

# HYBRIDATION INTERSPECIFIQUE ET AMELIORATION DU BLE

par Y. CAUDERON

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes - I.N.R.A. - Versailles (France)

## PLAN

### I. INTRODUCTION.

### II. LE GENRE TRITICUM, ORIGINE ET EVOLUTION.

1. Mise en évidence de la série polyploïde.
2. Relations phylogénétique entre les différents groupes: détermination des formules génomiques et origine des génomes constitutifs.
3. Homéologie des génomes et diploïdisation des Blés.
  - 3.1. Assignation à chaque génome des ses sept paires de chromosomes.
  - 3.2. Identification des sept groupes homéologues.
  - 3.3. Processus génétique de la diploïdisation des Blés polyploïdes.
4. Homéologies interspécifiques et relations avec les genres voisins.

### III. APPLICATIONS A LA SELECTION.

1. Introduction d'allèles sur des loci déjà existants en faisant appel aux recombinaisons entre chromosomes homologues.
2. Synthèse du Blé tendre.
3. Synthèse d'espèces nouvelles.
  - 3.1. Amphiploïdes.
  - 3.2. Amphiploïdes partiels (additions, restructuration de génomes) et lignées d'addition.
  - 3.3. Lignées de substitution.
    - 3.3.1. Recherche du groupe d'homéologie.
    - 3.3.2. Recherche de la paire la mieux compensée.
4. Création de lignées de translocation.
5. Création de lignées de recombinaison par induction d'appariement homéologue et crossing-over.
6. Création de lignées alloplasmiques interspécifiques.
7. Production d'haploïdes.

### IV. CONCLUSION.

## I. INTRODUCTION.

En dépit des progrès accomplis depuis quelques décades, l'amélioration des plantes par hybridation interspécifique reste un problème difficile, surtout lorsqu'il s'agit de croisements entre espèces génétiquement très éloignées (5). Dans ce cas, en effet, l'absence ou la faible fréquence d'appariement entre les chromosomes des espèces parentes conduit, le plus souvent, à des formes stériles à la première génération. Elle limite les possibilités d'introduction, par recombinaison, de gènes étrangers utiles dans le contexte génétique de l'espèce cultivée soumise à la sélection.

De ce point de vue, le Blé occupe une situation privilégiée, par la compréhension que nous avons de sa structure, de son origine et de ses relations avec les genres voisins. Dans le cas du Blé tendre, *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare* M. K.,  $2n=42$ , d'importantes découvertes concernant le contrôle génétique de la méiose ont permis de préciser la nature des obstacles à la recombinaison entre des chromosomes qui ne s'apparient pas normalement, et de mettre au point des méthodes permettant d'induire et d'utiliser de telles recombinaisons.

Ces méthodes ne sauraient être bien comprises sans une parfaite connaissance des faits de base que nous allons rappeler.

Précisons tout d'abord que, dans la tribu des *Triticaceae*, dont fait partie le genre *Triticum*, la délimitation des genres est assez difficile à établir et qu'elle est encore sujette à controverses (34). Pour la compréhension de ce qui va suivre, et par souci de simplification, nous adopterons la classification présentée par MORRIS et SEARS (36), classification dans laquelle on ne reconnaît que quatre espèces collectives au sein du genre *Triticum* L. (sensu stricto):

<i>Triticum monococcum</i> L.	$2n = 14$
<i>Triticum turgidum</i> L.	$2n = 28$
<i>Triticum timopheevi</i> (Zhuk.) Zhuk	$2n = 28$ ou $42$
<i>Triticum aestivum</i> (L.) em. Thell	$2n = 42$

Les nombreux *taxa* considérés autrefois comme des espèces ont été répartis, comme sous-espèces ou variétés, à l'intérieur de chacun de ces groupes. Par contre, nous conserverons aux *Aegilops* leur statut générique.

## II. LE GENRE TRITICUM, ORIGINE ET EVOLUTION.

Dans ce rapide tour d'horizon, seules les étapes majeures seront évoquées:

— Mise en évidence de la série polyploïde.

- Relations phylogénétiques entre les différents groupes: détermination des formules génomiques et origine des génomes constitutifs.
- Homéologie des génomes et diploïdisation des blés polyploïdes.
- Homéologie interspécifique et relations avec les genres voisins.

### 1) MISE EN EVIDENCE DE LA SERIE POLYPLOIDE.

C'est SAKAMURA (47) qui, en 1918, a montré le rôle de la polyplôidie dans l'évolution des Blés, et qui a précisé que les trois grands groupes naturels, EINKORN (Engrains) EMMER (Amidonniers) et DINKEL (Epeautres), reconnus par SCHULZ (51) en 1913 avaient respectivement 14, 28 et 42 chromosomes; dans cette série polyplôide, avec  $x = 7$  pour nombre de base, on observait un comportement méiotique de diploïde pour chaque groupe (7, 14 ou 21 bivalents) et une hérédité disomique. On pouvait donc admettre qu'il s'agissait d'alloplôides et, dans cette hypothèse, trois espèces diploïdes différentes devaient avoir participé à l'édification du genre par une succession de croisements et de doublements chromosomiques. Ces trois espèces AA, BB et DD avaient apporté chacune une série différente de sept chromosomes (*un génome*).

### 2) RELATIONS PHYLOGENETIQUES ENTRE LES DIFFERENTS GROUPES: DETERMINATION DES FORMULES GENOMIQUES ET ORIGINE DES GENOMES CONSTITUTIFS.

La formule génomique des différents Blés a été déduite de l'analyse comparative des comportements méiotiques d'hybrides réalisés entre des Blés de chacun des trois groupes. Cette méthode d'*analyse génomique* consiste à estimer le degré d'homologie génétique de deux espèces d'après la fréquence et la nature des associations chromosomiques observées à la méiose de leurs hybrides F<sub>1</sub>. Entre l'*homologie* qui implique l'association régulière de deux ou plusieurs chromosomes, et l'absence d'homologie qui implique l'absence d'association ou *asyndèse*, on a défini l'*homéologie*: des chromosomes homéologues ont conservé quelque similitude dans l'arrangement linéaire de leurs gènes et sont encore susceptibles de s'associer dans certains cas (3, 25).

Les résultats des analyses sont l'aboutissement de recherches aujourd'hui bien connues dont les plus décisives ont été conduites par KIHARA (22 à 25) et par SAX (48, 49) dans les années 1920. Ils ont permis de préciser les relations phylogénétiques entre les différents Blés, et de proposer, pour chaque groupe, les formules génomiques suivantes:

*Triticum* 2 x : AA  
*Triticum* 4 x : AB/AB  
*Triticum* 6 x : ABD/ABD

Le génome A est commun aux trois groupes et on ne l'a décelé nulle part ailleurs dans la tribu des *Triticeae* (= *Hordeae*) à laquelle se rattache le genre *Triticum*.

Les Blés 4 x et 6 x ont en commun le génome B.

D n'existe que chez les Blés tendres.

Ces analyses confirment l'hypothèse de départ; les formules génomiques la concrétisent et montrent bien que les chromosomes des trois espèces ainsi réunies ne sont pas en mesure de s'associer à la méiose (cf. tableau 1).

L'identification de l'espèce ayant apporté le génome D (25) résulte également de l'analyse génomique d'une série d'hybrides interspécifiques impliquant divers Blés (*T. aestivum*, *T. turgidum*) et divers *Aegilops* (*cylindrica*, *caudata*, *squarrosa*), analyse qui a abouti à la conclusion que l'*Aegilops squarrosa* était le donneur de ce génome (cf. tableau 2).

Ceci fut confirmé d'ailleurs en 1946, quand MAC FADDEN et SEARS (33) réalisèrent la synthèse expérimentale d'un Blé hexaploïde à partir du croisement entre un Blé tétraploïde (*T. turgidum* ssp. *dicoccoïdes*) et *Ae. squarrosa*. A partir de ce croisement, ils ont tout d'abord obtenu des hybrides F<sub>1</sub>, à méiose asyndétique, et stériles. Mais le traitement à la colchicine leur a permis de doubler le nombre de chromosomes et d'isoler un amphiploïde à méiose normale (21 bivalents), fertile, et morphologiquement très proche de l'Epeautre — amphiploïde qui avait en outre la structure d'un blé puisqu'en croisement avec ceux-ci il produisait des F<sub>1</sub> fertiles, à méiose régulière.

Un autre type d'analyse a enfin permis également de confirmer la présence du génome de l'*Ae. squarrosa* chez le Blé tendre. Elle est due à RILEY et CHAPMAN (43) qui, en 1960, ont obtenu l'hybride (*T. aestivum* x *Ae. squarrosa*) chez lequel ils ont observé 7'' et 14' à la méiose.

Bien qu'elle n'ait pas été la seule méthode d'approche, l'analyse génomique a joué un rôle primordial dans la recherche de l'origine des génomes A et D, probablement d'ailleurs en raison du fait que ces deux génomes ne se sont guère différenciés depuis leur incorporation dans le Blé tendre et que leurs chromosomes sont encore susceptibles de s'associer et de se recombiner normalement avec ceux de leurs progéniteurs.

Pour ce qui est du génome B le problème reste entier. En effet, aucune des hypothèses avancées en ce qui concerne son origine n'a pu faire l'objet d'une démonstration suffisamment convaincante pour être acceptée (6, 27).

De nombreuses espèces de la tribu des *Triticeae*, rattachées aux genres *Triticum*, *Aegilops*, *Agropyron* ou *Haynaldia* ont été proposées. L'analyse génomique n'a permis d'en retenir aucune.

L'hypothèse de l'*Ae. speltoides* (ou d'un ancêtre voisin progéniteur de la section *Sitopsis* à laquelle se rattache cette espèce) comme responsable du

génomme B a été la plus largement explorée, et elle repose sur des bases expérimentales très nombreuses: analyses comparatives de morphologie, de biochimie (A.D.N., isozymes, protéines, etc...), de cytologie (caryotypes), de génétique (contrôle génétique de la méiose), d'écologie, de phytogéographie. Pour aussi valables qu'ils soient, ces indices ne sont pas décisifs. Ils semblent indiquer cependant que le problème est complexe et notamment que le génome B a été profondément modifié par rapport à celui de son (ou ses) progéniteur(s) depuis son incorporation chez les Blés polyploïdes.

### 3) HOMELOGIE DES GENOMES ET DIPLOIDISATION DES BLES.

De par sa nature hexaploïde, le Blé tendre pouvait constituer un matériel particulièrement favorable à toutes les analyses impliquant la manipulation des *aneuploïdes*. Ceux-ci furent obtenus par SEARS (52, 54, 55, 58), qui a isolé et étudié, outre les 21 types de monosomiques possibles, toute une série de dérivés: *nullisomiques*, *trisomiques*, *tétrasomiques*, *ditélosomiques*, etc.... C'est à partir de ce matériel qu'on a pu démontrer l'homéologie entre les chromosomes des trois génomes. L'existence de relations phylogénétiques assez étroites entre les génomes A, B et D avait été soupçonnée de longue date, du fait de la nature des ségrégations observées au cours de l'étude de certains caractères, pour lesquels il y avait, suivant le croisement un ou deux, ou trois couples d'allèles en jeu. Mais la notion d'une homéologie spécifique (1A, 1B, 1D, etc...) n'est apparue clairement qu'après l'obtention et l'étude cytogénétique d'une série d'hybrides réalisés avec des aneuploïdes.

La démonstration en a été faite en trois étapes:

- assignation à chaque génome de ses sept paires de chromosomes;
- identification des sept groupes homéologues;
- découverte du processus génétique de la diploïdisation des Blés polyploïdes.

#### 3.1. Assignation, à chaque génome, de ses sept paires de chromosomes.

SEARS (52) et OKAMOTO (38) ont pu attribuer à chacun des génomes ses sept paires de chromosomes respectives par le biais d'analyses cytologiques effectuées sur deux types de F<sub>1</sub>.

Les premières étaient issues de croisements entre les deux monosomiques de Chinese Spring ( $2n = 41, 20'' + 1$ ) et des Blés tétraploïdes ( $2n = 28, AB/AB$ ), et elles ont permis l'attribution de ses chromosomes au génome D: parmi les 21 types de F<sub>1</sub> obtenues, il a suffi de repérer celles des plantes à  $2n = 34$  qui formaient  $14'' + 6'$  plutôt que  $13'' + 8'$ .

Les secondes ont été obtenues en croisant un amphiploïde (*T. monococcum* x *Ae. squarrosa*),  $2n = 28, AD/AD$  avec 14 ditélosomiques déficients chacun

pour l'un des bras d'un chromosome des génomes A et B. Cette expérience a permis la discrimination entre les chromosomes de ces deux génomes: on obtient en effet deux types de  $F_1$ , les unes avec ( $13'' + ht'' + 7'$ ) chez lesquelles le télosome est associé avec un chromosome du génome A, les autres avec ( $14'' + 6' + t'$ ) chez lesquelles le télosome n'a pas trouvé de partenaire et appartient par conséquent au génome B.

### 3.2. Identification des sept groupes homéologues.

Les sept groupes de trois chromosomes homéologues ont été établis par SEARS (54) sur la base de ressemblances morphologiques entre les différents nullisomiques ( $2n=40, 20''$ ) d'une part, entre des lignées nulli-tétrassomiques ( $2n=42, 19'' + 1^{IV}$ ).

Dans le cas des nullisomiques ce sont les déviations morphologiques liées à la déficience de la paire de chromosomes qui ont servi de base à la classification.

Dans le cas des nulli-tétrassomiques, c'est l'aptitude d'une paire, représentée deux fois (= tétrassomique), à compenser les déviations occasionnées par la déficience d'une autre paire (= nullisomique) qui a été utilisée. Bien entendu, la compensation n'est pas toujours absolument parfaite, mais, dans certains groupes (1, 3, 7) elle est si bonne que le nullitétrassomique ne se distingue guère du Blé euploïde normal. Compte tenu de ces convergences, SEARS a conclu à une similitude de fonction génétique qu'il a définie comme l'*homéologie*.

On peut désormais classer les chromosomes du Blé dans un tableau à double entrée (tableau 3) et conclure à une parenté entre génomes beaucoup plus étroite que ne le laissent supposer le comportement méiotique du Blé tendre et la formule génomique qu'on lui a donnée.

### 3.3. Processus génétique de la diploïdisation des Blés polyploïdes.

La structure *alloploïde segmentaire* des Blés polyploïdes, état voisin de l'autoploïdie, ne fut toutefois définitivement démontrée qu'après la découverte simultanée par OKAMOTO (37) et par RILEY (39, 42), du rôle diploïdisateur du chromosome 5B.

Le mode d'action du système génétique responsable a fait l'objet d'études intensives surtout de la part de l'équipe de RILEY (40) à Cambridge. Sa mise en évidence résulte de l'analyse comparative d'haploïdes ou de nullihaploïdes déficients pour l'un des 21 chromosomes.

Ces comparaisons ont permis de montrer que les nulli-haploïdes déficients pour le chromosome 5B avaient un comportement unique. En effet, alors que chez tous les autres, la méiose est quasi-asyndétique, ceux-ci présentent

de nombreuses associations parmi lesquelles les trivalents dominent. Des déviations dans le même sens sont d'ailleurs observées chez de nombreux hybrides interspécifiques, chez les nullisomiques 5B et chez les amphiploïdes déficients pour le chromosome 5B.

L'utilisation, dans les croisements, de lignées de Blé marquées cytologiquement (*télosomiques, isosomiques*), l'induction de mutations, ont permis ensuite de localiser le facteur génétique Ph responsable et d'en préciser les effets.

Ainsi, la limitation de l'appariement chromosomique aux seuls homologues chez les Blés polyploïdes résulterait de l'activité d'un seul locus situé dans la partie distale du bras long du chromosome 5B. Le système mis en cause agirait sur la première phase (appariement) plutôt que sur la seconde (recombinaison par crossing-over). La façon d'opérer du système inhibiteur d'appariement entre chromosomes homéologues reste obscure bien que diverses hypothèses aient été avancées (contrôle génétique de la distribution spatiale des partenaires potentiels dans les cellules, de la durée de certaines phases décisives de la méiose, etc...).

Si l'allèle Ph est le plus actif, le plus facile à mettre en évidence et le moins difficile à exploiter dans la pratique, il faut préciser cependant que le contrôle global de la méiose est assuré par un système génétique très complexe ou interviennent de nombreux gènes, les uns inhibiteurs, les autres modificateurs de cet effet. On a d'ailleurs démontré que les chromosomes des groupes 3 et 5 étaient impliqués dans sa régulation (40).

#### 4) HOMEOLOGIES INTERSPECIFIQUES ET RELATIONS AVEC LES GENRES VOISINS.

La démonstration des homéologies interspécifiques est le résultat d'expériences entreprises dans le cadre de la recherche de l'origine et de l'évolution des Blés, mais également aussi dans celui des programmes de sélection par hybridation interspécifique dont elle est un peu le sous-produit inattendu.

Avant d'énumérer les méthodes de sélection, il convient donc d'en rappeler brièvement les points essentiels.

Dans la tribu des *Triticeae*, on reconnaît généralement deux soustribus: *Hordeineae*, *Triticineae*. Chez cette dernière, outre le genre *Triticum* (*sensu stricto*), on a coutume de distinguer quatre autres genres, *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale*, *Haynaldia*, qui constituent une source de gènes d'un intérêt agronomique certain: par exemple des résistances aux maladies, au froid, à la sécheresse, etc..., d'un type parfois nouveau, souvent supérieur à ce que l'on connaît chez le Blé (résistances non-spécifiques, plus générales, à certains parasites, par exemple). D'où l'idée, déjà forte ancienne, puisqu'elle remonte au début de ce siècle, de recourir à l'hybridation interspécifique dans les

programmes d'amélioration du Blé. Bien qu'il n'y aît guère d'obstacles insurmontables au niveau des croisements, puisque toutes les combinaisons hybrides sont possibles soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire d'espèces-ponts, on obtenait cependant des hybrides stériles. En effet, les chromosomes des espèces parentes réunis chez l'hybride ne s'apparient qu'exceptionnellement à la méiose. Depuis la découverte des propriétés polyploïdisantes de la colchicine, on s'était bien orienté vers la création, l'étude et l'exploitation des amphiploïdes, mais les résultats avaient été décevants (41). *Ces amphiploïdes avaient conservé certains défauts de leurs parents, ce qui les rendait impropres à la culture.* Par ailleurs, ils manquaient aussi souvent de stabilité chromosomique et de fertilité.

Par une série de recroisements par le Blé, en sélectionnant dans les descendance pour des caractères de l'espèce étrangère, on a alors isolé des *lignées d'addition*, c'est-à-dire des individus possédant le stock diploïde complet du Blé avec, en addition, le ou les chromosome(s) responsable(s) des caractères soumis à la sélection. Si, sur le plant théorique, ces lignées marquaient un progrès énorme, puisqu'elles permettaient de préciser le déterminisme des caractères transférés, leur utilisation en culture restait aléatoire. *Elles étaient morphologiquement très proches du Blé mais elles étaient presque toujours ou moins fertiles, ou moins stables.*

Tous ces résultats compromettaient gravement l'avenir de tels programmes puisqu'ils montraient clairement l'absence de recombinaisons entre les chromosomes du Blé et ceux des espèces avec lesquelles on avait pu les croiser.

Toutefois, lors de la réalisation des programmes de sélection, plus ou moins empiriques, quelques chercheurs avaient pu isoler des formes hexaploïdes parfaitement valables. On peut citer, parmi d'autres, les blés Zorba et Weiique (61) (issus de croisements Blé x Seigle, résistants aux Rouilles et à l'Oïdiur), Agrus (issu de croisement Blé x *Agropyron*, résistant à la Rouille noire) (62). La confrontation, par croisement, de ces lignées avec des Blés a montré qu'il s'agissait en réalité de *lignées de substitution* dans lesquelles l'une des paires de chromosomes du Blé (accepteur) a été remplacée par l'une des paires de chromosomes de l'espèce étrangère (donneur). Comme ces lignées étaient aussi vigoureuses et aussi fertiles que des Blés, donc utilisables en culture, on chercha à en fabriquer systématiquement, en croisant des lignées d'addition avec la série des vingt-et-un monosomiques isolés par SEARS. On s'aperçut alors que les substitutions ne se faisaient pas au hasard, que seules certaines d'entre elles donnaient des individus viables, sans anomalies phénotypiques, en fait des Blés presque normaux. Par analogie avec les compensations nulli-tétrasonomiques observées chez le Blé, SEARS (56) introduisit alors la notion d'*homéologie* et de *spécificité des substitutions*: une lignée de substitution n'a de chances d'être viable que dans la mesure où le chromosome de l'espèce étrangère peut compenser génétiquement le déséquilibre occasionné



par la perte du chromosome du Blé, ce qui implique, bien entendu, une certaine similitude de fonction.

Compte tenu de la structure du Blé, pour un chromosome étranger, on pouvait donc espérer obtenir au moins trois lignées de *substitution optimale*, une pour chacun des trois chromosomes du groupe d'homéologie adéquat, avec, peut-être, une meilleure compensation pour l'un deux, le plus proche génétiquement du chromosome étranger.

Pour le moment, peu d'expériences systématiques ont été entreprises pour confirmer cette hypothèse. La plus démonstrative est due à l'équipe de RILEY (45) qui a pu démontrer l'homéologie d'un chromosome d'*Ae. comosa* avec le groupe 2 du Blé. Par contre, de nombreuses lignées de substitution « optimale » ont été isolées fortuitement, et identifiées par croisement avec les monosomiques (19, 20). En outre, leur groupe d'homéologie a été déterminé.

Les résultats de l'analyse cytologique des nombreux hybrides réalisés en vue de préciser le déterminisme génétique de la diploïdisation des Blés conduisaient aux mêmes conclusions.

La possibilité de neutraliser l'allèle Ph, soit en enlevant le chromosome 5B, soit en supprimant son effet en faisant agir des systèmes homéologues découverts dans le même temps chez certains *Aegilops* (*speltoïdes* ou *mutica* notamment), levait l'obstacle aux recombinaisons constaté dans les descendances d'hybrides interspécifiques, entre les chromosomes du Blé et ceux des espèces voisines.

Au cours d'expériences qui seront précisées ultérieurement (paragraphe 5), on a pu en effet induire des recombinaisons entre les chromosomes du Blé tendre et ceux d'autres espèces (*Agropyron* ou *Aegilops*) en supprimant l'allèle Ph (défiance du chromosome 5B) ou en neutralisant son action grâce à l'intervention des systèmes inducteurs d'appariement entre chromosomes homéologues découverts chez les *Aegilops*.

Toutes ces découvertes ont permis, du même coup, d'envisager les programmes de sélection sous un jour nouveau.

### III. APPLICATION A LA SELECTION.

Les progéniteurs, et d'une manière générale, toutes les formes primitives ou espèces apparentées au Blé, ont fait l'objet de prospections et d'études intensives au cours des dernières décades, et ils sont aujourd'hui bien connus, de même que les méthodes qui permettent de les exploiter en croisement avec les Blés.

Ainsi les possibilités d'intervention en matière de sélection sont nombreuses et variées, avec des niveaux d'introgession divers permettant de répondre à

des problèmes d'ampleurs très différentes. Nous allons les énumérer maintenant, en donnant quelques exemples; auparavant, il est important de souligner que, très souvent, le sens du croisement est important. Pour ne citer qu'un seul exemple, sur lequel nous reviendrons, on peut rappeler que la stérilité mâle induite par le cytoplasme de *Triticum timopheevi* (la plus couramment utilisée dans les programmes de sélection de Blés hybrides) est issue d'un croisement à partir duquel on avait tout d'abord cherché à introduire chez le Blé tendre des gènes de résistance aux maladies de l'espèce tétraploïde.

#### 1. INTRODUCTION D'ALLELES SUR DES LOCI DEJA EXISTANTS EN FAISANT APPEL A DES RECOMBINAISONS ENTRE CHROMOSOMES HOMOLOGUES.

Puisqu'on en connaît la structure et, au moins en partie, l'origine on peut recombinaison les Blés avec leurs progéniteurs en choisissant ceux-ci d'après leurs caractéristiques agronomiques et en utilisant pleinement leur variabilité.

Le cas le plus classique est celui des croisements (Blés durs x Blés tendres),  $F_1$  à  $2n=35$ ,  $14'' AB+7' D$ , exploités systématiquement dès les années 1920 pour introduire notamment des gènes de résistance à la Rouille noire (*Puccinia graminis ssp. tritici*). Parmi les cultivars issus de ce genre de croisements on peut citer le Blé tendre *Thatcher* commercialisé en 1934. Jusqu'à une date récente, ce Blé a été largement cultivé en Amérique du Nord.

En France, les travaux récents de GRIGNAC (16), à la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier, ont permis d'obtenir, dans les descendance de croisements ( $6x \times 4x$ ), les cultivars de Blés durs *Durtal* et *Tom Clair*, ainsi qu'une variété de Blé tendre *Chrismar*. Ce dernier a souffert de la très grande sensibilité à la Rouille jaune du géniteur tétraploïde. Dans les programmes de GRIGNAC, les objectifs poursuivis ont été, pour l'essentiel, dans le cas des Blés durs, introduction de la résistance à la Rouille brune issue du géniteur hexaploïde, raccourcissement de la paille, augmentation du tallage et de la résistance à la verse avec, *in fine*, une amélioration remarquable de la productivité et de l'aptitude à l'intensification.

Dans le cadre de ces programmes, la sélection peut bien être envisagée au niveau tétraploïde comme au niveau hexaploïde, mais il est bien évident qu'elle ne peut guère concerner que des caractères portés par les chromosomes des génomes A et B, qui seuls sont susceptibles de se recombinaison. Le transfert, à des formes  $4x$ , de caractères issus du génome D pourra cependant se faire en utilisant les méthodes de recombinaison homéologues ou de transferts par irradiation qui seront développées ultérieurement (cf. paragraphe 4).

D'autres types de croisements, avec les progéniteurs connus, A dans le cas des Blés durs, A et D dans le cas des Blés tendres relèvent des mêmes méthodes mais on ne les a guère exploités.

Les hybrides sont plus difficiles à obtenir que les précédents, mais le recours aux cultures d'embryons peut augmenter considérablement les taux de réussite. Ils sont également moins fertiles, mais le recroisement par le Blé permet d'en obtenir des descendance.

De tels programmes méritent plus d'attention qu'ils n'en ont reçue jusqu'à présent. En effet, étant donné leur extrême variabilité, ces progéniteurs constituent une source remarquable de caractères, dont certains sont du plus haut intérêt agronomique, comme par exemple des résistances aux Rouilles, à l'Oïdium, au Piétin-verse. Les aspects « qualité » pourraient également être étudiés.

On peut encore utiliser d'autres types de géniteurs, entre autres:

— les formes primitives: *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoïdes*, *diccocum*, *Triticum aestivum* ssp. *macha*, *vavilovi*, etc....

— Les *Aegilops* tétraploïdes possédant le génome D, *Aegilops crassa* DM<sup>c</sup>/DM<sup>c</sup>, *ventricosa* DM<sup>v</sup>/DM<sup>v</sup>, *cylindrica* CD/CD, etc....

Ainsi, à la suite des travaux effectués en France par SIMONET (60), ECOCHARD, N. MAIA (35), puis, plus récemment par l'équipe de Rennes (12), on a isolé le géniteur V.P.M<sub>1</sub> ( $2n=42$ , 21" ABD/ABD), après sélection pour la résistance au Piétin-verse (*Cercospora herpotrichoides*) dans les descendance du croisement: Amphiploïde (*Ae. ventricosa* DM<sup>v</sup> x *T. turgidum* ssp. *carthlicum* AB) x *T. aestivum* ssp. *vulgare* cv. « Marne » 3 (= 3 croisements par Marne).

Ce géniteur a été utilisé avec succès pour la création de cultivars résistants (cf. exposé M. DOUSSINAULT).

## 2. SYNTHÈSE DU BLE TENDRE.

Puisqu'on ignore l'origine du génome B, c'est pour le moment la seule synthèse possible. Elle ne peut d'ailleurs être envisagée que par l'addition du génome d'*Aegilops squarrosa* à ceux d'un Blé tétraploïde (\*).

Cette méthode de sélection par reconstruction de l'espèce à partir de géniteurs judicieusement choisis offre une foule de possibilités, mais elle n'a guère été utilisée.

Les exemples connus sont les synthèses de démonstration réalisées par MAC FADDEN et SEARS (33) (1946) pour *T. aestivum* ssp. *spelta* et par l'École de KIHARA (25, 26) (1949, 1966) pour *T. aestivum* ssp. *vulgare*. Un programme est en cours, en France, à la Station d'Amélioration des

(\*) Il faut signaler cependant que SIMONET avait obtenu des formes voisines des Epeautres (*T. aestivum* ssp. *spelta*) dans les descendance du croisement *T. turgidum* ssp. *diccocum* x *Ae. ventricosa*.

Plantes de Rennes (DOUSSINAULT, DOSBA, TROTTET) avec pour objectif, la création de géniteurs de résistance entre autres au Piétin-verse (*Cercospora herpotrichoides*).

Les taux de réussite des  $F_1$  sont en général assez faibles mais on peut les améliorer par le biais de la culture d'embryons immatures. Le traitement des  $F_1$  à la colchicine permet d'obtenir les amphiploïdes.

La synthèse du Blé tendre peut se faire plus simplement en partant des formes autopolloïdes des parents (AAAABBBB x DDDD). Le croisement se fait plus aisément et l'on obtient directement l'amphiploïde.

Le choix des parents est réalisé en fonction de considérations agronomiques; on perd souvent le bénéfice de l'adaptation réalisée au niveau polyploïde. Mais les formes de synthèse peuvent être utilisées en croisement avec des cultivars dont l'équilibre est précieux. Les croisements ne posent aucun problème et leurs hybrides se comportent comme des hybrides intervariétaux. De nouvelles combinaisons génétiques peuvent être ainsi réalisées.

A l'inverse de ce type de synthèse on peut citer ce qu'ÉCOCHARD (14) avait défini comme la sélection « à rebours »: il s'agit d'extraire le Blé tétraploïde d'un Blé tendre.

Cette méthode plutôt complexe a été utilisée en 1964 par KERBER (21), qui a croisé le Blé tendre  $2n=42$   $\left(21'' \frac{ABD}{ABD}\right)$  avec un Blé dur  $2n=28$   $\left(14'' \frac{AB}{AB}\right)$ .

Il a recroisé les  $F_1$  pentaploïdes à  $2n=35$   $\left(14'' \frac{AB}{AB} + 7'D\right)$  par le Blé tendre et sélectionné à nouveau les plantes à  $2n=35$ .

Il a fait ensuite une série de rétrocroisements (5 à 8 pour une conversion correcte) en utilisant toujours le même cultivar de Blé tendre comme parent récurrent et en sélectionnant, à chaque génération, les plantes pentaploïdes  $\left(14'' \frac{AB}{AB} + 7'D\right)$ .

Il a autofécondé enfin et conservé les plantes à  $2n=28$ . Pour le moment cette méthode n'a pas donné les résultats escomptés, à savoir des Blés tétraploïdes possédant le même niveau d'amélioration que les Blés tendres.

### 3. SYNTHÈSE D'ESPÈCES NOUVELLES.

#### 3.1. Amphiploïdes.

C'est une généralisation du cas précédent qui permet d'additionner deux ou plusieurs espèces dont les caractéristiques agronomiques sont complémentaires.

L'amphiploïde s'obtient le plus souvent par traitement de  $F_1$  à la colchicine. C'est un procédé de choix pour ces tentatives de création du monde. Dans la tribu des *Triticeae*, nous avons vu que l'obtention des  $F_1$  ne posait pas de problèmes. Le recours aux cultures d'embryons a d'ailleurs élargi considérablement l'éventail des possibilités: des hybrides Blé x Orge ont été réalisés avec succès par KRUSE (31) au Danemark en 1973. La nature cependant travaille à une échelle de temps différente de celle des sélectionneurs et l'élaboration d'une nouvelle espèce économiquement intéressante capable de concurrencer les types domestiqués n'est pas sans aléas (41, 44).

La limite à l'obtention des amphiploïdes est celle de leur viabilité; celle-ci semble en relation très étroite avec leur degré de ploïdie dont le niveau optimal varie en fonction des combinaisons réalisées ( $2n=28, 42$  Ou 56); mais chez les *Triticeae*, la limite de la viabilité est à  $2n=70$ . Ainsi, les *Triticale* hexaploïdes sont mieux équilibrés, plus fertiles, plus viables que les octoploïdes; les *Agroticum* (*Agropyron* x *Triticum*) décaploïdes,  $2n=70$  (Blés tétraploïdes x *A. intermedium*) sont parfaitement viables, alors que les dodécaploïdes (Blés hexaploïdes x *A. elongatum*) sont sublétaux (croissance lente, méiose très asyndétique, haute stérilité).

Bon nombre de ces amphiploïdes ont été obtenus dès les années 40 (*Agroticum*, *Aegilotriticum*, *Haynaticum*, *Triticale*) notamment en U.R.S.S., en Allemagne, au Canada, aux U.S.A. et en France par SIMONET et de CUGNAC (60).

Mis à part le *Triticale* dont quelques cultivars ont été commercialisés récemment dans certains pays, les amphiploïdes présentent peu d'intérêt direct en culture.

Ils constituent cependant la première étape nécessaire à la mise en route d'un programme de sélection introgressive, car ils représentent un stock génétique facile à maintenir et à utiliser en croisement.

### 3.2. Amphiploïdes partiels (additions, restructuration de génomes) et lignées d'addition.

Par rapport aux « amphiploïdes », ceci constitue l'étape suivante, qui permet de minimiser l'apport de l'espèce étrangère ou de remodeler la structure initiale de l'espèce cultivée par addition ou par substitution de génomes ou de chromosomes entiers.

On peut par exemple recroiser un amphiploïde (ou la  $F_1$  si celui-ci n'est pas viable) par le Blé (deux croisements consécutifs sont, le plus souvent suffisants), et l'on sélectionne, dans les descendances, pour les caractères recherchés. L'autofécondation conduit ensuite à des types d'addition qui, selon le déterminisme des caractères sélectionnés seront finalement des amphiploïdes partiels (addition d'un génome, cas de caractères contrôlés par

plusieurs chromosomes), ou des lignées d'addition disomique (addition d'une paire de chromosomes, cas de caractères à déterminisme simple) (3, 4). Les tableaux 4 et 5 illustrent la méthode d'obtention de ce genre de matériel.

Les amphiploïdes partiels ( $2n=56$ ) ont été isolés essentiellement parmi les *Agrotricum* issus de croisements (Blé tendre x *A. intermedium* ou *elongatum*) et l'on a tenté, sans grand succès, de les mettre en culture en tant que Blés pérennes, notamment en U.R.S.S..

De nombreuses lignées d'addition disomique ont, par contre, été isolées surtout à partir du Blé tendre avec, comme partenaires:

des Seigles ( <i>Secale</i> )	( <i>S. cereale, montanum</i> )
des <i>Aegilops</i>	( <i>Ae. umbellulata, comosa, sharonensis, mutica, ventricosa</i> )
des <i>Agropyron</i>	( <i>A. elongatum</i> 2x x 10x, <i>intermedium</i> 6x)
des <i>Haynaldia</i>	( <i>H. villosa</i> )
des Orges ( <i>Hordeum</i> )	( <i>H. vulgare</i> ).

Ces lignées sont, en général, morphologiquement très proches des Blés tendres, mais presque toujours, moins fertiles ou moins stables, ce qui rend leur utilisation en culture aléatoire. Il est bon de souligner cependant l'intérêt que pourraient présenter certaines additions monosomiques dans le cadre de l'utilisation d'hybrides  $F_1$  de Blé en culture.

On sait en effet que, dans une limite assez large, ces dernières sont mieux supportées que les additions disomiques et qu'elles n'affectent pas le rendement.

À titre d'exemple, on peut citer les résultats obtenus à Versailles (10) avec les hybrides (Blé x *Agropyron*). La sélection pour la résistance aux trois Rouilles du Blé dans les descendances du croisement (Vilmorin 27 x *A. intermedium*) a permis d'isoler trois lignées d'addition différentes, une pour chaque Rouille et il a été démontré que les gènes qui contrôlent les résistances étaient dominants (épistasie), actifs à l'état hémizygote, contre toutes les races de Rouilles communes en France.

Il a été prouvé également (8):

— que les systèmes de stérilité mâle cytoplasmique (*T. timopheevi*) et de restauration de fertilité (gènes Rf/Palmaress et Primépi) utilisés chez le Blé tendre étaient valables dans le cas des lignées d'addition.

— que la présence d'un seul chromosome étranger additionnel n'affectait pas le rendement (essais comparatifs réalisés à Clermont-Ferrand en 1973).

Avec les chromosomes étrangers, on a surtout introduit chez le Blé tendre des gènes de résistance aux maladies (Rouilles, Oïdium, Caries, Charbon,

Virus de la mosaïque), gènes dominants et qui confèrent souvent une résistance générale (non spécifique) vis-à-vis du parasite.

Dans le cadre de la création d'amphiploïdes partiels d'autres méthodes moins classiques ont été proposées.

Par exemple, on peut fabriquer de nouvelles espèces mieux équilibrées, répondant mieux aux objectifs de sélection en croisant des amphiploïdes naturels ou induits. A partir des chromosomes de deux génomes, on reconstruit un nouveau génome. Cette restructuration s'effectue plus aisément si les parents utilisés au départ possèdent d'autres génomes communs (génomes pivots) susceptibles de s'associer et de se recombinaison. De cette façon, on maintient un certain équilibre et une certaine fertilité dans les phases initiales de la sélection.

Le travail d'EVANS (15) illustre cette méthode. En croisant deux amphiploïdes:

(*Triticum turgidum* x *Aegilops squarrosa*)

génomés AB                      génome D

et

(*Triticum turgidum* x *Agropyron elongatum* 2x)

génomés AB                      génome E

EVANS a obtenu une série de géniteurs hexaploïdes possédant les génomes AB communs aux deux parents avec, en addition, un génome mixte (chromosomes de E + chromosomes de D).

A la limite, la modification de l'espèce initiale ne portera que sur une paire de chromosomes l'on aboutira à une lignée de substitution: c'est le cas par exemple de la lignée de *Triticale* hexaploïde Armadillo  $2n = 42, 14''$  AB + 6'' R + 1'' D) (17).

### 3.3. Lignées de substitution.

On se propose, dans ce cas, de remplacer l'une des paires de chromosomes du Blé tendre par l'une des paires de chromosomes de l'espèce étrangère, paire sur laquelle se trouvent les gènes qui contrôlent les caractères recherchés, avec l'espoir d'obtenir une lignée de substitution génétiquement mieux équilibrée que la ligne d'addition correspondante et que certains sélectionneurs avaient isolée fortuitement.

On a vu cependant que cette forme d'introggression n'était possible que dans la mesure où il y avait compensation génétique, c'est-à-dire homéologie entre les deux paires de chromosomes mises en jeu. Sur le plan méthodologique, la création de la lignée de substitution optimale à partir

d'un chromosome étranger donné pose donc quelques problèmes puisqu'elle implique la connaissance du groupe d'homéologie.

### 3.3.1. Recherche du groupe d'homéologie.

On croise la lignée d'addition disomique à étudier par chacun des sept monosomiques du génome D (le plus facile à utiliser) (cf. tableau 6).

Des deux types de  $F_1$  obtenues ( $2n = 42$  ou  $43$ ) on ne conserve que les plantes à  $2n = 42$  ( $20''$  Blé +  $1'$  étranger) que l'on autoféconde (\*).

On trie ensuite, en  $F_2$ , les types de substitution monosomique ( $20''$  Blé +  $1'$  espèce étrangère) ou disomique ( $20''$  Blé +  $1''$  espèce étrangère) d'après le comportement méiotique et d'après le phénotype, en s'aidant de marqueurs chromosomiques (par exemple télosomes) ou géniques (par exemple une résistance à la Rouille jaune, ou mieux des marqueurs biochimiques de gènes (isozymes, etc...) faciles à manipuler et qui signalent la présence du chromosome étranger.

Dans cette recherche on peut d'ailleurs prendre avantage du fait que les gamètes mâles substitués à  $n = 21$  (20 chromosomes de Blé + 1 chromosome de l'espèce étrangère) présentent un pouvoir compétitif équivalent à celui des gamètes euploïdes normaux du Blé si la compensation génétique est bonne (cas de la substitution optimale). Dans tous les autres cas, les fréquences de participation des gamètes substitués à la fécondation sont nulles ou presque nulles. Pour trouver le groupe d'homéologie, il suffit donc d'utiliser un gène marqueur et de retenir, parmi les sept descendances  $F_2$  issues du génome D, celle qui présente des déviations. C'est ainsi que l'équipe de Cambridge (45) a pu démontrer qu'un chromosome d'*Ae. comosa* porteur d'un gène de résistance à la Rouille jaune appartenait au groupe d'homéologie n. 2 (exemple déjà cité).

### 3.3.2. Recherche de la paire la mieux compensée.

On procède de la même manière que précédemment (cf. paragraphe 3.3.1.) avec les monosomiques (génomes A et B) du groupe d'homéologie ainsi précisé.

La comparaison des trois lignées de substitution permet de repérer la mieux équilibrée (lignée de substitution optimale).

La méthode est assez complexe mais l'utilisation de marqueurs de gènes peut la simplifier considérablement. Fort heureusement aussi, les lignées de

---

(\*) Dans le cas d'une mauvaise transmission du chromosome étranger par le gamète mâle, on a intérêt à recroiser la  $F_1$  par la lignée d'addition et à effectuer le tri seulement en  $F_3$ .



substitution optimale apparaissent spontanément, à des fréquences non négligeables dans les programmes de création de lignées d'addition et dans les programmes de sélection qui les utilisent (exemples déjà cités).

Bien que les lignées de substitution marquent un progrès réel par rapport aux lignées d'addition, elles ne se comportent pas toutes aussi bien qu'une variété de Blé classique en ce sens que l'unité de transfert est un chromosome entier. Dans les programmes de croisement avec d'autres variétés de Blé, celui-ci se transmet en « bloc », ce qui n'est pas toujours souhaitable.

Elles présentent, par contre, plus d'intérêt que les lignées d'addition dans les programmes de création de lignées de translocation ou de recombinaison homéologue dont nous allons parler maintenant (plus forte probabilité de recombinaison entre chromosomes homéologues).

#### 4) CREATION DE LIGNEES DE TRANSLOCATION.

Elles sont obtenues par transfert d'un segment du chromosome de l'espèce étrangère sur les chromosomes du Blé. On peut ainsi obtenir des formes hexaploïdes structurellement très proches de celui-ci.

La méthode consiste à induire, par irradiation, des ruptures chromosomiques et à sélectionner les translocations favorables porteuses du « gène » faisant l'objet de la sélection.

Depuis l'expérience de SEARS en 1956 (53), la première en date, de nombreux transferts de segments de chromosomes étrangers ont été réalisés de la sorte: on a pu ainsi introduire chez le Blé tendre, des résistances à la Rouille brune (*Ae. umbellulata*, *A. elongatum*, *A. intermedium*, *S. cereale*) et à la Rouille noire (*A. elongatum*, *S. cereale*) (13, 30, 57, 59).

Divers types de traitements ont été proposés, dont le choix dépend du mode de transmission du chromosome étranger par le pollen, de la stabilité de la lignée d'addition disomique, de la nature du caractère à introduire (qui constitue l'un des cribles), de la source d'irradiation, et des moyens dont on dispose pour effectuer la sélection.

Dans la première technique, on irradie avant méiose des types d'addition monosomique, et l'on utilise le pollen dans le croisement avec un Blé. Dans la seconde, on traite le pollen de types d'addition disomique que l'on applique également sur du Blé. Dans ces deux cas, l'étude cytologiques des plantes qui ont conservé le gène marqueur permet de repérer les translocations utiles dès la  $X_1$ .

La troisième technique consiste à irradier les graines d'une lignée d'addition disomique. Le tri s'effectue en fonction des ségrégations observées au niveau des familles  $X_3$ , ce qui implique que la lignée d'addition soit parfaitement stable. Si cette dernière méthode présente l'avantage de limiter les analyses

cytologiques, elle implique la manipulation et la classification d'un nombre considérable d'individus X<sub>3</sub>.

La méthode est applicable également aux Blés durs et elle a été utilisée avec succès par KNOTT (29) pour le transfert du gène Sr6 (résistance à la Rouille noire) porté par le chromosome 2D sur l'un des chromosomes des génomes A et B.

Les lignées de translocation induites expérimentalement, parmi lesquelles on peut citer « *Transfer* » (*Ae. umbellulata*/Rouilles brune, SEARS), « *Transec* » (*S. cereale*/Rouille brune, DRISCOLL), « *Agatha* » (*A. elongatum* 10x/Rouille brune, SHARMA et al.) ont été largement utilisées dans les programmes d'amélioration du Blé. Pour le moment, un seul cultivar issu de ce genre de programme a été commercialisé. Il s'agit du Blé tendre d'hiver à grain roux « *Riley 67* », produit à l'Université de Purdue (U.S.A.), et qui possède la résistance à la Rouille brune d'*Ae. umbellulata* (30). Il est bon de souligner que, si ce matériel présente un net avantage par rapport aux précédents, dans le cas de certains croisements intervariétaux il pose encore quelques problèmes (mauvaise transmission par le pollen du chromosome porteur de la translocation, liaison avec des caractères défavorables tels que mauvaise qualité boulangère, coloration de la farine, poids de 1.000 grains insuffisant, rendement trop faible).

De tels obstacles ne sont cependant pas insurmontables. A notre avis, ces « défauts » ne sont pas forcément imputables au seul segment transféré, il faut penser également au génotype receveur (souvent Chinese spring).

##### 5) CREATION DE LIGNÉES DE RECOMBINAISON PAR INDUCTION D'APPARIEMENT HOMEOLOGUE ET CROSSING-OVER.

Pour ce faire, il faut agir sur l'allèle Ph inhibiteur d'appariement entre chromosomes homéologues situé sur le bras long du chromosome 5B, soit en éliminant, soit en neutralisant son effet.

De nombreuses expériences sont en cours. Certaines d'entre elles ont abouti. Deux méthodes ont été éprouvées:

— La première consiste à obtenir une lignée nullisomique *deficiente* pour la paire de chromosomes 5B et double monosomique (afin d'accroître les chances de recombinaison) pour les chromosomes homéologues que l'on souhaite apparier. Elle a permis à SEARS (57) de recombiner deux chromosomes d'*Agropyron elongatum* (3Ag. 7Ag) porteurs de gènes de résistance à la Rouille brune avec leurs homéologues respectifs 3D et 7D et d'obtenir ainsi des géniteurs structurellement très proches du Blé tendre.

— La seconde fait appel aux systèmes génétiques présents chez certains *Aegilops* (*speltoides*, *mutica*, etc...), systèmes capables de supprimer l'effet

de l'allèle Ph. On croise une lignée d'addition ou de substitution avec l'un des *Aegilops*. On recroise les plantes  $F_1$  par un Blé normal. Dans les générations ultérieures, on poursuit les recroisements (une ou deux générations de recroisements suffisent en général) jusqu'à obtention d'un type structuralement très proche du Blé tendre, la sélection étant effectuée pour le caractère à introgresser, pour la régularité du comportement méiotique et pour la fertilité.

C'est ainsi que RILEY et al. (45) ont isolé le géniteur « Compair » dont la résistance à la Rouille jaune issue d'*Ae. comosa* résulte d'une recombinaison entre les chromosomes 2D du Blé et 2M d'*Ae. comosa*, recombinaison induite par l'*Ae. speltoïdes*.

Depuis quelques années, nous avons pu développer de tels programmes à Versailles à partir du matériel (Blé x *Agropyron*) isolé antérieurement.

Dans un premier temps, en utilisant des lignées d'addition ou de substitution résistantes à la Rouille brune ou à la Rouille noire, et marquées cytologiquement, (chromosome d'*Agropyron* = télosome), nous avons tenté d'estimer l'efficacité de la méthode dans les deux cas: l'analyse des comportements méiotiques des  $F_1$  (Blé x *Agropyron*) x *Ae. speltoïdes* montre que le télosome d'*Agropyron* porteur de la résistance à la Rouille noire s'associe avec les chromosomes du Blé dans 15% des cellules (9, 46); celui qui contrôle la résistance à la Rouille brune ne le fait que dans 5% des cas (11).

Cette méthode d'introgression a l'avantage de permettre des échanges entre les segments homéologues ayant par conséquent probablement les mêmes fonctions génétiques. Elle est néanmoins délicate du fait de la difficulté rencontrée au niveau de la réalisation des  $F_1$  et de leur stérilité.

## 6) CREATION DE LIGNEE ALLOPLASMIQUES INTERSPECIFIQUES.

Une lignée alloplasmique interspécifique possède le noyau d'une espèce et le cytoplasme d'une autre espèce, le transfert du noyau en question s'effectuant par la méthode classique des rétrocroisements successifs  $(A \times B) \times B^n$ . A et B représentent les deux espèces mises en jeu: A, espèce « receveur », apportant le cytoplasme, est utilisée comme femelle dans le croisement initial; B, espèce « donneur », ou parent récurrent est utilisée comme mâle à chaque génération (6 à 8 rétrocroisements sont en général nécessaires pour transférer le noyau de B dans le cytoplasme de A).

Ce genre de programme constitue en quelque sorte la dernière étape dans la minimisation de l'apport d'une espèce étrangère dans les programmes de sélection introgressive développés antérieurement. Mais pour le moment la méthode n'a été exploitée que dans le cadre de la recherche d'une stérilité

mâle cytoplasmique permettant d'obtenir des hybrides  $F_1$  de Blé à une échelle commerciale (32). On sait que de nombreux cytoplasmes sont susceptibles d'induire cette caractéristique (*Ae. caudata*, *Ae. ovata*, *S. cereale*, *T. timopheevi*, etc...), mais pour le moment, le facteur limitant le succès des hybrides  $F_1$  de Blé ne se place pas à ce niveau.

## 7) PRODUCTION D'HAPLOIDES.

On se propose, dans ce cas, d'obtenir des individus ayant la même garniture chromosomique que les gamètes de l'espèce.

De longue date, les sélectionneurs se sont intéressés aux haploïdes qui constituent un matériel permettant la simplification et l'accélération de certains de leurs programmes. Cependant de nombreux obstacles tels que faible fréquence d'apparition des haploïdes naturels, manque de cribles pour les repérer aisément, absence de techniques de traitement à la colchicine suffisamment efficaces pour les diploïdiser, ont limité leur utilisation intensive dans les programmes de sélection.

La découverte, il y a une dizaine d'années par GUHA et MASHESHWARI (18), d'une méthode permettant d'obtenir les haploïdes directement à partir du pollen, par culture d'anthers *in vitro*, a joué un rôle considérable dans le regain d'intérêt constaté pour l'haploïdie.

On ne peut douter bien entendu des possibilités offertes par la méthode de production d'haploïdes par androgénèse *in vitro*. Il y a intérêt cependant à recourir à d'autres méthodes, ne serait-ce que pour accroître la variabilité génétiques et cytoplasmique induite par haploïdie.

On a, depuis longtemps, cherché à exploiter les déviations induites au niveau de l'appareil reproducteur par le biais de l'hybridation interspécifique, déviations qui conduisent à la production d'haploïdes (pseudogamie, semigamie, éliminations de génomes chez les hybrides  $F_1$ ).

Chez le Blé, on ne connaît que peu d'exemples. Les résultats de BARCLAY en 1975 (1) à Cambridge (Plant Breeding Institute) méritent d'être signalés. Des croisements interspécifiques impliquant le Blé tendre Chinese Spring et l'Orge pérenne sauvage *Hordeum bulbosum* (formes  $2x$  ou  $4x$  utilisées comme parents mâles) ont permis à cet auteur d'obtenir une proportion non négligeable de plantes viables, toutes haploïdes ( $n = 21$ ) et de type Chinese Spring. L'analyse cytologique des embryons suggère que l'hybridation se produit mais que le ou les génome(s) de l'Orge sont éliminés dès les premiers stades du développement.

Il s'agit pour le moment d'un exemple isolé mais il ouvre des voies susceptibles de compléter les méthodes de production d'haploïdes par androgénèse.

IV. CONCLUSION.

On voit que les possibilités d'intervention de l'hybridation interspécifique sont nombreuses et variées. Bien entendu, certaines des méthodes de sélection proposées sont encore très complexes et du ressort de cytologistes entraînés. Mais les progrès accomplis depuis une dizaine d'années dans la compréhension du genre *Triticum* ont eu une portée pratique considérable. On peut donc envisager l'avenir avec optimisme, car les efforts combinés des sélectionneurs et des fundamentalistes de toutes disciplines devraient permettre d'allonger la liste des cultivars de Blés issus de tels programmes. Le recours à des techniques nouvelles telles que les fusions de protoplastes (50) devrait d'ailleurs élargir encore le champ des possibilités.

N. B. Pour la définition de la nomenclature des différents types d'aneuploïdes, on pourra se reporter aux références (28) et (52).

TABLEAU 1 - Analyse génomique du genre *triticum* (*sensu stricto*).  
Détermination des formules génomiques.

Parent ♂	Blés 2x (gémone A)	Blés 4x	Blés 6x
Parent ♀			
Blés 2x (A)	7" A	—	—
Blés 4x	7" + 7' (= 7" A + 7')	14" (7" A + 7" B)	—
Blés 6x	7" + 14' (= 7" A + 14')	14" + 7' (7" A + 7" B + 7')	21" (7" A + 7" B + 7" D)
Conclusions	A commun aux Blés 2x, 4x, 6x	A et B communs aux Blés 4x et 6x	D n'existe que chez les Blés 6x

TABLEAU 2 - Analyse genomique du genre *triticum* (*sensu stricto*). Découverte de l'espèce ayant apporté le génome D.

Parents → ↓	<i>Ae. cylindrica</i> $2n = 28, 14''$
Blés 4x, $2n = 28$ $14''$ AB/AB	28'
Blés 6x, $2n = 42$ $21''$ ABx/ABx	$7'' + 21'$
x commun aux deux parents	

1. 3ème génome du Blé tendre (x), présent chez *Ae. cylindrica*.

Parents → ↓	<i>Ae. cylindrica</i> $2n = 28, 14'' xy/xy$
<i>Ae. caudata</i> $2n = 14, 7''$ C/C	$7'' + 7'$
<i>Ae. squarrosa</i> $2n = 14, 7''$ D/D	$7'' + 7'$
C et D présents chez <i>Ae. cylindrica</i>	

2. Découverte de la formule génomique d'*Ae. cylindrica*:  $xy/xy = CD/CD$  et confirmation par synthèse expérimentale (x ne peut être que C ou D).

Parents → ↓	<i>Ae. caudata</i> $2n = 14, 7''$ C/C
Blés 6x $ABx/ABx$	28'
C n'est pas présent chez les Blés 6x	

3. 1ère preuve que D est le troisième génome des Blés 6x.

Parents → ↓	<i>Ae. squarrosa</i> $2n = 14, 7''$ D/D
Blés 4x $AB/AB$	$21'$ ABD
Synthèse de l'amphiploïde ABD/ABD	

4. 2ème preuve que D est à l'origine des Blés 6x par confrontation de ceux-ci avec l'amphiploïde expérimental ( $21''$  chez les F<sub>1</sub>).

Parents → ↓	<i>Ae. squarrosa</i> $2n = 14, 7''$ D/D
Blés 6x $ABD/ABD$	$7'' + 14'$
D est bien commun aux deux parents	

5. 3ème preuve. Confrontation du progéniteur présumé avec les Blés tendres.

TABLEAU 3 - *Classification des chromosomes du ble tendre en genomes et en groupes homeologues. (Les chiffres romains sont ceux utilisés par SEAR (1954) au moment de l'obtention des monosomiques de Chinese Spring).*

Groupes d'homéologie	Génomes et classification des chromosome		
	A ( <i>T. monococcum</i> )	B (à rechercher)	D ( <i>Ae. squarrosa</i> )
1	XIV (1A)	I (1B)	XVII (1D)
2	II (2A)	XIII (2B)	XX (2D)
3	XII (3A)	III (3B)	XVI (3D)
4	IV (4A)	VIII (4B)	XV (4D)
5	IX (5A)	V (5B)	XVIII (5D)
6	VI (6A)	X (6B)	XIX (6D)
7	XI (7A)	VII (7B)	XXI (7D)

**TABEAU 4** - Schéma de sélection ayant permis d'isoler un amphiploïde partiel (deux croisements par le Blé et une série d'autofécondations avec sélection pour les résistances) et six lignées d'addition disomique différentes (deux croisements supplémentaires et une ou deux générations en autofécondation).  
D'après le Sélectionneur Français n. 19 (référence 7).

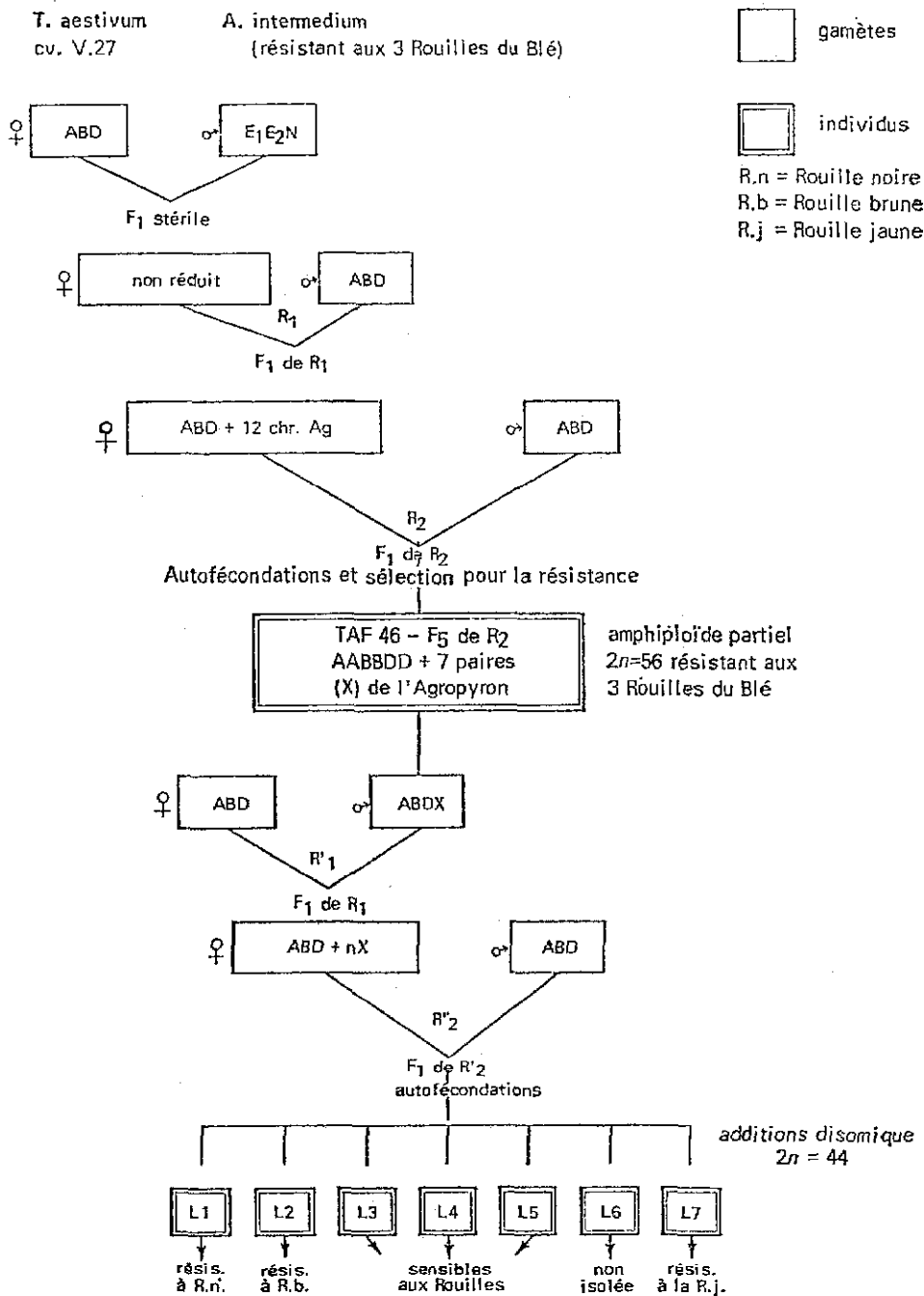




TABLEAU 5 - Schéma d'isolement des lignées d'addition disomique à partir de l'amphidiploïde partiel TAF 46.

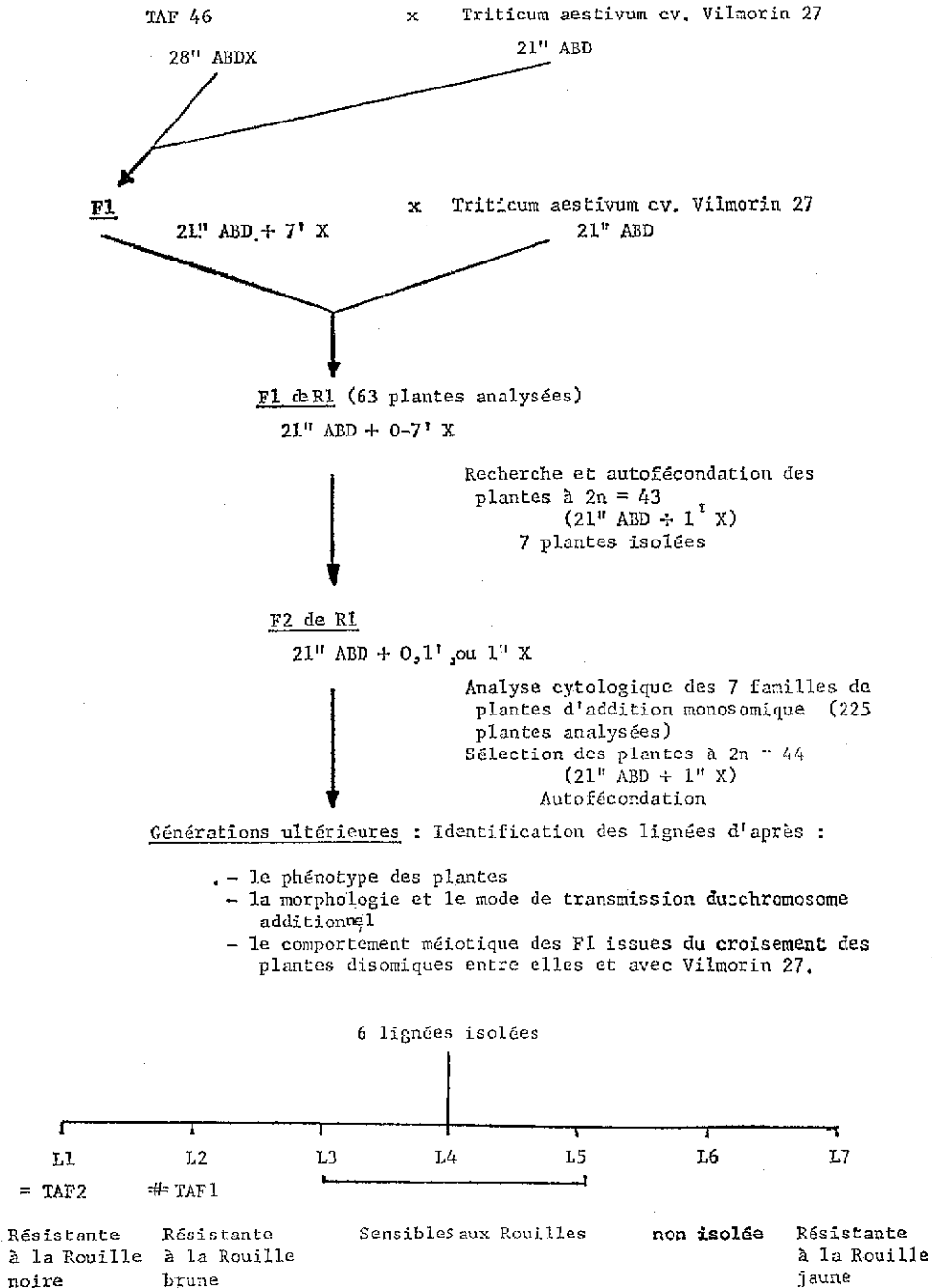
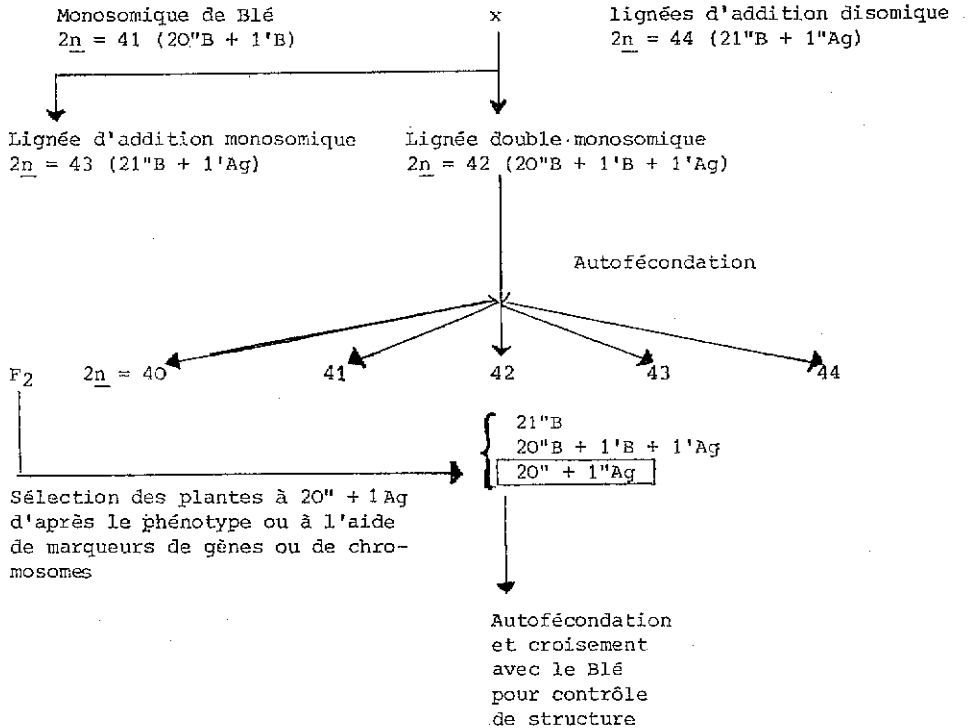


TABLEAU 6 - Schéma d'obtention d'une lignée de substitution.

(à défaut de plantes à  $2n = 42$  ( $20''B + 1''3Ag$ ) en  $F_2$ , on peut tenter d'en isoler en  $F_3$ , dans les descendance de plantes à  $2n = 41$  ( $20'' + 1''Ag$ ).



## BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie relative au sujet traité est particulièrement abondante. Nous ne mentionnerons que les publications de détail relatives à des exemples précis cités dans le texte, et les mises au point dans lesquelles on trouvera tous les compléments nécessaires.

- (1) BARCLAY I. R., 1975 - *High frequencies of haploids production in wheat (Triticum aestivum) by chromosome elimination*. Nature, 256, 410-411.
- (2) BAKSHI J. S., SCHLEHUBER A. M., 1959 - *Identification of a substituted chromosome pair in a Triticum-Agropyron line*. Proc. Okla. Acad. Sci., 39, 16-21.
- (3) CAUDERON Y., 1958 - *Etude cytogénétique des Agropyron français et de leurs hybrides avec les Blés*. Ann. Amélior. Plantes, 8, 389-567.
- (4) CAUDERON Y., 1966 a - *Etude cytogénétique de l'évolution du matériel issu de croisement entre Triticum aestivum et Agropyron intermedium*. Ann. Amélior. Plantes, 16, 43-70.
- (5) CAUDERON Y., 1971 - *Hybridation interspécifique*. Séminaire « Jeunes Chercheurs » en Amélioration des plantes: hybridation interspécifique, stérilité mâle, haploïde. Avignon les 5, 6 et 7 octobre. Document ronéoté, 11 p.
- (6) CAUDERON Y., 1972 - *Cytogénétique et origine du Blé*. Comptes-rendus, Soc. française de Génétique, Strasbourg, 30 novembre-2 décembre, 1972. Document ronéoté, 15 p.
- (7) CAUDERON Y., 1973 - *Cytogénétique et Amélioration du Blé*. Le Sélectionneur Français, 19, 89-101.
- (8) CAUDERON Y., 1972-1974 - *Rapport d'activité*. Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles, p. B. 1 - B. 24.
- (9) CAUDERON Y., RYAN G., 1974 - *Aegilops speltoides promotion of homoeologous pairing in one Triticum aestivum × Agropyron intermedium derivative*. Wheat Inf. Serv., 39, 1-5.
- (10) CAUDERON Y., et al., 1973 - *The resistance to wheat rusts of Agropyron intermedium and its use in wheat improvement*. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symposium, Columbia, Missouri, U.S.A., 401-407.
- (11) CHUECA M. C., CAUDERON Y., 1976 - *Induction d'appariements homéologues entre les chromosomes du Blé tendre et un télosome d'Agropyron intermedium par croisement avec des Aegilops*. Ann. Amélior. Plantes (sous presse).
- (12) DOSBA F., DOUSSINAULT G., 1973 - *Resistance to eyespot (Cercospora herpotrichoides) introduced to bread wheat from Aegilops ventricosa*. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symposium, Columbia, Missouri, U.S.A., 409-414.
- (13) DRISCOLL C. J., 1968 - *Alien transfer by irradiation and meiotic control*. Proc. 3th Int. Wheat Genet. Symposium, Canberra, Australia, 196-203.
- (14) ECOCHARD R., 1960 - *Les approches de la cytogénétique du Blé: hypothèses de travail*. Document ronéoté, 14 p.
- (15) EVANS L. C., 1964 - *Genome construction within the Triticinae. I. The synthesis of hexaploid (2n=42) having chromosomes of Agropyron and Aegilops in addition to the A and B genomes of Triticum durum*. Can. J. Genet. Cytol., 6, 19-28.
- (16) GRIGNAC P., 1973 - *Relations between yield, components of yields of durum wheat and certain morphological characters*. Proc. Symp. on Genet. and Breed. of durum wheat, Bari, Italie.

- (17) GUSTAFSON J. P., ZILLINSKY F. J., 1973 - *Identification of D-gemone chromosomes from hexaploid wheat in a 42-chromosome Triticale*. Proc. 4th Wheat Genet. Symposium, Columbia, Missouri, U.S.A., 225-231.
- (18) GUHA S., MAHESHWARI S. C., 1964 - *In vitro production of embryos from anthers of Datura*. Nature, 204, 497.
- (19) GUPTA P. K., 1971 - *Homoeologous relationship between wheat and rye chromosomes*. Present status. Genetica, 42, 199-213.
- (20) GUPTA P. K., 1972 - *Cytogenetic evolution in the 'Triticinae: homoeologous relationships*. Genetica, 43, 504-530.
- (21) KERBER E. R., 1964 - *Wheat: reconstruction of the tetraploid component (AA/BB) of hexaploids*. Science, 143, 253-255.
- (22) KIHARA H., 1954 - *Origin of wheat*. Wheat Inform. Serv., 1, 36-41.
- (23) KIHARA H., 1958 - *40 years after the discovery of right chromosome number of the genus Triticum*. Wheat Inform. Serv., 7, 1-2.
- (24) KIHARA H., 1963 - *Interspecific relationship in Triticum and Aegilops*. Seiken Zihô, 15, 1-12.
- (25) KIHARA H., 1975 - *Origin of cultivated plants iwth special reference to wheat*. Seiken Zihô, 25-26, 1-24.
- (26) KIHARA H., LILIENFELD F., 1949 - *A new synthesized 6x-wheat*. Proc. 8th Intern. Cong. of Genet., Hereditas, suppl. vol., 307-319.
- (27) KIMBER G., 1974 - *A reassessment of the origin of the polyploid wheats*. Genetics, 78, 487-492.
- (28) KIMBER G., SEARS E. R., 1968 - *Nomenclature for the description of Aneuploids in the Triticineae*. Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symposium, Canberra, Australia, 468-473.
- (29) KNOTT D. R., 1966 - *The inheritance of stem rust resistance in wheat*. Proc. 2nd Int. Wheat Genetics Symposium, Lünd 1963, suppl. vol. 2, 156-166.
- (30) KNOTT D. R., 1971 - *The transfer of genes for disease resistance from alien species to wheat by induced translocation*. In: *Mutation breeding for disease resistance*. I.A.E.A., Vienna, 67-77.
- (31) KRUSE A., 1973 - *Hordeum × Triticum hybrids*. Hereditas, 73, 157-161.
- (32) MAAN S. S., 1973 - *Cytoplasmic male sterility and male fertility restoration systems in wheat*. Proc. Symp. on Genet. and Breed. of durum wheat, Bari, Italie, 117-137.
- (33) MC FADDEN E. S., SEARS E. R., 1946 - *The origin of Triticum spelta and its freethreshing hexaploid relatives*. J. Hered., 37, 81-89.
- 1946 - *The origin of Triticum spelta and its freethreshing hexaploid relatives - Hybrids of synthetic T. spelta with cultivated hexaploids*. J. Hered., 37, 107-109.
- (34) Mc KEY J., 1975 - *The boundaries and subdivision of the genus Triticum*. Invited paper read at 12th Int. Bot. Congr., Leningrad 1975 (à paraître).
- (35) MAIA N., 1967 - *Obtention de blés tendres résistants au Piétin-verse (Cercospora herpotrichoides) par croisements interspécifiques*. C. R. Acad. Agric. Fr., 53, 149-154.
- (36) MORRIS R., SEARS E. R., 1967 - *The cytogenetics of wheat and its relatives*. In: Quisenberry R. S., Reitz L. P., Eds. *Wheat and wheat improvement*, 19-87, Am. Soc. Agron., Madison, 360 p.
- (37) OKAMOTO M., 1957 - *Asynaptic effect of chromosome V*. Wheat Inform. Serv., 5, 6.
- (38) OKAMOTO M., 1962 - *Identification of the chromosomes of common wheat belonging to the A and B genomes*. Canad. J. Genet. Cytol., 4, 31-37.
- (39) RILEY R., 1960 - *The diploidisation of polyploid wheat*. Heredity, 15, 407-429.

- (40) RILEY R., 1974 - *Cytogenetics of chromosome pairing in wheat*. Genetics, 78, 193-203.
- (41) RILEY R., BELL G. D. H. - *The evaluation of synthetic species*. Proc. 1rst Int. Genet. Symposium, Winnipeg, 161-180.
- (42) RILEY R., CHAPMAN V., 1958 - *Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat*. Nature, 182, 713-715.
- (43) RILEY R., CHAPMAN V., 1960 - *The D genome of hexaploid wheat*. Wheat Inform. Serv., 11, 18-19.
- (44) RILEY R., KIMBER G., 1966 - *The transfer of alien genetic variation to wheat*. Rep. Pl. Breed. Inst., 1964-1966, 6-36.
- (45) RILEY R., et al., 1968 - *The incorporation of alien disease resistance in wheat by genetic interference with the regulation of meiotic chromosome synapsis*. Genet. Res. Camb., 12, 199-219.
- (46) RYAN G., 1975 - *Transferts chromosomiques chez le Blé tendre (Triticum aestivum). Etude de descendances interspécifiques. Résistances génétiques à la Rouille noire dérivées de l'Agropyron intermedium et de l'Aegilops speltoides*. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université Paris-Sud, 7 mai 1975, 123 p.
- (47) SAKAMURA T., 1918 - *Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der Triticum-Arten*. Bot. Mag. (Tokyo), 32, 151-154 (dans référence 35).
- (48) SAX K., 1922 - *Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids*. Genetics, 7, 513-552 (dans référence 36).
- (49) SAX K., SAX H. J., 1924 - *Chromosome behavior in a genus cross*. Genetics, 9, 454-464 (dans référence 36).
- (50) SCHILDE-REUTSCHLER L., 1975 - *Les protoplastes*. La Recherche, 56, 431-436.
- (51) SCHULZ A., 1913 - *Die Geschichte der Kultivierten Getreide*. L. Veberts Verlag Halle a.d.s., 134 p. (dans référence 33).
- (52) SEARS E. R., 1954 - *The aneuploids of common wheat*. Mo. Agric. Exper. Stat. Res. Bull., 572, 58 p.
- (53) SEARS E. R., 1956 - *The transfer of leaf-rust resistance from Aegilops umbellulata to wheat*. Brookh. Symp. Biol., 9, 1-22.
- (54) SEARS E. R., 1958 - *The aneuploids of common wheat*. Proc. 1rst Int. wheat Genet. Symposium, Winnipeg, 221-228.
- (55) SEARS E. R., 1966 - *Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat*. In: Riley R., Lewis K. R., Eds., Chromosome manipulations and plant genetics, 29-45, Oliver and Boyd, Edinburgh, 128 p.
- (56) SEARS E. R., 1969 - *Wheat cytogenetics*. Annu. Rev. Genet., 3, 451-458.
- (57) SEARS E. R., 1972 - *Chromosome engineering in wheat*. Stadler Symposia, 4, 23-38. Univ. Mo. Columbia, U.S.A..
- (58) SEARS E. R., 1974 - *The wheats and their relatives*. In: King R. C., Handbook of genetics, Vol. 2, 59-91, Plenum Press N.Y., 631 p.
- (59) SHARMA D., KNOTT D. R., 1966 - *The transfer of leaf-rust resistance from Agropyron to Triticum by irradiation*. Canad. J. Genet. Cytol., 8, 137-143.
- (60) SIMONET M., 1957 - *Hybrides interspécifiques et intergénériques*. Ann. Amélior. Plantes, 4, 395-411.
- (61) ZELLER F. J., 1973 - *1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations*. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symposium, Columbia, Missouri, U.S.A., 209-221.