

Le risque chez une plante fourragère tropicale (*Panicum maximum* Jacq.) reproduite par apomixie facultative

Michel NOIROT *

Panicum maximum ou « herbe de Guinée » est, dans les pays tropicaux, une plante fourragère bien connue des éleveurs. Cette graminée est caractérisée par la coexistence sur une même inflorescence de deux modes de reproduction : l'apomixie et la sexualité (WARMKE H. E., 1954 ; SAVIDAN Y., 1982). Le premier processus donne par parthénogenèse un embryon génétiquement identique à la plante-mère : il s'agit là d'une multiplication clonale par graines. Le deuxième processus conduit, par recombinaison génétique, à des souches différentes de la plante-mère. La participation relative de ces deux modes de reproduction dépend du génotype, mais aussi du milieu (SAVIDAN Y., *op. cit.*). Néanmoins, chez la plupart des variétés, la sexualité ne touche que 2 à 7 % des sacs embryonnaires (COMBES D., 1975 ; SAVIDAN Y., *op. cit.*). Sur le terrain, le nombre de plants différents de la souche maternelle est encore moindre. De ce fait, une variété est essentiellement constituée du même génotype.

Sélectionneurs, multiplicateurs de semences et utilisateurs ont pour les mêmes raisons — le rendement — tendance à n'employer qu'un nombre limité de variétés, les meilleures. Ceci aboutit rapidement à l'échelle d'un pays à une homogénéisation génétique. Chez une plante apomictique l'homogénéité devient prépondérante. Y-a-t-il alors possibilité d'adaptation à un macrochangement des conditions extérieures (apparition d'une nouvelle maladie par exemple) ?

Pour répondre à cette question, il apparaît nécessaire de comprendre comment cette espèce a su se maintenir et se diversifier dans des conditions aussi variables que celles qui régissent les écosystèmes tropicaux. En d'autres termes, quelle stratégie a-t-elle adoptée dans la nature ? Cette vision permettra de cerner l'attitude que le sélectionneur et l'utilisateur doivent prendre afin de minimiser les risques lors de l'exploitation agronomique.

1. LE POLYMORPHISME NATUREL ET LA STRATÉGIE MULTIRISQUE

Panicum maximum et les espèces affines (*P. infestum* et *P. trichocladum*) présentent une stratégie à réponses multiples vis-à-vis des fluctuations du

* Généticien ORSTOM, Centre ORSTOM, BP 5045, 34012 Montpellier cedex.

milieu extérieur. Trois niveaux de réponses coexistent permettant une adaptation modulée selon l'agressivité des changements survenus.

La première réponse concerne la survie individuelle et assure la pérennité d'une population monomorphe. Elle associe l'homogénéité phénotypique à une grande richesse allélique. En effet, les souches apomictiques présentent la particularité d'être polyploïdes, le plus souvent tétraploïdes. Chez ces derniers, chaque chromosome existe à quatre exemplaires. À un site donné appelé gène (ou locus), on aura la possibilité de rencontrer quatre fois la même information : les allèles sont identiques et le gène est alors à l'état homozygote. Ces allèles peuvent aussi ne pas contenir tout à fait la même information : le gène est alors à l'état hétérozygote. Ainsi, le nombre d'allèles différents à un locus peut être de quatre chez un autotétraploïde, ce qui se traduit lors de la synthèse par quatre brins différents de protéine. Chez une protéine monomère (formée d'un seul brin), une telle richesse allélique conduit à 4 formes légèrement différentes ou isozymes. Chez une protéine dimère (formée de 2 brins), elle aboutit à 10 isozymes. Chez le diploïde, on aurait respectivement 2 et 3 isozymes. Quel est alors l'avantage découlant de la présence d'un grand nombre d'isozymes ? Si le fonctionnement de chaque isozyme est optimal dans un milieu différent, on conçoit aisément que des plantes possédant un grand nombre d'isozymes auront une probabilité plus grande d'adaptation à un changement de milieu. Ainsi, polyploidie et hétérozygotie associées concourent en augmentant la richesse allélique à diversifier les réponses adaptatives. Chez *P. maximum*, l'homogénéité des variétés est en fait compensée par un grand polymorphisme enzymatique interne (NOIROT M., non publié). Des relations entre ce type de polymorphisme et la signification écologique ont été mises en évidence récemment chez le dactyle (LUMARET R., 1984) et montrent l'avantage sélectif des polyploïdes lorsque les conditions du milieu ne sont pas stables.

La deuxième stratégie adaptative de *P. maximum* utilise la seule possibilité d'évolution génétique d'une population monomorphe : le taux de sexualité résiduel. Cette action n'est pas négligeable comme l'ont montré PERNES et COMBES (1970) pour les populations naturelles de Côte d'Ivoire. À l'intérieur d'un même phénotype, ils ont constaté des microvariations dans la pilosité et la précocité en relation avec un gradient géographique nord-sud. Cette évolution assure à long terme une meilleure adéquation aux conditions locales de sécheresse et de pluviométrie.

La dernière voie régénère le polymorphisme et assure la survie de l'espèce lors des macrochangements du milieu. PERNES et COMBES (1970) ont découvert lors de prospections au Kenya et en Tanzanie l'existence de plantes diploïdes et entièrement sexuées. Fécondées par du pollen provenant d'une plante tétraploïde apomictique, elles donnent sporadiquement des plantes hybrides, souvent tétraploïdes : c'est le processus de tétraploïdisation récurrente. Ces hybrides sont soit entièrement sexués, soit apomictiques facultatifs (SAVIDAN Y. et PERNES J., 1982). De telles descendances sont très polymorphes et aboutissent à des populations d'où la sexualité disparaît (PERNES J., *op. cit.*). L'haploïdisation spontanée (diminution de moitié du nombre de chromosomes) transfère la diversité allélique acquise au niveau tétraploïde vers le niveau diploïde (SAVIDAN Y., et PERNES J., *op. cit.*). Ainsi la boucle est bouclée et assure un renouvellement perpétuel de variabilité, source d'adaptabilité.

2. SÉLECTION VARIÉTALE ET RISQUES AGRONOMIQUES

Cette stratégie multirisque doit être poursuivie lors de la sélection. C'est ainsi que PERNES et COMBES ont eu pour premier objectif la création d'une collection représentative de la variabilité naturelle. Elle renferme actuellement 432 clones apomictiques originaires d'Afrique de l'Est pour la plupart et 20 souches sexuées diploïdes. Basée en Côte d'Ivoire, cette collection vivante constitue un réservoir génétique d'une importance considérable. L'ensemble des apomictiques est en soi une population polymorphe au sein de laquelle émergent les meilleurs clones adaptés aux exigences locales du sélectionneur et du milieu. Cet aspect a conduit à la diffusion de la collection à travers le monde (Sénégal, Brésil, Colombie, etc...). Mais c'est essentiellement la présence de diploïdes sexués qui lui confère son importance. La polyploïdisation artificielle par la colchicine remplace la tétraploïdisation récurrente naturelle et fournit des tétraploïdes sexués. L'hybridation par un apomictique donne des descendances très polymorphes (CHAUME R., 1985 ; NOIROT M. *et al.*, 1986 a) formées à 50 % d'apomictiques (SAVIDAN Y., *op cit.*). Le sélectionneur y retient les meilleurs hybrides qui constituent les variétés vulgarisées.

Ce dernier est souvent tenté de vulgariser la meilleure variété. Dans le cas d'une plante apomictique, cela aboutit à une homogénéité culturale trop importante. Bien que la richesse enzymatique interne corrige en partie cette absence de variabilité, elle est insuffisante pour assumer tous les risques. L'apparition d'une nouvelle maladie particulièrement agressive est susceptible dans ce cas d'aboutir à la disparition pure et simple de la culture avec les conséquences tragiques que cela peut avoir au niveau de l'éleveur et du pays.

Sans aller jusqu'à ce cas extrême, il est un exemple qui montre combien la diversité variétale doit être maintenue : il s'agit de la production grainière. Les travaux effectués en Côte d'Ivoire (NOIROT *et al.*, 1986b) ont montré que le rendement semencier d'une variété apomictique dépend de son intensité d'épiaison et de la date de la récolte. Celle-ci doit avoir lieu impérativement 10 jours après le pic maximum de floraison. Un écart d'une semaine entraîne une baisse de rendement de 50 %. Le risque climatique intervient en premier lieu sur l'intensité d'épiaison : les productions semencières des variétés C1 et T 58 lors des années 1983 et 1984 à Bouaké sont à ce titre illustratives. La première année est caractérisée par une saison des pluies déficitaire et s'oppose à la seconde. La variété T 58 a donné ses meilleurs rendements en 1984 (450-500 kg/ha contre 350 kg/ha en 1983). A l'inverse, la variété C1 semble favorisée par les années sèches (80 kg/ha en 1984 contre 350 kg/ha en 1983). Le risque climatique intervient aussi avec la date d'intervention. Nous avons vu la montaison de la variété T 58, assez tardive, stoppée par l'arrivée trop précoce de l'Harmattan (vent sec) en 1984 au Sénégal et en 1983 à Bouaké. De même, un orage à la date optimale de récolte peut tout réduire à néant. Ces quelques exemples montrent combien le sélectionneur doit se garder de ne vulgariser que la meilleure variété.

3. CONCLUSIONS

Panicum maximum est un exemple d'équilibre naturel entre variabilité et homogénéité selon le niveau d'organisation où l'on se place : individu, variété,

ensemble de variétés. La présence de deux modes de reproduction, l'apomixie et la sexualité, en relation avec des niveaux de ploïdie différents constitue une stratégie multirisque naturelle. Grâce à elle, l'espèce s'est adaptée à la diversité des écosystèmes tropicaux. Le sélectionneur ne doit pas perdre de vue cette évidence. Il doit chercher à maintenir cet équilibre au sein de son programme de sélection, premièrement en conservant avec le minimum de dérive la variabilité naturelle au sein d'une collection, et deuxièmement en prenant soin de vulgariser une gamme de variétés aux origines et comportements différents.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUME (R.), 1985. — Organisation de la variabilité génétique du complexe agamique *Panicum maximum* en vue de son utilisation en amélioration des plantes, *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 184, Paris.
- COMBES (D.), 1975. — Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique, *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 77, Paris.
- COMBES (D.) et PERNES (J.), 1970. — Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction, *C.R.Acad. Sci.*, n° 270 : 782-785.
- LUMARET (R.), 1984. — The role of polyploidy in the adaptive significance of polymorphism at the GOT 1 Locus in the *Dactylis glomerata* complex, *Heredity* : 153-169.
- NOIROT (M.), PERNES (J.), CHAUME (R.) et RENE (J.), 1986a. — Amélioration de la production fourragère en Côte d'Ivoire par l'obtention de nouvelles variétés de *Panicum maximum* Jacq., *Fourrages*, n° 105 : 63-75.
- NOIROT (M.), MESSAGER (J. L.), DUBOS (B.), MIQUEL (M.) et LAVOREL (O.), 1986b. — La production grainière des nouvelles variétés de *Panicum maximum* Jacq. sélectionnées en Côte d'Ivoire. *Fourrages*, n° 106 : 11-18.
- PERNES (J.), 1975. — Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées), *Mém. ORSTOM*, n° 75, Paris.
- PERNES (J.) et COMBES (D.), 1970. — Incidence des systèmes de multiplication sur la répartition et la variabilité phénotypique du *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire, *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 14 : 13-34.
- SAVIDAN (Y.), 1982. — Nature et hérédité de l'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq., *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 153, Paris.
- SAVIDAN (Y.), et PERNES (J.), 1982. — Diploïd-tetraploïd-dihaploïd cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq., *Evolution*, n° 36 (3) : 596-600.
- WARMKE (H. E.), 1954. — Apomixis in *Panicum maximum*., *Am. J. Bot.*, n° 41 : 5-11.