La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique 447 chez la féverole (*Vicia faba* L.). II. - Etude du déterminisme paternel de l'instabilité phénotypique de la stérilité mâle

Gérard Duc, Bénédicte Huglo, N. Berthaut, R. Pelletier, D. Mortureux

► To cite this version:

Gérard Duc, Bénédicte Huglo, N. Berthaut, R. Pelletier, D. Mortureux. La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique 447 chez la féverole (*Vicia faba* L.). II. - Etude du déterminisme paternel de l'instabilité phénotypique de la stérilité mâle. *Agronomie*, 1984, 4 (7), pp.629-637. hal-00884681

HAL Id: hal-00884681

<https://hal.science/hal-00884681>

Submitted on 1 Jan 1984

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique 447 chez la féve- role (*Vicia faba* L.). II. - Etude du déterminisme paternel de l'instabilité phénotypique de la stérilité mâle

Gérard DUC & Bénédicte HUGLO

avec la collaboration technique de N. BERTHAUT, R. PELLETIER, D. MORTUREUX

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, B.V. 1540, 21034 Dijon Cedex

RÉSUMÉ

La stérilité mâle nucléocytoplasmique 447 a été jusqu'alors inutilisable pour la production de semence hybride de féverole en raison de son instabilité phénotypique qui conduit à l'apparition de plantes partiellement ou totalement mâle-fertiles dans les descendance de croisement de maintien.

Une grande variabilité existe parmi les génotypes mainteneurs pour la fréquence et la modalité des retours à la fertilité qu'ils déterminent lorsqu'ils sont introgressés par rétrocroisements sur cytoplasme 447.

Des croisements diallèles entre formes mâle-stériles et leurs formes isogéniques mainteneuses ont été soumis aux analyses de HAYMAN (1954) et de GRIFFING (1956) pour préciser cette diversité des déterminismes du maintien. Une prépondérance de relations d'additivité entre les gènes impliqués dans le maintien a été mise en évidence par la forte aptitude générale à la combinaison qu'a permis de mesurer l'analyse de GRIFFING. L'analyse de HAYMAN indique que les allèles récessifs sont souvent favorables à l'instabilité ; mais la lignée 123 fait exception en manifestant des formes récessives favorables à la stabilité. Des effets réciproques généraux ont été détectés pour certains génotypes par l'analyse de GRIFFING, dans le croisement diallèle lignée mâle-stérile $\times$ lignée mainteneuse. De tels effets réciproques n'ont pas été trouvés dans le test des F1 d'un croisement diallèle entre lignées mainteneuses sur lignées mâle-stérile. Ces effets réciproques sont discutés.

Mots clés additionnels : *Protéagineux, androstérilité cytoplasmique, interaction noyau-cytoplasme, rétrocroisements, sélection végétale, hybrides.*

SUMMARY

Cytoplasmic male sterility in field bean (Vicia faba L.). II. - Study of the paternal effect on phenotypic instability.

It has not yet been possible to use 447 nucleo-cytoplasmic male sterility in field bean (*Vicia faba* L.) for hybrid seed production since it shows phenotypic instability leading to appearance of completely or partially male fertile plants in progenies of crosses with maintainer plants. Considerable variability has been demonstrated among maintainer genotypes determining the frequency and the conditions of reversions toward fertility which they induce when backcrossed to a male sterile genotype. Diallel crosses between male-sterile plants and their isogenic maintainer counterparts were submitted to HAYMAN's and GRIFFING's analysis to define this variability in the determination of maintenance.

Additive relationships between genes involved in the maintenance appeared to be preponderant through the high general combining ability measured by GRIFFING's analysis. HAYMAN's analysis indicated that recessive alleles most frequently favoured instability, except for line 123 which possessed recessive alleles determining stability. General reciprocal effects were measured for some genotypes in GRIFFING's analysis of the diallel cross male-sterile lines $\times$ maintainer lines. Such reciprocal effects were not found in the test cross of F1 hybrids from a diallel cross of maintainer lines on male sterile lines. These reciprocal effects are discussed.

Additional key words : *Grain legumes, nucleo-cytoplasmic male sterility, nucleo-cytoplasmic interactions, backcrosses, plant breeding, hybrids.*

I. INTRODUCTION

Dans leur étude préliminaire de la stérilité mâle cytoplasmique 447 de la féverole, BOND *et al.* (1966) définissaient 3 catégories de génotypes en fonction de leurs produits en croisement avec les plantes mâle-

stériles : les non-restaurateurs, les restaurateurs partiels et les restaurateurs complets de fertilité. En ce qui concerne les restaurateurs complets, l'analyse génétique a montré qu'ils possèdent un gène majeur de restauration dominant par rapport au gène de non-restauration. Cette restauration est de type per-

manent, c'est-à-dire qu'elle s'accompagne de la perte du facteur cytoplasmique de stérilité (DUC, 1984). Parmi la centaine de lignées non-restauratrices étudiées par BOND *et al.* (1966), PICARD (1972), BERTHELEM & LEGUEN (1974) et DUC (1978), la distinction entre bons et mauvais mainteneurs de stérilité s'est très vite imposée. En effet, la plupart des génotypes dits mainteneurs, parce qu'ayant produit une F1 mâle-stérile, conduisent à des retours à la fertilité au cours des croisements de conversion qui suivaient (entre la 1^{re} et la 6^e génération selon le cas).

La fréquence de ces retours à la fertilité, leur modalité progressive ou brutale, sont apparues déterminées avant tout par le génotype mainteneur récurrent employé (BERTHELEM & LEGUEN, 1974).

Nous nous sommes attachés dans ce travail à étudier cet effet paternel pour lequel différentes hypothèses explicatives ont été émises comme l'action de gènes mineurs récessifs de restauration ou la transmission de cytoplasme paternel par le pollen (BERTHELEM & LEGUEN, 1974 ; THIELLEMENT, 1977).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

En ce qui concerne l'étude de l'évolution de la fertilité au cours des générations de croisement de conversion, les six génotypes employés et les méthodes sont décrits dans l'article précédent (DUC, 1984).

Deux croisements diallèles entre formes mâle-stériles prises comme femelle et leurs mainteneurs isogéniques pris comme mâle ont été réalisés en serre par pollinisation manuelle avec protection contre les insectes pollinisateurs. Pour le croisement d'une plante mâle-stérile par son mainteneur isogénique on parlera d'« automaintien » ; l'« allomaintien » correspondra au croisement par un mainteneur différent. Afin de couvrir au mieux les variations intra- et interplantes-mères (DUC, 1984), les différents parents mâles ont été distribués au hasard sur les différents nœuds floraux de plusieurs plantes-mères par lignée mâle-stérile.

A. Diallèle complet 2 × 2 entre 2 lignées en BC5 de 159

Le génome nucléaire 159 conduit en croisement de conversion sur le cytoplasme 447 à une instabilité de type brutal (cf. DUC, 1984), 2 classes de plantes, l'une très stérile et l'autre très fertile, apparaissant dans les descendance. Les 2 familles utilisées pour ce diallèle ont ségrégué en BC4 de 159 et sont l'une instable (30 p. 100 des plantes dans les descendance sont fertiles) et l'autre super-instable (60 p. 100 des plantes dans les descendance sont fertiles). On a procédé à une observation visuelle des descendants de ce croisement diallèle cultivés en serre.

B. Diallèle complet 9 × 9

Les lignées mâle-stériles et mainteneuses sont décrites dans le tableau 1. Ces couples résultaient d'au minimum 5 générations de croisement de conversion. Les croisements ont été réalisés sur 10 plantes-mères par génotype et ont conduit à un effectif de 16 plantes pour chaque descendance individuelle. Ces 16 plantes réparties en 2 blocs et cultivées au printemps en serre ont été étudiées. Une observation microscopique du pollen selon la méthode décrite précédemment (DUC, 1984) aboutissant à la mesure du taux F de grains de pollen fertiles a été appliquée à chaque plante à raison de 3 prélèvements de fleurs aux 1^{er}, 7^e et 13^e nœuds floraux. L'analyse du croisement diallèle 9 × 9 a été faite selon les méthodes de HAYMAN (1954) et de GRIFFING (1956) sur les données transformées par la formule $\text{Arc sin } \sqrt{F} \%$.

Par ailleurs, un croisement diallèle a été réalisé par castration et pollinisation manuelle entre les 4 lignées fertiles : Ad23, 135, 123 et 241 qui avaient conduit à des effets réciproques dans le diallèle 9 × 9. Les descendance F1 ont été testées pour leur aptitude au maintien sur les 2 lignées stériles Ad23 et 123 (Cyt. 447). Une observation microscopique du pollen a été réalisée au 1^{er} et au 9^e nœud floral de la tige principale de 20 plantes par descendance de test de F1.

TABLEAU 1

Description des génotypes employés dans le croisement diallèle 9 × 9.
Description of genotypes involved in the 9 × 9 diallel cross.

Génotypes	Ad23	135	123	G 78	I	249	159	241	93
Origine géographique	Angleterre (2)	Suède (1)	Tchécoslovaquie (1)	Allemagne (2)	France (1)	Bulgarie (1)	Yougoslavie (1)	Russie (1)	Hongrie (1)
I	10	5	5	5	5	5	5	5	5
II	0,06	0	0,11	9,13	4,36	1,28	0,05	4,90	1,21
III	0	0	0,06	2,70	7,66	9,96	24,16	26,80	63,90

I. Situation en conversion. Nombre de générations de back-cross sur cytoplasme 447.

II. Niveau de fertilité F des plantes-mères utilisées pour les croisements (%).

III. Niveau de fertilité F de la descendance en croisement par l'automainteneur (%).

(1) Sélectionné par J. PICARD (I.N.R.A., Dijon).

(2) Sélectionné par P. BERTHELEM (I.N.R.A., Rennes).

L'analyse de GRIFFING (1956) a été appliquée aux résultats de fertilité exprimés sous la forme $\text{Arc sin } \sqrt{F} \%$.

III. RÉSULTATS

A. Etude de l'évolution de la fertilité de 6 génotypes au cours de 5 générations de croisement de conversion

La figure 1 indique les évolutions obtenues en appliquant une pression de sélection qui, pour passer d'une génération à l'autre, utilise les plantes-mères les plus stériles et une pression qui utilise les plantes-mères ayant une fertilité la plus proche de $F = 20$. La valeur de la F_1 apparaît un assez mauvais prédicteur de la valeur en maintien d'un génotype, en particulier pour 123. Pour tous les génotypes, une pression de sélection pour $F = 20$ a conduit à une dérive vers la fertilité pouvant atteindre des niveaux de fertilité supérieurs à $F = 40$ en BC_4 . A l'exception des lignées 93 et 241 pour lesquelles la stabilité n'a pu être améliorée, une pression de sélection pour $F = 0$ a conduit chez les autres génotypes à des lignées plus stables atteignant de très bons niveaux de stérilité chez 123 et 135.

Ces résultats mettent en relief les comportements très divers consécutifs à l'introgression de génomes nucléaires différents.

B. Analyse du déterminisme paternel de l'instabilité

1. Croisement diallèle (mâle stérile $\times$ mainteneur) entre une lignée instable et une lignée super-instable

Ces 2 lignées ayant ségrégué au BC_4 se distinguent par leur taux de plantes fertiles dans les descendance d'automaintien qui sont de 30 p. 100 pour la lignée « instable » et 65 p. 100 pour la lignée « super-instable » (tabl. 2). Les résultats du croisement diallèle indiquent une récessivité de la forme stable puisque les descendance hybrides ne sont pas significativement différentes de la forme instable. Par ailleurs, aucun effet réciproque significatif n'a été mesuré entre les hybrides.

Cette analyse préliminaire indiquant que l'instabilité peut présenter un caractère de dominance, nous a conduits à entreprendre une étude plus complète de son déterminisme par la réalisation d'un croisement diallèle (mâle-stérile $\times$ mainteneur) qui impliquait 9 lignées d'origines et de niveaux de maintien différents.

2. Croisement diallèle (mâle-stérile $\times$ mainteneur)

a) Résultats graphiques

Les résultats obtenus sont représentés sur la figure 2. Son simple examen apporte déjà des infor-

Figure 1

Pour 6 génotypes, au cours de 4 générations de croisement de conversion sur cytoplasme 447, évolution comparée de la fertilité mâle des descendance en 2 conditions de pression de sélection sur la fertilité des plantes mères : ● Sélection pour F proche de 0 p. 100 ; ○ Sélection pour F proche de 20 p. 100.

Evolution of male fertility of progenies, in the case of 6 genotypes, over 4 generations of back-crossing, in two situations of selection pressure on the fertility of the mother plant : ● Selection for F close to 0 % ; ○ Selection for F close to 20 %.

TABLEAU 2

Etude du croisement diallèle (mâle-stérile × mainteneur) entre 2 lignées instable et super-instable (génotype « 159 » en BC₅).
Study of diallel cross (male sterile × maintainer) between 2 lines : unstable and super-unstable (BC₅ of genotype « 159 »).

Croisements	Effectif des ségrégations en descendance		X ² 0,05	Pourcentage de plantes fertiles en descendance
	Plantes stériles	Plantes fertiles		
Mâle stérile 159 « instable » × Mainteneur 159 « instable »	92	500	NS	35,2
Mâle stérile 159 « instable » × Mainteneur 159 « super-instable »	86	125		59,2
Mâle stérile 159 « super-instable » × Mainteneur 159 « instable »	48	72		60,0
Mâle-stérile 159 « super-instable » × Mainteneur 159 « super-instable »	33	72		68,6

Figure 2
Fertilité mâle moyenne (Arc sin $\sqrt{F}$ %) aux 1^{er}, 7^e et 13^e nœuds floraux de la tige principale des descendants du croisement diallèle (mâle stérile × Mainteneur) entre 9 lignées.

Mean male fertility (Arc sin $\sqrt{F}$ %) at the 1st, 7th and 13rd flowering node of the main stem of progenies of the diallel cross (male-sterile × maintainer) between 9 lines.

mations :

— on distingue, d'après leur valeur en automaintenance située sur la diagonale du tableau, des bons mainteneurs (135, Ad23, 123), des mainteneurs moyens (G78, 159, 249, I) et des mauvais mainteneurs (93, 241) ;

— il apparaît un effet maternel très net qui se manifeste par une certaine homogénéité au sein de chaque ligne et une grande hétérogénéité au sein de chaque colonne du tableau. Il apparaît aussi des dissemblances entre colonnes et lignes correspondantes comme pour 135 et 241 ;

— certains croisements manifestent un effet réciproque spécifique comme $135 \times \text{Ad23}$ ou $241 \times \text{Ad23}$.

b) Analyse de variance

L'analyse de variance sur les données (tabl. 3) détecte :

— Un effet hautement significatif dû au bloc qui résulte d'un effet de bordure de serre.

— Un effet significatif dû au niveau du nœud floral. Les nœuds 7 et 13 donnent respectivement des valeurs de fertilité plus élevées de 8 à 12 p. 100 par rapport au 1^{er} nœud floral.

— Un effet génotype hautement significatif.

— Des interactions bloc $\times$ génotype et nœud $\times$ génotype non significatives ce qui nous permettra d'analyser les effets génotypes sur blocs et nœuds confondus.

Deux analyses ont été appliquées aux résultats :

— L'analyse de HAYMAN qui permet une approche de la nature des relations géniques qui déterminent la valeur propre des lignées mainteneuses étudiées et pourrait aider à la sélection de nouveaux génotypes homozygotes mainteneurs.

— L'analyse de GRIFFING qui permet une mesure des aptitudes à la combinaison (AC) et des effets réciproques. La connaissance des AC pourrait aider au choix des lignées mâle-stériles testrices utilisées pour la recherche de nouveaux mainteneurs ou au choix de lignées destinées à constituer des hybrides 3 voies.

c) Analyse du diallèle par la méthode de HAYMAN

L'analyse de HAYMAN (1952) à modèle fixe suppose un certain nombre d'hypothèses :

— Les plantes doivent avoir des ségrégations de type diploïde ce qui est le cas chez la féverole.

— on ne doit pas mesurer d'effet réciproque par le test t (sans appariement) de STUDENT préconisé par HAYMAN. Les 2 populations de croisements réciproques situées de part et d'autre de la diagonale ne diffèrent pas significativement par ce test. L'étude se fait alors sur le demi-diallèle dans lequel chaque donnée est remplacée par la somme des croisements réciproques.

— L'homozygotie des parents et l'isogénie entre le mâle-stérile et le mainteneur est approchée par un nombre minimum de 5 générations de croisement de conversion.

— En ce qui concerne les hypothèses d'absence de multi-allélisme et d'épistasie, de distribution indépendantes des différents gènes en cause chez les parents, on ne peut savoir *a priori* si elles sont vérifiées.

On notera Y_r , la valeur propre c'est-à-dire en automaintenance des génotypes,

V_r , la variance des descendants relatifs à un parent,

W_r , la covariance des descendance hybrides avec le parent partenaire.

L'analyse graphique de HAYMAN conduit au tracé de la parabole d'équation $W_r^2 = 0,0947 V_r$ et à l'ajustement d'une droite de régression sur les 9 points correspondant aux génotypes. L'équation calculée de cette droite $W_r = 1,032 V_r - 0,001$. Par un test F de Fischer on montre que la pente de la droite n'est pas significativement différente de 1, ce qui est une vérification de l'absence d'épistasie, hypothèse imposée préalablement à l'analyse. Sur la figure 3a où la parabole, la droite et les points correspondants aux génotypes sont représentés, on peut dès à présent noter certains résultats :

— toutes les lignées, à l'exception de 123, sont regroupées dans la partie inférieure de la droite de régression indiquant que des gènes dominants prédominent chez ces lignées,

— l'ordonnée à l'origine est très proche de 0. On peut donc conclure que la dominance est complète.

Si, à présent, on observe la droite de régression $W_r + V_r$ en fonction de Y_r (fig. 3b) qui a pour équation $W_r + V_r = 0,026 Y_r + 0,063$, on constate que, parmi les lignées les plus stables (faible valeur de Y_r),

TABLEAU 3

Analyse de variance sur les données de fertilité mâle ($\text{Arc sin } \sqrt{F} \%$).

Analysis of variance on the male fertility data ($\text{Arc sin } \sqrt{F} \%$).

Origine de la variation	SCE	ddl	Variance	Signification
Totale	36 900	485		
Bloc	745	1	745	**
Nœud floral	93	2	46,5	*
Génotype	32 509	80	406,4	**
Interaction nœud floral $\times$ génotype	709	160	4,4	NS
Interaction bloc $\times$ génotype	770	80	9,6	NS
Résiduelle	2 074	162	12,8	

NS : non significatif.

* : significatif à 5 %.

** : significatif à 1 %.

Figure 3
Représentation graphique de l'analyse de HAYMAN appliquée aux mesures de fertilité mâle (Arc sin $\sqrt{F}$ %).
 Yr : valeur propre des génotypes parentaux ;
 Vr : variance des descendances du parent r ;
 Wr : covariance des descendants du parent r avec les parents non récurrents.
Graphic representation of HAYMAN's analysis.
 Yr : parent value ;
 Vr : variance between hybrids from one parent ;
 Wr : covariances between parent means and the means of their hybrids.

2 (Ad23 et 135) se situent dans la partie inférieure de la droite, indiquant chez elles une prédominance de gènes dominants favorables à la stabilité, et une (123) se situe dans la partie supérieure, indiquant chez elle la présence de gènes récessifs favorables à la stabilité. La pente positive de cette droite confirme l'effet dans l'ensemble favorable à la stabilité des gènes dominants mais l'écart de 123 à cette droite, se traduisant d'ailleurs par un coefficient de corrélation non significatif $r = 0,35$, indique chez cette lignée la présence de gènes récessifs favorables à la stabilité. Si l'on exclut du calcul la valeur correspondant à la lignée 123, l'équation de la droite devient $Vr + Wr = 0,049 yr + 0,049$. Le coefficient de corrélation $r = 0,77$ est alors significatif au seuil de 5 p. 100.

d) Analyse de variance du diallèle par la méthode de GRIFFING (1956) (Modèle I)

L'effet génotype dégagé dans l'analyse de variance (tabl. 4) se décompose selon le modèle suivant :

$X_{ij} = u + g_i + g_j + s_{ij} + (m_i - m_j) + r_{ij} + \epsilon$
où u = moyenne générale
 g_i = aptitude générale à la combinaison (AGC) du parent femelle i
 g_j = AGC du parent mâle j
 s_{ij} = l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) du croisement $i \times j$
 m_i = effet maternel général du parent i
 m_j = effet maternel général du parent j
 $m_i - m_j$ = effet réciproque général des 2 parents
 r_{ij} = effet réciproque spécifique du croisement $i \times j$.

TABLEAU 4
Analyse de variance de GRIFFING sur les données de fertilité mâle (Arc sin $\sqrt{F}$ %).
Décomposition des effets génotypiques.
GRIFFING's analysis of variance on the male fertility data (Arc sin $\sqrt{F}$ %).
Decomposition into genotypic effects.

Origine de la variation	SCE	ddl	Variances	Signification
Génotype	32 509	80	406,4	**
AGC	13 676	8	1 709,5	**
ASC	5 782	36	160,6	**
Effets réciproques	13 054	36	362,6	**
Effets réciproques généraux	10 242	8	128,0	**
Effets réciproques spécifiques	2 812	28	100,4	**
Résiduelle			12,8	

** Significatif à 1 %.

Les résultats d'une telle décomposition sont donnés par le tableau 4. Tous les effets sont significatifs au seuil de 1 p. 100. L'aptitude générale à la combinaison apparaît prépondérante : le rapport F de variance AGC/variance ASC est significatif à 1 p. 100.

Le classement des génotypes en fonction de leur AGC est indiqué dans le tableau 5. La valeur d'aptitude générale à la combinaison g_i des lignées est très corrélée ($r = 0,89$) à leur valeur propre : ainsi les lignées Ad23 et 135 sont celles qui ont la meilleure AGC.

En ce qui concerne les effets réciproques qui apparaissent hautement significatifs, ils se décomposent en

TABLEAU 5

Pour chaque génotype, estimation des composantes des effets génétiques détectés par l'analyse de GRIFFING.

For each genotype, estimation of genetic effects components calculated by GRIFFING's analysis.

Génotypes	Valeur propre	Estimation des g_i	Estimation des (m_i-m_j)
Ad23	1,28	- 8,03	- 9,85
135	1,28	- 6,25	- 20,26
G 78	8,67	- 3,50	8,52
159	29,44	- 3,17	- 1,08
123	1,71	- 2,24	- 6,67
249	18,40	- 1,36	- 3,42
I	15,39	- 0,02	5,84
241	31,00	6,28	26,39
93	53,15	18,29	12,21

g_i = estimation de l'aptitude générale à la combinaison du parent i .
 (m_i-m_j) = estimation de l'effet réciproque général du parent i .

des effets réciproques généraux prépondérants et importants pour les génotypes 135 et 241 (cf. valeur m_i-m_j). La lignée 135 a un très fort effet maternel dans le sens d'une plus grande stabilité. L'effet maternel de la lignée 241 va dans le sens d'une plus grande instabilité. Cet effet maternel s'exprime également par des variances intralignes significativement plus faibles que les variances intracolonne dans le tableau de croisement (cf. fig. 2) pour les lignées 123, 135, 249 et I.

Aucune distinction de parents n'a pu être faite sur la base des valeurs estimées des s_{ij} et r_{ij} . Signalons toutefois la combinaison 135×93 qui a présenté une valeur élevée de s_{ij} amenant l'hybride à une bonne stabilité et les combinaisons 135×93 , 159×123 et $I \times 241$ qui ont présenté une valeur élevée de r_{ij} .

3. Test des F1 d'un croisement diallèle entre lignées mainteneuses sur 2 lignées mâle-stériles

Afin de préciser si les effets réciproques que nous avons mesurés pour les génomes nucléaires 135 et 241 sont de type maternel ou paternel, nous avons réalisé un croisement diallèle entre les formes mâle-fertiles mainteneuses de 135, 241, Ad23 et 123. L'aptitude au maintien des F1 résultant de ce croisement diallèle a été testée sur 2 lignées mâle-stérile Ad23/447 et 123/447 (tabl. 6). Sur ce tableau apparaît, au niveau de la diagonale, une différence déjà mesurée précédemment (cf. fig. 2), le croisement $(123/447 \times \text{Ad23})$ conduisant à une descendance plus fertile que $(\text{Ad23}/447 \times 123)$. En ce qui concerne le test des F1, aucun effet réciproque général n'a pu être mis en évidence (pas de différence significative entre sommes de lignes et colonnes). Seul un effet réciproque spécifique a été mesuré entre parents F1 : $(135 \times \text{Ad23})$ et $(\text{Ad23} \times 135)$.

TABLEAU 6

Test des F1 d'un croisement diallèle entre 4 mainteneurs (Ad23, 135, 123, 241) sur 2 lignées mâle-stériles à cytoplasme 447 (Ad23 et 123 : mesure de la fertilité moyenne des descendance (Arc sin $\sqrt{F\%}$)).

Test cross of F1 resulting from a complete diallel cross between 4 maintainer lines (Ad23, 135, 123, 241) on two male sterile lines carrying the 447 cytoplasm (Ad23 and 123) : mean male fertility of progenies (Arc sin $\sqrt{F\%}$).

Parent mâle stérile femelle	Parent mâle fertile F1 mâle femelle	Ad23	135	123	241	Σ
Ad23/447 123/447	Ad23	2,28 12,51	11,79 4,80	2,04 7,59	1,70 10,34	17,81 35,24
Ad23/447 123/447	135	4,49 10,70	6,70 17,04	5,35 6,66	6,09 10,94	22,63 45,34
Ad23/447 123/447	123	6,25 6,40	4,78 10,56	1,88 2,40	2,41 5,62	15,32 24,98
Ad23/447 123/447	241	3,36 8,60	5,86 7,63	1,50 5,18	2,33 9,36	13,05 30,77
Ad23/447 123/447	Σ	16,38 38,21	29,13 40,03	10,77 21,83	12,53 36,26	

PPDS sur données individuelles = 5,67

IV. DISCUSSION

Un déterminisme monogénique de maintien ne peut expliquer seul l'effet des génotypes paternels sur le phénomène d'instabilité phénotypique de la stérilité mâle 447. A côté de ce déterminisme majeur doit exister un déterminisme mineur polygénique, peut-être à pénétrance variable, dont nous avons ici entrepris l'étude.

Pour ce déterminisme mineur, 2 types d'interactions entre gènes ont été détectées :

— des relations d'additivité, mesurées dans le diallèle 9×9 où elles se sont exprimées par une AGC prépondérante sur l'ASC par l'analyse GRIFFING. Par contre, ce type de relation n'a pas été détecté par l'analyse de HAYMAN dont nous devons prendre les conclusions avec prudence dans la mesure où certaines hypothèses, telles que l'absence de multi-allélisme ou la distribution indépendante des gènes chez les parents, ne peuvent être vérifiées ;

— des relations de dominance, tout d'abord mesurées dans le diallèle des formes instables et super-instables de la lignée 159 puis dans les résultats du diallèle 9×9 . Pour ce dernier, l'analyse de HAYMAN conclut à la dominance complète et l'analyse de GRIFFING mesure une ASC hautement significative. L'analyse de HAYMAN indique de plus que les allèles récessifs sont souvent défavorables à la stabilité (Ad23, 135) mais qu'ils peuvent parfois être favorables (123).

L'existence de certains allèles récessifs défavorables dont BERHTELEM & LEGUEN (1974) avaient fait l'hypothèse se trouve ici confortée et elle peut expliquer une dérive progressive vers la fertilité en allant vers des niveaux d'homozygotie plus élevés. L'homozygotie sera d'autant plus longue à atteindre que le nombre de gènes en jeu sera plus élevé. Il se peut aussi que l'expression phénotypique soit retardée par une pénétrance variable des gènes.

Sur les bases de la diversité des gènes de maintien mise ici en évidence, il doit être possible d'obtenir des transgressions.

L'analyse de HAYMAN a montré que les 9 lignées mainteneuses étudiées peuvent se regrouper comme suit :

Ad23, 135 : bons mainteneurs avec une majorité de gènes dominants favorables,

123 : bon mainteneur avec une majorité de gènes récessifs favorables,

G 78, 249, I : mainteneurs médiocres,

93, 249, 159 : mauvais mainteneurs.

L'objectif étant de constituer de bonnes lignées mainteneuses, la recherche de formes transgressives consistera essentiellement à exploiter les bonnes relations d'additivité existantes comme celles de 135 et Ad23 qui présentent une bonne AGC. En second lieu, on pourra chercher à associer dans un même génome les gènes dominants favorables de 135 ou de Ad23 et les gènes récessifs favorables de 123. Cet objectif peut donner lieu à l'établissement d'un schéma de sélection récurrente de mainteneurs.

Nos résultats montrent aussi l'importance du choix du testeur mâle-stérile pour le criblage de génotypes mainteneurs. Le testeur idéal conduisant aux plus fortes variances interdescendances devrait comporter toutes les formes récessives des gènes favorables et défavorables. Ainsi des recombinaisons entre les génotypes 93, 123, 159 et I pourraient conduire à un tel génotype. Cependant cette méthode conduira à un risque d'erreur déjà connu dans le passé, qui vient du fait que l'on juge une variabilité nouvelle de génotypes sur un modèle fixe (le testeur), émanant de lignées déjà connues. Les relations de dominance mesurées chez les hybrides prouvent aussi l'inutilité d'une sélection à la F1. Un autre élément en ce sens vient de notre étude préliminaire sur l'évolution de 6 génotypes : nous avons constaté pour ceux-ci qu'une sélection efficace n'a pu être exercée qu'à partir du BC2.

Une autre conséquence de nos résultats est qu'un test de l'aptitude à la combinaison pour le caractère de stabilité doit être un préalable à la constitution d'un hybride à plusieurs voies. En effet, nous avons vu que le croisement d'allomaintien entre 2 bonnes lignées mâle-stériles n'aboutit pas toujours à une stérilité parfaite comme dans le croisement Ad23 $\times$ 135.

Les effets réciproques mesurés par l'analyse de GRIFFING dans le croisement diallèle mâle-stérile $\times$ mainteneur, en particulier pour 135 et 241, peuvent être l'expression d'effets maternels, paternels et (ou) de leur interaction. Le croisement diallèle entre formes mainteneuses n'a pas mis en évidence de tels effets réciproques généraux ce qui tend à exclure un effet cytoplasmique paternel qui serait transmis par le pollen. La forte homogénéité intraligne par rapport à l'hétérogénéité intracolonne mesurée pour 123, 135, 249 et I suggérerait la prépondérance d'un effet maternel. Cet effet maternel peut s'expliquer par des variations du facteur cytoplasmique de stérilité qui seraient apparues au cours des générations de backcross de façon spontanée ou sous l'effet du génome mainteneur récurrent. On peut enfin expliquer ces effets réciproques par l'hypothèse d'une absence d'isogénie entre le génome mâle-stérile et celui du mainteneur consécutive à un niveau trop peu avancé dans les générations de backcross ou à une sélection gamétique différente qui s'exercerait chez ces 2 génotypes.

Ces résultats mettent en évidence la variabilité importante qui existe au niveau du déterminisme mineur nucléaire du maintien et laissent à penser qu'une sélection de déterminismes nouveaux ou recombinants est possible. Il est cependant nécessaire de préciser au mieux les conditions qui régissent l'expression de ces gènes afin d'avoir prise sur eux.

Reçu le 14 mars 1983.

Accepté le 14 mars 1984.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A. CARTERON (I.N.R.A., Dijon) et G. BRANLARD (I.N.R.A., Clermont-Ferrand) pour leur aide statistique et informatique dans la réalisation des analyses de HAYMAN et de GRIFFING.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander M. P.**, 1969. Differential staining of aborted and non aborted pollen. *Stain Technology*, 44/3, 117-122.
- Berthelem P., Le Guen J.**, 1974. Rapport d'activité de la Station de Rennes, I.N.R.A., 1971-1974.
- Bond D. A., Fyfe J. L., Toynbee-Clarke G.**, 1966. Male sterility with a cytoplasmic type of inheritance in field beans. *J. Agric. Sci.*, 66, 359-367.
- Duc G.**, 1978. *Modalités d'expression et hypothèses explicatives du manque de stabilité de la stérilité mâle cytoplasmique chez la féverole*. Thèse Docteur-Ingénieur, Université Paris-Sud, 104 p.
- Duc G.**, 1984. La stérilité mâle nucléo-cytoplasmique 447 chez la féverole (*Vicia faba* L.). I - Etude du déterminisme maternel de l'instabilité phénotypique de la stérilité mâle. *Agronomie*, 4 (7) 619-627.
- Griffing B.**, 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9, 469-493.
- Hayman B. I.**, 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809.
- Thiellement H.**, 1977. La stérilité mâle cytoplasmique chez *Vicia faba* L. I. Historique et hypothèse. *Ann. Amélior. Plantes*, 27, 203-207.
- Picard J.**, 1972. Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes, 1968-72, I.N.R.A., Dijon, 120 p.