivel de producción del ensayo, mientras que la heterosis media para la longitud es bastante constante. Sin embargo, las interacciones entre la heterosis y el medio son detectables.

PALABRAS CLAVE: algodón, *Gossypium hirsutum*, heterosis, homeostasis, Africa occidental, Africa central.