

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER  
CENTRE D'ADIPODOUME (Côte d'Ivoire)

---

Laboratoire de Génétique

ANALYSE GENETIQUE DES DESCENDANTS DE CROISEMENTS  
SEXUES x APOMICTIQUES CHEZ *PANICUM MAXIMUM*

II. Nombres chromosomiques et modes de reproduction

(traduction de la publication en russe, D.F. PETROV Ed. Moscou, 1978)

par

Yves SAVIDAN

## RESUME

Le choix particulier des parents apomictiques dans les croisements entre *Panicum maximum* tétraploïdes sexués et apomictiques est à l'origine de nombreuses anomalies chromosomiques.

Deux dihaploïdes sexués fertiles ont été obtenus parmi les hybrides F1. Observés ici pour la première fois dans l'espèce, ces plantes pourraient jouer un rôle dans l'organisation de la variabilité du complexe agamique.

Cinquante des hybrides étudiés sont des polyploïdes issus de non réduction gamétique. Toutes ces plantes sont apomictiques.

Au niveau tétraploïde les plantes sexuées et apomictiques ségrègent dans le rapport 1 : 1, que les hybrides soient deux ou trois voies. Pour ce seul niveau de ploïdie un modèle simple de dosage allélique pourrait être envisagé. Les générations ultérieures permettront de le préciser.

La généralisation de ce résultat à de nombreuses Graminées aposporiques semble possible. Ceci devrait conduire à reconsidérer les possibilités d'utilisation de l'apomixie en amélioration des plantes.

**Abstract. GENETICAL ANALYSIS OF SEXUAL x APOMICTIC CROSSES IN *PANICUM MAXIMUM*.**

### II. Chromosomal numbers and modes of reproduction.

Crosses between 8 sexual tetraploid of *Panicum maximum* and 8 apomicts lead to 338 plants among which 282 are tetraploid and segregate for modes of reproduction, 2 are dihaploid and sexual, 4 triploid and sexual, 45 hexaploid and apomictic, 5 octoploid and apomictic. At the tetraploid level, sexual and apomictic hybrids segregate in a 1:1 ratio. This study emphasizes possibilities of gene flow from the tetraploid to the diploid level, and increase of polyploidy - as a consequence of unreduced gametes formation - inside the species, when parents are specially chosen.

## INTRODUCTION

Le complexe agamique des *Maximae* du genre *Panicum* comprend trois espèces : *Panicum maximum*, *P. infestum* et *P. trichocladum*. Les types tétraploïdes naturels sont tous apomictiques facultatifs ( $2n = 32$  chromosomes).

La sexualité du *Panicum maximum* a tout d'abord été découverte au niveau diploïde par COMBES et PERNES (1970), puis au niveau tétraploïde, dans des descendances d'apomictiques naturels, par SMITH (1972) et HANNA *et al.* (1973). Encore les types sexués de SMITH sont-ils sujet à caution faute d'une analyse cytologique convaincante.

Les diploïdes sexués naturels, traités par la colchicine, ont donné des tétraploïdes entièrement sexués. Les premiers croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques ont pu être réalisés dès 1972 et les résultats publiés (PERNES *et al.* 1975a, SAVIDAN 1975). Il nous ont conduit à envisager la possibilité d'un déterminisme simple pour l'apomixie considérée comme un caractère de type présence-absence. Le taux de sexualité des apomictiques facultatifs serait un caractère indépendant, à déterminisme plus complexe (SAVIDAN 1975).

L'étude des descendants de croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques réalisés sous la forme d'un essai diallèle d'un type original, doit permettre préciser les relations existant entre les différents types de plantes utilisées et d'apporter de nouveaux éléments concernant l'hérédité des modes de reproduction.

## MATERIEL ET METHODES

Les Panicoideae aposporiques facultatives se caractérisent par un dimorphisme gamétophytique. Les sacs embryonnaires les plus fréquents, d'origine aposporique, ont quatre noyaux : une oosphère, deux synergides et un unique noyau polaire. Les sacs d'origine sexuée ont huit noyaux, ou plus selon le nombre d'antipodes. Ils possèdent deux noyaux polaires (WARMKE, 1954).

La nature sexuée ou apomictique d'une plante peut être considérée à deux niveaux : au niveau de l'observation des sacs embryonnaires ou au niveau de la descendance au champ. Les plantes entièrement sexuées n'ont qu'un seul type de sac - le type à huit noyaux - et une descendance hétérogène. L'importance des descendances analysables est fonction du critère de sexualité choisi. Dans le cas de l'observation cytologique, on est limité par la technique utilisée. Dans le cas de l'observation des descendances, on est limité par l'espace disponible au champ.

La mise au point de la technique de HERR (1971) et nos résultats préliminaires (SAVIDAN 1975) nous ont conduit à préférer le critère cytologique.

Le matériel analysé ici est issu d'un essai diallèle entre huit tétraploïdes sexués et huit apomictiques naturels. Ces plantes ont été décrites dans l'article précédent (CHAUME 1978). Rappelons simplement que les parents sexués utilisés peuvent être séparés en deux groupes : T34.T, T35.T, T44.T, K189.T et S2.T sont des autotétraploïdes issus du traitement par la colchicine de diploïdes naturels ; P2, IS3 et IS4 sont des sexués hybrides F1 d'un précédent croisement sexué x apomictique.

Les comptages chromosomiques sont effectués, après fixation dans une solution de Carnoy (6 vol. alcool, 3 vol. chloroforme et 1 vol. acide acétique) et coloration par l'hématoxyline.

L'observation des sacs embryonnaires est faite au moyen de la technique de HERR déjà mentionnée. Rappelons que cette technique, utilisant la microscopie en contraste de phase, ne nécessite ni coupe ni écrasement. C'est donc une technique rapide qui permet l'observation de structures in situ. La nature sexuée ou apomictique de chaque hybride est déterminée par l'analyse de 20 ovules.

## RESULTATS

### Les nombres chromosomiques

Quinze des croisements réalisés n'ont donné aucun descendant. Le tableau I indique le nombre de descendants étudiés pour chacun des parents, avec leur niveau de ploïdie.

2n =	16	24	32°	48	64	Total	
total	2	4	282	45	5	338	
T34.T	0	0	6	3	0	9	sexués duplex
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	sexués hybrides
IS3	1	0	74	8	0	83	
IS4	0	0	93	1	0	94	
K211	1	0	45	1	0	47	apomictiques
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 I. Nombres de descendants pour chacun des seize parents du diallèle, et niveaux de ploïdie de ces descendants.

° plantes à 2n = 32 et aneuploïdes voisins.

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 hybrides IS3 et IS4 ont été de très bons géniteurs de ce point de vue. Cette hétérogénéité peut s'expliquer par une différence dans les pouvoirs graniers des parents utilisés. De tous les

diploïdes et tétraploïdes duplex obtenus par traitement à la colchicine, K189 et K189.T (dont sont issus S2.T, P2, IS3 et IS4) sont en effet les meilleurs producteurs de graines. On observe peu de différence, par contre, selon le parent apomictique considéré, si ce n'est pour K20.

56 des 338 plantes observées ont un niveau de ploïdie différent de celui de leurs parents :

- $2n=16$  : les deux dihaploïdes obtenus sont des plantes vigoureuses et fertiles. Elles semblent morphologiquement très proches des diploïdes naturels. Aucun caractère qualitatif du parent mâle ne pouvant être décelé chez ces plantes, on peut leur supposer une origine parthénogénétique ( $n + 0$ ).
- $2n=24$  : l'origine des quatre triploïdes s'explique difficilement. Le soin apporté aux ensachages exclut la présence de pollen à 8 chromosomes. De telles plantes ont déjà été obtenues dans une descendance d'apomictique naturel hexaploïde ( $n + 0$ , COMBES 1975). On doit noter qu'ici les triploïdes sont tous issus du même parent sexué T35.T.
- $2n=48$  : Les 45 hybrides hexaploïdes proviennent, comme les hexaploïdes naturels, de la fécondation d'un gamète femelle non réduit ( $2n + n$ ). Certaines de ces plantes sont d'excellents producteurs fourragers.
- $2n=64$  : les cinq hybrides octoploïdes ont tous C1 comme parent mâle. Il convient de rappeler que cet apomictique est un descendant d'hybride interspécifique naturel présumé entre *Panicum maximum* et *P. infestum*. On peut supposer qu'ils ont pour origine la fécondation d'un gamète femelle non réduit par un grain de pollen à 32 chromosomes ( $2n + 2n$ ).

### Niveaux de ploïdie et modes de reproduction

Les deux dihaploïdes sont entièrement 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 II indique les ségrégations obtenues. En regroupant les cinq sexués duplex d'une part, les trois sexués hybrides d'autre part, une seule de ces ségrégations apparaît significativement différente de 1:1, et cette différence est due aux croisements des deux hybrides frères IS3 et IS4 par l'apomictique 280 (tableau III).

### DISCUSSION

Dans leur article sur l'origine de la polyploïdie, HARLAN et DE WET (1975) font état de 68 genres dans lesquels des descendances ont été obtenues à partir de gamètes non réduits. Pour ces auteurs, les types polyploïdes ne sont pas la conséquence d'un doublement chromosomique après hybridation comme l'affirme STEBBINS (1950, 1971), mais plutôt le résultat du fonctionnement de gamètes non réduits, lié à l'hybridation. Toutes les plantes sexuées sont en effet capables de donner des gamètes anormaux, la méiose n'étant jamais parfaitement réussie dans 100% des cas. Et l'importance des gamètes non réduits est très généralement fonction de la distance génétique entre les

		K211	G17	K4	C1	280	T25	K26	K20
T34.T	n A/S		2 1/1		1 1/0		1 0/1	1 1/0	1 1/0
T35.T	n A/S								1 1/0
T44.T	n A/S		1 1/0		1 1/0		1 1/0		
K189.T	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	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	n A/S		3 2/1		28 13/15	1 0/1	5 1/4	1 0/1	
IS3	n A/S	33 12/21	9 4/5	9 3/6	7 6/1	5 1/4	2 2/0	3 3/0	6 1/5
IS4	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 II. Nombres de descendants à  $2n = 32$  et aneuploïdes voisins étudiés dans chacun des croisements (n), et rapports A/S, nombre de plantes apomictiques/nombre de plantes entièrement sexuées.

		K211	G17	K4	C1	280	T25	K26	K20
sexués duplex	n	2	10	11	15	7	14	12	6
	A/S	0/2	6/4	6/5	10/5	5/2	7/7	8/4	4/2
	chi <sup>2</sup>	2.00	0.40	0.09	1.66	1.29	0	1.33	0.66
sexués hybrides	n	43	28	19	39	27	30	11	8
	A/S	19/24	16/12	8/11	21/18	8/19	13/17	8/3	2/6
	chi <sup>2</sup>	0.58	0.57	0.47	0.23	4.48°	0.53	2.26	2.00

Tableau III. Nombres de descendants à  $2n = 32$  et aneuploïdes voisins étudiés dans chaque groupe de parents sexués (n), rapports A/S et concordance avec une ségrégation 1/1.

° significatif au seuil 0.05

plantes hybridées (HARLAN et DE WET 1975). Si dans nos premières descendances (PERNES *et al.* 1975a, SAVIDAN 1975) nous n'avons pas observé de telles anomalies chromosomiques, c'est que les parents utilisés étaient moins distants que ceux que nous avons choisis pour notre diallele 8 x 8. Ce choix des parents apomictiques peut suffire à expliquer la présence de 50 hybrides (sur un total de 338 plantes) issus de gamètes non réduits. Ceci est tout à fait comparable à ce qui est observé chez d'autres espèces, comme celles du complexe *Bothriochloa-Dichanthium* (HARLAN et DE WET 1975).

Les parents apomictiques de notre essai pourraient être séparés en deux groupes d'après les anomalies observées : K4, C1, T25 et K26 ont donné 45 des 50 plantes issues de non réduction gamétique. De même, ce sont précisément K4, C1 et T25 qui ont donné les plus grandes variations quantitatives dans leurs descendances (CHAUME 1978). Des plantes comme K211 et G17 se caractérisent par des descendances hybrides beaucoup plus homogènes, et elles n'ont donné que peu ou pas d'anomalies chromosomiques.

L'hybridation interspécifique étant un moyen d'obtenir des haploïdes, l'observation de deux dihaploïdes dans les descendances de notre essai pourrait donc être elle aussi une conséquence de l'éloignement relatif des parents choisis.

Nous avons déjà souligné que ces dihaploïdes sont des plantes vigoureuses, fertiles et morphologiquement assez proches des autres types sexués de notre collection, diploïdes naturels et tétraploïdes isogéniques. L'haploïdisation pourrait, selon DE WET (1968), être un processus évolutif de première importance dans l'organisation de la variabilité des complexes agamiques, et l'hypothèse du fonctionnement de cycles diploïde-tétraploïde-haploïde semble pouvoir être reprise pour les *Panicum* de la section des *Maximae* (SAVIDAN *et al.* 1978).

Selon STEBBINS (1950), un déterminisme génétique simple du mode de reproduction n'est envisageable que dans les cas d'embryonie adventice ou de multiplication végétative. L'apomixie gamétophytique a toujours un déterminisme complexe, et par conséquent des possibilités d'utilisation assez réduites. Les études réalisées depuis les années 60 sur quelques graminées : *Paspalum notatum* (BURTON et FORBES 1960), le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* (HARLAN *et al.* 1964), *Cenchrus (= Pennisetum) ciliaris* (TALIAFERRO et BASHAW 1966, READ et BASHAW 1969) et *Eragrostis curvula* (VOIGT et BASHAW 1972) doivent permettre de reconsidérer les possibilités de l'utilisation pratique de l'apomixie gamétophytique, du moins dans le cas des Panicoideae aposporiques (SAVIDAN 1978). A cette sous-famille appartiennent la plupart des espèces fourragères et des céréales. Deux schémas d'amélioration génétique ont déjà prouvé le bien fondé de ces recherches, l'un concernant le genre *Cenchrus* (TALIAFERRO et BASHAW 1966, BASHAW 1975) et l'autre le *Panicum maximum* (PERNES *et al.* 1975b, SAVIDAN 1978).

Les croisements étudiés ici montrent qu'il peut exister plus qu'un simple dosage allélique pour l'expression du caractère mode de reproduction. Les hybrides hexaploïdes contiennent en effet deux fois plus d'information d'origine sexuée que d'information venant du parent apomictique, et pourtant la sexualité ne paraît pas pouvoir s'exprimer. Le niveau de ploïdie est peut être déterminant, ce que MUNTZING envisageait déjà en conclusion de ses travaux sur les *Potentilla*, notant que le mode de reproduction peut être déterminé autant par l'action de gènes spécifiques que par le rapport entre le nombre de génomes provenant du parent sexué et celui provenant du parent mâle (MUNTZING 1958).

L'essai analysé ici est le premier diallèle réalisé dans un complexe agamique. Au niveau tétraploïde, les résultats obtenus confirment les données préliminaires déjà obtenues chez *Panicum maximum* (SAVIDAN 1975, PERNES *et al.* 1975a) : le déterminisme génétique de l'apomixie est simple. Il sera précisé par l'étude des descendance en autofécondation et des backcrosses des hybrides que nous venons d'analyser. Ce diallèle 8 x 8 confirme surtout les réelles possibilités d'utilisation du mode de reproduction apomictique, des hybrides apomictiques deux et trois voies ayant été obtenus, dont le taux de sexualité et la productivité sont tels que ces plantes sont immédiatement exploitables.

## BIBLIOGRAPHIE

- BASHAW E.C., 1975 - Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses.  
in "Tropical forages in livestock production systems" ASA special Publ. n°24, Madison : 23-30.
- BURTON G.W. et FORBES I., 1960 - The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge)  
in Proc. VII th Int. Grassl. Congr.: 66-71.
- CHAUME R., 1978 - Analyse génétique des descendants de croisements sexués x apomictiques chez *Panicum maximum*. I. Hérité de quelques caractères quantitatifs (article joint).
- COMBES D., 1975 - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique.  
Mémoires ORSTOM, Paris, 77 : 100 p.
- 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., Paris, série D, 270 : 782-785.
- DE WET J.M.J., 1968 - Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies.  
Evolution, 22 : 394-397.
- HANNA W.W., POWELL J.B., MILLOT J.C. et BURTON G.W., 1973 - Cytology of obligate sexual plants in *Panicum maximum* Jacq. and their use in controlled hybrids.  
Crop Sci., 13 : 695-697.
- HARLAN J.R., BROOKS M.H., BORGAONKAR D.S. et DE WET J.M.H., 1964 - Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*.  
Bot. Gaz., 125 : 41-46.
- HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1975 - On ö Winge and a prayer : the origins of polyploidy.  
Bot. Rev., 41 : 361-390.
- 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., 1958 - The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla*.  
*Hereditas*, 44:145-160.
- PERNES J., COMBES D., CHAUME R. et SAVIDAN Y., 1975a - Biologie et populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq.  
*Cah. ORSTOM*, sér. Biol., X (2): 77-89.
- PERNES J., CHAUME R., RENE J., et SAVIDAN Y., 1975b - Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*.  
*Cah. ORSTOM*, sér. Biol., X(2): 67-75.
- READ J.C. et BASHAW E.C., 1969 - Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in Buffelgrass and Birdwoodgrass.  
*Crop Sci.*, 9: 805-806.
- 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., X(2): 91-95.
- SAVIDAN Y., 1978 - L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en amélioration des plantes.  
*Ann. Amel. plantes*, 28 (1) (sous presse).
- SAVIDAN Y., PERNES J. et CHAUME R., 1978 - Les cycles diploïde-tétraploïde-haploïde et leur rôle dans l'organisation de la variabilité et l'évolution du *Panicum maximum* Jacq.  
*Canad.J. Genet. Cytol.*, 1978 (sous presse).
- SMITH R.L., 1972 - Sexual reproduction in *Panicum maximum* Jacq.  
*Crop Sci.*, 12: 624-627.
- STEBBINS G.L., 1950 - Variation and evolution in plants.  
Columbia Univ. Press, New-York : 643p.
- STEBBINS G.L., 1971 - Chromosomal evolution in higher plants.  
Edward Arnold (Publ. Ltd, London : 216p.
- TALIAFERRO C.M. et BASHAW E.C., 1966 - Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*.  
*Crop Sci.*, 6: 473-476.
- VOIGT P.W. et BASHAW E.C., 1972 - Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*.  
*Crop Sci.*, 12: 843-847.
- WARMKE H.E., 1954 - Apomixis in *Panicum maximum*.  
*Amer. J. Bot.*, 41: 5-11.