

UTILISATION DES ESPECES SAUVAGES D'HELIANTHUS POUR L'AMELIORATION DU TOURNESOL CULTIVE

H. SERIEYS*

1. INTRODUCTION:

Les espèces sauvages du genre *Hélianthus* occupent en Amérique du Nord des habitats très diversifiés: zones désertiques, climats tempérés humides... il en résulte de larges potentialités d'adaptation aux milieux physiques et biologiques. A ce titre elles constituent un immense "pool" génique pour l'amélioration du tournesol cultivé. L'étude taxonomique du genre *Hélianthus* a été abordée par de nombreux auteurs (WATSON 1929, HEISER 1969...). Ce dernier a collecté de nombreuses formes sauvages dans leur milieu naturel. Il a décrit et identifié 65 espèces ou sous-espèces dans le genre *Hélianthus*. Dans notre communication nous nous référerons à sa classification. D'autres équipes ont conduit des études plus sectorielles et orientées vers l'utilisation du matériel sauvage à des fins de sélection; par exemple citons en U.R.S.S.: G.V. PUSTOVOIT (1966), en Bulgarie: Y. GEORGIEVA-TODOROVA (1979), aux E.U.: HEISER (1962), CHANDLER et BEARD (1978), WHELAN (1976).

L'apport des espèces sauvages dans la sélection se situe à 5 niveaux:

1. Résistance aux maladies et aux parasites

Dès 1935, V.S. PUSTOVOIT découvre dans *Hélianthus lenticularis* D. des genes de résistance à la rouille du tournesol (*Puccinia*

* Station d'Amélioration des Plantes
I.N.R.A.-E.N.S.A.M.
9, Place Viala 34060 MONTPELLIER (France)

hélianthi schw.). En 1955, G.V. PUSTOVOIT, à partir d'*Hélianthus tuberosus*, introduit dans le tournesol cultivé la résistance à *Plasmopara hélianthi* Novot. et à quatre autres parasites: *Orobanche Cumana* Wallr., *Puccinia hélianthi* Schw., *Sclerotinia libertiana* Fuck. et *Homeosoma nebullela* H.L.—. Plus tard, le criblage d'importantes collections d'espèces sauvages a été entrepris aux E.U. par THOMPSON et al. (1978), ces auteurs ont montré l'existence de facteurs de résistance à la rouille (*Puccinia hélianthi*), au mildiou (*Plasmopara halstedii*) chez *H. praecox*, *H. argophyllus*, *H. annuus*; et de tolérance au *sclerotinia sclerotiorum* lib. chez plusieurs *H. annuus* sauvages. D'autre part, ces mêmes collections criblées pour la résistance aux insectes parasites par ROGERS et al. (1978) ont révélé l'existence de tolérances à *Zygogramma exclamationis*, *Bothynus gibbosus*, *Masonphis masoni* notamment chez *H. tuberosus*, *H. salicifolius*, *H. ciliaris*...

2. Cytoplasmes de stérilité mâle et gènes de restauration de la fertilité.

La découverte de la stérilité mâle cytoplasmique à partir d'une hybridation entre *Hélianthus pétiolaris* Nutt et le tournesol cultivé (LECLERCQ, 1969) et de gènes de restauration de la fertilité mâle (Kinman, 1970) a permis la fabrication d'hybrides commerciaux de tournesol à grande échelle. Les gènes de restauration de la fertilité mâle paraissent fréquents dans le genre *Hélianthus* et en particulier dans les espèces *H. pétiolaris* et *H. annuus*, Fick. (1976).

3. Amélioration de la qualité technologique.

L'intérêt de certaines espèces sauvages pour l'amélioration de la composition de l'huile a été souligné par JAIN (1977). Par exemple les espèces *H. bolanderi* et *H. exilis*, présentent une teneur élevée en acide linoléique (supérieure à 70%).

4. Adaptation au milieu physique.

Plus récentes, ces études ouvrent des perspectives intéressantes au niveau de la tolérance aux basses températures: *H. bolanderi*, *H. exilis*, JAIN (1977); ou au niveau d'une meilleure valorisation de l'eau: *H. argophyllus*, *H. debilis*, *H. niveus* ssp. *Canescens*, *H. ciliaris*; (MERRIEN, 1978; BLANCHET, 1980). Ces auteurs soulignent

leur intérêt en tant que géniteurs potentiels de tolérance à la sécheresse.

5. *Elargissement de la base génétique du tournesol cultivé.*

Les espèces sauvages constituent une source de variabilité pouvant amener des combinaisons génétiques s'exprimant par la vigueur et la productivité.

Tous ces résultats démontrent que les espèces sauvages renferment des facteurs d'amélioration touchant à tous les thèmes de la sélection.

En France, la collecte des espèces sauvages d'*Hélianthus* a débuté récemment (1978) avec ces mêmes objectifs. Nous nous sommes plus particulièrement attachés dans un premier temps à la description des principaux caractères botaniques et agronomiques, et à la multiplication de diverses formes sauvages. Ensuite un programme d'hybridations interspécifiques entre *Hélianthus annuus* L. et *Hélianthus sauvages* a été entrepris pour définir les relations génétiques entre ces différentes espèces et rechercher de nouveaux cytoplasmes de stérilité mâle et des gènes de restauration. Enfin l'étude des propriétés hydriques d'une espèce xérophylle *H. argophyllus* a été abordé. Ci-après sont rapportés les premiers résultats obtenus et les problèmes posés par ces travaux.

2. CARACTERISTIQUES BOTANIQUES D'UNE COLLECTION D'ESPECES SAUVAGES.

Les caractères botaniques ont été décrits dans une première étape pour identifier les espèces collectées et vérifier leur conformité aux descriptions des taxonomistes. L'examen de la collection a fait apparaître une considérable variabilité morphologique interspécifique. Dans plusieurs cas, la seule observation morphologique est un critère de différenciation insuffisant à cause de la grande diversité intraspécifique et de la ressemblance entre espèces voisines. Il est alors nécessaire de faire appel à des méthodes d'investigation plus fines: hybridations et examens cytogénétiques etc...

Quelques caractéristiques botaniques et agronomiques sont présentées pour les espèces annuelles (tableau 1) et perennes (tableau 2).

—*taille*: la variabilité interspécifique est grande (étalement de 40

cm à plus de 300 cm). Plusieurs espèces présentent un port traçant: *H. débilis* ssp. *débilis*, *H. cusickii*, *H. ciliaris*.

—*durée semis-floraison*: La floraison s'étale sur une période de 6 mois dans nos conditions (de Mai à Octobre). Les types les plus précoces de notre collection sont: *H. pétiolaris*, *H. praecox* et quelques écotypes d'*h. Annuus* L.. Quant aux espèces originaires des zones plus méridionales d'Amérique du Nord, elles se caractérisent par une plus grande tardiveté; certaines sont sensibles au photo-périodisme: *H. argophyllus*, *H. paradoxus*; d'autres extrêmement tardives n'ont pas fleuri à Montpellier: *H. niveus* ssp. *tephrodes*, *H. radula*.

—*autofertilité*: Toutes les espèces du genre *Hélianthus* sont allogames, des systèmes génétiques efficaces préviennent l'autogamie (autoincompatibilité). La production grainière en autofécondation est dans la plupart des cas nulle ou très faible (moins de 2 graines par capitule).

—*Poids de 1.000 grains*: Les espèces sauvages ont des graines de taille très réduite (celle des formes polyploïdes est généralement supérieure). La dormance est fréquente et conduit à de faibles taux de germination et à l'étalement de la levée.

3. MULTIPLICATION

La multiplication des espèces sauvages est délicate en raison de la forte autostérilité qui les caractérise. La technique de multiplication doit tenir compte de plusieurs contraintes:

—maintien de la conformité de l'espèce (limitation de la dérive génétique)

—Conservation de la variabilité génétique intraspécifique.

La technique de multiplication conciliant au mieux ces exigences est la panmixie en isolement, mais celle-ci devient rapidement impraticable lorsque le volume de la collection croît. La technique que nous utilisons consiste à réaliser en conditions contrôlées des croisements "SIBS". Le maintien de la variabilité est réalisé en collectant sur 10 plantes mères des semences issues de la pollinisation par un mélange de pollen de plusieurs plantes (4 ou 5) de la même espèce. Cette méthode utilisée par BEARD permet d'obtenir des semences dans la majorité des espèces. Des échecs à la multiplication ont eu lieu

lorsque l'effectif a été accidentellement réduit à moins de 3 plantes (inter incompatibilité), ou par suite d'une stérilité complète de l'espèce: *H. tuberosus*, *H. tomentosus*.

4. HYBRIDATIONS INTERSPECIFIQUES

Un programme d'hybridations interspécifiques entre *H. annuus* L. cultivé et *H.* sauvages a débuté en 1978 pour:

1.— Etudier les affinités entre les génomes du tournesol cultivé et des *Hélianthus* sauvages.

2. Préparer du matériel hybride se prêtant mieux au criblage par les tests de sélection actuels. En effet, les espèces sauvages présentent des caractéristiques botaniques (taille réduite des organes végétatifs, tardiveté excessive...) ou physiologiques (dormance, type de développement...) souvent incompatibles avec l'usage normal des tests de sélection utilisés dans l'espèce cultivée. Dans le cas particulier de la résistance aux maladies l'hybridation avec du matériel *H. annuus* sensible doit permettre de révéler l'impact de la composante sauvage dans une résistance éventuelle.

3.— Recherche de nouveaux gènes de restauration de la fertilité mâle.

En 1979, 81 hybridations ont été réalisées dans ce but. Celles-ci sont de deux types: (*H.* sauvage \times *H. annuus* lignée CC 60) et (*H. annuus* lignée Cms CC 60 \times *H.* sauvage).

Le rendement grainier moyen par croisement figure dans les tableaux 3 et 4. Celui-ci ne correspond pas nécessairement au nombre d'hybrides obtenus, il donne cependant une information sur l'affinité de la lignée utilisée avec les espèces sauvages. Le fécondation de l'espèce sauvage autostérile par du pollen d'espèces différentes induisant parfois un certain pourcentage d'autofécondation (Georgieva Todorova 1979; WHELAN 1976).

Les résultats montrent:

1.— Une meilleure affinité de la lignée *H. annuus* CC 60 pour les espèces annuelles (en moyenne 14 grains contre 1 à 2 grains pour les espèces perennes).

2.— Une meilleure réussite du croisement sur cytoplasme sauvage. Toutefois la lignée Cms CC 60 s'est bien combinée avec les divers écotypes sauvages d'*H. annuus*, *H. pétiolaris*, et *bolanderi*.

Il est possible que la lignée CC 60 utilisée soit "réfractaire" à l'hybridation; dans cette hypothèse et pour limiter ce risque il faudrait diversifier les partenaires *H. annuus*.

Restauration de la fertilité mâle:

Des hybridations interspécifiques réalisées en 1978 sur des lignées mâle-stériles cytoplasmiques ont révélé l'existence de facteurs restaurant la fertilité σ . Chez *H. argophyllus*, *H. rigidus* et *H. bolandéri*, respectivement, 90%, 67%, et 55% de plantes hybrides F1 ont été restaurées.

5. ADAPTATION EN MILIEU CLIMATIQUE

Une espèce annuelle *H. argophyllus* T. and G. a Révélé des propriétés hydriques particulièrement intéressantes. Un essai de greffage réciproque a été effectué sur deux espèces: *H. annuus* c.v. "Clairsol" (= T) et *H. argophyllus* (= A). l'estimation des capacités

transpiratoires des différentes combinaisons de greffage: $\frac{T}{T}$, $\frac{A}{A}$, $\frac{T}{A}$, $\frac{A}{T}$ a permis de:

1.— Situer les potentialités transpiratoires d'*H. argophyllus* par rapport au tournesol *H. annuus* L.

2.— Localiser les organes contrôlant la spécificité de transpiration. La capacité transpiratoire a été exprimée par le quotient de la masse d'eau transpirée par le greffon durant une période de 6 heures à la masse du greffon = TSPT(2), ou à la masse de limbe = TSPL(2).

Les résultats donnés par les diverses combinaisons de greffage sont les suivants:

$$\text{T.S.P.T.}^{(1)}: \frac{T}{T} = 1,27 \pm 0,09^*, \frac{A}{A} = 1,18 \pm 0,06, \frac{T}{A} = 1,31 \pm 0,09, \frac{A}{T} = 1,09 \pm 0,09$$

$$\text{T.S.P.L.}^{(2)}: \frac{T}{T} = 2,68 \pm 0,21, \frac{A}{A} = 2,29 \pm 0,13, \frac{T}{A} = 3,05 \pm 0,14, \frac{A}{T} = 1,93 \pm 0,17$$

* Intervalle de confiance 5%.

(1) T.S.P.T. = Transpiration spécifique pondérale du greffon. Unités: $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot (6\text{H})^{-1}$

(2) T.S.P.L. = Transpiration spécifique pondérale du limbe.

Il apparaît que:

a) La transpiration d'*H. argophyllus*, $\frac{(A)}{(A)}$ est réduite de 8% (TSPT) à 17% (TSPL), écart significatif au seuil de 1% par rapport à *H. annuus*, $\frac{(T)}{(T)}$.

b) La nature du greffon (= partie aérienne) conditionne très largement la capacité transpiratoire du système greffon porte-greffe en conditions d'alimentation hydrique non limitantes (effets hautement significatifs). La réduction de transpiration due aux parties aériennes d'*H. argophyllus* est comprise entre 14% et 36% selon le critère utilisé. Par contre le système racinaire de cette espèce a un effet positif sur la transpiration: l'accroissement de T.S.P.T. est de 6% (effet non significatif) et celui de T.S.P.L. de 16% (effet significatif 5%).

Ces propriétés s'expliquent par la nature xérophYTE de cette espèce, et dérivent probablement de structures foliaires particulières (pubescence importante, indices et fonctionnement stomatiques...). Des études concernant ces divers points sont en cours. Des travaux conduits par MERRIEN et BLANCHET (1980) ont permis de vérifier la capacité transpiratoire réduite de cette espèce en situations d'alimentation hydrique non limitante (ETM) ou limitante (40% ETM), dans ces conditions l'assimilation photosynthétique reste relativement élevée. Il en résulte une efficacité de l'eau supérieure à celle du tournesol cultivé.

6. ETUDES EN COURS OU ENVISAGEES:

1.— Poursuite de la collecte des espèces et écotypes sauvages d'*Hélianthus*, et dans un cadre plus élargi (coopération internationale, F.A.O. ...) Contribution au maintien, à la gestion et à l'étude de la collection complète d'*Hélianthus*.

2.— Recherche de résistances à deux maladies graves en France: *sclerotinia sclerotiorum* Lib. et *Botrytis cinerea*. Le criblage de la collection d'espèces sauvages et de descendances de croisements interspécifiques pour la résistance ou la tolérance à ces maladies en conditions artificielles ou naturelles sera poursuivi. Ces travaux s'effectuent en collaboration avec les pathologistes de l'I.N.R.A. et du C.E.T.I.O.M.

3.— L'étude des propriétés hydriques et photosynthétiques de diverses espèces xérophytes et de leurs descendances hybrides est en cours en collaboration avec diverses équipes d'agronomie. La réponse des paramètres hydriques (tension de l'eau, transpiration...) et assimilatoires en fonction du degré de satisfaction des besoins en eau est analysée. Une meilleure compréhension des mécanismes impliqués doit faciliter la mise en oeuvre de tests de criblage dans les programmes de sélection pour la tolérance à la sécheresse.

REFERENCES

Blanchet R., N. Gelfi 1980

Caracteres xérophytes de quelques especes d'Hélianthus susceptibles d'être utilisés pour améliorer l'adaptation aux conditions seches du Tourne-sol cultivé *H. annuus* L.

CR. Academie des Sciences-sous-presses

Chandler J.M., B.H. Beard 1978.

Sunflower interspecific hybridization using embryo culture.

Proceedings of the 8th international conference Minneapolis U.S.A. p. 510-515.

Fick G.N., D.E. Zimmer, J. Domínguez Giménez and D.A. Rehder 1976.

Fertility restoration and variability for plants and seed characteristics in wild sunflowers.

Proceedings of the 7th international sunflower conference Krasnodar U.S.S.R. p. 334-338.

Georgieva-Todorova Y., M. Lokova, N. Bohorova 1979.

Hybridization of diploid sunflower *H. annuus* ($2n=34$) with some tetraploid *Hélianthus* species.

Z. PFLANZENZUCHT. 83, p. 340-349.

Heiser C.B., W.M. C. Martin, D.M. Smith 1962.

Species crosses in *Hélianthus*. I diploid species

Brittonia Vol. 14 n° 2. p. 137-147.

Heiser C.B. 1969.

The North American sunflower (*Hélianthus*)

Mem. Torrey Bot. Club 22 - 210 p.

Jain S.K., A.M. Olivieri and J. Fernández Martínez 1977

Serpentine sunflower, *Hélianthus exilis* as a genetic resource crop. sci 17-447-479.

Kinman M.L. 1970.

New developments in the U.S.D.A. and state experimentation sunflower breeding programs.

Proc. Fourth int. sunflower. conf. Memphis.

Leclercq P. 1969

Une stérilité male cytoplasmique chez le tournesol.

Ann. Amélior. plantes 19 (2) - 99 - 106.

Merrien 1978

Communication personnelle.

Pustovoit G.V. 1966

Distant (interspecific) hybridization of sunflower in the U.S.S.R.

Proceedings of the 2nd international sunflower conference. Morden p. 82-107.

Rogers, C.E., T.E. Thompson 1978.

Evaluation of *Hélianthus* species for resistance to insects pests. Proceedings of the 8th international sunflower conference. Minneapolis U.S.A. p. 320-327.

Thompson T.E., C.E. Rogers, D.C. Zimmerman, H.C. Huang, E.D.P. Whelan, J.F. Miller, 1978.

Evaluation of *Hélianthus* species for disease resistance and oil content and quality.

Proceedings of the 8th international sunflower conference. Minneapolis U.S.A. p. 501-509.

Watson E.E. 1929

Contribution to a monograph of the genus *Hélianthus* pap. mich. a cad. 9: 305-475.

Whelan E.D.P. 1976

Sterility problems in interspecific hybridization of Hélianthus species.

Proc. second sunflower forum p. 5-7.

TABLEAU 1

Caractéristiques botaniques de 37 formes annuelles observées à Montpellier en 1979

Code	Espèce/Sous-espèce	2n	Taille (cm)	Durée Semis/ Floraison (jours)	Production grainière		Poids 100 grains (g)
					autofécon- dation (1)	Sib-Cross (2)	
213	H. niveus ssp. tephrodes - A. Gray	34	97	—	—	—	—
197	H. niveus ssp. canescens - Benth	34	140	106	0,0	23,4	1,96
205	H. débilis ssp. silvestris - Heiser	34	100	96	1,9	9,6	2,50
216	H. débilis ssp. tardiflorus - Heiser	34	98	119	0,1	16,9	1,94
215	H. débilis ssp. débilis - Nutt	34	44	94	0,3	8,9	1,38
204	H. débilis ssp. x	34	63	92	0,0	8,3	2,27
90	H. débilis Nutt	34	84	93	0,0	0,8	2,36
198	H. praecox ssp. hirtus - Heiser	34	86	81	0,0	35,9	2,04
219	H. praecox ssp. praecox, Engelm et Gray	34	71	89	0,0	10,0	1,60
220	H. praecox ssp. runyonii - Heiser	34	124	93	0,0	23,6	2,66
199	H. pétiolearis ssp. pétiolearis - Nutt	34	124	86	0	41,6	5,60
91	H. pétiolearis - Nutt	34	53	71	0,2	20,7	6,29
125	H. Pétiolearis - W38	34	43	77	3,0	22,7	3,37
125	H. Pétiolearis - W38	34	18	68	—	12,1	2,32
257	H. Pétiolearis - 05A 003	34	64	85	0,4	19,2	5,63
201	H. neglectus - Heiser	34	131	89	0	35,4	3,10
92	H. argophyllus - (T. & G.) CF	34	304	213	3,1	68,8	5,48
93	H. argophyllus - (T. & G.) Mpl.	34	223	215	0,1	14,9	4,71
255	H. bolanderi - A. Gray	34	131	91	0	3,9	9,07

TABLEAU 1 (Suite)

Code	Espèce/Sous-espèce	2n	Taille (cm)	Durée Semis/ Floraison (jours)	Production grainière		Poids 1000 grains (g)
					autofécon- dation (1)	Sib-Cross (2)	
224	H. exilis - A. Gray	34	90	169	—	—	—
130	H. exilis - A. Gray (esp.)	34	90	94	0	—	—
223	H. déserticola - Heiser	34	60	107	0	1,8	2,32
206	H. paradoxus - Heiser	34	193	214	0	29,0	1,83
207	H. agrestis - Pollard	34	119	231	0,3	2,0	1,63
218	H. debilis ssp. cucumerifolius (T. & G.)	34	116	89	0,0	18,6	2,90
129	H. annuus L. - Koufra	34	203	125	9,0	26,5	14,8
208	H. annuus L. 357	34	292	115	—	102,4	13,4
209	H. annuus L. 371	34	227	109	—	55,8	11,2
210	H. annuus L. 501	34	180	100	—	73,0	9,3
211	H. annuus L. 627	34	229	113	0,7	39,8	23,8
114	H. annuus L. W3	34	56	72	—	26,9	8,5
115	H. annuus L. W4	34	45	74	—	47,8	9,3
119	H. annuus L. W10	34	36	71	—	33,9	8,1
96	H. annuus L. 284	34	185	115	0,3	4,9	9,8
118	H. annuus L. W9	34	37	72	—	29,6	8,9
120	H. annuus L. W11	34	121	89	1,8	45,7	9,9

(1) nombre moyen de graines récoltées par autofécondation

(2) nombre moyen de graines récoltées par Sib-cross

TABLEAU 2

Caractéristiques botaniques de 48 formes perennes observées à Montpellier en 1979

Code	Espèce/Sous-espèce	2n	Taille (cm)	Semis/ Floraison (jours)	Production grainière		Poids 1000 grains (g)
					autofécon- dation (1)	Sib-Cross (2)	
226	<i>H. gracilentus</i> A. Gray	34	78	143	0	1,1	2,00
227	<i>H. pumilus</i> Nutt	34	59	118	1,5	5,1	5,73
256	<i>H. cusickii</i> A. Gray	34	42	95	0	3,0	3,90
203	<i>H. arizonensis</i> R. Jackson	34	41	121	1,3	2,2	2,67
202	<i>H. ciliaris</i> D.C.	68,102	52	122	0	0,5	3,51
230	<i>H. mollis</i> LAM	34	92	151	1,0	52,0	4,07
285	<i>H. mollis</i>	34	123	158	—	3,6	4,26
286	<i>H. mollis</i> F/S	34	85	167	—	9,2	3,78
231	<i>H. occidentalis</i> ssp. <i>plantagineus</i> (T. & G.)	34	123	198	0	19,9	3,15
232	<i>H. divaricatus</i> L.	34	122	155	0	27,5	4,35
260	<i>H. hirsutus</i> RAF	68	138	181	7,7	20,7	6,43
100	<i>H. decapetalus</i> L.	34,68	103	118	0	8,5	2,26
234	<i>H. eggertii</i> Small	102	192	198	0,1	6,3	5,64
284	<i>H. strumosus</i> L.	68,102	155	117	2,1	8,0	2,81
266	<i>H. tuberosus</i> L.	102	133	131	1,5	0	8,00
127	<i>H. rigidus</i> CN 72275	102	93	115	0,7	4,8	5,21
126	<i>H. rigidus</i> CN 72272	102	92	122	0	0	—
101	<i>H. rigidus</i> CF	102	114	—	0	0,2	—
236	<i>H. rigidus</i> ssp. <i>rigidus</i> (cass)	102	133	192	0	45,5	7,29
102	<i>H. giganteus</i> L.	34	87	117	0	2,6	3,28
237	<i>H. grosseratus</i> Martens	34	235	110	0	29,7	2,65
128	<i>H. grosseratus</i> M. CN 72267	34	107	113	0	7,5	2,30
239	<i>H. nuttallii</i> (T. & G.)	34	76	128	1	24,3	2,17

TABLEAU 2 (Suite)

Code	Espèce/Sous-espèce	2n	Taille (cm)	Durée Semis/ Floraison (jours)	Production grainière		Poids 1000 grains (g)
					autofécon- dation (1)	Sib-Cross (2)	
103	<i>H. nuttalli</i>	34	140	130	0	0	—
292	<i>H. nuttalli</i> ssp. <i>parishii</i> (A. Gray)	34	185	130	0	7.3	3.81
240	<i>H. maximiliani</i> Schrader	34	249	218	0	136,6	3,63
104	<i>H. maximiliani</i> Schrader	34	103	103	0	25,2	2,94
241	<i>H. salicifolius</i> A. DIETR	34	278	163	2,5	29,2	8,95
242	<i>H. californicus</i> DC	102	229	178	—	16,3	3,88
105	<i>H. californicus</i> DC	102	120	130	0	6,6	3,03
243	<i>H. resinosus</i> small	102	143	155	—	66,1	11,90
245	<i>H. microcephalus</i> (T. & G.)	34	130	201	0	0	1,65
261	<i>H. microcephalus</i> T. G.	34	190	208	0	4,2	2,39
246	<i>H. glaucophyllus</i> D.M. Smith	34	116	153	—	10,7	4,28
247	<i>H. smithii</i> Heiser	68	133	170	0	8,1	4,24
249	<i>H. angustifolius</i> L.	34	60	224	0	0	0,8
111	<i>H. angustifolius</i> L.	34	170	96	—	—	—
250	<i>H. floridanus</i> (A. Gray)	34	48	224	0	0	—
262	<i>H. silphiooides</i> Nutt	34	175	192	0	—	7,61
252	<i>H. atrorubens</i> L.	34	91	180	—	16,8	2,90
253	<i>H. radula</i> (Pursh) (T. & G.)	34	—	non fleuri	—	—	—
254	<i>H. carnosus</i> small	34	53	197	0	9,9	1,41
110	<i>H. tomentosus</i> Michx	68	126	111	0	0	—
287	<i>H. tomentosus</i> Michx	68	110	123	1	0	3,15
107	<i>H. macrophyllus</i> Will	102	230	—	—	—	—
108	<i>H. orgyalis</i> D.C.	34	160	123	2,3	1,9	2,95
106	<i>H. micranthus</i>	—	91	117	0	3,2	4,76

(1) nombre moyen de graines récoltées par autofécondation

(2) nombre moyen de graines récoltées par Sib-Cross

TABLEAU 3

HIDRIDATIONS INTERSPECIFIQUES - FORMES ANNUELLES
—nombre de semences obtenues par croisement—

CODE	ESPECE	ESPECE x		H. annuus Cms CC	
		H. annuus CC 60 (a)	(b)	60 x ESPECE (a)	(b)
197	H. niveus ssp. Canescens	30,5	(2)	0	(1)
205	H. débilis ssp. silvestris	3	(2)	0	(1)
216	H. débilis ssp. tardiflorus	9,5	(2)	0	(1)
215	H. débilis ssp. débilis	13	(4)	0	(1)
218	H. débilis ssp. cucumerifolius	35	(4)	0	(1)
204	H. débilis ssp. x	9,7	(4)	0	(1)
90	H. débilis CF	0,2	(5)	0	(1)
198	H. praecox ssp. hirtus	20,5	(2)	0	(1)
219	H. praecox ssp. praecox	2,0	(4)	0	(1)
220	H. praecox ssp. runyonii	14,8	(4)	0	(1)
199	H. pétiolaris ssp. pétiolaris	0	(2)	0	(1)
200	H. pétiolaris ssp. fallax	4,6	(5)	0	(1)
91	H. pétiolaris CF	0	(1)	0	(1)
125	H. pétiolaris w 38			0	(1)
257	H. pétiolaris 05 A 003	0,25	(4)	5	(1)
201	H. neglectus	42,3	(3)	0	(1)
255	H. bolandéri	9,3	(3)	60	(1)
130	H. exilis	5,5	(2)	0	(1)
223	H. deserticola	0	(5)	0	(1)
129	H. annuus L. koufra	42	(2)	60	(1)
96	H. annuus L. 284			63	(1)
208	H. annuus L. 357			36	(1)
209	H. annuus L. 371			65	(1)
210	H. annuus L. 501			70	(1)
211	H. annuus L. 627			11	(1)

a = nombre de semences par hybridation

b = nombre d'hybridations effectuées.

TABLEAU 4
 HYBRIDATIONS INTERSPECIFIQUES - FORMES PERENNES
 —nombre de semences obtenues par croisement—

CODE	ESPECE	ESPECE × H. annuus CC 60		H. annuus Cms CC 60 × ESPECE	
		(a)	(b)	(a)	(b)
226	H. gracilentus	0	(3)	0	(1)
227	H. pumilus	4,7	(3)	0	(1)
256	H. cusickii	3	(1)	0	(1)
203	H. arizonensis	15	(2)		
202	H. ciliaris	6	(3)	0	(1)
230	H. mollis	2	(1)		
108	H. orgyalis	0,5	(2)	0	(1)
106	H. micranthus	0	(2)		
110	H. tomentosus			1	(1)
287	H. tomentosus	0,3	(3)	0	(1)
292	H. nuttallii ssp. paris hii	0	(3)	0	(1)
284	H. strumosus	0	(4)	0	(1)
239	H. nuttallii ssp. nuttalli	0	(1)	0	(1)
252	H. atrorubens	8	(2)	0	(1)
243	H. résinosus	0	(1)	0	(1)
246	H. glaucophyllus	1	(2)		
234	H. eggertii			0	(1)
105	H. californicus			0	(1)
100	H. décapetalus			0	(1)
128	H. grossesseratus CN 72267			0	(1)
127	H. rigidus	0	(1)	0	(1)
266	H. tuberosus	0	(3)		
236	H. rigidus ssp. rigidus	0	(3)		
		11,5 (c)	(2)		

a = nombre moyen de semences par hybridation
 b = nombre d'hybridations effectuées
 c = 236 × H. annuus C.E. 278