

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE -- MER

Centre d'Adiopodoumé

(Côte d'Ivoire)

Laboratoire de Génétique

ESSAI D'INTERPRETATION DE LA REPARTITION ET
DE LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE DE L' ESPECE
PANICUM MAXIMUM Jacq. EN COTE D'IVOIRE.

J. PERNES

&

D. COMBES

Mai 1968

ESSAI D'INTERPRETATION DE LA REPARTITION ET
DE LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE DE L' ESPECE
PANICUM MAXIMUM Jacq. EN COTE D'IVOIRE.

Par

J. PERNES & D. COMBES

L'espèce graminéenne Panicum maximum Jacq. (Herbe de Guinée) est naturellement répandue dans toute la zone intertropicale d'Afrique ; de nombreux écotypes en ont été introduits en Amérique du Sud, en Asie du Sud-Est et en Australie.

Diverses études de leur mode de reproduction par graines ont été réalisées par H. E. WARMKE (1951, 1954) à Porto-Rico, BROWN et EMERY (1958) au Texas et A.V. BOGDAN (1963) au Kenya. Ces divers auteurs concluent que le mode de reproduction est une apomixie facultative. WARMKE, ainsi que BROWN et EMERY ont observé cytologiquement la formation du sac embryonnaire. Ils le trouvent en général de type aposporique (non réduit) et exceptionnellement de type sexué (normalement réduit). WARMKE et BOGDAN ont suivi des descendance issues de pollinisation libre en champ polycross et n'ont trouvé qu'un faible pourcentage (3 %) de plantes distinctes du parent.

Aucune étude approfondie des populations naturelles de l'espèce ne semble avoir été réalisée. Leur analyse est commencée en Côte d'Ivoire afin de déterminer si la variabilité phénotypique observable peut être interprétée par le travail de la sélection naturelle agissant en régime d'apomixie facultative, ou par d'autres facteurs plus plausibles. On trouvera ici les premières données d'une telle analyse.

Diverses hypothèses interprétatives seront passées en revue et sans conclure définitivement nous donnerons les arguments qui nous paraissent les plus probants pour chacune. Il est bien entendu que les schémas que nous proposerons s'appliquent exclusivement à la Côte d'Ivoire. Ils s'appuient sur des observations ou des expérimentations réalisées dans ce pays et ne préjugent en rien de ce qui pourrait être dans d'autres milieux.

I - LOCALISATION DE L'ESPECE EN R.C.I.

L'espèce P. maximum est très abondante naturellement dans la zone forestière humide de la basse Côte d'Ivoire. On la rencontre aux lisières des forêts, le long des routes entretenues. Elle est partout présente le long des grands axes routiers entre Abidjan et N'Douci, Abidjan et Azaguié, Abidjan et Bingerville, Grand-Bassam et Aboisso. Elle ne pénètre guère le long des petites pistes très ombragées où elle n'est alors qu'exceptionnellement représentée par des petits îlots qui correspondent généralement à un site privilégié caractérisé par une éclaircie forestière, un débroussement un peu ancien, un point d'eau temporaire. Cette situation est particulièrement bien observable entre Toumodi et Dimbokro, Abengourou et Bondoukou, N'Douci et Agboville, une petite piste près de Béoumi, etc.. Dans la zone au Nord de la forêt on ne trouve plus de route régulièrement bordée de P. maximum, l'espèce est absente en pleine savane et l'on n'observe que de très petites populations, très isolées les unes des autres dans des bas-fonds humides à l'orée de minuscules forêts galeries ou au bord de petites rivières.

L'examen de la carte ci-jointe révèle essentiellement trois zones importantes de peuplement, qui correspondent aux points d'implantation humaine massive les plus anciens :

a) San-Pedro

Le long de ce petit fleuve côtier on observe des populations homogènes, assez abondantes, préexistant à l'ouverture des routes forestières (1966) joignant Sassandra à San-Pedro. Dans la forêt du Sud-Ouest avoisinante, l'espèce n'a pas été observée.

b) Sassandra

Les populations y sont très abondantes, certaines constituant des petites savanes côtières au bord de petites criques (Batélébré par exemple) ou de plages. La disposition linéaire en bord de route n'y est plus la règle. Toutes ces populations semblent monomorphes.

c) Région d'Abidjan

C'est la zone de peuplement abondant et continu la plus étendue en Côte d'Ivoire, la disposition y est presque toujours linéaire, en bord de route. Au voisinage d'Adiopodoumé, sur une bande longue d'environ 30 km il coexiste deux types qualitatifs très dissemblables, de l'espèce. Ces deux types constituent des colonies linéaires généralement monomorphes (de l'un ou l'autre type) et on n'observe qu'exceptionnellement des colonies contenant en mélange les deux types (et jamais de touffe de phénotype apparamment intermédiaire).

Entre ces trois zones primordiales on observe de grandes étendues forestières et routières où l'espèce est absente.

A l'Ouest du San-Pedro, quelle que soit la latitude, l'espèce n'a jamais été observée. Cette absence de l'espèce peut être due à plusieurs raisons :

- . pluviométrie excessive : régulièrement plus de 2 200 mm par an
- . sols différents, de Man, zone montagneuse, à Tabou, on trouve des affleurements rocheux cristallins, alors qu'en général P. maximum s'observe sur sables tertiaires.
- . zone trop éloignée des points de pénétration de l'espèce qui n'a encore pu envahir ce milieu.

La végétation de la région de Tabou est très particulière et l'on n'y reconnaît pas de milieu botanique où l'on pourrait s'attendre à rencontrer l'espèce.

En résumé, la localisation et l'aspect des colonies de P. maximum suggèrent que :

- 1° l'optimum écologique de l'espèce en Côte d'Ivoire est très précis pour les conditions climatiques (en particulier pluviométrie ne dépassant pas 2 200 mm et ne descendant guère au-dessous de 1200 mm). C'est une plante de lisière observée en région forestière, favorisée par les fauches d'entretien des routes et les bas-fonds ou bords de rivières temporairement inondés.
- 2° la dimension des colonies observées (décroissante du Sud vers le Nord) et leur localisation à partir des points d'installation humaine les plus anciens suggèreraient que l'espèce soit dans une période de conquête du milieu forestier de Côte d'Ivoire et qu'elle soit en cours d'extension vers le Nord.
- 3° les défrichements les plus récents, les bords de pistes forestières fraîchement percées ne sont pas colonisés par P. maximum et celui-ci n'est observable que sur les lisières de défrichements déjà anciens et entretenus. Il n'existe pas (ou plus?) ou semble disparaître des anciennes routes qui ne sont plus entretenues (exemple : vieille route coupée de Soubré, route de Monogaga..). L'avancée, ou le recul, de cette plante pourrait être liée aux activités humaines.

Les moyens de dissémination de l'espèce sont à la fois les graines, probablement transportées par les petits rongeurs et les oiseaux, les marcottages lorsque les tiges âgées se couchent sur le sol et, éventuellement, les éclats de souche retenus par divers appareils de travaux publics.

II - ASPECT PHENOTYPIQUE DES POPULATIONS DE R.C.I.

L'examen de la carte met en évidence la dominance du phénotype désigné par II. C'est, qualitativement, une population homogène pour tous les caractères recensés. Cette homogénéité observable sur place, au cours de prospections, se conserve lorsque les touffes récoltées sont repiquées en collection dans le milieu d'Adiopodoumé (proche d'Abidjan).

Un autre phénotype qualifié de type I, est très abondant dans la région d'Adiopodoumé-Abidjan ; il est encore observable sous forme de petites colonies en trois autres points : sur le bord du N'Zi au Nord de N'Douci, à Yapo et à Sassandra (près de l'aéroport il couvrait une surface importante bien défrichée et entretenue, et cette implantation ne semble pas spontanée).

Les deux phénotypes se distinguent aisément (voir tableau I).

Tableau I

Description des types I et II

Caractères	I	II
Port	Semie-érigé	Semi-étalé (tendance au marcottage)
Talles	minces	épaisses
Couleur du limbe	vert-foncé	vert-jaune
Forme du limbe	mince	large
Pilosite des limbes	rare, poils longs, poils très longs, à la base	variable pas de poils longs à la base
Pilosite des gaines	peu abondante poils mous	abondante poils durs
Inflorescences	petites ramifications des verticelles $\frac{2}{3}$ longueur totale	grandes ramifications des verticelles $\frac{2}{3}$ largeur totale
	pilosite abondante au niveau des verticelles	pas de pilosite
Épillets	vert-clair	jaune-foncé
Heures d'anthèse	19 H à 23 H	24 H à 3 H
Maladies des épillets	Fusarium	Sorosporium
Maladies des feuilles		Coletotrichum

Tous les écotypes prélevés de ces deux phénotypes ont un nombre chromosomique constant $2n = 32$ ⁽¹⁾

Quelques petites colonies, parfois aussi un pied accidentellement repéré dans une population (de type I ou II), ont un aspect différent : les épillets sont gros, les feuilles plus épaisses, moins nombreuses les tiges plus grosses et les attaques de cercosporiose importantes. Leur nombre chromosomique est $2n = 48$.

Deux colonies voisines (à Akoupé) ont respectivement, avec des phénotypes particuliers, des nombres chromosomiques de $2n = 38$ et $2n = 40$. Une autre, à Agboville, à $2n = 40$, diffère phénotypiquement des deux précédentes et des types I et II. Une dernière colonie est apparue (à Ebliassokro) de nombre chromosomique $2n = 40$ et de phénotype II, à certaines caractéristiques de pilosité près. Toutes les populations (ou colonies) prospectées sont représentées dans la collection d'Adiopodoumé par une ou plusieurs parcelles, chacune issue des éclats d'une seule plante multipliée végétativement.

Aux populations naturelles de Côte d'Ivoire que nous venons de décrire s'ajoutent des colonies de types très différents de I et II qui paraissent plus récemment et artificiellement introduites. En effet, dans la région d'Ono, près d'une plantation d'ananas de la S.A.L.C.I. des populations assez vigoureuses sont constituées séparément de phénotypes I, "Sotuba", "Togo" et "Niaouli", tous clônes anciennement représentés dans la collection d'Adiopodoumé et qui ont pu être introduites à Ono à titre d'essais. L'analyse statistique destinée à comparer quantitativement les descendances clônales de ces populations aux descendances clônales des numéros correspondants de la collection d'Adiopodoumé, ne permet pas de les séparer notablement.

(1) Les nombres chromosomiques ont été comptés sur cellules-mères de pollen en méiose. Pour la variété "Adiopodoumé" (type I) le dénombrement a été également réalisé sur mitose de racines.

Enfin, une population de phénotype "Niaouli", phénotype très différent de I et de II, a été découverte au Sud d'Abengourou. Rien ne prouve qu'elle soit introduite récemment dans la région à des fins d'exploitation économique ; il paraît cependant assez probable qu'il s'agisse d'un phénotype introduit récemment plutôt que le résultat d'une modification génétique naturelle des populations de type II avoisinantes.

En résumé, l'espèce P. maximum très largement représentée en Basse Côte d'Ivoire se manifeste par des populations très homogènes caractérisées par un phénotype qualitativement unique appelé type II. Les variations morphologiques, peu fréquentes, ont toujours été associées à une modification des nombres chromosomiques.

Un autre phénotype, le type I, correspondant au nombre chromosomique classique $2n = 32$, est nettement localisé entre Dabou et Abidjan, où il présente des populations très abondantes et rigoureuses. Dans ces populations quelques touffes de phénotype ni I, ni II, avaient le nombre chromosomique $2n = 48$; ces touffes étaient isolées, disséminées dans l'ensemble de la population de phénotype I et ne constituaient pas des populations autonomes.

Il est intéressant de noter que les populations de type I sont très homogènes et rigoureuses, ce qui est en accord avec leur nombre chromosomique classique. Les populations de type II, au contraire, sont très hétérogènes et moins rigoureuses, ce qui est en accord avec leur nombre chromosomique variable.

Les populations de type I sont donc très homogènes et rigoureuses, ce qui est en accord avec leur nombre chromosomique classique. Les populations de type II, au contraire, sont très hétérogènes et moins rigoureuses, ce qui est en accord avec leur nombre chromosomique variable.

III - LA REPRODUCTION PAR GRAINE. UNE PREMIERE TENTATIVE D'EXPLICATION DE LA MACROVARIABILITE RENCONTREE.

Les différences observées entre les types I, II et ceux à nombres chromosomiques supérieurs, bien qu'elles soient importantes, conservent néanmoins pour toutes ces plantes l'appartenance à l'espèce botanique P. maximum Jacq. Le premier problème qui apparaît est donc d'étudier le mode de reproduction qui peut permettre, notons le :

- 1° une aussi grande différence entre les types
- 2° une aussi grande homogénéité à l'intérieur d'un type.

Or, comme il a été dit, l'espèce semble se multiplier naturellement de deux façons :

- 1° par graines
- 2° par marcottage ou stolonnement accidentel, les tiges âgées se couchant sur le sol et s'enracinant (essentiellement chez le type II).

Le deuxième mode de reproduction, réalisé artificiellement, n'a jamais permis d'obtenir des plantes d'aspect morphologique qualitativement distinct du parent. Bien qu'il ne soit pas exclu qu'il ait pu jouer un rôle au cours de l'évolution, il peut paraître plus vraisemblable de mettre en cause, dans une première approche, le mode de reproduction par graine qui permet en principe un remaniement important du genome. Nous allons donc, tout d'abord, analyser ce dernier.

1. Etude cytologique de la formation des graines.

A - Bibliographie

Elle est constituée d'une part de l'étude de WARMKE (1951, 1954) à Porto-Rico sur Panicum maximum, de l'autre, de l'étude de BROWN et EMERY (1958) au Texas sur 164 espèces de la sous-famille des Panicoidies dont Panicum maximum.

WARMKE (1951) a observé des méioses dans les cellules mères du pollen. Il y a constaté la présence de nombreuses aberrations :

- multivalents et univalents en métaphase I
- trainards et ponts en anaphase.

La présence de quadrivalents chez les plantes à $2n = 32$, d'hexavalents chez celles à $2n = 48$, le conduit à penser que les premières sont tétraploïdes, les secondes hexaploïdes. D'autre part il a noté fréquemment une inégale répartition des chromosomes après la première division méiotique (p. ex. 18-14 au lieu de 16-16).

Toutes ces irrégularités observées dans la microsporangénèse, augmentées de l'impossibilité (à cette époque) d'obtenir des hybrides en pollinisation libre suggéraient l'existence d'apomixie chez Panicum maximum.

WARMKE (1954) s'est alors intéressé à l'observation cytologique de la formation du sac embryonnaire. Il en a conclu à l'aposporie facultative et à la pseudogamie.

Dans la plupart des ovaires les cellules issues de la méiose avorteront et pourraient alors être remplacées par une (ou plusieurs) cellule (s) du nucelle, donnant naissance à un (ou plusieurs) sac (s) embryonnaire (s) à 4 cellules (2 synergides, 1 oosphère et 1 noyau polaire) non réduites (à $2n$). Parfois les cellules du nucelle ne se développent pas l'ovaire est vide et stérile. Dans d'autres ovaires d'une même plante la mégaspore réduite se développerait et donnerait alors un sac embryonnaire à 8 cellules (2 synergides, 1 oosphère, 2 noyaux polaires et 3 antipodes) à nombre chromosomique réduit. La fréquence des sacs réduits varie de 0 à 35 % selon les variétés. La pollinisation est nécessaire au développement des embryons (issus ou non de fécondation). Un noyau mâle s'unirait au noyau polaire (aux deux dans le cas du sac à 8 noyaux) pour former l'albumen.

Les études de BROWN et EMERY (1958) confirment ces résultats. Ils constatent que dans l'ensemble des espèces (164) de la sous-famille des Panicoidées, les sacs embryonnaires à 4 noyaux sont aposporiques (non réduits), ceux à 8 noyaux étant sexués normaux (réduits).

B - Etude de la méiose mâle

Les aberrations observées en méiose sont les mêmes que celles trouvées par WARMKE (quadrivalents, tri et univalents en métaphase I, trainards et ponts en anaphase, suivi d'inégalités de répartitions des chromosomes entre les cellules filles). Les fréquences de quadrivalents sont de 3 en moyenne par cellule et il ne semble pas y avoir de différence significative entre les diverses souches (de type I ou II). Par contre les différences paraissent plus importantes en ce qui concerne les univalents (chromosomes non appariés). Il n'a cependant pas été possible de mettre en évidence de lien net entre la fréquence des univalents et la fertilité. Malgré toutes ces anomalies une certaine partie du pollen au moins est viable car il a pu être coloré au carmin et nous avons observé des grains germés sur les stigmates.

C - Formation du sac embryonnaire

Dans les ovaires observés nous avons pu voir les divers stades décrits par WARMKE :

- cellule mère de la mégaspore, avant et pendant la méiose
- dégénérescences totales ou partielles des produits de la méiose
- dans un assez grand nombre de cas, grand développement de cellules du nucelles (plusieurs en général) prenant sans doute la place de la mégaspore dégénérée.
- enfin au stade sac embryonnaire les deux types s'observent

- 1° sacs à 4 cellules (dont souvent 2 dégénérés : les synergides), d'origine nucellaire donc à $2n$ selon WARMKE. Parfois plusieurs sacs de ce type apparaissent dans le même ovaire.
- 2° sacs avec 1 oosphère, 2 synergides, 2 noyaux polaires et un certain nombre d'antipodes, d'origine sexuée, c'est à dire à n selon WARMKE. On a observé dans la variété Adiopodoumé 30 ovaires avec des sacs à $2n$, pour 10 avec un sac n à trois ovaires présentaient plusieurs sacs.

Chez des fleurs plus âgées nous avons pu observer des figures analogues à celles que l'on considère généralement comme consécutives à la pénétration du tube pollinique (ce qui ne veut pas dire fécondation) : présence d'un amas de granules colorés en noir par l'hématoxyline.

Ultérieurement, on peut observer la formation de jeunes embryons sphériques (1 par ovaire) du côté micropylaire du sac. A ce stade l'albumen est constitué par un ensemble de noyaux à la périphérie du sac.

2. Observation des descendances par graines.

Sur une touffe d'un certain nombre de clones des types I, II et d'un type à 48 chromosomes, toutes les inflorescences ont été individuellement ensachées dès le début de leur apparition en dehors de la dernière gaine. A maturité toutes les graines de chaque touffe ont été récoltées. Elles constituent les descendances étudiées. L'ensachage a permis une récolte suffisante de graines mûres; l'allopollinisation a donc été empêchée.

Les résultats ci-dessous sont analogues quels que soient les clones de départ. Chaque touffe issue de chaque graine germée est observée en parcelle de culture; l'écartement entre touffes (1,50 m) est suffisamment large pour considérer que les perturbations dues à la compétition sont négligeables.

Les plantes obtenues par multiplication végétative des éclats de la touffe parente sont observables contemporanément aux descendance de graines. Environ, 98 % de ces dernières sont homogènes et présentent toutes les caractéristiques du phénotype parental. La variabilité obtenue à l'intérieur de ces 98 % est plus faible que la variabilité analogue mesurée sur les touffes issues de multiplication végétative des éclats du parent.*

Les 2 % restant différent du parent par un certain nombre de caractères. En général les plantes exceptionnelles (=différentes du parent) sont moins vigoureuses ;

- le nombre des talles, leurs dimensions sont inférieures;
- la floraison a lieu plus tardivement;
- une plante présentait des glumes pileuses alors que celles du parent (type I) étaient glabres.

Parmi ces plantes exceptionnelles, un quart environ ont un nombre chromosomique $2n = 48$. Elles se distinguent morphologiquement (de même que celles rencontrées dans la nature) par :

- des épillets plus gros
- des feuilles plus épaisses et plissées
- un nombre de talles moindre
- une floraison particulièrement tardive
- et généralement une sensibilité à la cercosporiose.

date	caractère	moyenne	variance résiduelle	écart réduit	c.v. (%)	d.l.	$F = s^2_E / s^2_G$
II-6	talles log(n+2,7)	E 0,823	0,021 97	0,148 2	18,0	I22	2,179 **
		G 0,935	0,010 08	0,100 4	10,7	I41	
I8-6	talles log(n+4,2)	E 0,996	0,014 82	0,121 7	12,2	I22	1,558 **
		G 1,165	0,009 52	0,097 6	8,4	I39	
8-6	hauteur en cm	E 55,940	163,683	12,794	22,9	I22	1,620 **
		G 69,868	101,226	10,060	14,4	I41	
I5-6	hauteur en cm	E 65,940	229,611	15,160	23,0	I22	3,258 **
		G 84,600	70,490	8,396	9,9	I39	

Tableau II

	Total des dis- jonctions (plantes excep- tionnelles)	Total des plantes observées	% plantes excep- tionnel	Proportion (en %) de plantes excep- tionnelles 2n = 32	Proportion en % du total hexploïdes 2n = 48
Clône 267	29	551	3,99	2,90	1,09
Clône 309	3	220	1,35		
Clône de type II	9	291	3,09		
Ensemble de toutes les des- cendances ob- servées	59	2100	2,81		

Tableau III

2ème génération d'autopollinisation (autopollinisation des plantes exceptionnelles apparues dans la descendance du clône 267 autopollinisé).

	Plante autopollinisée	Total plantes ob- servées	Total des disjonctions (plantes ex- ceptionnelles)	% de plantes exception- nelles
Plante exceptionnelle à 2n=48	H ₁	238	33	13,88 **
	H ₈	138	27	19,57 **
Plante exceptionnelle à 2n=36	H ₁₀	86	3	3,48
Plante exceptionnelle à 2n=32	H ₂₉	67	2	2,99
	H ₁₁	80	2	2,53
	H ₉	38	3	7,89

** proportion significativement différente, au seuil 0,01, de celle observée à la génération précédente dans la descendance autopollinisée du parent à 2n = 32.

Nous donnons les chiffres comparés du parent 267 (Adiopodoumé) et de la plante exceptionnelle H₁.

Tableau IV

	Parent 267 (Adiopodoumé) moyenne sur 200	Plante exceptionnelle H ₁ (à 2n = 48)
Précocité à la floraison (en jours)	46	52
Nombre de talles à la floraison	43	14
Poids de 1000 graines (en g)	1,06	1,29

Enfin, parmi ces plantes exceptionnelles, une avait 2n = 36 chromosomes, une autre des nombres variables d'une cellule à l'autre (cellules mères du pollen).

Toutes ces plantes ont été multipliées végétativement (par éclats de souche) et les caractères remarquables se sont maintenus. Ils se sont également maintenus chez les descendants issus de graines provenant d'autopollinisation de la plante exceptionnelle. Parmi ces descendances que nous pouvons qualifier de deuxième génération, deux séries sont plus hétérogènes que la première génération et les autres séries de 2ème génération. Elles provenaient chacune d'une plante à 2n = 48. L'une (H₁) avait des glumes pileuses et certains descendants ont des glumes glabres, d'autres des feuilles très fines et des talles très minces, d'autres sont très tardifs etc...

Il n'y a pas d'accroissement significatif de l'hétérogénéité dans la descendance des plantes exceptionnelles à 2n = 32 ou 36 analysées. Dans le cas de H_g l'échantillonnage n'est pas suffisant pour conclure ni à l'accroissement ni à la stabilité de la proportion de plantes exceptionnelles. Ces différents résultats sont consignés dans les tableaux II et III.

3. Hypothèses interprétatives

Nous examinerons successivement diverses possibilités :

1° Situation d'une plante autogame subissant une légère allopollinisation.

L'homogénéité des 98 % de la descendance et leur identité au parent peuvent faire penser à la descendance d'une plante autogame stricte. Les 2 % de hors-types pourraient être dus soit à des accidents chromosomiques et des mutations, soit à des fécondations croisées accidentelles dont on ne voit pas comment elles auraient pu avoir lieu étant donné les précautions prises. L'interprétation des mutations au sens large ne permet vraisemblablement pas de rendre compte d'un taux aussi élevé que 2 %. Il faut encore faire appel à un autre processus biologique pour expliquer l'apparition constante des hors-types à 48 chromosomes.

2° Situation d'une descendance en majorité parthénogénétique

Si le parent femelle possède un mécanisme parthénogénétique strict : méiose réductionnelle suivie d'un doublement chromosomique conduisant sans fécondation à la réalisation d'un embryon, il est possible d'expliquer les descendance observées comme suit :

. si parthénogénèse fréquente avec un faible taux (2 %) de fécondation normale :

. le parent femelle ayant au départ un taux élevé homozygotie, les 2 % ne peuvent être le résultat d'une autofécondation qui serait génétiquement équivalente à la parthénogénèse. Il est cependant possible d'interpréter la présence des hors-types à 48 par la fécondation de l'oosphère réduite ayant subi un doublement avant la fécondation.

* nous entendrons par là tout remaniement de structure allant de la mutation ponctuelle jusqu'aux divers accidents chromosomiques.

. si le parent femelle était au départ hétérozygote la descendance parthénogénétique devrait être variable.

. si parthénogénèse rare avec un taux d'autogamie élevé, l'homogénéité des 98 % des descendance serait semblable à celle d'une lignée pure à peu près fixée et les 2 % de hors-types parthénogénétiques mettraient en évidence un résidu d'hétérozygotée cachée (système de létaux balancés). Les hors-types à 48 chromosomes sont interprétables comme dans la situation à parthénogénèse fréquente et devraient présenter une légère variabilité, du même ordre que les hors-types à $2n = 32$.

3° Situation d'une descendance en majorité apomictique (apomixie aposporée)

L'extraordinaire homogénéité de 98 % des descendance (plus grande qu'à partir d'une multiplication végétative par éclats) et l'identité avec le parent femelle suggèrent aisément un mode de formation des graines sans réduction chromatique, ni fécondation. Les 2 % de hors-types pourraient être dus à des mécanismes faisant intervenir soit une reproduction sexuée normale, soit une fécondation d'une oosphère non réduite. Dans ces deux derniers cas, les deux noyaux polliniques interviennent, l'un pour féconder l'oosphère (réduite ou non), l'autre s'unissant au noyau polaire (ou aux 2 dans le cas d'un sac sexué). Dans le cas de l'apomixie, seul le deuxième noyau pollinique intervient en s'unissant au noyau polaire pour donner l'albumen.

Les résultats de ces mécanismes sont résumés dans le tableau ci-dessous.

Fécondation

		Fécondation	
		réussie +	échouée -
méiose ♀	réussie +	Hors-type sexué à $2n = 4 \times 32$	Plante à 16 ou à 32 après parthénogénèse inviable
	échouée -	Hors-type à $32 + 16 = 48$ oosphère noyau mâle	Développement apomictique $2n = 32$ identique au parent

L'expression "échec de la méiose" ♀ signifie seulement qu'à un stade quelconque, c'est une cellule non réduite qui prend la place de l'oosphère. Selon cette hypothèse, le parent femelle étant issu d'une longue suite de générations apomictiques doit présenter une hétérozygotie non négligeable; l'autofécondation fera, dans ces conditions, apparaître des gènes ou groupements de gènes sublétaux en position homozygote, ce qui expliquerait la faible vigueur des hors-types à $2n = 32$.

On comprend également que les hors-types à $2n = 48$; présentent une perte de vigueur moins marquée et soient entre eux assez variables, de par l'apport du gamète mâle.

Notons que les graines sans embryon observées (0 à 2 %) peuvent correspondre à la situation où la méiose réussit (réalisation d'un sac embryonnaire normal) et la fécondation échouée, la stimulation du tube pollinique permettant la réalisation d'un albumen à 32 ou 48 chromosomes, mais pas le développement d'un embryon à 16.

La plante à $2n = 36$ chromosomes pourrait provenir d'une reproduction sexuée dans laquelle l'un des gamètes avait 20 au lieu de 16 chromosomes. Ceci serait le résultat d'une inégale répartition des chromosomes au cours de la première division méiotique, ce qui a été fréquemment observé.

Les variations dans les nombres chromosomiques qu'on rencontre dans la nature pourraient s'expliquer de la même façon. Pour les plantes à $2n = 48$ le mécanisme serait le même. Celles à $2n = 40$ pourraient provenir de plantes à $2n = 48$ fécondées par du pollen de plantes à $2n = 32$ ($24 + 16 = 40$) ou inversement. Quant à la petite population à $2n = 38$ elle est interprétable comme la plante hors-type à $2n = 36$ par l'union de gamètes à nombre chromosomique déséquilibré ($20 + 18$ p. ex.). Il est probable étant donné sa situation au milieu d'une population plus importante à $2n = 40$, qu'elle provient de celle-ci.

Si les évènements méiose femelle et fécondation étaient indépendants il serait possible à partir des observations des descendance d'obtenir une estimation des fréquences de réussite de la méiose femelle et de la fécondation. La probabilité d'une fécondation réussie par l'union d'une oosphère non réduite et d'un gamète mâle réduit doit être plus faible que celle d'une fécondation réussie d'une oosphère réduite. Les fréquences de réussite et d'échecs de la méiose ♀ à partir des deux situations où la fécondation a lieu est donc faussée, conduisant à une large sous-estimation des fréquences d'échec de la méiose ♀. Dans le cas de l'indépendance cette fréquence serait déjà de l'ordre de 25 %.

De même l'estimation de la fréquence d'échec de la fécondation est surestimée, le développement de l'oosphère non réduite à $2n = 32$ étant probablement plus régulier que de l'oosphère non réduite fécondée. La probabilité d'échec de la fécondation serait alors de 99,5 %.

La fréquence des hors-types sexués calculée à partir de ces deux valeurs serait : $0,5 \% \times 75 \% = 0,375 \%$; celle des types apomictiques $99,5 \% \times 25 \% = 23,9 \%$; celle des hors-types à 48 : $25 \times 0,5 = 0,125 \%$. La stérilité due à une fécondation qui ne se réaliserait pas (stérilité pollinique soit génétique, soit due aux conditions du milieu lors de la pollinisation) correspondrait environ au triple de l'effectif des graines récoltables. Il s'y rajoute évidemment toutes les stérilités dues aux échecs du développement soit intraovulaires, soit embryonnaires et postembryonnaires.

Notons que WARMKE a observé une fréquence de sacs embryonnaires réduits finalement assez cohérente avec les prévisions de ce calcul.

Les résultats de ce calcul rapide ont une importance considérable du point de vue des hypothèses de travail. La possibilité du rôle prépondérant de la fécondation déplace le problème de l'analyse du processus de remplacement des cellules réduites à celui de l'analyse des conditions de la pollinisation, de la stérilité pollinique, des incompatibilités pollen-stigmates.

L'étude expérimentale est peut être plus facile au niveau de la pollinisation qu'au niveau du sac embryonnaire difficile à atteindre.

4. Conclusions

Deux hypothèses semblent assez compatibles avec les résultats de l'analyse des descendance :

1° une parthénogénèse assez rare en situation d'autogamie presque absolue

2° une apomixie aposporée liée à quelques réussites de la reproduction sexuée normale.

La deuxième hypothèse a le mérite de correspondre à des observations cytologiques nettes, alors que rien n'apporte d'argument plus particulièrement favorable à l'hypothèse 1.

La variabilité observée en Côte d'Ivoire, entre les types I et II pour le nombre chromosomique $2n = 32$, et pour divers nombres chromosomiques ($2n = 38, 40$ et 48) s'explique très bien par l'hypothèse 2.

Nous pouvons supposer que les deux types pourraient correspondre à 2 géotypes provenant d'un parent commun ou étant issus l'un de l'autre par reproduction sexuée accidentelle (fréquence 2 %).

Il va de soi que les plantes rencontrées dans la nature, ayant subi l'action, probablement prolongée, de la sélection naturelle sont beaucoup plus vigoureuses que les "hors-types " de nos descendances.

Cette action a pu se faire de façons très diverses par éliminations successives des types moins adaptés après des reproductions sexuées produisant des plantes plus vigoureuses (évènement probablement très rare), après des mutations favorables (dont la fréquence est peut être aussi élevée que l'évènement précédent) après des modifications de fonctionnement de génome (évènement dont la fréquence est sans doute élevée).

Le milieu ivoirien est relativement uniforme, mais, comme il a été dit, des différences existent, même à l'intérieur de la zone forestière. A moins d'une étonnante plasticité il n'est guère pensable que des plantes adaptées aux conditions de Sassandra puissent également coloniser, sans subir de modification de quelque ordre que ce soit, les régions de Bouaké ou Béoumi, même dans des micro-climats de marigots - forêts galeries se rapprochant d'avantage des conditions écologiques du Sud que la savane avoisinante. Il convient donc d'approfondir l'étude de cette variabilité, essentiellement pour le type II qui, seul, a une aire de répartition très étendue et relativement variable.

IV - ETUDE DETAILLEE DES POPULATIONS DU TYPE DOMINANT(Le type II)

Nous résumons ici les méthodes et les conclusions dont les détails et les données numériques ont déjà été transcrites dans : "Indications sur les méthodes et ses hypothèses de travail pour l'étude de la structure et de la différenciation de l'espèce P. maximum" Novembre 1965. Une analyse statistique plus détaillée construite sur ces mêmes méthodes mais utilisant davantage de variables et de répétitions est en cours d'interprétation.

Hormis les variations assez brusques des phénotypes, liées aux nombres chromosomiques différents, l'espèce en Côte d'Ivoire est qualitativement homogène. L'étude de son éventuelle variabilité ne peut donc être réalisée que sur des données quantitatives. Les méthodes statistiques que nous utiliserons sont donc destinées à répondre aux questions suivantes :

1° l'ensemble des populations de type II présentent-elles une certaine différenciation phénotypique quantitative à l'intérieur de leur homogénéité qualitative ?

2° s'il existe une certaine variabilité, celle-ci est-elle orientée suivant des directions apparemment liées au milieu ou semble-t-elle distribuée aléatoirement sur toute l'aire de répartition en R.C.I. ?

A - Matériel étudié

Quinze populations sont représentées chacune par les multiplications clonales par éclats de souche d'une seule touffe mise en culture en collection à Adiopodoumé. Tous les éclats de chacune de ces multiplications clonales sont traités de façon homogène et uniforme. On compare donc les phénotypes des descendances clonales des populations dans les mêmes conditions de milieu après un temps de repiquage et de multiplication à Adiopodoumé où l'essai définitif est conduit. Il va de soi qu'une certaine variabilité aléatoire subsiste entre

les pieds provenant d'éclats dont l'homogénéité n'est pas totale. Cette variabilité est éliminée de la variance inter-origines puisqu'elle rentre dans la variance erreur, avec la variance due aux microconditions de terrain ou de milieu. Les quinze populations retenues comme échantillonnage de l'ensemble des phénotypes classés II de Côte d'Ivoire ont été tirées au hasard parmi tous les clones prospectés représentés en collection. Lors de ce premier essai nous ne disposions pas encore des populations prospectées entre Bondoukou et Bouaké et Bondoukou et Abengourou, ni des populations au Nord de Bouaké.

Dans cette première étude nous avons choisi des caractères quantitatifs dont "a priori" la signification vis à vis de la sélection naturelle pouvait être assez simple.

- h une mesure de hauteur : longueur de la plus grande talle de la touffe à une date donnée
- e l'épaisseur de la plus grosse talle de la touffe mesurée au milieu du 6' entre-neeud, compté en partant de l'inflorescence
- t le nombre de talles de chaque touffe à une date donnée (la même pour tous les échantillons étudiés)
- p le poids frais de chaque touffe à une date de récolte fixée (la même pour tous les échantillons étudiés)
- i le nombre d'inflorescences dégagées à une date donnée (ce n'est que partiellement une mesure de précocité puisqu'elle dépend aussi du nombre de talles produites par la touffe).

Sur chacune des touffes constituant la descendance clonale de chacun des représentants des 15 populations (dont la position géographique est indiquée sur la carte) les cinq mesures h, e, t, p, i ont été faites dans les mêmes conditions.

B - Méthodes statistiques d'analyse de la différenciation des populations de phénotype qualitatif II

1° utilisation des distances D^2 de Mahalanobi; construction des constellations de groupe.

A partir des cinq mesures choisies (transformées de façon à se rapprocher au mieux des conditions de normalité) on construit toutes les distances, deux à deux, des 15 populations (ou groupe au sens de la terminologie propre à cette technique) étudiées.

Une méthode objective de regroupement en constellations des groupes les plus voisins associée à un test de comparaison des moyennes des groupes deux à deux permet la construction d'une carte de répartition de ces constellations. Nous renvoyons au travail cité pour le détail des calculs et des résultats. Les premières conclusions que nous donnons ci-dessous seront affinées et précisées par l'étude statistique plus détaillée portant sur davantage de répétitions et de variables (mesures).

La figure ci-jointe décrit approximativement les positions relatives des diverses constellations ou groupes isolés. Elle est telle que l'ordre de grandeur des distances soit approximativement conservé.

Les méthodes de séparation des constellations utilisées permettent d'obtenir les groupements suivants :

1° les groupes 3, 10, 13, 14, 15, 25, 34, 36, 40, 56 constituent un ensemble à peu près homogène pour le niveau de séparation statistique choisi. Des sous-constellations peuvent y être construites en utilisant une méthode purement algébrique proposée par Van den Drissche ; ils apportent ce résultat complémentaire que 34, 36, 40 appartiennent à une moins sous-constellation.

2° les groupes 4, 52, 6 constituent une constellation bien que leurs distances entre eux soient assez élevées. Leurs distances aux autres groupes permettent de les disposer comme l'indique la figure.

3° 23 constitue un groupe isolé, assez voisin cependant de la constellation principale 1°.

4° 21 constitue un deuxième groupe isolé, très séparé des autres constellations. Sa représentation dans l'espace à deux dimensions de la figure n'est pas très fidèle, elle ne permet pas de respecter la hiérarchie des distances aux autres groupes. Le placement correcte de 21 exigerait une représentation tridimensionnelle.

Cette analyse nous apporte ainsi les renseignements biologiques suivants :

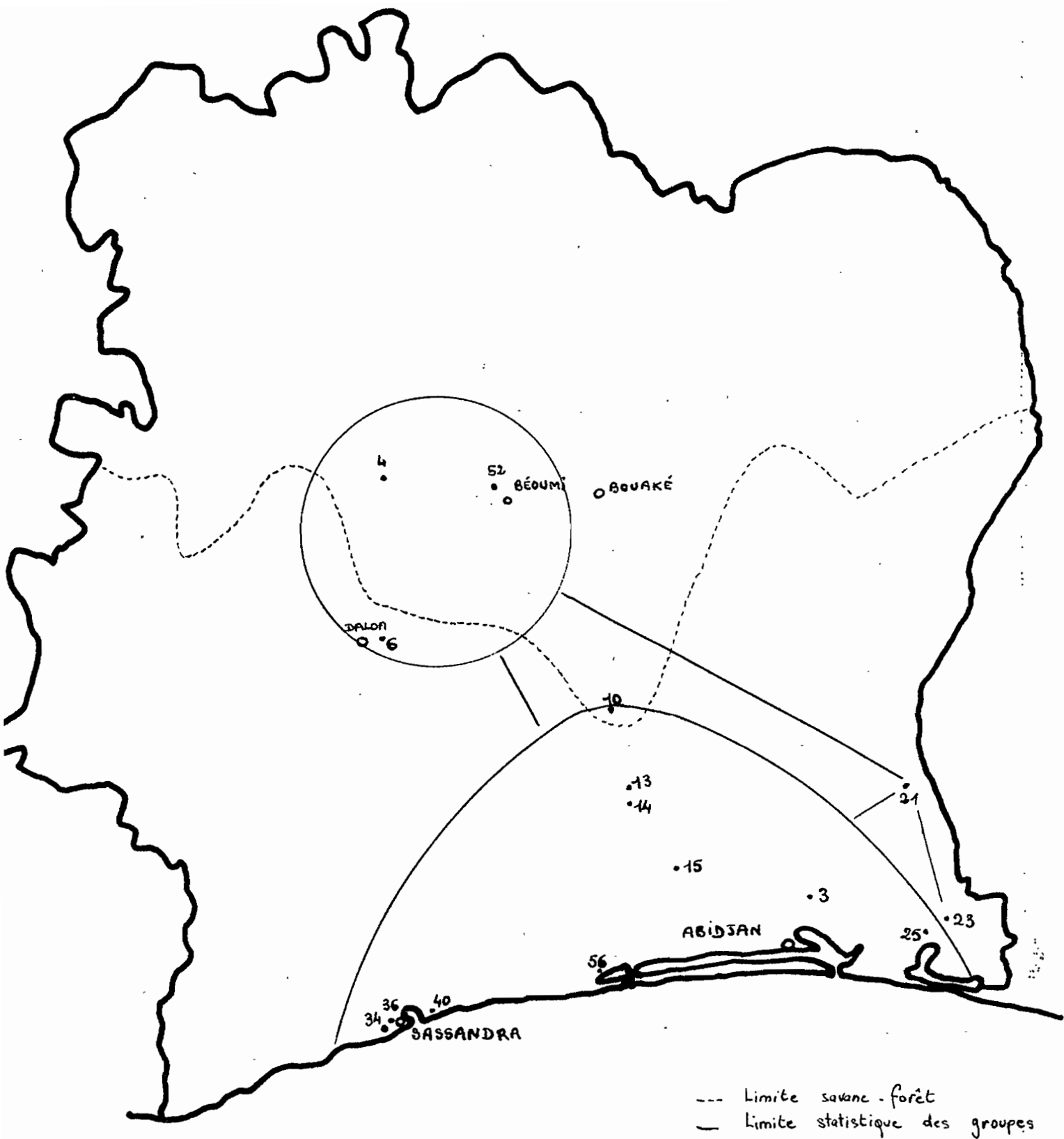
L'ensemble des populations de phénotype II n'est pas homogène pour les caractéristiques quantitatives considérées. De l'ensemble des populations de basse Côte d'Ivoire il faut séparer, et différemment :

d'une part les populations les plus mordiques prospectées dans des forêts galeries de la savane

d'autre part deux populations géographiquement isolées en milieu forestier dont la séparation s'est faite de façon quantitativement distincte.

Les trois populations de Sassandra, (34, 36, 40) se retrouvent dans la même sous-constellation et il est possible qu'une analyse statistique plus détaillée permette de partager la constellation d'ensemble de basse côte.

Le groupe 21, qui est bien qualitativement de phénotype II, semble cependant ne pas appartenir au même processus de différenciation (c'est le seul groupe qui se pourrait être bien placé que si l'on disposait d'une représentation tridimensionnelle). Une analyse chromosomique ultérieure à la mise en place de l'essai a montré qu'il était à $2n = 40$ alors que tous les autres groupes étaient à $2n = 32$.



LIEUX DE PRELEVEMENT DES CLONES ANALYSES

2° utilisation des composantes principales

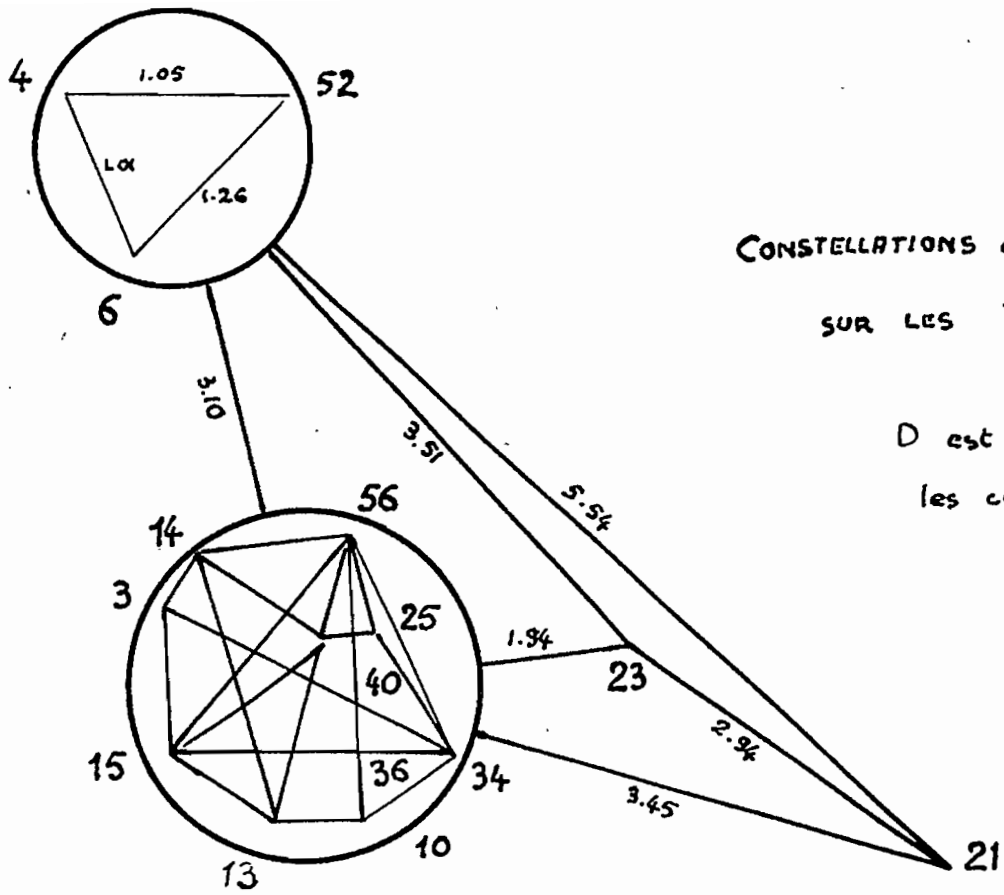
Cette seconde méthode dont les techniques mathématiques et les résultats numériques sont également décrits dans le travail cité est destinée à réaliser une description aussi économique que possible de la variation qui s'est globalement manifestée par l'étude des distances et des constellations. Les composantes principales sont les axes de déformation qui permettent de décrire le sens et l'intensité des modifications qui partant d'un ensemble homogène auraient abouti à la distorsion observée des mesures des groupes.

L'ensemble de la variation observée sur les 15 groupes à partir des 5 séries de mesures peut être décrit complètement à l'aide de 5 nouvelles variables qui sont des combinaisons linéaires des 5 mesures initiales. La technique de calcul extrait ces composantes dans l'ordre d'importance de la variation dont elles rendent compte et les premières composantes obtenues sont celles qui apportent la description la plus utile. Enfin, chacune des nouvelles variables qui sont les composantes principales sont indépendantes et constituent ainsi un système naturel d'axes orthogonaux pour représenter graphiquement chaque groupe. La figure ci-jointe est obtenue à partir des deux premières composantes.

La première composante est approximativement :

$$y_1 = t + p + i - 2h - 2e,$$

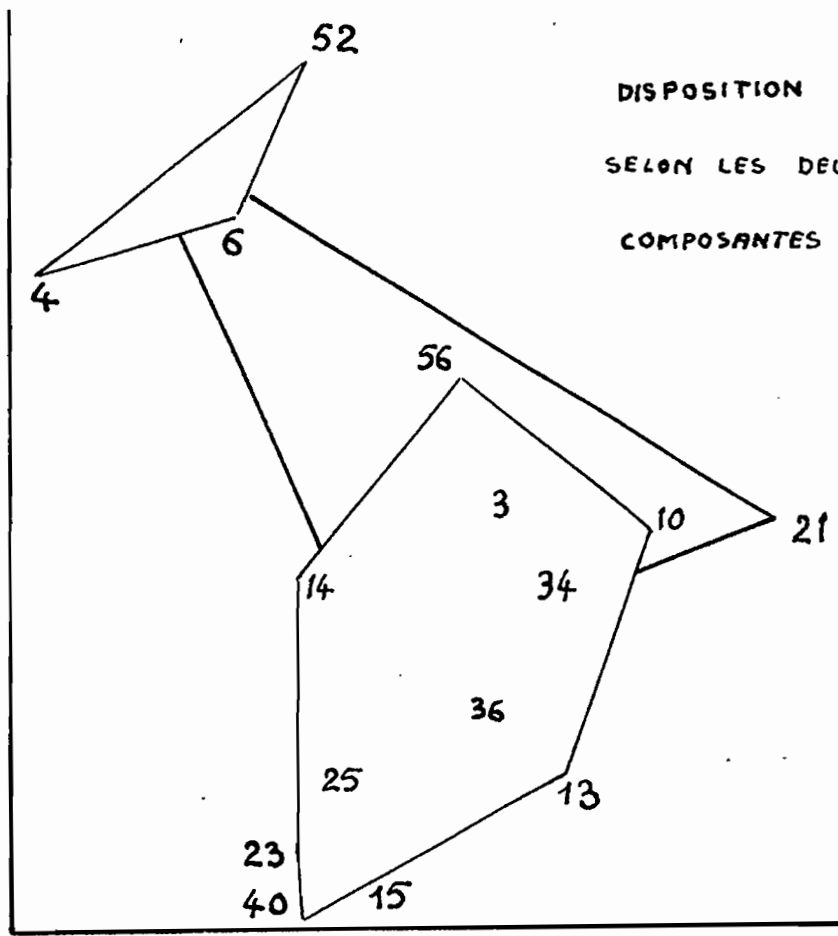
où t , p , i , h et e sont les variables transformées des mesures initiales définies plus haut. Y_1 est à elle seule responsable de 44 % de la variation globale. Les groupes dont les touffes présentent des talles minces et de petites tailles et qui réalisent assez rapidement leurs talles et leurs inflorescences auront des valeurs de y_1 élevées. Sur la figure les groupes précoces à réaliser à partir de l'éclat initial leurs talles et leurs inflorescences et dont les talles sont petits et minces se trouveront vers les fortes valeurs de y_1 . Ce sont essentiellement les groupes 4, 52, 6 qui sont les plus mordiques et appartiennent déjà à la zone de savane.



CONSTELLATIONS CONSTRUITES
SUR LES D^2

D est donnée entre
les constellations

$$\lambda_1 = t + p + i - 2b - 2e$$



DISPOSITION DES GROUPES
SELON LES DEUX PREMIERES
COMPOSANTES PRINCIPALES

$$\lambda_2 = h + t + 2p - i$$

La deuxième composante est approximativement :

$$y_2 = 2p + h + (t-i),$$

elle est responsable d'environ 32 % de la variation. A elles deux, y_1 et y_2 rendent compte de 76 % de la variation totale observée, elles apportent donc une bonne description de la structure de différenciation des types II de Côte d'Ivoire. Les groupes dont les touffes ont beaucoup de talles mais peu d'inflorescences au moment de cette observation, et sont vigoureuses et élevées présentent de fortes valeurs de y_2 . Ainsi le groupe 4 manifeste en culture à Adiopodoumé une faible vigueur végétative, par contre 21 est la plus vigoureuse. Les populations de basse côte sont meilleures de ce point de vue que les variétés du Nord. Les constellations obtenues par les distances se trouvent à peu près convenablement situées dans cette représentation bidimensionnelle. y_2 isole surtout le groupe 21. Il faudrait probablement atteindre y_3 pour que 23 sorte de la constellation de basse côte.

La représentation des groupes selon les deux axes y_1 et y_2 coïncide approximativement avec la disposition géographique des prélèvements, tout du moins dans la limite des constellations séparables statistiquement. La composante y_1 correspond à l'axe Sud-Nord et y_2 à Ouest-Est. Ainsi du Sud au Nord la différenciation du P. maximum de type II se fait dans le sens d'une précocité plus grande et d'une réduction du format de chaque talle. Un gradient climatique très net Sud-Nord correspond à un raccourcissement de la saison des pluies et à une diminution de la pluviométrie. On conçoit assez aisément que la sélection naturelle a travaillé dans le sens d'une meilleure adaptation des divers écotypes par les modifications morphologiques et de croissance observées. De façon analogue de Sassandra à la frontière du Ghana l'humidité atmosphérique annuelle augmente ainsi que la pluviométrie. Dans ces conditions des écotypes aux touffes volumineuses peuvent se maintenir plus aisément vers l'Est.

B - Hypothèses interprétatives

1° Mutations géniques. Cette deuxième analyse prolonge les résultats de l'étude des distances, qui assurait une hétérogénéité quantitative à l'intérieure des populations de type II qualitativement homogènes, en montrant que cette hétérogénéité est assez précisément orientée suivant les gradients naturels de la Côte d'Ivoire. L'essai expérimental étant réalisé dans le milieu Adiopodoumé, les groupes y étant préalablement soumis à plusieurs temps de culture et de repiquage, on peut penser que les différences phénotypiques observées reflètent une différenciation des génotypes.

L'espèce P. maximum développe ainsi en Côte d'Ivoire un système génétique qui conduit à une variabilité faible mais très précisément structurée par les conditions de milieu. Cette structure de population pourrait être la conséquence d'un mode de reproduction sexué strictement autogame, les modifications progressives observables le long des gradients géographiques étant attribuables à des mutations rapidement sélectionnées du fait de l'autogamie. L'apomixie aposporée permet également de rendre compte de cette structure de population. Il est vrai qu'autogamie et apomixie, tous deux systèmes de reproduction uniparentale, sont généralement considérés comme des mécanismes permettant à la sélection d'être très efficace ce qui donne à l'espèce la possibilité d'installer rapidement dans chaque niche disponible le clone le mieux adapté (l'apomixie étant cependant plus rapide). Il est possible que le choix entre autogamie et apomixie dépende des caractéristiques de variation temporelle du milieu. Un mécanisme permettant le maintien de l'hétérozygotie serait plus avantageux dans un milieu où se succèderaient régulièrement plusieurs niches, les plantes hétérozygotes possédant une plus grande homéostasie. Ceci pourrait être un argument en faveur de l'apomixie dans les conditions de milieu de Côte d'Ivoire où périodiquement alternent saison sèche et saison humide, les génotypes manifestant une grande pérennité du fait de la facile multiplication végétative naturelle par marcottage ou bouturage.

Note : à l'intérieur des populations de type I, beaucoup moins répandues que celles du type II, un essai analogue a été conduit, quantitativement, toutes les touffes dont la descendance clonale a été comparée se sont révélées statistiquement identiques, sauf une qui se montrait légèrement plus précoce et appartenait à une population un peu plus isolée. La touffe issue de Sassandra ne présentait aucune particularité quantitative ce qui est en accord avec l'hypothèse d'une introduction humaine récente.

Il est possible que les populations de type I soient contrôlées par un même mécanisme de différenciation que pour le type II se manifestant à une échelle géographique beaucoup plus réduite.

2° Modifications du fonctionnement des gènes

Que l'on envisage l'autogamie ou l'aposporie, on sous-entend nécessairement une modification au niveau du génome proprement dit (mutations). Néanmoins il est aussi pensable que ce dernier n'ait pas subi de transformation dans sa structure, mais dans son fonctionnement. Au cours des multiplications végétatives répétées, par stolonnement ou éclatement, il y a nécessairement eu "vieillissement" du système métabolique intracellulaire (qui joue probablement un grand rôle dans la régulation génétique). Ce système a pu évoluer de lui-même vers une meilleure adaptation au milieu local, d'où une modification quantitative progressive du phénotype, le génotype restant inchangé. Le passage par la graine pourrait alors, en "rajeunissant" le système, permettre au génome de retrouver toutes ses potentialités primitives d'adaptation à divers milieux. Les jeunes plantes obtenues présenteraient alors le même phénotype quelle qu'ait été l'évolution antérieure des plantes au niveau de la multiplication végétative, c'est à dire quel que soit le point de récolte.

Il va de soi que, dans cette hypothèse, il est indispensable de refaire l'étude réalisée sur éclats de souche, en partant de graines. L'identité ou non des résultats obtenus, infirmera ou non cette hypothèse.

Celle-ci a, cependant, plusieurs arguments en sa faveur.

1° il est clair que, sur une touffe même jeune, qui n'a subi en fait de multiplication végétative, qu'un tallage important, toutes les talles ne sont pas équivalentes.

Il a pu être noté une décroissance régulière dans le nombre de noeuds, et dans les taux de production de talles-filles avec l'âge des talles. Les dimensions de ces dernières et celles des inflorescences qu'elles portent semblent également décroître.

Donc, le même génome, au bout d'un certain nombre de replications, et n'étant plus soumis aux mêmes influences d'origine exo ou endogène ne fonctionne plus exactement de façon identique.

2° cependant, les graines récoltées en un endroit quelconque de la plante donneront naissance à de nouveaux pieds parfaitement identiques.

3° si l'on compare les plantes en place, des types I et II il est clair que la reproduction végétative par marcottage ne joue un rôle de quelque importance, que dans le type II. Si l'on rapproche ceci de l'impossibilité de mettre en évidence une variabilité quelconque dans le type I on peut donc penser que la rareté relative de la multiplication végétative (au sens strict), n'a pas permis au fonctionnement du génome d'évoluer de façon importante. Néanmoins, ceci est sans doute accentué du fait de la faible étendue de l'aire de répartition de ce type, ce qui se traduit par une homogénéité relativement grande dans cette aire.

V - CONCLUSION

Pour expliquer la variabilité et la répartition de l'espèce P. maximum en Côte d'Ivoire nous sommes en face d'un certain nombre d'hypothèses parmi lesquelles nous ne pouvons encore faire un choix. Cependant étant donné qu'elles ne sont pas forcément entièrement exclusives, il s'agit peut être plus précisément d'établir une priorité dans le rôle de divers facteurs ou forces adaptatrices.

1° En ce qui concerne la variabilité aux niveaux morphologique (entre les types I et II) et chromosomique ($2n = 32$ ou 38 ou 40 ou 48) nous émettons les hypothèses suivantes :

a) Rôle de la reproduction sexuée à autogamie quasi-absolue :

- . les hors-types à $2n = 32$ observés dans les descendance ou la variabilité morphologique naturelle, seraient le résultat d'allopollinisations exceptionnelles qui auraient pu se réaliser malgré :
 - les ensachages en principe destinés à garantir l'autopollinisation dans le cas des descendance par graines
 - la non-cohabitation de plantes morphologiquement distinctes dans la nature.
- . les hors-types ou les populations à nombre chromosomique différent de 32 et dont la fréquence est importante ne s'expliquent pas simplement dans le cadre de l'autogamie seule.
- . enfin les observations cytologiques qui constatent la formation du sac embryonnaire à partir d'une cellule nucellaire, sont en contradiction avec cette hypothèse.

b) Rôle de l'autogamie avec un faible taux de parthénogénèse :

- . aucune observation concrète ne vient actuellement confirmer cette hypothèse qui permet cependant une meilleure interprétation des descendance observées.

c) Rôle de l'apomixie (aposporie et pseudogamie).

- . les hors-types à $2n = 32$ ou la variabilité entre types I et II seraient dus soit à des pertes ou des remaniements chromosomiques partiels, soit à une reproduction sexuée. Cette dernière intervenant sur un génotype travaillé par les mutations et la sélection naturelle en régime apomictique créerait des ensembles géniques déséquilibrés, d'où l'observation de plantes à phénotype médiocre.
- . les hors-types ou les populations, à $2n = 48$, s'interprètent comme le résultat de la fécondation de l'oosphère non réduite par un noyau pollinique évidemment réduit.
- . les pertes ou remaniements chromosomiques viables peuvent être indéfiniment transmis quand ce mécanisme a lieu.
- . les génotypes peuvent être très hétérozygotes et, de ce fait, avoir des possibilités d'adaptation variées dans un environnement fluctuant.
- . enfin cette apomixie prédominante correspond très bien aux observations cytologiques de la formation du sac embryonnaire.

2° En ce qui concerne la variabilité fine au niveau quantitatif (à l'intérieur du type II) les hypothèses suivantes peuvent être émises :

- a) Mutations rapidement sélectionnées du fait de l'autogamie (hypothèse 1,a) ou de l'apomixie (hypothèse 1,c) entraînant des modifications progressives observables le long des gradients géographiques.

- b) Modification progressive du fonctionnement hétérocatalytique des gènes au cours de nombreuses multiplications végétatives strictes (marcottage) entraînant les mêmes phénomènes, mais ceux-ci n'apparaissant plus après une reproduction par graines.

La comparaison des résultats des essais faits à partir de graines à ceux faits à partir d'éclats permettra de trancher, au moins partiellement, entre ces deux hypothèses. Il n'est pas impossible, en effet, que l'on ait à faire à la fois à des mutations et à une modification du fonctionnement des gènes. Dans ce cas les plantes venant de graines doivent conserver une certaine variabilité selon l'origine, mais celle-ci étant moins nette qu'en partant d'éclats.

En ce qui concerne les hypothèses du mode de reproduction par graines, la plus vraisemblable est sans doute celle de l'apospore facultative, qui présente l'avantage de ne retenir contre elle aucune objection.

BIBLIOGRAPHIE

- BOGDAN, A.V. (1963).
A note on breeding behavior of Panicum maximum in Kenya.
Tropical Agriculture, 40, 313-314.

 - BROWN, W.V. & EMERY W.H.P. (1958).
Apomixis in the Gramineae : Panicoideae.
Amer. Jour. Bot. 45 : 253-263.

 - MOTTA, M.S. (1953).
Panicum maximum.
Empire Jour. of Exper. Agric., 21, 81, 33-41.

 - SNYDER, L.A., HEMANDEZ, A.R. and H.E. WURMKE (1955).
The mechanism of apomixis in Pennisetum ciliare.
Bot. Gaz. 116 : 209-221.

 - TALIAFEIRO, C.M. & BASHAW, E.C. (1966).
Inheritance and control of obligate apomixis in breeding
Buffelgrass, Pennisetum ciliare.
Trop. Sci., 6 (5), 473-476.

 - WARMKE, H.E. (1951).
Cytotaxonomic investigations of some varieties of Panicum maximum and of P. purpurascens in Puerto-Rico.
Agron. Jour. 43 : 143-149.

 - WARMKE, H.E. (1954).
Apomixis in Panicum maximum.
Amer. Jour. Bot. 41 : 5-11.
-