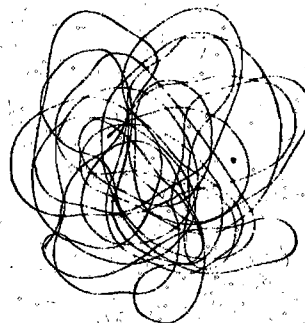


Y. SAVIDAN

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'HEREDITE DE
L'APOMIXIE CHEZ Panicum maximum Jacq. :
DIALLELE 8 x 8 , SEXUES x APOMICTIQUES



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B.P. 51 - ABIDJAN

MARS 1976

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'HEREDITE DE L'APOMIXIE CHEZ
PANICUM MAXIMUM JACQ.: DIALLELE 8 x 8, SEXUES x APOMICTIQUES

YVES SAVIDAN

A 8 x 8 diallel cross, between eight sexual types and eight natural apomicts of Panicum maximum is studied. Modes of reproduction - sexuality or facultative apomixis - fit a one to one ratio in tetraploid progenies. We suppose that two different alleles, s1 and s2, are possible for apomixis. Even when the genetic determinism may be oligogenic, the ploidy level is determinant: while haploids and triploids are sexual, all hexaploids and octoploids obtained are apomictic.

INTRODUCTION

Les populations naturelles de Panicum maximum Jacq. sont généralement constituées de plantes tétraploides à $2n=32$ chromosomes, dont le mode de reproduction est une apomixie facultative de type gamétophytique. Deux prospections dans le centre de diversification de l'espèce, au Kenya et en Tanzanie, ont permis la découverte de petites populations diploides, entièrement sexuées (COMBES et PERNES 1970). La biologie du Panicum maximum et l'organisation de ses populations naturelles ont fait l'objet de nombreux articles auxquels nous renvoyons (PERNES 1954, PERNES, PERNES, 1970, PERNES 1971, 1975, COMBES 1975, PERNES et al. 1975a, 1975b). Des tétraploides sexués artificiels, obtenus par traitement à la colchicine des diploides naturels, ont permis de réaliser les premiers hybrides entre plantes sexuées et plantes apomictiques. Dans les descendance de ces croisements, les plantes sexuées et les plantes apomictiques ségrègent dans le rapport 1:1 (SAVIDAN 1975, PERNES et al. 1975b et tableau I).

La généralisation de ce résultat à l'ensemble des populations apomictiques de Panicum maximum est envisagée à partir d'un diallele 8 x 8, dans lequel huit plantes sexuées sont croisées systématiquement par huit apomictiques naturels très différents.

croisements	A/S	χ^2
sexués digéniques		
K189.T x 267	1/1	0.00
K189.T x G23	4/5	0.11
K189.T } S1.T } T44.T }	14/14 } 3/4 } 3/3 }	0.02
sexué tétragénique		
P2 x G3	40/34	0.49

2

- TABLEAU I. Rapports A/S (nombre de plantes apomictiques/nombre de plantes sexuées) dans les descendances des premiers croisements réalisés entre tétraploïdes sexués et apomictiques naturels chez Panicum maximum Jacq. (PERNES et al. 1975b).

MATERIEL ET METHODES

Des huit parents sexués, quatre sont directement issus du traitement par la colchicine d'un diploïde naturel: ce sont T34.T, T35.T, T44.T et K189.T . Un autre provient de la tétraploïdisation d'un descendant autofécondé d'un diploïde naturel: S2.T, qui est issu de K189 . Ces cinq parents, que nous regrouperons sous le terme digénique, s'opposent aux trois autres qui proviennent déjà du croisement d'un tétraploïde sexué digénique par un apomictique naturel. Ces hybrides, qui seront regroupés sous le terme tétragénique sont: P2, hybride K189.T x G23, IS3 et IS4, deux hybrides K189.T x G3.

Les huit parents apomictiques ont été choisis pour représenter l'étendue de la variabilité de la collection de Panicum installée au centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire. Une analyse factorielle des correspondances sur 37 caractères qualitatifs permet de situer, par rapport à l'ensemble de cette variabilité, la position des différents géniteurs et progéniteurs des descendances ici étudiées (RENE-CHAUME non publié, et Fig.1).

Les types sexués étant très allogames, les différents croisements ont pu être réalisés en réunissant dans un même ensachage une inflorescence de chacun des deux parents. Le niveau de

ploidie de chacun des descendants est déterminé en méiose, par observation des cellules mères de pollen dans une goutte de solution d'hématoxyline, après fixation du matériel dans du Carnoy (6:3:1) pendant un minimum de vingt-quatre heures. Le mode de reproduction des hybrides est déterminé par l'observation de leurs sacs embryonnaires. Les plantes sexuées n'ont qu'un seul type de sac, avec deux noyaux polaires et des antipodes. Les plantes apomictiques ont deux types de sac: le type sexué précédent et un type à quatre noyaux, avec un seul noyau polaire et aucune antipode (Fig.2). La technique utilise l'observation en contraste de phase (HERR 1971, SAVIDAN 1975).

RESULTATS

Les nombres chromosomiques

Quinze des croisements réalisés n'ont donné aucun descendant. Douze de ces croisements infructueux concernent un parent sexué digénique. Le tableau II indique le nombre de descen-

2n =	16	24	32 ^o	48	64	total
total	2	4	282	45	5	338
T34.T	0	0	6	3	0	9
T35.T	0	4	1	0	0	5
T44.T	0	0	3	13	1	17
K189.T	0	0	31	2	2	35
S2.T	1	0	36	14	0	51
P2	0	0	38	4	2	44
IS3	1	0	74	8	0	83
IS4	0	0	93	1	0	94
K211	1	0	45	1	0	47
G17	0	0	38	0	0	38
K4	0	1	30	10	0	41
C1	0	0	54	4	5	63
280	0	3	34	2	0	39
T25	0	0	44	10	0	54
K26	0	0	23	16	0	39
K20	1	0	14	2	0	17

- TABLEAU II. Nombre de descendants pour chacun des seize parents du diallèle, et niveaux de ploïdie de des descendants.

• plantes à 2n=32 et aneuploïdes voisins.

dants obtenus pour chacun des parents, avec son niveau de ploïdie. On note une hétérogénéité fonction du parent sexué: T34.T et T35.T n'ont donné en effet qu'un très petit nombre de descendants alors que les tétragéniques IS3 et IS4 ont été de très bons géniteurs de ce point de vue. On observe peu de différence, par contre, selon le parent apomictique considéré, si ce n'est pour K20.

Plus de vingt pour cent des hybrides obtenus ont un nombre chromosomique différent de 32. Les anomalies chromosomiques observées seraient un bon reflet de la distance génétique entre les parents, telle qu'elle peut être estimée d'après les données de génétique quantitative. .

Les cinq hybrides octoploïdes proviennent plus probablement d'une anomalie dans une mitose post-fécondation que de la fécondation d'un gamète femelle non réduit par un grain de pollen à 32 chromosomes. Il faut cependant noter que ces hybrides ont tous C1 (descendant d'hybride interspécifique naturel Panicum maximum x P.infestum) comme parent mâle. Ces plantes ont une très faible vigueur.

Les quarante cinq hybrides hexaploïdes proviennent, comme les hexaploïdes naturels, de la fécondation d'un gamète femelle non réduit. Certaines de ces plantes sont particulièrement vigoureuses. Le niveau 48 chromosomes ne détermine pas un type de plantes particulier, comme le montre la figure 3.

Quatre triploïdes ont été obtenus. Le mode de réalisation de nos croisements exclut la présence de pollen à huit chromosomes. Ces plantes sont sans doute le résultat d'une haploïdisation postérieure à la fécondation d'un gamète femelle non réduit. De telles plantes ont en effet été déjà obtenues dans une descendance d'apomictique naturel hexaploïde (COMBES 1975).

Les dihaploïdes ($2n=16$) sont des plantes vigoureuses et fertiles. De nombreux dihaploïdes ont déjà été obtenus dans des descendance d'hybrides interspécifiques naturels entre Panicum maximum et P.infestum. Toutes ces plantes sont entièrement stériles et peu vigoureuses. Le rôle des dihaploïdes dans l'évolution du groupe agamique fait l'objet d'un autre article (SAVIDAN et al. 1976 non publié, voir également PERNES 1975).

	K211	G17	K4	C1	280	T25	K26	K20
T34.T $\frac{n}{A/S}$		2 1/1		1 1/0		1 0/1	1 1/0	1 1/0
T35.T $\frac{n}{A/S}$								1 1/0
T44.T $\frac{n}{A/S}$		1 1/0		1 1/0		1 1/0		
K189.T $\frac{n}{A/S}$	1 0/1	4 2/2	9 4/5	4 2/2		2 2/0	8 4/4	3 1/2
S2.T $\frac{n}{A/S}$	1 0/1	3 2/1	2 2/0	9 6/3	7 5/2	10 4/6	3 3/0	1 1/0
P2 $\frac{n}{A/S}$		3 2/1		28 12/16	1 0/1	5 1/4	1 0/1	
IS3 $\frac{n}{A/S}$	33 12/21	9 4/5	9 4/5	7 6/1	5 1/4	2 2/0	3 3/0	6 1/5
IS4 $\frac{n}{A/S}$	10 7/3	16 10/6	10 5/5	4 2/2	21 7/14	23 10/13	7 5/2	2 1/1

- TABLEAU III. Nombres de descendants à $2n=32$ chromosomes et aneuploïdes voisins dans chacun des croisements, avec les rapports A/S.

	K211	G17	K4	C1	280	T25	K26	K20
tétraploïdes n	2	10	11	15	7	14	12	6
artificiels A/S	0/2	6/4	6/5	10/5	5/2	7/7	8/4	4/2
digéniques χ^2	2.00	0.40	0.09	1.66	1.29	0.00	1.33	0.66
tétraploïdes n	43	28	19	39	27	30	11	8
hybrides A/S	19/24	16/18	9/10	20/19	8/19	13/17	8/3	2/6
tétragéniques χ^2	0.58	0.57	0.05	0.02	4.48*	0.53	2.26	2.00

- TABLEAU IV. Nombres de descendants à $2n=32$ chromosomes et aneuploïdes voisins pour chaque groupe de parents sexués, rapports A/S et concordance avec la ségrégation 1:1.

* : significatif au seuil 0.05

Niveaux de ploïdie et hérédité de la sexualité

A tous les niveaux de ploïdie différents de 32 chromosomes, il n'y a pas ségrégation pour les modes de reproduction: les deux dihaploïdes sont sexués, les quatre triploïdes également. Toutes les plantes hexaploïdes et octoploïdes sont apomictiques.

Chez les tétraploïdes et les aneuploïdes voisins les hybrides peuvent être sexués ou apomictiques. Le tableau III indique les différentes ségrégations obtenues dans les descendance étudiées. En regroupant les cinq sexués digéniques artificiels d'une part, les trois sexués hybrides tétragéniques d'autre part (tableau IV), une seule ségrégation apparaît significativement différente de 1:1, différence due aux croisements des deux hybrides frères IS3 et IS4 par l'apomictique 280.

DISCUSSION

Le choix des parents apomictiques peut suffire à expliquer le taux des anomalies chromosomiques. Seize pour cent des hybrides obtenus proviennent de la fécondation d'un gamète femelle non réduit. Le taux d'haploïdisation est de 1.8 . Ces deux valeurs sont sans doute corrélées avec l'étendue de la variabilité prise en compte dans cet essai. Plus la distance génétique entre deux parents est petite, et plus le taux d'hybrides provenant de la fécondation d'un gamète femelle non réduit sera voisin de zéro. A l'inverse, ce taux peut atteindre cent pour cent dans les cas d'hybrides interspécifiques ou intergénériques.

Jusque vers les années 60, il était admis que l'hérédité de l'apomixie gamétophytique était liée à un déterminisme complexe (MUNTZING 1940, STEBBINS 1950). Les études réalisées depuis sur quelques graminées: Paspalum notatum (BURTON et FORBES 1960), le complexe Bothriochloa-Sichanthium (HARLAN et al. 1964), Pennisetum ciliare (TALIAFERRO et BASHAW 1966), le genre Cenchrus (READ et BASHAW 1968) et Eragrostis curvulae (VOIGT et BASHAW 1972) doivent permettre de reconsidérer les possibilités de l'utilisation pratique de l'apomixie gamétophytique. Les résultats de ces analyses, qui portent malheureusement trop souvent sur un nombre restreint d'hybrides, s'accordent toutefois dans leur ensemble pour envisager l'existence d'un déterminisme simple, mono- ou digénique.

Au niveau tétraploïde, les résultats de notre diallèle confirment les données préliminaires déjà obtenues chez Panicum maximum (SAVIDAN 1975, PERNES et al. 1975b). Un modèle simple,

à un locus et deux allèles, permet d'expliquer les ségrégations 1:1 obtenues en première et en seconde générations. IS3 et IS4 croisés par 280 font exception. Ces deux sexués sont issus du croisement de K189.T, sexué de type digénique, par G3, apomictique provenant du Nigéria. 280 provient du Kenya. On peut faire l'hypothèse que l'allèle déterminant l'apomixie de G3 est différent de celui de 280. Si l'interaction de ces deux allèles, dans un même génotype, empêche un fonctionnement apomictique, il est possible de définir un modèle de dosage allélique dans lequel la deuxième génération ségrège suivant le rapport 3S:1A : le parent sexué digénique serait SSSS, le parent apomictique G3 serait $Ss_1s_1s_1$ et 280 serait $Ss_2s_2s_2$. Dans cette hypothèse IS3 et IS4 sont de génotype $SSSS_1$ et en croisement avec 280, ils donnent 1/4 de plantes SSs_2s_2 apomictiques, 1/4 de $SSSS_2$ sexuées, et, avec une fréquence d'un demi, des plantes qui possèdent les deux allèles s_1 et s_2 dans leur génotype, et qui donc; d'après notre hypothèse, fonctionneraient de manière sexuée. La ségrégation 8/18 (voir tableau III) n'est pas significativement différente de 1/3 ($\chi^2 = 0.46$). L'hypothèse - deux allèles antagonistes - pourrait être testée en réalisant de nouveaux croisements entre les hybrides sexués issus d'un croisement sexué digénique x 280 et un autre apomictique de la série utilisée dans notre diallele.

Les croisements étudiés montrent qu'il existe plus qu'un simple dosage allélique pour l'expression du caractère mode de reproduction. Les hybrides hexaploides contiennent deux fois plus d'information d'origine sexuée que d'information provenant du parent apomictique, et pourtant la sexualité ne peut s'exprimer. Une approche du processus pourrait constituer, à ce niveau, dans la réalisation de croisements entre T44.T - sexué digénique ayant donné la plus grande proportion d'hybrides hexaploides - et un apomictique hybride de première génération: dans un tel croisement, des hybrides hexaploides SSSSSS sont attendus.

Au niveau diploïde, la sexualité semble bien protégée. Une analyse du processus de tétraploïdisation naturelle récurrente est entreprise (croisements 2x sexué x 4x apomictique voisin) afin de préciser l'importance du flux génique permis entre ces deux niveaux de ploïdie.

La mise en évidence de l'existence d'un déterminisme simple pour l'hérédité de l'apomixie au niveau tétraploïde rend possible l'utilisation pratique d'un tel mode de reproduction. Un schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type Panicum a pu être proposé (PERNES et al. 1975c). L'analogie remarquable que l'on observe entre la biologie du Panicum maximum et le fonctionnement d'autres groupes agamiques, comme le complexe Bothriochloa-Dichanthium par exemple, démontre l'intérêt général d'une étude de l'apomixie gamétophytique, et laisse envisager une utilisation possible des résultats obtenus en dehors du genre Panicum.

REMERCIEMENTS

Cet essai dialléle est le fruit d'une heureuse collaboration avec Mme R. RENE-CHAUME, qui a mené à bien les analyses de génétique quantitative, parallèlement à nos analyses cytogénétique. Je tiens à remercier également mon collaborateur ivoirien, M. Ernest AMON-ANON, pour son efficacité et la conscience avec laquelle il a effectué tous les comptages chromosomiques.

RESUME

Dans les descendances d'un dialléle 8 x 8, entre huit parents sexués et huit apomictiques naturels, les plantes sexuées et les apomictiques facultatifs tétraploïdes ségrègent dans le rapport 1:1. Une exception nous conduit à envisager l'existence possible de deux allèles différents s_1 et s_2 pour le caractère apomixie. Cet essai met en évidence le rôle prépondérant du niveau de ploïdie dans l'expression du mode de reproduction, malgré le déterminisme simple du caractère.

BIBLIOGRAPHIE

- BURTON G.W. and FORBES I. - 1960 - The genetics and manipulation of obligate apomixis in common bahiagrass (Paspalum notatum Flugge). in Proc. VIIth Int. Grassland Congr.: 66-71.
- COMBES D. - 1975 - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des maximae du genre Panicum (Graminées) en Afrique. Mémoires ORSTOM, Paris, 77: 100p.

- 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.Sc.Paris, série D, 270: 782-785.
- HARLAN J.R., BROOKS M.H., BORGAONKAR D.S. and DE WET J.M.J. - 1964 - Nature and inheritance of apomixis in Bothriochloa and Dichanthium. Bot.Gaz., 125: 41-46.
- HERR J.M. - 1971 - A new clearing squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. Amer.J.Bot., 58: 785-790.
- MUNTZING A. - 1940 - Further studies on apomixis and sexuality in Poa. Hereditas, 26: 115-190.
- PERNES J. - 1971 - Etude du mode de reproduction: apomixie facultative, du point de vue de la génétique des populations. Travaux et Documents de l'ORSTOM, Paris, 9: 66p.
- PERNES J. - 1975 - Organisation évolutive d'un groupe agamique: la section des maximae du genre Panicum (Graminées). Mémoires ORSTOM, Paris, 75: 108p.
- PERNES J., COMBES D. et RENE-CHAUME R. - 1970 - Différenciation des populations naturelles du Panicum maximum Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles, les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative. C.R.Acad.Sc.Paris, série D, 270: 1992-1995.
- PERNES J., SAVIDAN Y. et RENE-CHAUME R. - 1975a - Panicum: structures génétiques du complexe des "maximae" et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. Boissiera, 24: 383-402.
- PERNES J., COMBES D., RENE-CHAUME R. et SAVIDAN Y. - 1975b - Biologie et populations naturelles du Panicum maximum Jacq. Cah.ORSTOM, sér.Biol., vol.X, n°2: 77-89.
- PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J. et SAVIDAN Y. - 1975c - Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type Panicum. Cah.ORSTOM, sér.Biol., vol.X, n°2: 67-75.
- RFAD J.C. and BASHAW E.C. - 1968 - The cytology and mode of reproduction of hybrids between sexual buffelgrass and apomict birdwoodgrass. Agron.Abst.Madison: 19.
- SAVIDAN Y. - 1975 - Hérité de l'apomixie. Contribution à l'étude de l'hérité de l'apomixie sur Panicum maximum Jacq. (analyse des sacs embryonnaires). Cah.ORSTOM, sér.Biol., vol.X, n°2: 91-95.
- SAVIDAN Y., PERNES J. et RENE-CHAUME R. - 1976 - Les cycles diploïde-tétraploïde-haploïde: processus majeur dans l'organisation de la variabilité et l'évolution du Panicum maximum Jacq. (non publié).
- STEBBINS G.L. - 1950 - Variation and evolution in plants. Columbia Univ.Press, New-York.
- TALIAFERRO C.M. and BASHAW E.C. - 1966 - Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffelgrass, Pennisetum ciliare. Crop Sci., 6: 473-476.
- VOIGT P.W. and BASHAW E.C. - 1972 - Apomixis and sexuality in Eragrostis curvulae. Crop Sci., 12: 843-847.
- WARMKE H.E. - 1954 - Apomixis in Panicum maximum. Amer.J.Bot., 41: 5-11.

FIGURE 1 - Représentation d'une analyse factorielle des correspondances sur 37 caractères qualitatifs. Chaque point correspond à un clone de notre collection. Les deux progéniteurs apomictiques des sexués tétragéniques sont figurés par des étoiles. Sept des huit parents apomictiques du diallèle sont figurés par des astérisques. Les cercles figurent quelques uns des parents sexués: vides, diploïdes d'origine, pleins, tétraploïdes digéniques (R.RENE-CHAUME, non publié).

FIGURE 2 - a et b: sacs embryonnaires de type sexué? c et d: sacs embryonnaires propres au type apomictique. A: antipodes, cc: cytoplasme de l'oosphère, NP: noyaux polaires, Oo: noyau de l'oosphère.

FIGURE 3 - Représentation d'une analyse en composantes principales sur sept caractères quantitatifs. Chaque point correspond à un hybride de notre diallèle. Les plantes à 48 chromosomes sont très dispersées et ne constituent pas un type morphologique particulier. Les quatre triploïdes, à l'inverse, sont très voisins. Les octoploïdes n'ont pu être mesurés (R.RENE-CHAUME, non publié).

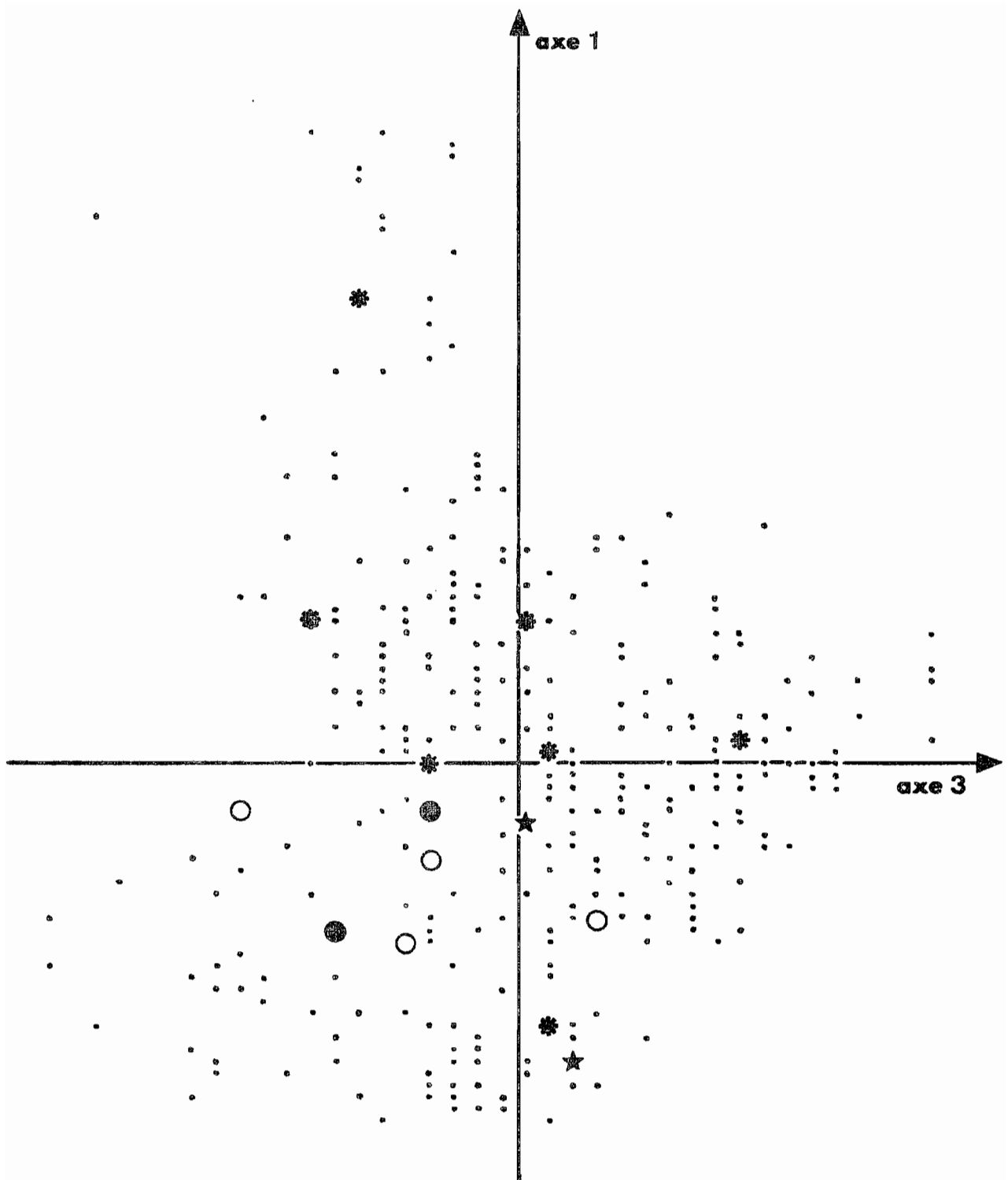


FIGURE 1

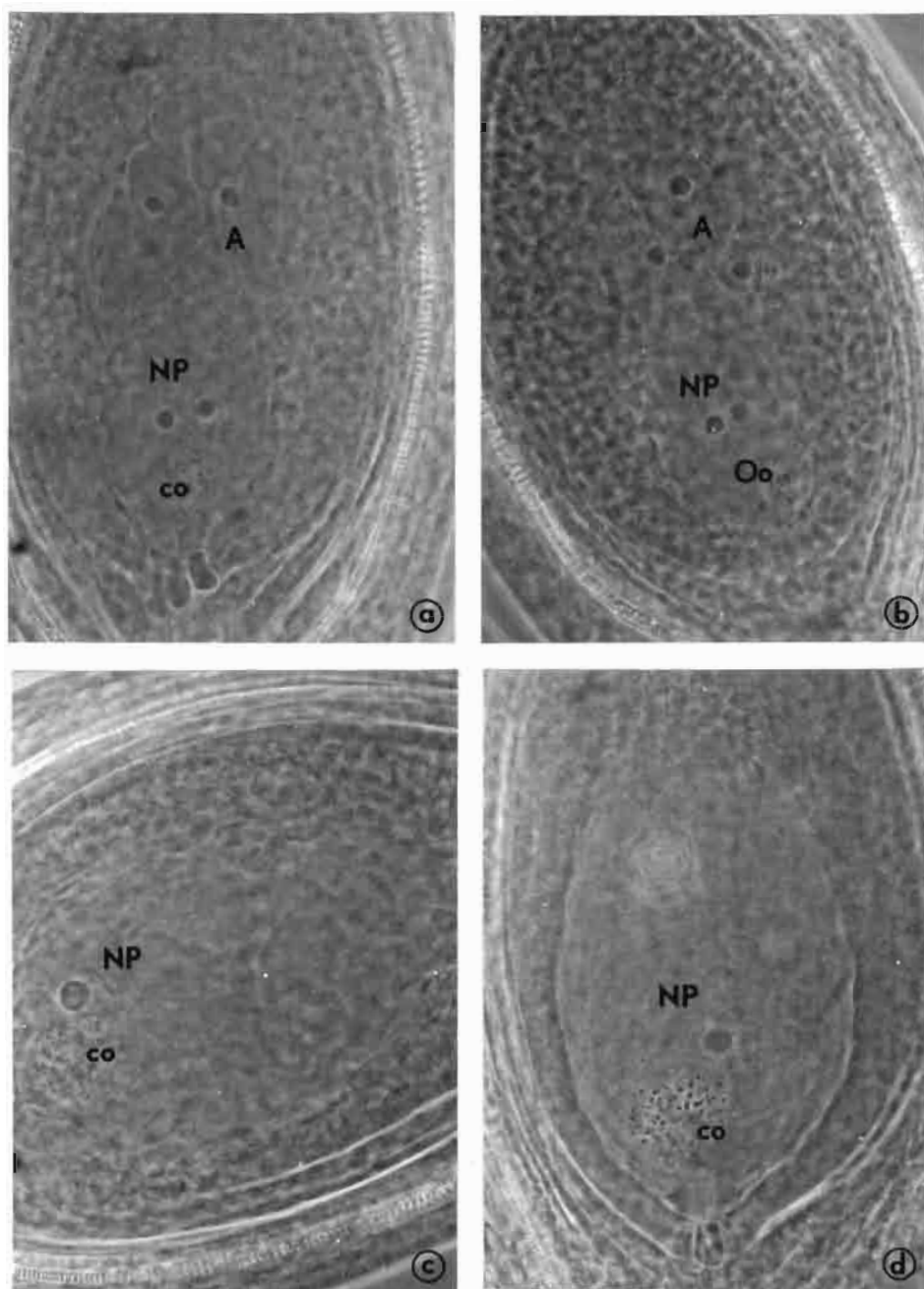


FIGURE 2

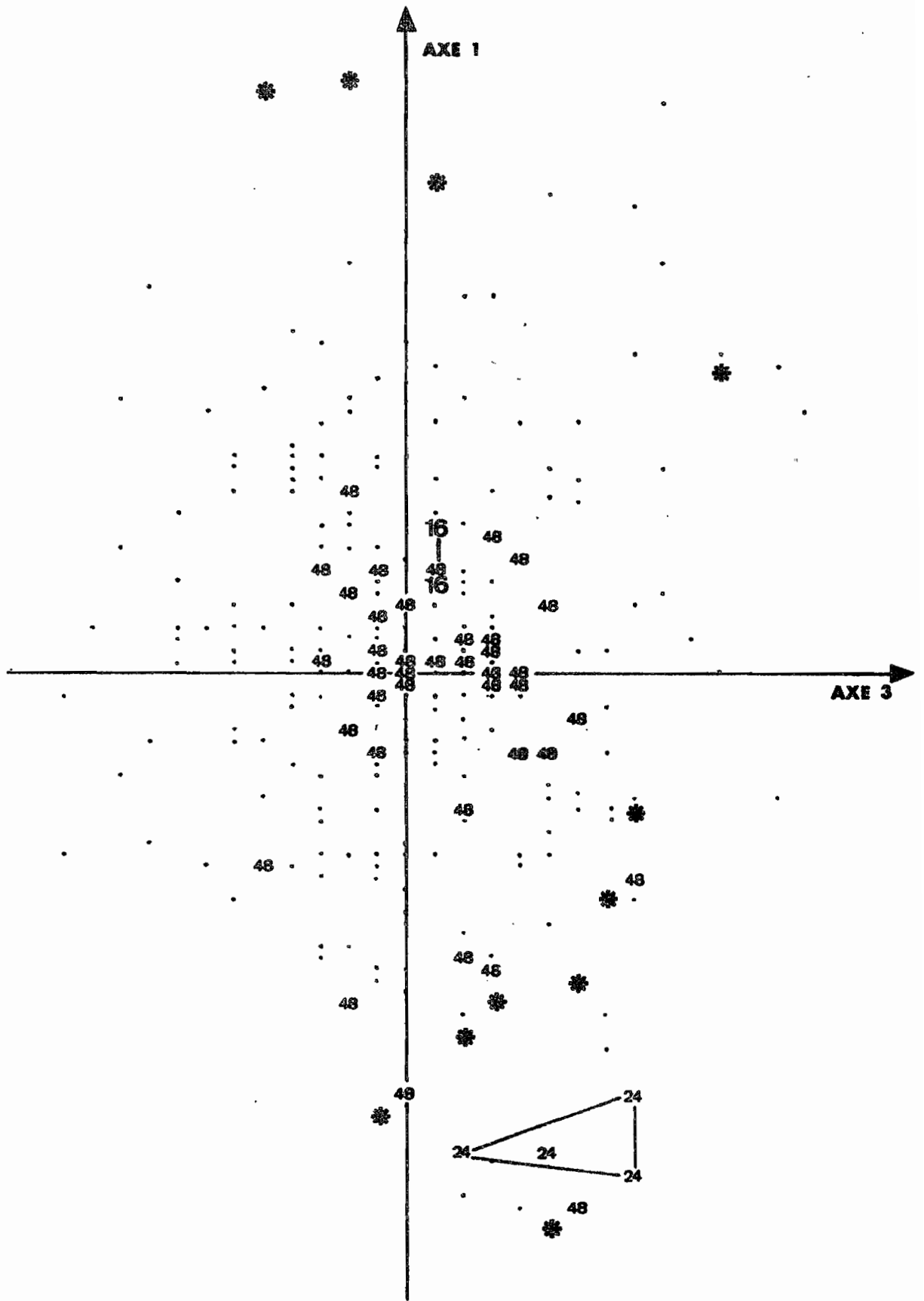


FIGURE 3