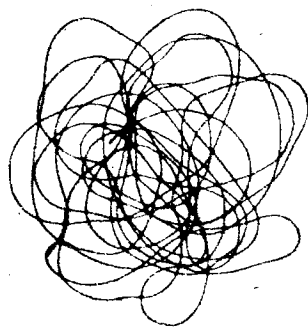


J. PERNES

D. COMBES

R. RENE

**DONNEES PRELIMINAIRES CONCERNANT
LA GENETIQUE DES FORMES SEXUEES DU
Panicum maximum (Jacq.)**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B. P. 20 - ABIDJAN



MAI 1972

DONNEES PRELIMINAIRES CONCERNANT LA GENETIQUE
DES FORMES SEXUEES DU Panicum maximum (Jacq.)

par

J. PERNES, D. COMBES et R. RENE

INTRODUCTION.

Les formes sexuées de Panicum maximum n'étaient jusqu'à présent décrites comme telles, dans nos travaux, que par l'existence d'un seul type de sacs embryonnaires à 8 noyaux. Les formes apomictiques se reconnaissent, classiquement à la présence de sacs à 4 noyaux, le plus souvent plusieurs par ovaire.

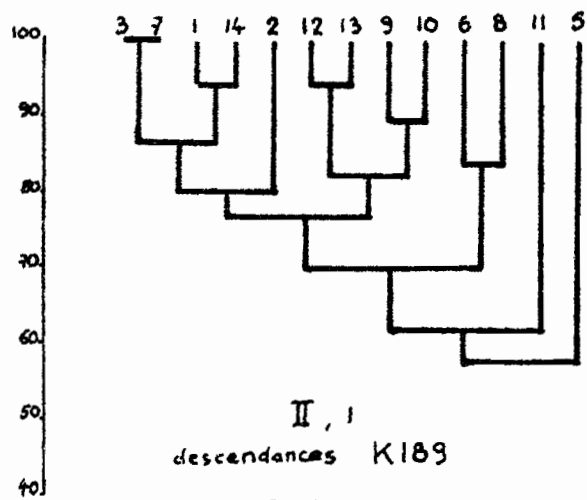
Nous donnons dans ce document les informations permettant :

1° d'apporter des éléments concernant la transmission héréditaire de l'aptitude à donner des sacs embryonnaires à 8 noyaux et 4 noyaux. (Cette étude montrera ainsi que les formes à 8 noyaux présentent cette propriété de la reproduction sexuée de permettre des hybridations),

2° de vérifier qu'effectivement des recombinaisons de caractère, et la variabilité des descendances, manifestations classiques de la sexualité, sont bien vérifiées pour les formes ayant des sacs embryonnaires à 8 noyaux.

Nous signalerons l'incidence de ces observations pour l'organisation de l'amélioration de ce groupe.

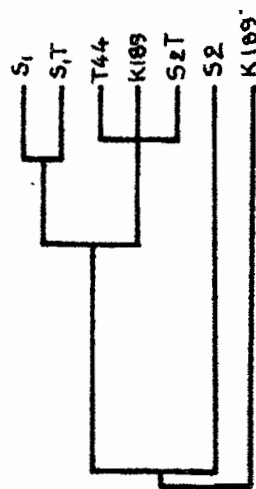
Cette présente collation de données préliminaires est essentiellement destinée à illustrer les orientations de programme décrites ailleurs (COMBES et al. 1972).



II, 1
descendances K189

$I_D \% = 22,8$

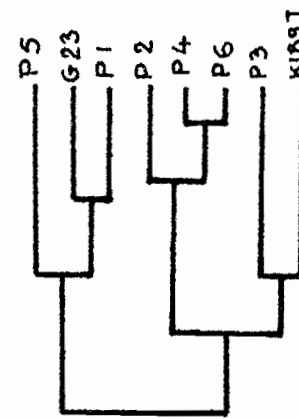
$I_R = 0,191$



II, 2
couples di-tétra

$I_D \% = 28,2$

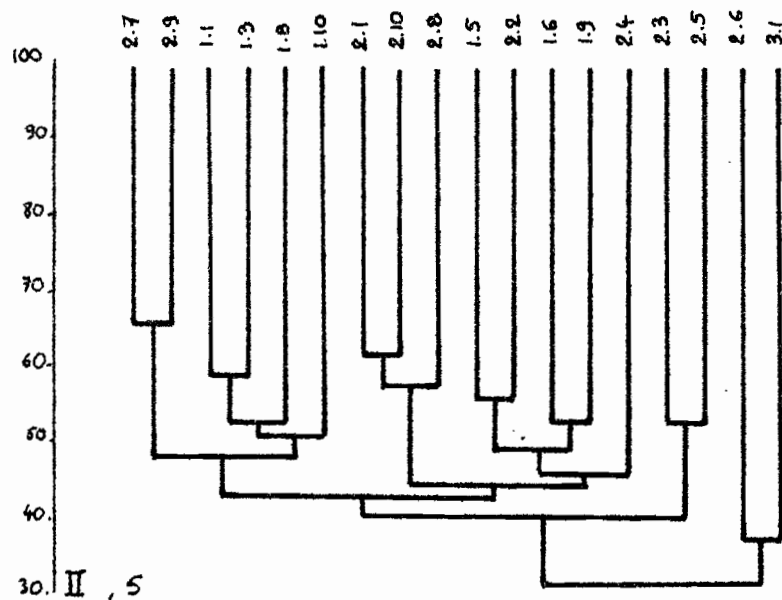
$I_R = 0,240$



II, 4
hybrides G23 x K189T
♂ ♀

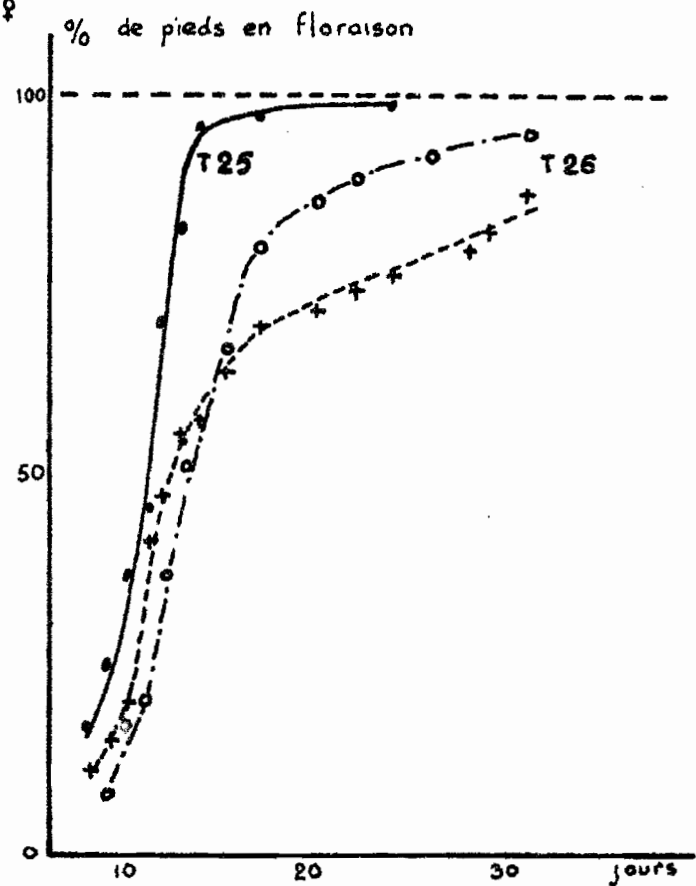
$I_D \% = 28,9$

$I_R = 0,276$



II, 5
Autofécondation de P₂

$I_D \% = 54,2$



I. Transmission héréditaire de la sexualité et de l'apomixie

Transfert de la sexualité au niveau tétraploïde

Dans les conditions naturelles seules les formes diploïdes présentent des sacs à 8 noyaux^{*}; toutes les autres sont apomictiques, les tétraploïdes entre autres.

6 diploïdes ont été tétraploïdisés par traitement à la colchicine des graines ou des bourgeons latéraux. Les 6 tétraploïdes primitifs ainsi obtenus sont sexués (un seul type de sacs à 8 noyaux).

La sexualité n'est ainsi pas incompatible avec l'état tétraploïde et l'apomixie ne résulte pas directement du doublement des chromosomes.

Hybridation d'un tétraploïde sexué et d'un tétraploïde apomictique

K189 T, tétraploïde sexué isogénique du diploïde de Korogwe K189, a été pollinisé manuellement par le tétraploïde apomictique G23.

6 descendants hybrides ont été obtenus. Leur caractère hybride a été vérifié par la présence de caractères qualitatifs des 2 parents (en particulier la présence de praine caractéristique de G23) et l'analyse quantitative des différents caractères classiquement mesurés^{**} (cf. figure II, 4 et analyse du dendrogramme, partie II).

* Nous qualifierons, et la suite en démontrera le bien fondé, de plantes sexuées les plantes qui ne possèdent qu'un seul type de sacs embryonnaires à 8 noyaux. Les autres formes, apomictiques, possèdent deux types de sacs (un ou plusieurs par ovaire), à 8 et 4 noyaux, ces derniers étant majoritaires.

** Ces caractères sont :

G	longueur de la dernière gaine	λ	longueur du dernier limbe
L _i	longueur de l'inflorescence	l.l.	largeur du dernier limbe
l	longueur de la plus grande ramification du verticille de base de l'inflorescence	n	nbre de ramifications du verticille
L	longueur du dernier entrenœud	M.V.	poids de matière verte
		d	précocité en jours

Ces 6 hybrides sont :

2 sexués (pieds numérotés P₁ et P₂)

3 apomictiques (P₃, P₄, P₆)

1 non analysé (sa floraison n'a pas eu lieu au moment de cette série d'analyses P₅)

Ainsi l'apomixie peut être transférée par les gamètes mâles.

Entre P₂ (sexué) et P. infestum (apomictique) un hybride observé est sexué.

Descendance autofécondée de P₂

P₂, dont la sexualité s'exprime dans sa descendance en autofécondation par une très importante disjonction de différents caractères **quantitatifs** et **qualitatifs** (cf. partie II), a donné

3 plantes sexuées

2 plantes apomictiques

Ceci indique (si aucune allopollinisation illégitime n'est intervenue) que l'état sexué peut être associé à une certaine hétérozygotie de ses déterminantes génétiques.

Ce résultat est beaucoup trop partiel pour qu'il en soit fait état autrement que comme indication des situations possibles à tester.

Interprétations et Discussions

Dans toutes ces descendanceles les croisements n'ont été réalisés que dans un seul sens. Il était beaucoup trop difficile, et coûteux en matériel suivi, d'analyser les hybrides obtenus dans les 2 % de hors-types intéressants d'un parent femelle apomictique. Puisque nous possédons maintenant des apomictiques (hors-types issus du type C, T 19, de Tanzanie) dont le taux de hors-types se situe entre 30 et 50 %, nous pouvons entreprendre des croisements réciproques dont l'analyse soit praticable. Il sera

ainsi possible d'apprécier l'éventuelle dissymétrie des contributions, mâle et femelle, à l'apomixie.

Dans l'hypothèse où l'essentiel du contrôle héréditaire de l'apomixie serait d'ordre génique quelles sont les hypothèses simples qu'il est possible de vouloir éprouver (on se limite à l'intervention d'un seul locus).

a. apomixie dominante (sexualité récessive)

Le parent apomictique serait hétérozygote, mais la forme sexuée P₂ ne pourrait donner d'apomictiques en autofécondation.

b. sexualité dominante (apomixie récessive)

Le parent sexué K189 T est hétérozygote puisqu'il y a disjonction apomixie, sexualité dans la descendance du croisement avec G23.

Cela suppose que K189 est hétérozygote pour ce locus. Il n'est apparu aucune forme stérile, encore moins apomictique, dans les descendants de K189 autofécondé. Les polyhaploïdes, issus de types C, qui ont des sacs apomictiques sont stériles (DE WET et HARLAN signalent que seuls les polyhaploïdes sexués n'étaient pas stériles). Il serait étonnant que les diploïdes réguliers, qui ne sont vraisemblablement pas des polyhaploïdes récents, que constituent les formes K189 et voisines aient accumulé de façon stable un gène qui ne se manifeste au niveau diploïde que par sa stérilité. Cette hypothèse nous paraît très peu vraisemblable. Elle aboutirait à donner à K189 la structure Ss

à K189 T la structure SS ss, donnant en ségrégation chromosomique par recroisement avec G23 (ssss) : $\frac{1}{6}$ apomictique, $\frac{5}{6}$ sexué; et en ségrégation chromatidique $\frac{3}{14}$ apomictique pour $\frac{11}{14}$ sexués. Les proportions observées, pour faible que soit l'échantillonnage, ne donnent pas un bon accord.

L'autofécondation de K189 T donne $\frac{1}{36}$ apomictique en ségrégation chromosomique ; nos observations peuvent les avoir manquées (l'étude des sacs embryonnaires, faite par coupes, est très longue).

Les structures de P₂ possibles dans cette hypothèse et les ségrégations en autofécondation sont données dans le tableau I, 1.

TABLEAU I, 1 ségrégation apomixie sexualité, dans le cas d'un gène de sexualité S dominant, en autofécondation.

structure	! Ségrégation chromosomique !		! Ségrégation chromatidique !	
	! sexué !	! apomictique !	! sexué !	! apomictique !
! S s s s !	! $\frac{1}{2}$!	! $\frac{1}{2}$!	! $\frac{3}{7}$!	! $\frac{4}{7}$!
! S S s s !	! $\frac{35}{36}$!	! $\frac{1}{36}$!	! $\frac{187}{96}$!	! $\frac{9}{196}$!
! S S S s !	! 1 !	! 0 !	! $\frac{27}{28}$!	! $\frac{1}{28}$!

La structure Ssss pour P₂ serait acceptable au vue des données. Les objections faites plus haut à cette hypothèse nous semblent cependant très fortes.

c. déterminisme par dosage allélique

Dans cette hypothèse nous supposerons que les structures tétraploïdes AAAA, AAAa, AAaa ont le phénotype apomictique, et les structures Aaaa et aaaa le phénotype sexué.

Si K189 est aa, K189 T est aaaa. Supposons que G23 est AAAa*.

La descendance du croisement

aaaa x AAAa donne $\frac{1}{2}$ apomictique $\frac{1}{2}$ sexué en ségrégation chromosomique
 $\frac{15}{28}$ apomictique $\frac{13}{28}$ sexué en ségrégation chromatidique

* Structure hétérozygote la plus probable d'après l'évolution, en apomixie absolue, de la fréquence des différents génotypes dans une population tétraploïde initialement hétérogène, en absence de sélection

structures	! fréquence !	! fréquences à la génération suivante !
AAAA	! P !	! P !
AAAa	! Q !	! $Q + \frac{1}{2} S$ $P + \frac{1}{2} Q + \frac{1}{6} R$!
AAaa	! R !	! $R + \frac{1}{2} S (\frac{1}{6} R + \frac{1}{2} S + T) + (\frac{1}{2} S + T) (\frac{1}{2} Q + \frac{4}{6} R + \frac{1}{2} S)$!
Aaaa	! S !	! $\frac{1}{2} S (\frac{1}{6} R + \frac{1}{2} S + T) + \frac{1}{2} (S + T) (\frac{1}{2} Q + \frac{4}{6} R + \frac{1}{2} S)$!
aaaa	! T !	! $T (T + S) + \frac{1}{4} S^2 + \frac{1}{6} R$!

On voit que les structures apomictiques AAAa et AAaa augmentent en fréquence, aux dépends des structures sexuées (comme dans les modèles diploïdes PERNES (1970)).

La structure de P_2 ne peut être que Aaaa qui donne en autofécondation :

$$\frac{1}{4} \text{ apomictique } \frac{3}{4} \text{ sexué en ségrégation chromosomique}$$

$$\frac{16}{49} \text{ apomictique } \frac{33}{49} \text{ sexué en ségrégation chromatidique}$$

P_2 recroisé avec un apomictique aaAA donne $\frac{1}{2}$ apomictique pour $\frac{1}{2}$ sexué en ségrégation chromosomique ; avec un apomictique aAAA, $\frac{1}{4}$ sexué. Il n'est pas improbable que le seul hybride de ce type observé soit sexué.

Ainsi, compte tenu du caractère* encore très fragmentaire de nos données, cette hypothèse simple rend compte avec une bonne vraisemblance des résultats observés et de leur fréquence. C'est actuellement la situation la plus simple possible dont nous attendons la réfutation, ou non, par l'étude des ségrégations ultérieures.

* Voir en annexe l'analyse d'un modèle à 2 loci.

II. Les sources de variabilité liées à la sexualité

Du fait de la dormance des graines et de certaines difficultés pratiques dans la réalisation des croisements et la récupération des graines, les premières données analysées portent sur un nombre de plantes restreint. Pour les travaux de laboratoire, ces difficultés sont maintenant dépassées (levée de dormance par décorticage soigneux et conditions convenables de germination, amélioration des réussites de croisement par pollinisation manuelle, meilleur contrôle des ensachages).

Cependant il sera toujours nécessaire d'analyser dans le détail, pour les caractères standardisés de nos études habituelles, l'hétérogénéité d'un petit ensemble de plantes étudiées par leurs multiplications clonales disposées en blocs complètement randomisés.

La description synthétique d'analyses de variance simples concernant plusieurs caractères, sous forme de dendrogrammes construits à l'aide de l'indice de proximité, (PERNES et COMBES 1968, PERNES et al. 1970) est pratique et chaque fois que cela a été apprécié, en accord satisfaisant avec les descriptions multivariées plus élaborées. Afin d'étendre la valeur comparative de cette méthode nous essayons de résumer, par un seul indice, l'hétérogénéité d'un groupe dont l'analyse aboutit à une description par dendrogramme.

Indice d'hétérogénéité d'un dendrogramme
--

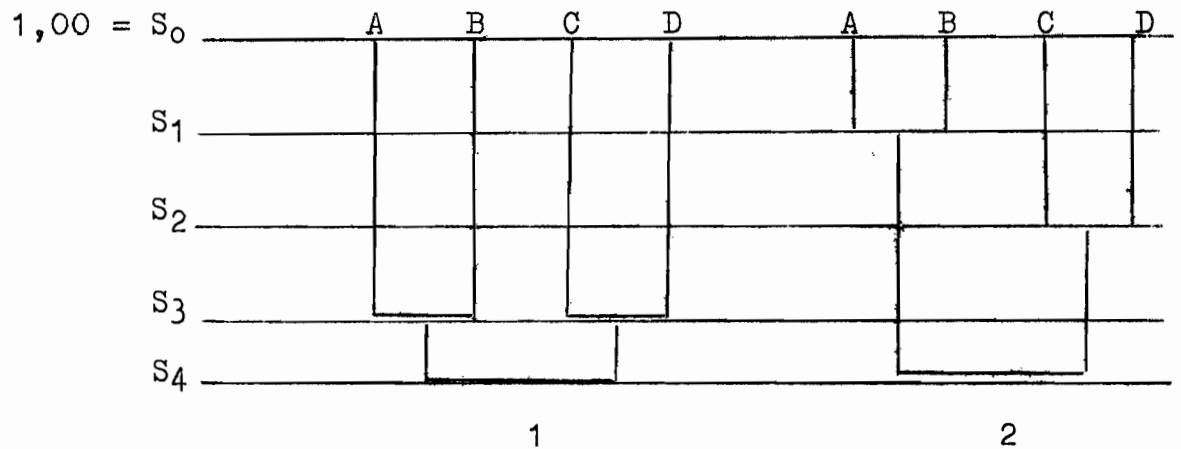
a. variables quantitatives (indice de proximité)

L'hétérogénéité se manifeste à deux niveaux :

les carrés moyens inter variétés pour chaque caractère

la structure du dendrogramme.

Le deuxième niveau est moins habituel ; mais si l'on considère l'exemple suivant :



du point de vue de la simple structure du dendrogramme, l'hétérogénéité du dendrogramme 1 est supérieure à celle du dendrogramme 2 . Pour mesurer cette hétérogénéité structurale nous utiliserons une grandeur analogue à la quantité d'information

$I = - p_i \log_2 p_i$, mesurée sur chaque tranche du dendrogramme, le découpage des tranches étant réalisés par les niveaux (ici S_1 , S_2 , S_3 , S_4) de regroupement du dendrogramme.

p_i est le poids représenté par chaque trait vertical du dendrogramme dans la tranche considérée.

p_i est le rapport du nombre de variétés qui se raccordent au dessus de l'axe vertical considéré au nombre total de variétés.

Dans la figure 1 pour la tranche (S_1 , S_2) il y a 4 traits verticaux dont le poids est $\frac{1}{4}$, dans la figure 2 , pour la même tranche il y a deux axes verticaux, chacun de poids $\frac{1}{4}$ et un axe vertical de poids $\frac{1}{2}$.

Ainsi, en sommant sur chaque tranche, la quantité d'information structurale du dendrogramme est (en bits) donnée par :

$$I_s = - \sum_{(l,k)} \left[(S_k - S_l) \sum_{i=1}^{n_i} p_i \log_2 p_i \right]$$

où $\sum_{l,k}$ indique la somme sur tous les couples ordonnés k, l des limites de tranches déterminées par les niveaux de raccordement consécutifs pour l'ensemble du dendrogramme

S_k et S_1 , ($S_k > S_1$) sont exprimés en %.

n_i est le nombre de traits verticaux rencontrés par un axe horizontal quelconque situé dans la bande $(k, 1)$.

On peut, pour comparer plus aisément des dendrogrammes construits sur des nombres de variétés différents, exprimer I_s relativement à la quantité d'information maximale ($\log_2 N$) réalisable avec N variétés. D'où

$$I_s \% = \frac{I_s}{\log_2 N}$$

Il reste à pondérer cette quantité d'information structurale par une mesure de degré de séparation statistique qui a permis de construire l'indice de proximité.

M est la somme sur tous les caractères des distances maximales pour chaque caractère

c est le nombre de caractères

N est le nombre d'éléments du groupe étudié par le dendrogramme.

Si pour chaque caractère, chacun des éléments était significativement différent de tous les autres, la distance maximale serait $N-1$. M pour le dendrogramme considéré est donc borné supérieurement par $c(N-1)$.

Le rapport $\frac{M}{c(N-1)}$ mesurera donc le degré d'hétérogénéité obtenu par la série d'analyse de variances **intervenant** dans le calcul de l'indice de proximité.

D'où, l'indice d'hétérogénéité I_h , pour l'ensemble de l'analyse :

$$I_h = \frac{M}{c(N-1)} I_s$$

$$I_h = - \frac{M}{c(N-1)} \sum_{(1,k)} \left[(S_k - S_1) \sum_{i=1}^{n_i} p_i \log_2 p_i \right]$$

Là encore, l'expression

$$I_h \% = \frac{I_h}{\log_2 N}$$

permet une meilleure comparaison pour des nombres de variétés différents.

b. variables qualitatives

La quantité d'information structurelle du dendrogramme est inchangée et égale à I_S , donnée par l'expression du paragraphe a.

Si E_j est le nombre d'états représenté dans le groupe étudié pour le caractère j considéré,

$$M = \sum_j (E_j - 1).$$

Le dénominateur sera inchangé, bien qu'il n'existe qu'un nombre limité d'états possibles, indépendant de N . On aurait pu prendre E_j max (nombre d'états possibles du caractère) plutôt que $N-1$, ce qui aurait donné une mesure plus représentative du degré d'hétérogénéité des classes réalisé dans le groupe considéré.

On garde cependant l'expression $N-1$ pour les deux raisons suivantes :

- par homogénéité avec le nombre d'états maximum des variables quantitatives
- pour laisser ouverte la possibilité de décrire de nouveaux états du caractère.

D'où l'expression :

$$I_h = - \frac{\sum_j (E_j - 1)}{c (N - 1)} \sum_{l,k} \left[(S_k - S_l) \sum_{i=1}^{n_i} p_i \log_2 p_i \right]$$

$$I_h \% = \frac{I_h}{\log_2 N}$$

Descendance de K189 (diploïde) autofécondé

A. 13 plantes soeurs sont comparées en essais blocs par leurs multiplications clonales; des F hautement significatifs apparaissent pour tous les caractères, ce qui traduit l'hétérogénéité génétique de cette descendance (assurant ainsi une certaine hétérozygotie de K189 pour les gènes responsables de ces caractères). Des mesures d'héritabilité au sens large sont obtenues (correlations intraclasse) :

Tableau II, 1 F et Héritabilités

Caractères	G	λ	L_i	l	l.l.	n	L
F	15,3	6,9	11,8	9,8	4,9	31,0	9,2
héritabilité	0,37	0,11	0,18	0,27	0,08	0,38	0,14

d.d.l. 12,540 seuil $\alpha = 0,01 : 2,22$

Pour la matière verte, F = 12,0 pour 60 d.d.l.

Les caractères G et n ont un niveau d'héritabilité assez élevé et confirment ainsi leur intérêt pour représenter facilement la variabilité des groupes de plantes étudiés. Ils peuvent constituer des marqueurs quantitatifs simples et servir de support à une analyse des possibilités de réponse à la sélection.

Bien entendu l'intérêt de ces caractères ne réside que dans une phase préliminaire où l'on cherche à prendre conscience des variabilités créées par la sexualité. Les caractères d'intérêt pratique seront analysés pour eux-mêmes dans des essais préalables pour le choix des schémas de sélection.

Une représentation par dendrogramme, utilisant l'indice de proximité établi à partir des caractères précédents est donnée figure II, 1.

L'indice d'hétérogénéité est :

$$I_1 = 0,191 \quad \left\{ \begin{array}{l} I_s \% = 22,8 \\ I_h \% = 5,16 \end{array} \right.$$

B. étude des précocités d'une descendance de K189

260 descendants ont été obtenus par autofécondation de K189; 3 classes ont pu être constituées, l'étalement de la floraison étant considérable (58 j entre le plus précoce et le plus tardif pour les 252 plants ayant fleuri).

8 plantes n'ont pas fleuri (mais des graines ont pu être obtenues par autofécondation réalisées sur la remontaison de leurs multiplications clonales).

Un groupe de précoces et un groupe de tardifs ont été constitués.

L'analyse des précocités des familles constituées à partir de ces plantes autofécondées est en cours. Un premier échantillonnage restreint semble montrer la stabilité de ces groupes à travers leur descendance.

Le caractère remontaison se répartit très différemment sur les clones constitués à partir de ces 260 plantes, aucune liaison (pour des traitements agronomiques identiques) n'apparaît entre la précocité et la rapidité de la remontaison.

C. L'autofécondation de K189 révèle une fréquence élevée d'albinos, qui pourrait refléter l'hétérozygotie pour un locus de cette plante.

Variabilité liée à la tétraploïdisation

1. Différences entre lignées di tétra isogéniques

Ces données sont l'exploitation d'une première série de mesures. L'essai original comprend 5 couples isogéniques. La présente analyse ne porte que sur les couples :

K189	K189 T	
K189 S ₁	K189 S ₁ T	K189 S ₁ et S ₂ sont deux plantes issues de l'autofécondation de K189
K189 S ₂	K189 S ₂ T	

T44 diploïde appartenant à la même population que K189.

L'ensemble des diploïdes de cet essai est équivalent à un échantillonnage à peu près représentatif d'une descendance en autofécondation de K189.

Le couple T44, T44T n'est représenté que par T44 ; T44T n'ayant pas fleuri, T35 et T35T dernier couple de l'essai, de phénotype très différent des 4 autres n'avait pas fleuri au moment de cette première série d'observations.

De façon générale les tétraploïdes sont nettement plus tardifs que les diploïdes isogéniques correspondants.

Le tableau II,2 donne les valeurs de F obtenus pour les différents caractères.

TABLEAU II,2 F de l'essai di tétra

Caractères	G	λ	L_i	l	l.l.	n	L	d	M.V*
F	4,5	13,4	20,3	17,3	20,0	11,7	7,9	12,9	7,2

d.d.l. 6,168 sauf pour M.V. 6,30

seuil 0,01 : 2,92 3,47

L'analyse du dendrogramme (figure II,2) construit à partir de l'indice de proximité apporte des informations complémentaires intéressantes.

Ce dendrogramme montre :

- 1° qu'il n'existe pas un faciès tétraploïde par opposition aux diploïdes
- 2° que la similitude entre lignées isogéniques pour l'expression de caractères quantitatifs n'est pas la règle

Ainsi la tétraploïdie, dans cette analyse préliminaire se manifeste comme une source de variabilité supplémentaire assez indépendante des géotypes (pour les mesures réalisées et sur une gamme de géotypes de variabilité restreinte).

L'indice d'hétérogénéité est supérieur à celui de la descendance de K189 autofécondé

$$I_{di-tétra} = 0,240 \quad \left\{ \begin{array}{l} I_s \% = 28,2 \\ I_h \% = 8,53 \end{array} \right.$$

2. Comparaison des variabilités d'une descendance apomictique K187 et de descendances sexuées K189 et K189T.

Le tableau II,3 donne les moyennes et variances pour différents caractères de descendance de plantes :

sexuée diploïde K189
sexuée tétraploïde K189 T
apomictique K187

de format analogue ; K189 et K187 ont à peu près même origine; les descendances des plantes sexuées sont obtenues essentiellement par autofécondation.

La variabilité maximum est obtenue pour K189, la variabilité de K189 T n'est que 2 fois significativement supérieure à K187, elle est deux fois très significativement inférieure à celle de K189.

Interprétation

Le tétraploïde isogénique de K189 manifeste peu sa variabilité d'origine sexuée en autofécondation. Ceci est probablement une conséquence de sa structure duplex, des structures tétra ou trigéniques devraient manifester en descendance une plus grande hétérogénéité (ce que l'on vérifiera effectivement plus loin).

Les tétraploïdes naturels voisins des diploïdes sexués, et les tétraploïdes isogéniques des diploïdes sexués sont de format équivalents et les gammes de variabilité intradiploïdes et intratétraploïdes comparables (PERNES 1972). En moyenne, les diploïdes réalisent, avec les structures,

aa Aa AA

la même étendue de variation que les tétraploïdes avec les structures.

aaaa Aaaa AAaa AAAa AAAA,

en se limitant aux structures digéniques pour nous situer dans la descendance des premiers tétraploïdes sexués.

Les variances des F_2 sont :

pour Aa	aa	Aa	AA	génotype
	-d	h	d	mesure
	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	fréquence

moyenne de la $F_2 = \frac{1}{2} h$

variance de la $F_2 = \frac{1}{2}d^2 + \frac{1}{2}h^2 - \frac{1}{4} h^2 = \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{4} h^2$

TABLEAU II,3

Variances comparées de K 189, K 189 T, K 187

	K 189 (2n = 16, sexué)				K 189 T (2n = 32, sexué)				K 187 (2n = 32, apomictique)			
	n	\bar{x}	s^2	F ⁽²⁾	n	\bar{x}	s^2	F ⁽²⁾	n	\bar{x}	s^2	F ⁽²⁾
Nombre (1) de talles	46	1,502	0,055	3,67**	69	1,749	0,012	1: 1,25	69	1,613	0,015	
Longueur de la dernière gaine	51	40,08	20,362	1,64*	51	43,93	11,251	1: 1,10	51	37,34	12,404	
Longueur du dernier limbe	51	24,68	50,522	1,40	51	18,71	38,743	1,07	51	16,87	36,170	
Longueur d'inflo- rescence	51	44,97	31,029	2,51**	51	46,79	21,995	1,78*	51	39,51	12,342	
Longueur ramifi- cation	51	32,96	15,532	1,96*	50	31,00	10,137	1,47	51	30,23	6,893	
Nombre de ramifi- cations verticille	51	7,12	2,906	3,25**	51	7,57	2,530	2,83**	51	7,53	0,894	

(1) Nombre de talles à 45 jours, transformation log (x + k)

(2) Rapport de la variance à celle de K 187

(3) Rapport de la variance de K 189 à K189 T (les valeurs de F ne sont pas données)

. F significatif (seuil 5 %)

.. F significatif (seuil 1 %)

* F significatif (seuil 5 %)

** F hautement significatif (seuil 1 %)

pour Aaaa (avec la même étendue de variation 2d), en ségrégation chromosomique :

génotype	aaaa	Aaaa	AAaa	AAAa	AAAA
mesure	-d	h - ε	h	h + ε	+ d
fréquence	$\frac{1}{36}$	$\frac{8}{36}$	$\frac{18}{36}$	$\frac{8}{36}$	$\frac{1}{36}$

$$\text{moyenne de la } F_2 = \frac{17}{18} h$$

$$\begin{aligned} \text{variance de la } F_2 &= \frac{1}{18} d^2 + \frac{17}{18} h^2 + \frac{8}{18} \epsilon^2 - \left(\frac{17}{18} h\right)^2 \\ &= \frac{1}{18} d^2 + \frac{17}{324} h^2 + \frac{8}{18} \epsilon^2 \end{aligned}$$

$$\text{Aa variance } F_2 = 0,500 d^2 + 0,250 h^2$$

$$\text{AAaa variance } F_2 = 0,056 d^2 + 0,052 h^2 + 0,444 \epsilon^2$$

Les contributions dues à h et à d sont négligeables dans le cas du tétraploïde, seule la contribution due à ε a un coefficient important, mais n'atteint pas celle de d dans le diploïde. Pour plusieurs gènes indépendants et de mode d'action identique, les formules s'étendent par sommation.

Ces conclusions correspondent très bien aux données du tableau II,3. Pour les caractères longueur d'inflorescence et nombre de ramifications du verticille on peut attendre des valeurs ε fortes, les phénotypes de (Aaaa) et (AAAa) étant assez voisins de ceux de (aaaa) et (AAAA) respectivement.

Variabilité liée à l'hybridation

. hybridations au niveau diploïde

Une part d'autofécondation (de l'ordre de 10 %) est toujours vraisemblable dans ces interpollinisations dirigées sans castration.

hybridations de formes éloignées T26 x T41

La descendance est d'une hétérogénéité très grande construite sur :

- 62 % plantes normales, ayant des caractéristiques des deux parents
- 38 % plantes à développement anormal, avec des accidents chlorophylliens, des inflorescences mal formées ou ne fleurissant pas, des anomalies méiotiques (1 quadrivalent = translocation ?) et parfois des nombres chromosomiques différents de 16 : (17,18).

(% évalués sur 76 plantes)

Il serait possible que ces deux formes éloignées représentent une étape de spéciation assez avancée, une stérilité non pas chromosomique, mais de développement, apparaissant.

Nombre de plantes (12 %) paraissent au moins mâle stériles (surtout par indéhiscence des anthères).

Les courbes de floraison (comparées à celle du tétraploïde T25 voisin de T26) de la figure II,3 illustrent ces différences.

hybridations de formes différentes mais appartenant à des populations voisines

Les données numériques de ce croisement ne sont pas encore relevées, mais aucune plante anormale n'existe. La descendance est d'une grande variabilité et dans son ensemble luxuriante.

. hybridations au niveau tétraploïde

analyse des plantes F₁

Le parent femelle est le tétraploïde sexué K189 T, le parent mâle l'apomictique G23. Un essai comparatif situe, par analyse de variance, 6 descendants de ce croisement relativement à leurs parents. Selon les caractères certains descendants sont transgressifs par rapport aux deux parents ; ce ne sont pas les mêmes à chaque caractère.

L'analyse de variance conduit pour les différents caractères aux valeurs F données dans le tableau II,4.

TABLEAU II,4 F pour l'ensemble des 6 hybrides K189 T x G23
et leurs parents

Caractères	G	λ	L_i	l	l.l.	n	L	d	MV
F	90,3	8,0	59,3	34,3	7,5	13,5	28,4	25,7	7,6

d.d.l. : 7,144 seuil 0,01 : 2,76

d.d.l. pour M.V. 7,12 seuil 0,01 : 4,65

Le dendrogramme, figure II,4, construit par les indices de proximité, établis sur les caractères précédents, montre la diversité de ces descendance ce qui révèle probablement la grande hétérozygotie de G23 qui doit présenter peu de structures duplex et vraisemblablement plusieurs loci tri et tétragéniques.

L'indice d'hétérogénéité est le plus élevé de tous ceux établis ici

$$I_H = 0,276, \quad \begin{cases} I_s \% = 28,9 \\ I_h \% = 9,19 \end{cases}$$

ce qui confirme bien l'importance de la variabilité qui peut être obtenue dès la première hybridation.

L'intérêt pratique est renforcé par l'existence de formes apomictiques (comme il a été vu dans la première partie) parmi ces hybrides qui sont parfois de plus grande vigueur que les parents.

variabilité des F₂

Parmi les plants F₁ étudiées précédemment,

P₂ est sexuée

P₃ et P₄ sont apomictiques

Le tableau II,5 donne les F observés pour le rapport des variances de la descendance en autofécondation de P₂ à celle de P₃ et P₄ respectivement,

TABLEAU II,5 F de P₂/P₃ et de P₂/P₄

Caractères	G	λ	L _i	l	l.l.	n	L	M.V.
F ⁺ P ₂ /P ₃	1,7*	5,6**	1,7*	2,1**	2,7**	2,7**	N.S.	N.S.
F [•] P ₂ /P ₄	2,8**	6,1**	5,3**	2,1*	2,1*	2,1*	N.S.	N.S.

+ d.d.l. 45/45 seuil 0,01 : 2,01 • d.d.l. 45,27 seuil 0,01 : 2,22
 seuil 0,05 : 1,63 seuil 0,05 : 1,75

L'hétérogénéité de la descendance de P₂ autofécondé s'exprime également sur les caractères qualitatifs. La description est résumée dans le dendrogramme de la figure II,5. Ceci traduit beaucoup mieux la très grande disjonction qui se révèle dans la descendance de P₂, où de nombreuses formes d'intérêt pratique peuvent être cherchées.

Nous calculons la quantité d'information structurale du dendrogramme dans P₂ et les comparons à celle obtenue pour le dendrogramme de l'ensemble des formes diploïdes naturelles et des tétraploïdes associés :

$$I_S \% \text{ pour } P_2 = 54,2$$

$$I_S \% \text{ pour toutes les populations} \\ \text{naturelles sexuées et les} \quad = 50,3 \\ \text{tétraploïdes voisins}$$

Malgré la présence de 18 plants en P₂ pour 21 plants des populations naturelles, l'hétérogénéité est plus grande pour P₂.

Ceci met bien en évidence la variabilité cachée qui se libère dans la disjonction des hybrides entre formes sexuées et apomictiques. En une descendance, pour des caractères (variables qualitatives) on retrouve globalement une diversité au moins égale à celle obtenue par prospection. L'intérêt des formes sexuées réside pour une grande part en ce qu'elles rendent possible la libération de la variabilité cachée dans les formes apomictiques hautement hétérozygotes.

CONCLUSIONS

Ces études préliminaires nous indiquent :

1/ qu'aux sacs embryonnaires à 8 noyaux correspond bien une multiplication sexuée, ce qui restait à prouver

2/ que les formes diploïdes de départ présentent une variabilité génétique importante et une forte hétérozygotie, qui s'expriment par les disjonctions très larges sur les caractères étudiés

3/ que les tétraploïdes obtenus directement par traitement à la colchicine expriment par eux mêmes peu de variabilité et que les nouveautés génétiques importantes sont à attendre en F₂ (où des effets d'inbreeding ne se manifestent guère).

4/ que les apomictiques naturels présentent des structures hétérozygotiques plus complexes que les formes duplex des tétraploïdes obtenus par traitement à la colchicine.

5/ que des incompatibilités de fonctionnement peuvent se manifester dans des hybrides entre diploïdes éloignés.

Ces informations ont été acquises pour des caractères à mesure rapide. Etant assurés de la valeur génétique (pour sa variabilité) des formes ayant des sacs embryonnaires à 8 noyaux, des analyses plus coûteuses, mais d'un intérêt pratique plus grand, vont être entreprises. Ceci comportera essentiellement l'analyse des systèmes génétiques contrôlant la production grainière et les valeurs fourragères.

III. Conséquences pour les programmes d'amélioration.

Les constatations suivantes seront utiles pour le travail d'amélioration :

1° quand une bonne formule hybride sera obtenue, entre une **forme** sexuée et une **forme** apomictique, il sera possible de récupérer des hybrides apomictiques.

2° le niveau d'hétérozygotie des apomictiques est probablement très élevé, alors que celui des tétraploïdes sexués est au plus limité aux formes duplex. Il sera important de constituer des pools tétraploïdes sexués plus hétérozygotes à partir des formes sexuées obtenues dans les hybridations sexué x apomictique.

3° il faudra tester très tôt les aptitudes spécifiques à la combinaison avant de détruire les équilibres hétérozygotes complexes, originaires des apomictiques, qui se maintiennent dans les hybrides sexués.

4° l'expression la plus élevée des variabilités réside dans la descendance des formes sexuées des hybrides sexué x apomictique, la grande variabilité **gamétique** des apomictiques étant à la première génération tamponnée par la stabilité des gamètes formés par les structures duplex des tétraploïdes primitifs.

L'amélioration du matériel génétique doit, pour profiter de l'apomixie, aboutir à des hybridations avec des formes apomictiques conduisant à une fréquence élevée d'hybrides apomictiques. De plus la part la plus importante de la variabilité réside dans les formes apomictiques.

L'analyse des valeurs génétiques des différents niveaux devrait se faire ainsi :

1. constitution d'un réservoir massal diploïde et test diallèle sur un échantillonnage représentatif de ce pool
2. obtentions des structures tétraploïdes duplex et test diallèle assez fin du fait de l'homogénéité des hybrides ainsi obtenus
3. test des aptitudes à la combinaison des apomictiques vis à vis des structures duplex.

4. constitution d'un réservoir massal à partir des hybrides sexués des tests d'aptitude précédent
5. test sur un échantillonnage de ce réservoir des nouvelles aptitudes des apomictiques et choix de formules hybrides.

La phase 1 permettra d'extraire du pool diploïde sexué les éléments les plus riches à faire entrer dans le pool tétraploïde ; la phase 2 et la phase 3 décideront de la validité des prédictions du niveau diploïde pour le niveau tétraploïde. Les phases 4 et 5 constitueront les lieux des tests terminaux.

BIBLIOGRAPHIE.

- D. COMBES, J. PERNES, J. RENE, R. RENE, J-L. SOUCIET (1972).
Programme des recherches sur Panicum maximum rapport ORSTOM
ronéoté.
- DE WET et HARLAN (1970). Evolution.
- J. PERNES (1970). Travaux et Documents ORSTOM
- J. PERNES (1972). Thèse en préparation.
- J. PERNES et D. COMBES (1968). Rapport ORSTOM ronéoté.
- J. PERNES, D. COMBES, R. RENE (1970). C.R. Acad. Sciences.

ANNEXE : Modèles à 2 loci.

BASHAW, HOVIN et HOLT (1970) ont proposé un modèle à 2 loci : A et B :

B conditionne la sexualité et est épistatique sur A, le double récessif se reproduit sexuellement par absence de A.

Les phénotypes sont :

[A B]	sexué
[a B]	sexué
[a b]	sexué
[A b]	apomictique,

Leur modèle concerne des plantes diploïdes.

Nous reprenons le même modèle, mais dans une situation tétraploïde, afin d'en apprécier la possibilité dans le cas des Panicum.

1. Structure de K189

La structure sexuée K189 T est duplex si hétérozygote

a. si elle est homozygote pour B, on observera dans sa descendance que des sexués : ceci ne convient pas pour K189 T

b. l'existence à l'état diploïde de l'allèle A dans les populations naturelles, est peu probable (allèle qui introduit de la stérilité, s'il s'exprime, d'après l'observation des diploïdes, ou est neutre si B est fixé, ce qui nous renvoie à la situation a déjà éliminée).

Les structures les plus vraisemblables pour K189 T sont alors,

$$\begin{pmatrix} a & B \\ a & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix} \quad \text{ou} \quad \begin{pmatrix} a & b \\ a & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$$

Seule la structure $\begin{pmatrix} a & B \\ a & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$ est possible. En effet $\begin{pmatrix} a & b \\ a & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$

recroisée par un apomictique, nécessairement homozygote pour b, ne peut conduire à un hybride tel que P₂ qui conduit à une disjonction 3 sexués, 2 apomictiques en autofécondation.

K189 est donc dans cette hypothèse $\begin{pmatrix} a & B \\ a & b \end{pmatrix}$

2. Structure de G23

G23 est homozygote pour b (apomixie).

a. structure entièrement homozygote

Les gamètes de G23 sont tous $\begin{pmatrix} A & b \\ A & b \end{pmatrix}$ et la descendance hybride avec K189 T sera pour le locus b (le locus A étant AAaa) :

$\frac{1}{6}$ (BBbb) + $\frac{4}{6}$ (Bbbb) + $\frac{1}{6}$ (bbbb) en ségrégation chromosomique, soit $\frac{5}{6}$ sexué pour $\frac{1}{6}$ apomictique (3 apomictiques, 2 sexués observés)

P₂ est soit $\begin{pmatrix} A & B \\ A & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$ soit $\begin{pmatrix} A & B \\ A & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$. L'autofécondation de

la première structure conduit à $\frac{5}{36}$ apomictique, $\frac{31}{36}$ sexué (3 sexués, 2 apomictiques observés). La 2ème structure conduit à : $\frac{5}{12}$ apomictique, $\frac{7}{12}$ sexué,

Conclusion: la probabilité pour G23 d'être entièrement homozygote est faible du fait de la proportion élevée d'apomictiques dans la descendance hybride. La structure $\begin{pmatrix} A & B \\ A & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$ pour P₂ est par contre tout à fait vraisemblable.

b. structure AAAa

Les formules gamétiques sont :

$$\left[\frac{1}{6} \begin{pmatrix} a & B \\ a & B \end{pmatrix} + \frac{4}{6} \begin{pmatrix} a & b \\ a & b \end{pmatrix} + \frac{1}{6} \begin{pmatrix} a & b \\ a & b \end{pmatrix} \right] \times \left[\frac{1}{2} \begin{pmatrix} A & b \\ A & b \end{pmatrix} + \frac{1}{2} \begin{pmatrix} A & b \\ a & b \end{pmatrix} \right],$$

d'où la disjonction $\frac{1}{6}$ apomictique pour $\frac{5}{6}$ sexué. Deux nouvelles structures sont alors possibles pour P₂ (autre celles analysées précédemment) :

$$\begin{pmatrix} A & B \\ a & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \begin{pmatrix} A & B \\ a & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$$

La première donne en autofécondation $\frac{1}{4}$ apomictique $\frac{3}{4}$ sexué et semble compatible avec les données, la seconde ne donne que $\frac{1}{12}$ apomictique.

La conclusion est la même que pour la structure a.

c. structure AAaa

La probabilité de l'apomixie dans la descendance hybride descend à $\frac{5}{36}$ et la probabilité de trouver une structure convenable pour P_2 est $\frac{21}{36}$.

d. structure Aaaa

La probabilité de l'apomixie dans la descendance hybride n'est plus que de $\frac{1}{12}$, la probabilité d'une structure convenable pour P_2 n'est plus que $\frac{1}{3}$.

Le tableau ci-dessous résume les diverses situations, en ségrégation chromosomique :

Fréquence des sexués, et des formes P_2 acceptables dans le croisement des différentes structures apomictiques par $\begin{pmatrix} a & B \\ a & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$

locus A de G 23	AAAA	AAAa	AAaa	Aaaa
fréquence des sexués	$\frac{30}{36}$	$\frac{30}{36}$	$\frac{31}{36}$	$\frac{33}{36}$
$\begin{pmatrix} A & B \\ A & B \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$	$\frac{6}{36}$	$\frac{3}{36}$	$\frac{1}{36}$	0
Structures P_2 acceptables	$\frac{24}{36}$	$\frac{12}{36}$	$\frac{4}{36}$	0
$\begin{pmatrix} A & B \\ a & b \\ a & b \\ a & b \end{pmatrix}$	0	$\frac{12}{36}$	$\frac{16}{36}$	$\frac{12}{36}$

Les fréquences de sexués dans la descendance hybride ne dépend pas du taux de recombinaison entre les loci A et B.

3. Conclusions

Ce modèle à 2 loci conduit qualitativement aux situations observées, c'est à dire :

- a. descendance hybride sexué x apomictique, hétérogène pour les phénotypes sexué et apomictique
- b. existence d'un hybride conduisant à une disjonction pour sexualité : apomixie en autofécondation.

Cependant la fréquence, des formes sexuées dans la descendance hybride, prévue par ce modèle paraît très élevée et difficilement compatible avec les valeurs observées (la probabilité d'avoir sur 5 plantes plus de 2 apomictiques n'est dans ce cas que 3,4 %).

4. Développement évolutif de cette situation à 2 loci

L'allèle B ne peut apparaître chez les tétraploïdes postérieurement à l'allèle A, puisque les systèmes générateurs de sexualité sont déplacés par l'apomixie (PERNES 1970).

L'allèle B peut apparaître au niveau tétraploïde, avant l'acquisition de l'apomixie, comme facteur régularisant la fertilité. Si B atteint la fixation, l'évolution de l'allèle A s'effectuera selon les modèles de compétition, l'élimination des formes sexuées étant ainsi inéluctable. Si B n'a pas atteint la fixation, l'installation de A sera accélérée (modèles mixtes de production de l'apomixie par compétition et remplacement). Dans ce cas l'allèle B est progressivement éliminé.

Ainsi, les seules formes susceptibles de conserver les allèles B semblent être les formes diploïdes. L'allèle B y sera un facteur de fertilité ; l'allèle A étant supposé induire au niveau diploïde une stérilité totale ne peut s'y maintenir si B n'y est pas fixé.

Dans un tel modèle le maintien dans le complexe, de l'allèle A est réalisé par les structures tétraploïdes, celui de l'allèle B par les structures diploïdes. Le polymorphisme d'ensemble (A,a) et (B,b) est la conséquence d'un flux génique stable entre formes diploïdes et tétraploïdes.

Référence : E.C. BASHAW ; A.W. HOVIN et E.C. HOLT (1970)

Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding.
Proceedings of the XIth International Grassland Congress
245-248.