

Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*

Jean PERNÈS

C.N.R.S. Laboratoire de Physiologie Pluricellulaire
91190 Gif-sur-Yvette (France)

Régine RÉNÉ-CHAUME

Jean RÉNÉ, Yves SAVIDAN

Centre ORSTOM d'Adiopodoumé
B.P. 20 — Abidjan (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Un schéma de sélection valable pour les complexes agamiques semblables à celui des *maximae* (*Panicum maximum*) est décrit. Il comprend plusieurs phases.

La première est destinée à transférer la sexualité du niveau diploïde au niveau tétraploïde par le biais de plantes tétraploïdes sexuées (induites par colchicine) de bonne qualité fourragère.

La deuxième phase comprend une série de cycles dont chacun produit deux catégories de plantes :

a) Des hybrides apomictiques soumis à des tests agronomiques et multipliables immédiatement s'ils sont valables ;

b) Des hybrides sexués qui enrichiront le pool des tétraploïdes sexués à partir duquel sont créés, par recombinaison avec le pool des apomictiques, les hybrides testés au cours du cycle suivant.

Deux phases de sélection complémentaires peuvent commencer dès la fin du premier cycle de la deuxième phase et permettre d'améliorer le rendement des hybrides apomictiques obtenus, soit en revalorisant leurs hors-types, soit en créant des composites équilibrés.

Un tel système d'amélioration est comparé aux schémas d'amélioration d'allogames par hybrides ou variétés synthétiques.

ABSTRACT

This paper propounds a breeding program for agamic complexes, like *maximae* complex (*Panicum maximum*). It is a four phases program.

The first phase drives sexuality from diploid level to tetraploid level through good forage plants.

The second phase is several breeding cycles compounded. From each cycle two categories of plants are issued :

a) Apomict hybrid plants, which can be tested and eventually multiplied ;

b) Sexual hybrid plants, which are injected into the sexual tetraploid gene pool, basis of the next breeding cycle.

Two complementary phases can begin as soon as the

second phase first cycle is over. They must improve the apomict hybrid yielding either by giving them better off types or by combining them in well balanced composites.

Such a breeding scheme is compared to those of allogamous plants, when they lead to hybrid or synthetic varieties.

La présente étude regroupe les arguments biologiques qui ont conduit à l'élaboration d'un schéma d'amélioration des *Panicum maximum*, qui peut être étendu à des complexes agamiques analogues.

Ce programme de sélection est celui réellement mis en œuvre au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). Certaines analyses génétiques sont encore en cours ; elles permettront de préciser un certain nombre d'options, maintenues à l'état d'alternatives dans ce schéma.

L'étude de la biologie et de l'évolution des *Panicum* a fait l'objet de deux thèses (COMBES 1972, PERNÈS 1972 a), les données expérimentales conduisant à l'élaboration de schémas d'amélioration des *Panicum* font l'objet de plusieurs publications PERNÈS 1972 b, R. RÉNÉ-CHAUME *et al.* (1973), PERNÈS *et al.* (1973). Nous présenterons succinctement ici les conclusions de ces études et détaillerons les termes de la pratique de l'amélioration génétique des *Panicum*, tels qu'ils se posent actuellement.

1. BIOLOGIE ET ÉVOLUTION DES *PANICUM*

1.1. APOMIXIE FACULTATIVE ET TAUX DE HORS-TYPE

Le mode de reproduction de tous les *Panicum* utilisés comme plante fourragère dans le monde (à l'exception de certains de nos hybrides récemment créés) et l'énorme majorité des *Panicum* issus des populations naturelles ont pour mode de reproduction l'apomixie facultative (WARMKE 1954, PERNÈS *et*

COMBES 1970). Ce système conduit à une descendance par graines où environ 97% des plantes sont génétiquement identiques à la plante mère et 3% de plantes différentes appelées hors-types. Chaque fois que cela a été observé on a retrouvé le même ordre de grandeur pour presque tous les *Panicum* naturels (cf. synthèse de ces données dans J. PERNÈS *et al.* 1973). Toutes ces analyses ayant été pratiquées dans des régions sub-équatoriales il n'est pas impossible qu'une variation du taux de hors-types puisse être liée à des longueurs de jour différentes comme cela a lieu pour d'autres apomictiques, mais ceci n'a pas encore été démontré.

Le taux de hors-types est sous contrôle génétique et il est possible de le faire varier considérablement à partir d'hybrides et par sélection dans des générations successives de hors-types ; il peut s'accroître jusqu'à 70% et plus.

1.2. LA SEXUALITÉ ET L'ÉTUDE DES SACS EMBRYONNAIRES

1.2.1. L'analyse des sacs embryonnaires montre qu'à l'apomixie facultative est associée l'existence de deux types de sacs embryonnaires présents ensemble ou séparément dans les ovaires des plantes ayant ce mode de reproduction. Certains sont à 4 noyaux, d'autres à 8 noyaux disposés de façon caractéristique :

4 noyaux : 1 oosphère, 2 synergides, 1 *seul noyau polaire, pas d'antipodes.*

8 noyaux : 1 oosphère, 2 synergides, 2 *noyaux polaires, 3 antipodes.*

Le type de sac à 8 noyaux est le seul classiquement observé dans les espèces sexuées (de la famille des graminées en particulier). Les descriptions de ces sacs embryonnaires ont été faites par WARMKE (1954), COMBES (1972) et maintenant sur une plus grande échelle et avec une méthode rapide par SAVIDAN (1973 en préparation).

1.2.2. Le taux de sacs embryonnaires à 8 noyaux relativement aux sacs à 4 noyaux est, en moyenne et de façon très stable, d'environ 25% chez tous les apomictiques naturels. Ce taux est, comme le taux de hors-types étudié en a) sous contrôle génétique et peut varier de façon considérable à partir d'hybrides et par sélection dans des générations successives de hors-types. La gamme de variation va dans l'état actuel de nos travaux de 16% à 97% (SAVIDAN c.p.), le dernier pourcentage correspond à l'observation d'un seul sac embryonnaire à 4 noyaux sur 30 sacs observés.

1.2.3. La très large majorité des *Panicum* a 32 chromosomes. Ce sont des tétraploïdes, le nombre de base étant 8. On peut obtenir tous les niveaux de ploïdie à partir de descendance diverse issues de ces tétraploïdes ; diploïdes et triploïdes (par haploïdisation de tétraploïdes et hexaploïdes respectivement), pentaploïdes, hexaploïdes, etc. Jusqu'à 72 chromosomes. Des aneuploïdes (nombre chromosomique non

multiple entier du nombre de base) peuvent être observés. L'existence de hors-types à 32 chromosomes et de sacs embryonnaires à 8 noyaux montre qu'une fraction des hors-types obtenus dans une descendance d'un apomictique facultatif résulte d'un processus sexué. Le taux de sexualité mesuré par la fréquence de hors-types à 32 chromosomes est de l'ordre de 2% chez les apomictiques naturels.

De très rares diploïdes naturels (16 chromosomes) ne possèdent que des sacs embryonnaires à 8 noyaux et leur comportement en hybridation montre qu'ils sont sexués et largement autoincompatibles (c'est-à-dire qu'ils sont préférentiellement fécondés par une plante diploïde de génotype différent ; certains pourraient même être complètement autoincompatibles).

Les tétraploïdes artificiels, obtenus par traitement des diploïdes par la colchicine sont sexués et ne possèdent que des sacs à 8 noyaux.

1.2.4. L'hybridation entre tétraploïdes sexués et apomictiques est possible :

a) Dans le sens femelle sexuée mâle apomictique, parce que les pollens produits par les apomictiques sont normaux et fonctionnels et qu'il n'existe pas d'incompatibilité entre les tétraploïdes sexués et apomictiques.

b) Dans le sens femelle apomictique x mâle sexué, grâce à l'utilisation d'apomictiques facultatifs à taux de sexualité élevé (hauts taux de hors type et de sacs embryonnaires à 8 noyaux).

1.2.5. Les hybrides obtenus entre sexués et apomictiques peuvent être, aussi bien dans le sens a) que le sens b) soit sexués soit apomictiques. Pour 3 géniteurs apomictiques étudiés et 5 tétraploïdes sexués la proportion d'hybrides sexués est remarquablement constante et égale à 1/2.

1.2.6. *Résumons ces données.* On définit sur les plantes à apomixie facultative trois paramètres :

a) Le taux de hors-types, % de plantes d'une descendance génétiquement et phénotypiquement différentes de la plante mère.

b) Le taux de sexualité, % de plantes de nombre chromosomique identique à la plante mère mais génétiquement et phénotypiquement différente de la plante mère.

c) Le taux de sacs embryonnaires à 4 noyaux. L'existence de sacs à 4 noyaux est la preuve de l'apomixie, c'est-à-dire qu'une plante est, au vu des sacs embryonnaires, considérée comme sexuée tant que des sacs à 4 noyaux n'ont pas été observés. Nous verrons plus bas la justification de ce critère alambiqué de la sexualité.

L'observation montre les inégalités suivantes :

$$\begin{array}{ccc} \text{taux de sacs} & & \text{taux} & & \text{taux} \\ \text{à 8 noyaux} & > & \text{de hors-types} & > & \text{de sexualité} \end{array}$$

La deuxième inégalité résulte de la définition même, les plants hors-types à 32 chromosomes sont un sous-ensemble des plantes hors-types. La première inégalité est une constatation qui montre que les sacs à 8 noyaux sont, dans leur aptitude à donner des descendance, désavantagés par rapport aux sacs à 4 noyaux quand ils existent dans une même plante. Ce désavantage n'est pas compensé par la fraction de hors-types obtenus à partir de sacs à 4 noyaux. Cette inégalité pourrait être renversée chez certains hybrides apomictiques. A titre d'illustration, donnons ci-dessous les trois taux évalués l'un pour un type représentatif des *Panicum* naturels, l'autre pour une plante sélectionnée pour des taux élevés.

	Taux de sacs à 8 noyaux	Taux de hors-types	Taux de sexualité
267 32 chromosomes endémiques en Côte d'Ivoire	30,23%	3,99%	2,90%
T19, 36, 5 hors-type sélectionné 32 chromosomes	77,45%	59,65%	30,86%

1.3. EVOLUTION DES *Panicum*

1.3.1. Un premier fait particulièrement important pour ses conséquences sur les schémas de sélection est le suivant.

a) Considérons une population composée de plantes sexuées et de plantes apomictiques d'égales fertilités et de même nombre chromosomique. Au cours des générations successives, les systèmes génétiques qui entraînent l'apomixie envahiront la population et les plantes entièrement sexuées disparaîtront.

b) Considérons une population où toutes les plantes se reproduisent par apomixie facultative mais où il existe une variabilité génétiquement contrôlée pour le taux de sexualité. Cette population évoluera au cours des générations successives vers l'homogénéité génétique pour le taux de sexualité le plus bas.

Ces théorèmes ont été mathématiquement démontrés dans J. PERNÈS (1970). Pratiquement, au niveau tétraploïde, ces conclusions sont encore renforcées par le fait que les apomictiques ont une meilleure fertilité que les sexués. Un dernier aspect de ces théorèmes (PERNÈS *et al.* 1973) est le suivant.

c) Un désavantage sélectif léger de l'apomixie suffit cependant à empêcher l'installation complète des systèmes génétiques de l'apomixie décrite dans (a). Par exemple si l'apomixie est contrôlée à l'état diploïde par un gène dominant, si le taux de sexualité de

l'apomixie facultative est de 4%, et si la fréquence initiale de génotypes sexués est supérieure à 20%, les génotypes apomictiques seront éliminés bien que leur désavantage sélectif ne soit que de 4%. Si le désavantage sélectif est de 50% les apomictiques sont éliminés quelle que soit leur fréquence initiale.

1.3.2. La diversification et l'évolution des *Panicum* ont organisé le système efficace suivant (lui-même responsable des transformations actuelles).

a) Maintien d'un groupe de populations diploïdes sexuées qui permet une adaptation continue aux tendances à long terme du milieu (*cf.* rôle de la sexualité analysé dans PERNÈS 1973). Ce groupe assure le fond adaptatif majeur des *Panicum*. Sa sexualité est protégée par son niveau diploïde et la stérilité liée à l'haploïdie qui empêche (mécanisme 1c) les apomictiques diploïdes potentiels de s'installer à ce niveau.

b) Transfert des acquisitions adaptatives et de la variabilité à l'état tétraploïde apomictique (grâce à la stabilité de l'expression des génotypes lors du passage diploïde tétraploïde, et au transfert de la sexualité à l'apomixie par le processus 1a).

c) Dispersion et sélection efficaces en régime apomictique conduisant aux tris de types très diversifiés ; stockage d'hybrides et formes éloignées ou interspécifiques dont la stabilité et la reproductibilité sont assurés par l'apomixie. Les haploïdisations et le taux de sexualité des hybrides interspécifiques permettent l'enrichissement du pool génétique tétraploïde global ; l'introgession des hybrides interspécifiques peut avoir lieu par le biais des tétraploïdes sexués occasionnels de la phase b).

Ce système a conféré au groupe des *Panicum maximum* une variabilité impressionnante et un pouvoir colonisateur révélé par son abondance et la diversité de ses aires d'extension. L'idée d'exploiter le même système évolutif mais dans des perspectives d'application fourragère s'impose pour un programme d'amélioration génétique. Les conditions de son adaptation sont cependant à définir soigneusement.

2. PROGRAMME D'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DES *PANICUM*

2.1. PROLÉGOMÈNES AU CHOIX D'UN SCHÉMA D'AMÉLIORATION DES PLANTES APOMICTIQUES

L'apomixie a l'avantage de perpétuer sans disjonction une structure hybride avantageuse (au taux de hors-types près). Elle a le défaut d'empêcher une hybridation intensive, ce qui interdit les tests d'appréciation de géniteurs et l'obtention de familles hybrides d'effectifs importants.

L'existence des formes tétraploïdes sexuées et leur aptitude à s'hybrider avec les apomictiques permet de pallier à ce défaut, et ce d'autant plus que des hybrides sexués (ainsi obtenus avec une probabilité de 50%)

permettent de prolonger l'effet des recombinaisons et de ne fixer aucune limite au pool génétique tétraploïde sexué, relativement au pool apomictique initial. Il est donc possible de créer un réservoir massal sexué aussi, et même plus, diversifié que le réservoir apomictique de départ (les hybridations sont possibles avec des formes aussi éloignées génétiquement que les hybrides interspécifiques *maximum* × *infestum*).

L'analyse et les premières réalisations de ce pool tétraploïde sexué soulèvent à leur tour trois questions :

1. La restauration de la sexualité est-elle accompagnée d'une perte de productivité et de qualité fourragère ?

2. Peut-on maintenir indéfiniment l'état sexué du pool massal tétraploïde ainsi constitué, ou l'état sexué doit-il disparaître d'après les théorèmes la et lb ? (1.3.).

3. Peut-on, en fin d'amélioration, restaurer une apomixie efficace, c'est-à-dire de taux de hors-types très bas ?

Les réponses sont les suivantes :

1. La restauration de la sexualité est bien au contraire accompagnée d'une amélioration fourragère qualitative et quantitative, ceci résulte de l'analyse d'hybrides sexués obtenus et des tests de clones et descendances sexuées de départ (R. RÉNÉ-CHAUME et al. (1973), IEMVT-ORSTOM (1973)).

2. Le réservoir massal tétraploïde sexué, même protégé de toute pollinisation par des apomictiques peut recéler sous forme récessive des systèmes géniques susceptibles de restituer l'apomixie au cours des générations successives.

On ne peut observer pratiquement les sacs embryonnaires que sur un nombre limité d'ovaires. Dans certains cas où l'on sait que l'hybride obtenu pourrait être un apomictique à taux élevé de sac embryonnaire à 8 noyaux il est difficile d'obtenir une garantie, absolue de sexualité intégrale. Ainsi, T19, 36, 5 pollinisés par des tétraploïdes sexués primitifs, donne des plantes hybrides dont les taux sont les suivants :

30 sacs observés : 1 à 4 noyaux, taux de sacs à 8 noyaux 96,7%.

68 sacs observés : 0 à 4 noyaux, taux de sacs à 8 noyaux 100%.

L'analyse statistique montre qu'une plante dont le taux de sac à 8 noyaux serait de 95% peut avoir les effectifs observés 68/0 avec une valeur χ^2 acceptable (inférieure au seuil 5%).

Les hybrides apomictiques trois voies (hybrides sexués issus du croisement sexué × apomictique, recroisé par un apomictique) ont un taux de sac embryonnaire à 8 noyaux inférieur aux apomictiques primitifs, et de première génération (16%, 30% et 23% respectivement). Autrement dit les formes sexuées issues d'un croisement sexué × apomictique gardent en mémoire leur origine apomictique sans l'exprimer à ce stade puisqu'ils sont sexués.

Ainsi un réservoir massal tétraploïde sexué est

toujours sous la menace d'un retour progressif vers une apomixie de plus en plus intense. On comprend dans ces conditions l'intérêt qu'il y a à séparer dans l'aptitude à s'hybrider ce qui est dû à une apomixie à taux de hors-types élevé de ce qui résulte d'une sexualité vraie. L'aptitude à s'hybrider est mesurée par observation directe des descendances ou par électrophorèse (SMITH 1972).

La réponse à la 2^e question est donc qu'il est difficile de garantir un réservoir massal tétraploïde stable pour sa sexualité, a fortiori des variétés synthétiques qui se briseront d'autant plus vite que la sélection sans recombinaison sera renforcée par l'apomixie et l'effectif restreint. Il en résulte que le *stockage sûr de la sexualité ne se réalisera*, comme cela s'est fait dans la nature, qu'au niveau diploïde, pour l'une ou l'autre des deux raisons suivantes :

a) Soit que les dihaploïdes (haploïdes issus de tétraploïdes) potentiellement apomictiques sont stériles. Ceci est observé par DEWET et al. (1971) sur *Dichantium* et sur tous les dihaploïdes de *Panicum*, PERNÈS et al. (1973).

b) Soit qu'ils aient, du fait de l'haploïdie, un désavantage adaptatif (c'est le cas effectivement) qui empêche leur apomixie éventuellement exprimée de gagner l'ensemble de la population.

3. Des réponses définitives à la 3^e question ne sont pas encore possibles. Deux constatations montrent cependant que cette interrogation n'est pas triviale.

a) Le taux de hors-types dans la descendance d'hybrides apomictiques (issus du croisement sexué × apomictique) était compris entre 25% et 37%. Considérons la descendance de l'hybride apomictique P₃ (K189.T × G23). Le poids de matière verte moyen par pied a été dans une expérience de 1,64 kg pour les plantes non hors-type et de 0,52 kg pour les hors-types. La coupe de la descendance de P₃ aurait produit 16,4 t de M.V./ha si le taux de hors-type était nul ; la production n'est en fait que de 12,7 t, c'est-à-dire 77,4% de ce qui serait obtenu par multiplication végétative de la plante P₃. La présence des hors-types en fréquence élevée consomme ainsi tout le progrès réalisé par un hybride tel que T₂ (T44.T × G23) qui par multiplication végétative produit 130% de la variété K187.B.

b) Le taux de sacs embryonnaires à 8 noyaux dans les hybrides trois voies apomictiques (apomictique issu de K189.T sexué × G23 recroisé par l'apomictique 57) diminué (il est de 16%). Si ce taux est une borne supérieure au taux de hors-types, la structure hybride trois voies apomictique peut sembler encourageante.

Ainsi la réponse provisoire suivante est autorisée par les deux faits suivants :

1^o Le taux de sacs embryonnaires à 8 noyaux et le taux de hors-types sont sous contrôle génétique.

2^o On observe une fréquence inférieure de sacs à 8 noyaux quand on compare des hybrides apomictiques trois voies à des hybrides apomictiques simples. Il faut choisir une voie d'obtention d'hybrides apomi-

tiques qui conduise à des taux de hors-types le plus faible possible. Cette voie peut être des recroisements successifs d'hybrides sexués avec un nouvel apomictique à chaque génération jusqu'à récupération d'un hybride apomictique à faible taux de hors-types.

2.2. LE TYPE DE VARIÉTÉ A OBTENIR

Il faut définir deux caractéristiques : l'idéotype (caractéristiques fourragères et agronomiques) et la structure génétique de la variété (composite, population synthétique, hybride simple, lignée pure etc.).

L'idéotype est défini à partir des observations du comportement des variétés (dont les analyses dans IEMVT-ORSTOM (1973) sont des exemples), et des possibilités génétiques du pool de départ qui sont établies à partir d'analyses telles que celles présentées par R. RÉNÉ-CHAUME *et al.* (1973).

La structure génétique de la variété tient compte, outre de l'idéotype, des caractéristiques reproductives de la plante et de ses conditions particulières de multiplication (en particulier dans l'organisme de production et de diffusion des semences).

L'objectif de la sélection des *Panicum* est l'obtention de variétés productives et de qualité que l'on puisse multiplier et installer par graines. Deux solutions sont a priori possibles :

1° ou bien transformer simplement le *Panicum* en une plante allogame en introduisant dans le pool tétraploïde sexué le maximum de variabilité contenue dans les apomictiques ;

2° ou bien fabriquer des hybrides apomictiques, et vulgariser les hybrides eux-mêmes ou des mélanges (composites) d'hybrides apomictiques.

La première solution présente deux inconvénients principaux :

1° La difficulté inhérente aux plants allogames, de multiplication des semences sélectionnées (fabrication répétable de descendance hybrides stables, entretien de variétés synthétiques).

2° Le risque de perdre progressivement la sexualité chèrement acquise au cours des multiplications des variétés synthétiques.

La deuxième solution est évidemment la plus séduisante et si l'apomixie des hybrides est de taux de hors-types faible, les problèmes d'entretien et de multiplication de semences sont résolus dès que la plante hybride apomictique initiale est fabriquée.

La difficulté est celle du délai nécessaire à la diminution, jusqu'à un taux acceptable, du taux de hors-types des hybrides apomictiques.

Ainsi le schéma que nous présentons est destiné à produire des variétés hybrides apomictiques améliorées. A partir d'une gamme d'hybrides apomictiques améliorés des composites seront réalisables après test de diverses aptitudes à l'association de ces familles hybrides.

Enfin, au cas où le taux de sexualité ne pourrait être suffisamment diminué la production de semences

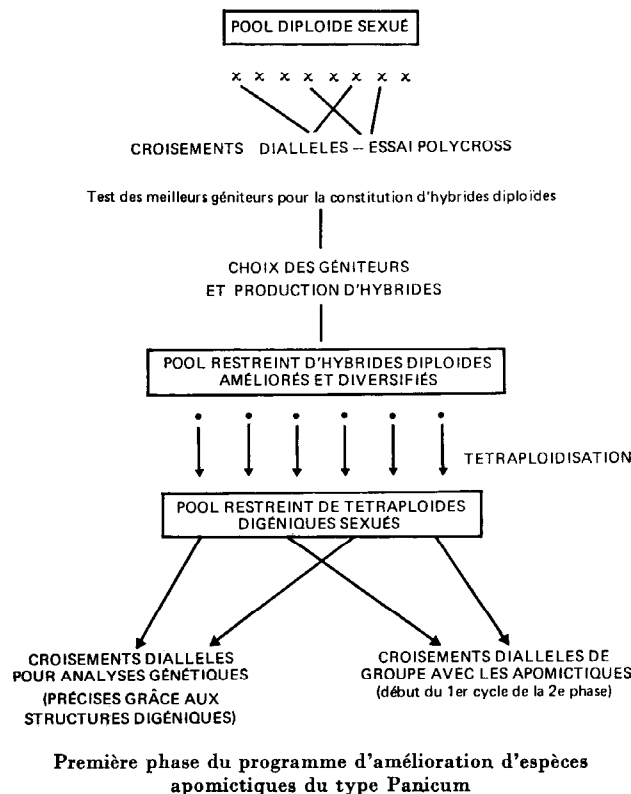
s'effectuera en champ polyclonaux de façon que les hors-types soient en majorité issus d'allopollinisation, et ne présentent ainsi qu'un minimum d'effet d'inbreeding (responsable principal de l'effet dépressif des hors-types sur le rendement dans l'exemple de P_3 cité plus haut).

2.3. SCHÉMA DE SÉLECTION PROPRE AUX ESPÈCES APOMICTIQUES

Ce schéma comprend principalement deux phases distinctes. La première, destinée à initier le mieux possible le programme d'amélioration, doit créer un premier noyau de génotypes tétraploïdes sexués. Pour acquérir ainsi un bon pool de départ, et parce qu'un des facteurs techniquement limitants est la tétraploïdisation, il faut fabriquer le meilleur pool possible à tétraploïdiser.

2.3.1. Phase d'initiation du programme

Elle se schématise ainsi :



Le réservoir initial de diploïdes sexués est d'une diversité limitée ; l'essentiel est donc ici d'obtenir rapidement un pool tétraploïde sexué d'un niveau convenable. Les analyses de l'effet de la tétraploïdisation ont montré la constance phénotypique de l'expression des caractères dans les séries isogéniques

diploïdes-tétraploïdes. Le choix de bons hybrides diploïdes assurera un bon niveau du pool tétraploïde digénique.

Pour des complexes agamiques où le pool diploïde sexué est très vaste cette première phase sera beaucoup plus importante ; elle présentera des boucles de retour sur le choix des diploïdes à tétraploïdiser en fonction des aptitudes à la combinaison avec les apomictiques révélées par les diallèles de groupe de la 2^e phase (cf. plus bas).

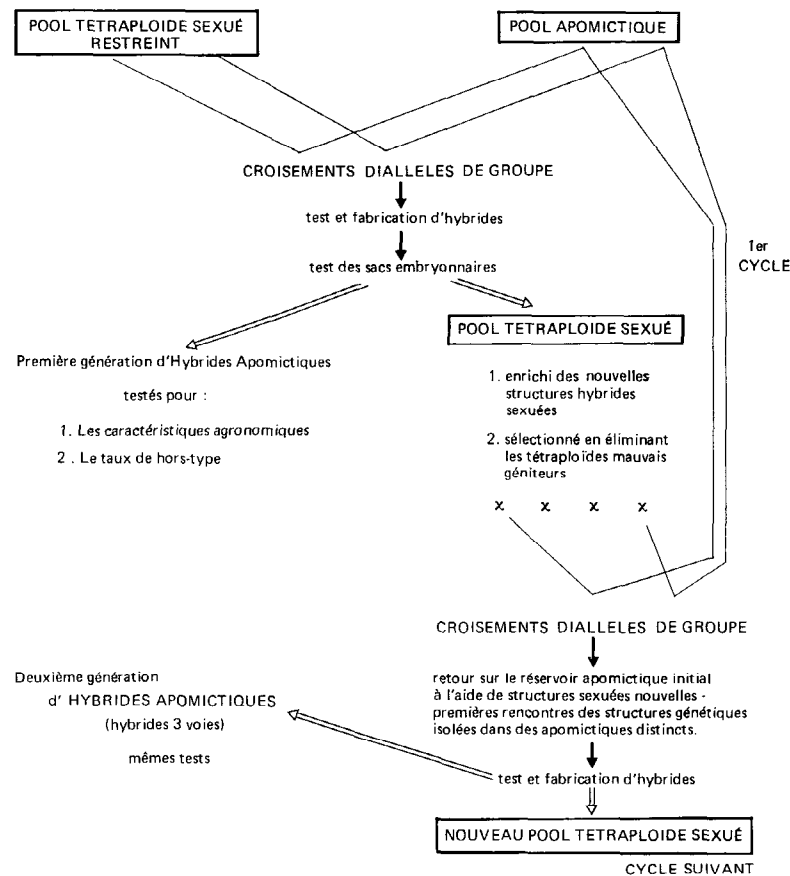
Remarquons que le schéma d'amélioration d'un complexe apomictique où le pool tétraploïde apomictique initial est restreint et le pool diploïde sexué prépondérant est plus laborieux du fait de tétraploïdisations répétées choisies en fonction des informations acquises dans la phase 2.

Dans ce dernier cas l'amélioration porte essentielle-

ment sur les formes sexuées diploïdes et tétraploïdes, les apomictiques n'étant que le moyen de fixer les hybrides. Dans le cas du complexe *Panicum* par contre on attend peu de progrès des formes sexuées initiales en elles-mêmes et beaucoup des transformations et des combinaisons des apomictiques entre eux par le transit des formes sexuées. L'ambition de la phase 1 est d'introduire la sexualité par le biais de génotypes satisfaisants ; de coûteux efforts d'amélioration des sexués en eux-mêmes n'apporteront que des progrès peu sensibles par rapport à ce qui est attendu du brassage des gènes extraits du pool apomictique.

2.3.2. Les cycles d'amélioration successifs

Un cycle élémentaire de la 2^e phase peut-être schématisé ainsi :



C'est au cours de ces cycles successifs que les progrès importants sont attendus. La durée d'un cycle est de 2 ou 3 ans suivant que les hybrides du diallèle de groupe sont testés pour leur valeur agronomique sur un ou deux ans.

Il faut remarquer, (et ce point est fondamental et caractéristique de cette phase), que le diallèle de groupe produit :

1. Des informations sur les aptitudes à la combinaison des tétraploïdes sexués vis-à-vis des apomictiques.
2. Des hybrides apomictiques qui peuvent être testés et éventuellement multipliés immédiatement.
3. Des tétraploïdes hybrides sexués qui vont amplifier la variabilité du pool génique sexué grâce à l'introduction de structures géniques originaires du pool apomictique, et servir de base au cycle suivant.

Ainsi ce cycle permet un enrichissement régulier du pool tétraploïde sexué, contrairement aux cycles des sélections récurrentes des plantes allogames qui restreignent progressivement la variabilité. Nous reviendrons plus loin sur la comparaison avec les schémas de sélection des plantes allogames.

Chaque cycle produit des hybrides apomictiques améliorés ; on peut s'attendre à ce que les générations successives d'hybrides apomictiques :

1. Conduise à une diminution des taux de hors-types.
2. Recombine de plus en plus des caractéristiques avantageuses antérieurement dispersées dans l'ensemble des apomictiques initiaux.

2.3.3. Etablissement et multiplication des variétés (3^e et 4^e phases)

Des expérimentations complémentaires permettront d'apprécier les voies d'utilisation des hybrides apomictiques et les conditions d'obtention des graines. Il s'agit de choisir entre les options suivantes :

a) Culture pure d'une descendance apomictique

Si le taux de hors-types est bas la production de semences ne demande aucune précaution particulière et peut se faire en grandes surfaces cultivées de façon homogène avec l'hybride considéré. Ce champ semencier peut être installé à partir des graines de l'hybride et récolté en vrac.

Si le taux de hors-types est élevé il faut obtenir une descendance hors-type de la meilleure qualité possible, c'est-à-dire tester des hybrides apomictiques dont l'interpollinisation libre conduit à une valeur moyenne des hors-types la meilleure possible. Il faut donc ajouter une 3^e phase à l'amélioration, du type diallèle réalisé par des parcelles d'isolement de façon à déterminer les couples d'hybrides apomictiques à interpolliniser. Ces couples ainsi déterminés, des champs biclonaux, installés par éclats de souche et intercalant les deux hybrides serviront à la production de semences. Les graines seront récoltées séparément sur chaque clone.

b) Composite d'hybrides apomictiques

Les cultures monospécifiques qui conduisent à une sécurité maximum pour la production, vis-à-vis des parasites connus ou inattendus et des aléas du milieu, sont des populations (mélanges de génotypes). Ceux-ci doivent être choisis pour leur diversité génétique dans la gamme d'hybrides susceptibles d'accepter les mêmes rythmes et techniques d'exploitation et s'associant convenablement en cultures mélangées.

Ainsi une 4^e phase d'amélioration sera destinée à déterminer, à partir des séries d'hybrides apomictiques obtenus le meilleur composite à constituer. Ces tests seront des analyses de compétition et d'interaction génotype-milieu. La stabilité du composite au cours de générations successives est à analyser pour connaître le rythme de remplacement des variétés et s'il est possible au cultivateur d'être un certain temps son propre producteur de semences.

Le mélange de graines à distribuer sera constitué à partir des lots de semences produits comme il est indiqué dans le paragraphe a).

2.3.4. Délais de réalisation du programme d'amélioration

La première phase présente une incertitude au niveau de la durée nécessaire à l'obtention des tétraploïdes sexués à partir des diploïdes hybrides synthétisés. Approximativement en 5 ans un pool tétraploïde sexué restreint d'un bon niveau doit être obtenu. Les étapes et opérations de réalisation suivantes :

1) Diallèles et polycross diploïdes, réalisation et essais : 3 ans.

2) Fabrication des descendance hybrides, choix en pépinière des meilleures plantes, multiplication et traitement à la colchicine : 1 an.

3) Sélection et multiplication des secteurs tétraploïdes des plants mixoploïdes de départ : 1 an.

Il convient de remarquer qu'une première vague de tétraploïdes sexués digéniques existe déjà à l'ORSTOM. Elle comprend 6 génotypes : K189.T ; K189 S1T ; K189 S2T ; T44.T ; T35.T, T34.T. Sa diversité couvre suffisamment de la variabilité sexué initiale pour que l'initiation de la 2^e phase soit faite.

La deuxième phase est constituée de cycles dont la durée peut être de 3 ans.

1) Obtention des diallèles de groupes et fabrication d'hybrides 1 an.

2) Test des descendance hybrides 2 ans.

A chaque cycle (tous les 3 ans) des hybrides peuvent être soumis à des essais de prévilgarisation en grande surface. Si ces tests durent 3 ans, cela signifie que 6 ans suffisent pour assurer la diffusion d'hybrides, à partir de la réalisation du premier diallèle de groupe, car les multiplications de semences peuvent commencer dès les années de test de prévilgarisation.

Les éléments du premier diallèle de groupe ont été réalisés et une première génération d'hybrides apomictiques est déjà à l'essai. Un second diallèle de groupe, intégrant des hybrides sexués en plus des tétraploïdes digéniques de départ sera établi à la fin de l'année 1973. Cela veut dire que des cultures pures d'hybrides apomictiques améliorés seront réalisables sur de très grandes surfaces dès 1979.

La troisième phase (choix des composantes des champs semenciers biclonaux) peut démarrer dès le test et la multiplication de la première génération hybride et la formule des champs semenciers obtenue 3 ans après chaque génération hybride. Il faut noter que le choix d'un hybride apomictique se fait d'abord sur la valeur agronomique du clone obtenu par multiplication végétative de la plante hybride initiale et ensuite sur la déperdition de valeur liée aux hors-types et que le test des pollinisateurs en champ semencier est destiné à corriger. On peut s'attendre à ce que la nécessité de cette 3^e phase disparaisse progressivement par le renforcement de l'apomixie des hybrides issus au cours des cycles successifs.

La quatrième phase (détermination des formules de composite) constitue la phase ultime d'amélioration. Elle exige des analyses plus laborieuses et éprouvées sur un plus grand nombre d'années. Elle peut être démarrée dès le début de la 2^e phase d'amélioration et n'apparaîtra nécessaire pour la vulgarisation que bien après l'extension importante de la culture fourragère à base de *Panicum*.

2.4. COMPARAISON AVEC LES SCHÉMAS D'AMÉLIORATION DES PLANTES ALLOGAMES

On peut considérer deux types de programme d'amélioration des plants allogames, destinés à la production d'hybrides ou de variétés synthétiques ; l'un qu'on pourrait appeler classique, l'autre plus moderne, le programme diallèle généalogique de DEMARLY (1972). Nous ne présenterons pas ici les schémas de sélection massale ou de sélection récurrente qui ne conduisent pas aux mêmes types de variétés.

2.4.1. Schéma classique

L'objectif est d'obtenir rapidement des lignées suffisamment fixées pour permettre la production d'hybrides ou de variétés synthétiques avec une bonne stabilité et une bonne répétabilité. Un degré de fixation élevé des lignées permet une mesure précise des aptitudes à la combinaison. Cette phase de fixation doit conduire à des lignées susceptibles de produire des descendances hybrides en quantités suffisantes.

Ainsi, après une phase de consanguinité, plus ou moins étendue suivant les espèces étudiées, des éliminations importantes auront été faites en pépinières, faute de pouvoir maintenir l'énorme matériel obtenu dans ces schémas généalogiques. Pratiquement on arrive ainsi à constituer des lignées présentant une bonne balance interne. La phase suivante est un test des aptitudes à la combinaison (croisement diallèle) qui permet de déterminer les meilleures formules hybrides à partir des évaluations des aptitudes générales et spécifiques à la combinaison.

La faiblesse de ce schéma résulte de la fixation aveugle aux aptitudes spécifiques disponibles dans le matériel initial. Sélectionnant en priorité pour les balances internes, les bonnes balances de relation potentielles peuvent ne pas être retrouvées en fin de programme.

2.4.2. Diallèle généalogique (DEMARLY 1972)

Ce schéma tente de pallier aux faiblesses du programme précédent en contrôlant les phases de fixation à l'aide de tests diallèles qui permettent de choisir dans le schéma généalogique les têtes de lignées qui sont sources d'aptitudes spécifiques et retenir ainsi le plus possible les balances de relation potentielles présentes dans le pool génétique de départ.

Les premiers diallèles étant construits sur des plantes très hétérozygotes les évaluations des aptitudes

à la combinaison présentent une assez forte imprécision, celle-ci devenant de moins en moins importante au cours des générations successives.

Malgré cette faiblesse ce schéma permet de mener la fixation en perdant le moins possible des balances de relation potentielles. Ce schéma permet aussi, grâce à un meilleur choix des lignées en cours de fixation, de restreindre le matériel entretenu au cours de la fixation généalogique. Le prix payé pour ces avantages est :

- 1) un ralentissement du rythme des fixations (à cause de l'introduction des diallèles).
- 2) le coût de réalisation des diallèles.

2.4.3. Comparaison des programmes d'amélioration

a) Schéma classique et schéma *Panicum*

L'obtention de la première vague d'hybrides exige approximativement le même délai dans les deux schémas : la phase généalogique a la même durée que la première phase *Panicum*, et le test diallèle final correspond au premier cycle de la 2^e phase *Panicum*.

Trois différences notables :

1. La production de semences hybrides est coûteuse dans le cas des plants allogames.
2. L'introduction de matériel nouveau nécessite de recommencer le même schéma généalogique alors que les cycles successifs intègrent naturellement les sources génétiques nouvelles dans le schéma *Panicum*.
3. Les générations successives sont appauvrissantes dans le schéma classique alors que chez *Panicum* la fraction d'hybrides sexués enrichit à chaque cycle le pool sexué, par ailleurs amélioré en fonction des tests d'aptitude à la combinaison.

b) Diallèle généalogique et schéma *Panicum*

Chaque cycle est de durée analogue dans les deux schémas. La réalisation de trois cycles du diallèle généalogique correspond à la première phase et au premier cycle du schéma *Panicum*. Le degré de fixation réalisé par le diallèle généalogique (3 générations) n'est pas très avancé.

Les différences sont les suivantes :

1. Toujours les problèmes de production des semences hybrides.
2. L'introduction de matériel nouveau déséquilibre le système.
3. Chaque cycle restreint la variabilité initiale.
4. L'homogénéité des hybrides produits à partir des lignées issues du 3^e cycle du diallèle généalogique est encore très faible.

CONCLUSIONS

L'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum* peut se faire efficacement et rapi-

dement à l'aide de schémas de sélection qui leur sont propres. Ces schémas sont plus souples que les méthodes d'amélioration des plantes allogames car ils permettent l'introduction dans chaque cycle de génotypes nouveaux. Il y a enrichissement et un cumul des améliorations par le biais du pool tétraploïde sexué.

Les problèmes pratiques de production de semences hybrides sont simplifiés grâce à la production récurrente de structures d'emblée apomictiques.

Les structures sexuées de la première phase et les diallèles de groupes permettent de renforcer la démarche d'amélioration par une connaissance génétique plus précise.

Enfin la réalisation des diallèles de groupe peut être très fractionnée et le schéma laisse très libre le sélectionneur pour choisir qualitativement les géniteurs apomictiques qu'il veut unir par le relais des sexués.

Ce schéma peut donc être en grande partie un classement d'opérations plus ou moins ponctuelles et non un lourd mécanisme non fractionnable. C'est probablement là un des plus grands avantages offerts par les complexes agamiques que d'être dégagé de lourdes opérations d'ensemble (que l'on trouve également dans les schémas d'amélioration de populations). Enfin ce programme peut être considéré comme l'indication ordonnée des précautions et des contrôles nécessaires de la biologie de la reproduction des structures hybrides créées : le contrôle cytologique des sacs embryonnaires et l'observation sur le terrain des fréquences de hors-types. Enfin l'efficacité attendue de tels schémas peut encourager valablement les recherches fondamentales qui tendent à conférer l'apomixie à des espèces allogames.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM le 18 avril 1975.

BIBLIOGRAPHIE

COMBES (D.) – 1972 – Polymorphismes et modes de reproduction dans la section des *maximae* du genre *Panicum* (graminées) en Afrique. Thèse de Doctorat es-sciences, Faculté d'Orsay, Paris, *Mémoires ORSTOM*, n° 77.

COMBES (D.) et PERNÈS (J.) – 1970 – Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, 782-785.

DEGRAS (L.) et DOUSSINAULT (G.) – 1969 – L'herbe de guinée ; orientations possibles de la sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, 19, 3, 239-263.

DEMARLY (Y.) – 1972 – Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Am. Plantes* 22, 2, 187-200.

I.E.M.V.T. – ORSTOM (1975) – revue de l'I.E.M.V.T. n° 2, t. 28.

PERNÈS (J.) – 1970 – Etude du mode de reproduction : Apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, Paris, n° 9, 66 p.

PERNÈS (J.) – 1972a – Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique : la section des *maximae* du genre *Panicum*. Thèse de Doctorat es-sciences, Faculté d'Orsay, Paris. *Mémoires ORSTOM*, n° 75.

PERNÈS (J.) – 1972b – Système de reproduction et amélioration du *Panicum maximum*, communication au Colloque de la Société Génétique de France, Strasbourg.

PERNÈS (J.) et COMBES (D.) – 1970 – Incidence des systèmes de multiplication sur la répartition et variabilité phénotypique du *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 14, 13-34.

PERNÈS (J.), RÉNÉ-CHAUME (R.), SAVIDAN (Y.) – 1973 – Genetic Analysis of sexual and apomict *Panicum maximum* (Communication to the XIIIth Congress of Genetics).

RÉNÉ-CHAUME (R.), PERNÈS (J.), COMBES (D.), RÉNÉ (J.) – 1973 – Breeding *Panicum maximum*, Crop Science.

SAVIDAN (Y.) – 1973 – Etude des sacs embryonnaires de *Panicum maximum* hybrides et naturels.

SMITH (R.L.) – 1972 – Sexual Reproduction in *Panicum* Jacq. *Crop Science*, 12, 5, 624-627.

WARMKE (H.E.) – 1954 – Apomixis in *Panicum maximum*. *Amer. J. Bot.* 41, 5-11.