

RECHERCHES SUR L'ELEVAGE BOVIN EN ZONE TROPICALE HUMIDE  
RESEARCH ON CATTLE PRODUCTION IN HUMID TROPICAL COUNTRY

Colloque de BOUAKE - République de Côte d'Ivoire

18 - 22 Avril 1977

*PANICUM MAXIMUM* : MODELE DE MANIPULATION GENETIQUE  
D'UNE GRAMINEE FOURRAGERE APOMICTIQUE

M Régine CHAUME

88

Yves SAVIDAN 27 JUIN 1979

ORSTOM, R. A. D. O. P. M.  
République de Côte d'Ivoire  
Collection de Référence

n° 9701 DAPU

**PANICUM MAXIMUM : MODELE DE MANIPULATION GENETIQUE D'UNE GRAMINEE  
FOURRAGERE APOMICTIQUE**

Régine CHAUME et Yves SAVIDAN

La variabilité naturelle du *Panicum maximum* est organisée selon un schéma qui semble pouvoir être généralisé à l'ensemble des graminées aposporiques. Ses grandes étapes sont la tétraploïdisation récurrente, une phase sexuée tétraploïde temporaire et l'haploïdisation. Ces processus naturels sont optimisés dans un schéma d'amélioration génétique, spécifique des complexes agamiques, le contact entre sexualité et apomixie au niveau tétraploïde en constituant la phase prépondérante.

Des diallèles successifs, entre groupes tétraploïdes sexués et apomictiques, permettent de constituer une collection d'hybrides, dont un sur deux est apomictique et par conséquent directement utilisable.

Les analyses quantitatives montrent que dans la réalisation de ces essais, le choix des parents apomictiques est déterminant. La productivité - matière sèche totale - de l'hybride, en particulier, est largement liée à ce choix.

Confirmant l'efficacité du schéma théorique, des hybrides deux, trois et quatre voies, intégrant dans leur génome des caractéristiques d'un, deux ou trois apomictiques naturels différents, ont déjà été obtenus. L'apomixie permet la fixation indéfinie de la vigueur de ces hybrides en même temps qu'une multiplication par graines aisément réalisable par l'utilisateur lui-même.

L'espèce *Panicum maximum* constitue, selon la définition de BABCOCK et STEBBINS (1938), un bon exemple de complexe agamique : les formes diploïdes, peu fréquentes, sont entièrement sexuées, et tous les types polyploïdes sont apomictiques. Chez cette espèce, comme chez la majorité des autres graminées fourragères du monde intertropical, le mode de reproduction apomictique est une aposporie - le sac embryonnaire non réduit étant issu d'une cellule somatique - suivie d'une parthénogénèse - l'oosphère se développant en embryon sans fécondation. Cette apomixie est dite obligatoire quand la descendance issue de graines est parfaitement homogène et identique à la plante mère. Dans le cas du *Panicum maximum*, l'apomixie est facultative, un faible taux de sexualité résiduelle conduisant à quelques hors-types dans les descendance, hors-types en nombre insuffisant toutefois pour permettre une recombinaison efficace ( WARMKE 1954, COMBES et PERNES 1970, COMBES 1975, PERNES et al. 1975a).

Le polymorphisme observé dans les populations naturelles de cette plante apomictique est étonnant. Près de 600 clones sont actuellement conservés en collection, sur le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire. Les études de taxonomie numérique - analyse en composantes principales, analyse factorielle des correspondances, nuées dynamiques - réalisées sur ce matériel, ont permis de cartographier le polymorphisme. Ceci a notamment pour résultat de caractériser des types de populations bien différentes. Les populations marginales sont très monomorphes ( comme en Côte d'Ivoire ), alors que les populations d'Afrique de l'Est ( Kenya et Tanzanie ) présentent dans l'ensemble une grande variabilité. Là encore les structures peuvent être nettement différenciées, certaines de ces populations étant très polymorphes, avec des formes intermédiaires entre *Panicum maximum* et les espèces apparentées, tandis que d'autres, dont le polymorphisme est plus modéré sont constituées de diploïdes sexués et de tétraploïdes apomictiques en mélange.

Avec l'étude du polymorphisme, l'étude de l'apomixie et des relations entre niveaux de ploïdie et modes de reproduction sont évidemment les points essentiels pour comprendre le fonctionnement du complexe agamique et savoir le manipuler. Le maintien du polymorphisme semble s'expliquer par le fait que ce groupe végétal, bien que lié à l'apomixie, ait conservé un contact avec la sexualité. Le schéma d'évolution et d'organisation de la variabilité proposé ici vise à montrer ce que peut être ce contact continu entre apomixie et sexualité.

Les différents processus naturels qui en constituent l'ossature : polyploïdisation, croisements au niveau tétraploïde et haploïdisation, ont été pris en considération dans l'élaboration du schéma d'amélioration qui est présenté plus loin. Les différentes étapes en ont été optimisées du fait du choix que l'utilisateur peut faire dans la variabilité disponible. Les résultats de l'application de ce schéma seront présentés en conclusion.

### Le schéma d'évolution

Comment se crée et s'entretient la variabilité du complexe agamique ? ( figure 1 ). Des petites populations diploïdes sexuées et des tétraploïdes apomictiques coexistent dans la nature, en certains points particuliers ( Tanzanie dans le cas du *Panicum maximum* ) Les types sexués étant très allogames, la pollinisation de diploïdes par des tétraploïdes apomictiques voisins peut être effective. Ces croisements donnent un certain nombre de descendants tétraploïdes par fécondation d'un gamète femelle non réduit. Ce processus, qu'on appelle la tétraploïdisation récurrente, est encore en cours d'étude dans le cas des *Panicum*. Il a déjà été utilisé avec succès dans un autre groupe agamique pour obtenir des tétraploïdes sexués (HARLAN et al. 1964). Le fonctionnement de gamètes femelles non réduits est un phénomène très courant, généralement lié à la distance génétique entre les plantes croisées (HARLAN et DE WET 1975).

L'étape ultérieure résulte de la situation créée par l'apparition, au niveau tétraploïde, de plantes sexuées. On a pu démontrer, par un modèle simple de génétique des populations, que la sexualité disparaissait rapidement de la population apomictique (PERNES 1970, 1975). Mais que se passe-t'il pendant les toutes premières générations ? Un croisement entre un tétraploïde sexué et un tétraploïde apomictique donne très généralement une descendance où plantes sexuées et plantes apomictiques ségrègent dans le rapport 1:1. Des formes nouvelles sont ainsi créées et immédiatement fixées par l'apomixie.

Si l'efficacité de la tétraploïdisation récurrente est sans doute liée à la distance génétique entre les plantes qui se croisent, de même cette distance a-t-elle des conséquences sur la deuxième phase du schéma que nous venons de considérer. En effet, si les plantes tétraploïdes sexuées et apomictiques sont très différentes, un grand nombre d'anomalies chromosomiques peuvent être observées dans les descendance, soit directement parmi la F1, soit dans les produits des hybrides F1. Parmi ces anomalies l'apparition de types haploïdes est possible, ces haploïdes étant appelés dihaploïdes parce qu'issus de tétraploïdes. Certaines de ces plantes sont vigoureuses, fertiles et entièrement sexuées. L'analogie phénotypique, le comportement méiotique, laissent suggérer que les diploïdes naturels pourraient avoir une origine dihaploïde récente.

Le cycle ainsi formé, cycle sexué au sein d'un complexe agamique, assure sans doute pour l'essentiel l'entretien de la variabilité. Des processus secondaires, telle l'augmentation de la sexualité de certains apomictiques facultatifs peuvent également jouer un rôle en certains points particuliers de l'aire d'extension du groupe végétal.

## Le schéma d'amélioration

L'étude des mécanismes qui régissent la variabilité naturelle est le préalable indispensable à la construction d'un schéma d'amélioration, et l'étude des structures des populations (polymorphisme d'une part, organisation reproductive d'autre part) guide le choix des couplages à réaliser, dans l'application de ce schéma, entre formes différentes.

L'essentiel du schéma (figure 2), après l'étude des potentialités du pool sexué diploïde et doublement chromosomique des meilleurs diploïdes obtenus, est constitué par les cycles d'hybridation entre formes tétraploïdes sexuées et formes tétraploïdes apomictiques. Dans ce que nous appelons diallèle de groupes (DG), tous les croisements possibles entre un groupe de plantes sexuées et un groupe de plantes apomictiques sont réalisés. Ceci permet d'obtenir, en plus des produits hybrides attendus, des informations précieuses sur les aptitudes à la combinaison des deux groupes. Chacun de ces diallèles produit des hybrides sexués et des hybrides apomictiques. On peut donc successivement obtenir des hybrides apomictiques qui intègrent des caractéristiques apportées par une plante sexuée et un, deux ou trois apomictiques naturels différents ( PERNES et al. 1975 b).

Le premier essai diallèle de ce type a été réalisé en 1974, huit plantes sexuées tétraploïdes ayant été croisées avec huit apomictiques naturels, choisis pour représentant autant qu'il était possible avec un échantillonnage restreint, la variabilité de la collection d'Adiopodoumé.

Des analyses quantitatives effectuées sur les hybrides obtenus dans cet essai, il ressort que :

- a) les sexués qui sont déjà de nature hybride donnent plus de descendants que les tétraploïdes sexués directement issus de diploïdes par doublement à la colchicine,
- b) on observe une grande variabilité entre descendants et aussi une grande variabilité des aptitudes à la combinaison,
- c) l'action de l'apomictique est prépondérante, ces plantes se classant en deux groupes, fonction de leur distance génétique avec le pool sexué : ce sont les apomictiques les plus éloignés de ce pool sexué qui donnent la plus grande variabilité dans leurs descendances,
- d) seule l'aptitude générale de l'apomictique est significative pour la productivité ( matière sèche totale ). Ceci permet de classer les clones et donc de guider le choix du sélectionneur. La présence d'une variabilité importante dans les descendances ouvre un éventail de plantes nouvelles qui est propice au progrès rapide de la sélection (CHAUME 1977).

Les analyses cytologiques effectuées sur ces mêmes plantes ont montré que :

- a) le choix des parents apomictiques est à l'origine de nombreuses anomalies chromosomiques,
- b) des dihaploïdes sexués fertiles et vigoureux peuvent être obtenus dans les descendances,
- c) chez les hybrides tétraploïdes, les plantes sexuées et les plantes apomictiques ségrègent dans le rapport 1:1 (SAVIDAN 1977)

Les produits de l'application du schéma d'amélioration du *Panicum maximum* constituent aujourd'hui une collection d'environ 400 hybrides, 2, 3 ou 4 voies.

Les potentialités d'un apomictique naturel de notre collection, le K 187B, qui est originaire de Tanzanie, ont été comparées en exploitation intensive irriguée et fertilisée, à celles de quatre autres espèces fourragères, dans un essai entrepris par l'ITEMVT à la ferme des cultures irriguées de Tombokro ( Côte d'Ivoire ). Ce clone, en trois ans, a montré une productivité (matière sèche totale) de 30% supérieure à celle du *Pennisetum purpureum* et du *Brachiaria mutica*, de 80% supérieure à celle du *Melinis minutiflora* et de 173% supérieure à celle du *Stylosanthes gracilis* (ROBERGE et al., 1974).

En essai comparatif, et dans les conditions expérimentales d'Adiopodoumé, qui sont celles de la basse Côte d'Ivoire, les meilleurs hybrides ont une productivité près de deux fois supérieure à celle du clone témoins K187B dont il vient d'être question. L'apomixie associe la fixation indéfinie de la vigueur de ces plantes à la propagation par graines. L'installation par semis a déjà été réalisée avec succès, à Adiopodoumé et au Centre de Recherches Zootechniques de Bouaké. Tous ces facteurs permettent assurément d'envisager une production fourragère à base de *Panicum maximum* chaque fois que l'exploitation intensive se justifie et si l'on est en mesure d'assumer les contraintes liées à cette intensification ( fumure azotée, irrigation éventuelle, rythme d'exploitation bien défini ) (PERNES et al. 1975c).

L'exemple du *Panicum maximum* peut être considéré comme un modèle. Les études réalisées aux Etats-Unis depuis les années 60, sur un certain nombre d'autres graminées fourragères aposporiques, ont montré que les processus biologiques et évolutifs étaient certainement comparables. Le mode de reproduction du *Panicum maximum*, c'est aussi le mode de reproduction de nombreuses espèces des genres *Brachiaria*, *Andropogon*, *Cenchrus*, *Pennisetum*, *Paspalum*, *Melinis*, *Eragrostis*, *Cynodon*, pour n'en citer que quelques uns parmi les plus connus. D'une manière plus générale, on peut considérer que l'apospore est une caractéristique des Andropogonées et des Panicées (BROWN et EMERY 1958).

Entre les diploïdes sexués et les tétraploïdes apomictiques des transferts géniques sont possible dans les deux sens, du diploïde vers le tétraploïde et du tétraploïde vers le dihaploïde. De ce contact entretenu dans la nature entre sexualité et apomixie, il

résulte que malgré la barrière de ploïdie, ces deux types de plantes ont conservé une très forte compatibilité de fonctionnement. Les croisements réalisés entre des tétraploïdes sexués issus par doublement chromosomique des diploïdes naturels et les tétraploïdes apomictiques donnent en effet toujours des hybrides viables, quels que soient les parents choisis. L'apomixie et la polyploïdisation ne constituent pas un obstacle à la manipulation du complexe agamique aux fins d'amélioration génétique.

Enfin, sur le plan de l'application, la méthodologie utilisée chez *Panicum* qui a conduit à l'obtention d'hybrides apomictiques 2, 3 et 4 voies de bonne qualité, est-elle aussi transposable chez les autres espèces aposporiques. Dans le genre *Cenchrus*, un tel schéma a déjà conduit à la commercialisation d'une variété nouvelle ( BASHAW 1975 ).

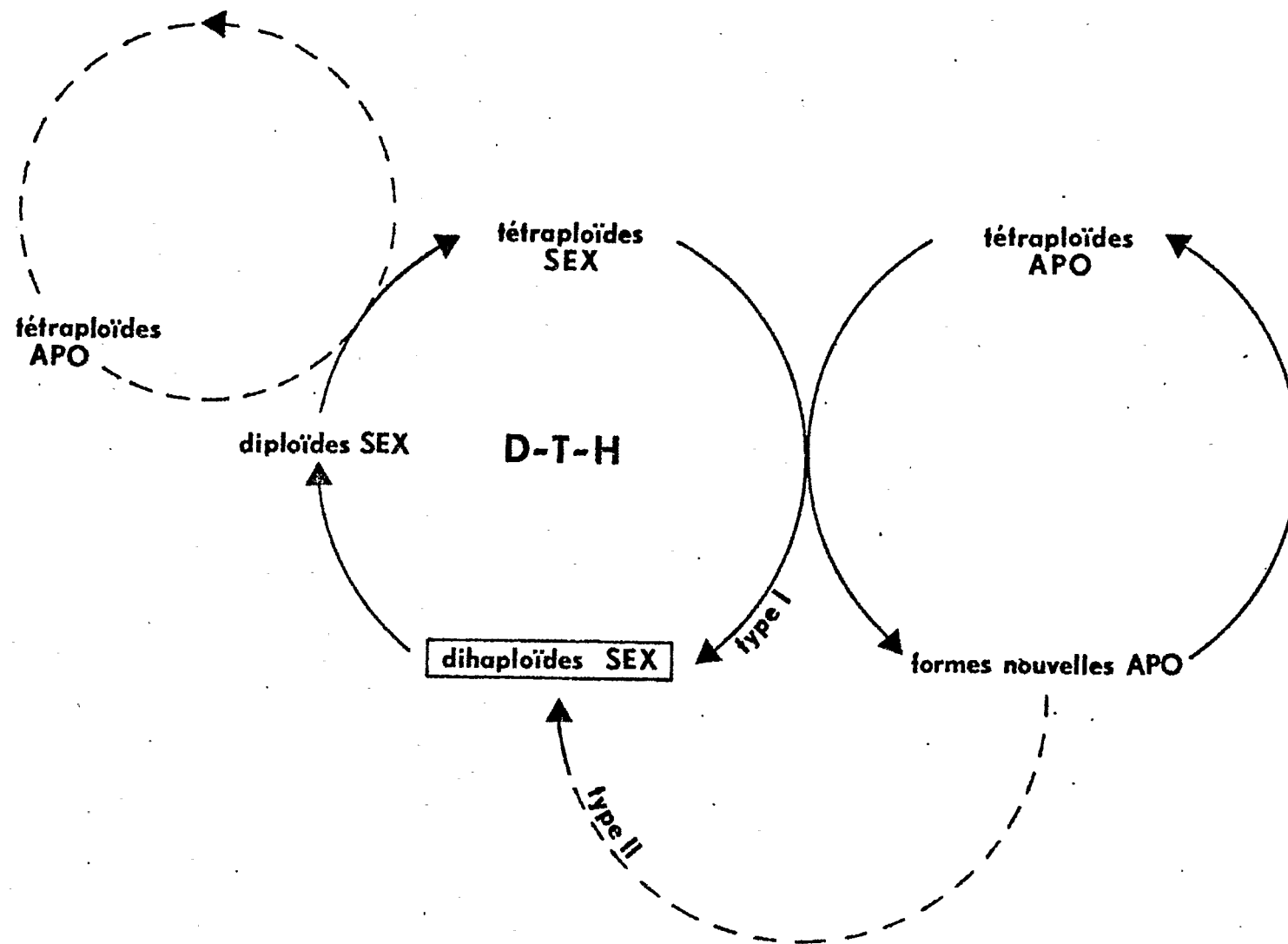
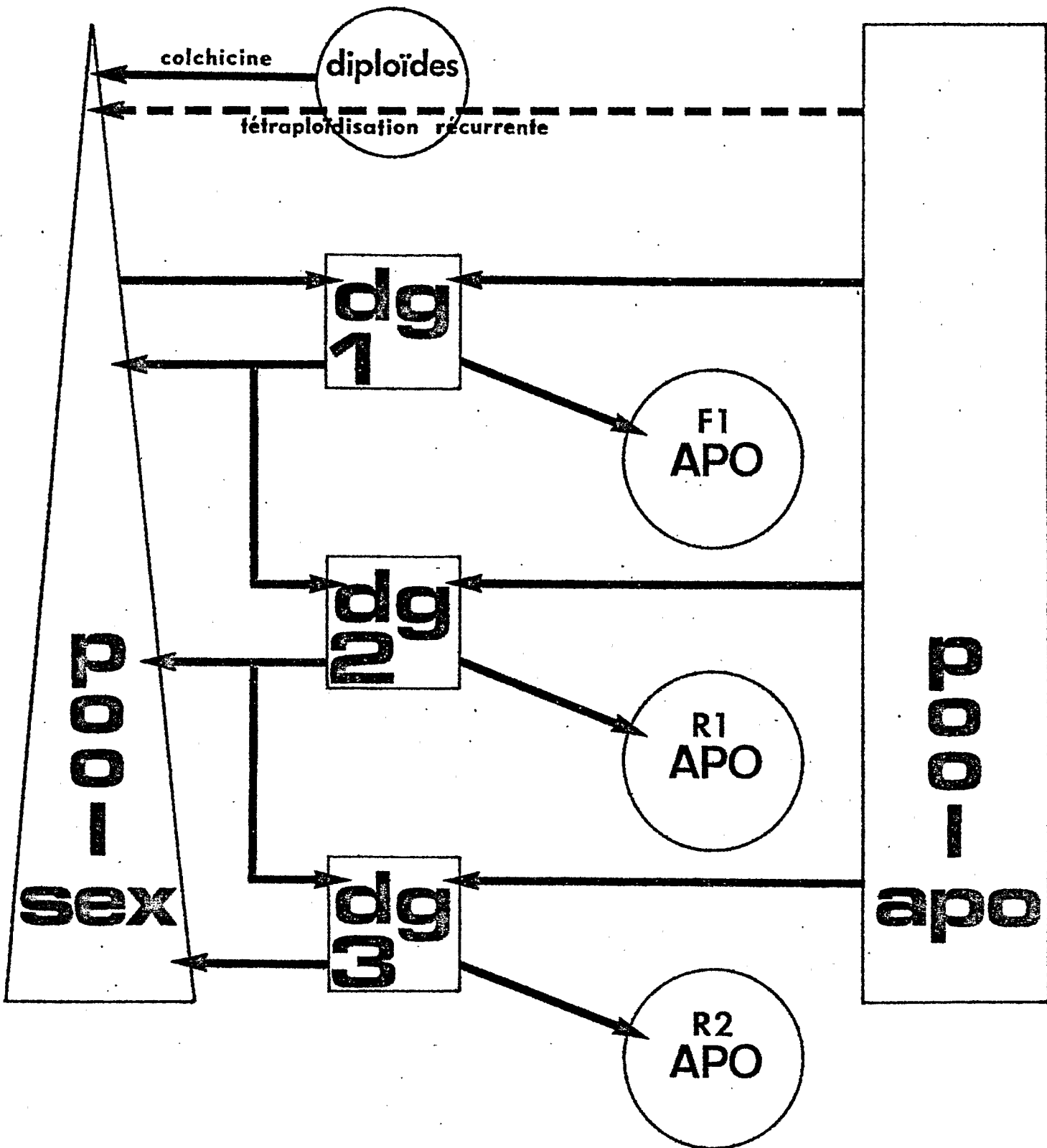


Fig.1 - Fonctionnement des cycles diploïdes-tétraploïdes-haploïdes (D-T-H) : Polyploïdisation par le processus de tétraploïdisation naturelle récurrente (en haut à gauche) et haploïdisation par hybridation (types I et II, voir texte).





BIBLIOGRAPHIE

- BABCOCK E.B. et STEBBINS G.L., 1938 - The american species of *Crepis* : their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Carnegie Inst. Washington, Publ.n°504 200 p.
- BASHAW E.C., 1975 - Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses. In "Tropical Forages In Livestock Productions Systems" ASA Special Publ.n°24 : 23-30.
- BROWN W.V. et EMERY W.H.P., 1958 - Apomixie in the Gramineae : Panicoideae. Amer.J.Bot., 45 : 253-263.
- CHAUME R., 1977 - Analyse génétique des descendants de croisements sexués x apomictiques chez *Panicum maximum*. I. Hérité de quelques caractères quantitatifs. (soumis à publication).
- COMBES D., 1975 - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique. Mémoires ORSTOM, Paris, 77, 100p.
- COMBES D. et PERNES J., 1970 - Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. C.R.Acad.Sci.Paris, série D, 270 : 782-785.
- DE WET J.M.J., 1968 - Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies. Evolution 22 : 394-397.
- HARLAN J.R., BROOKS M.H. BORGAONKAR D.S. et DE WET J.M.J., 1964 - Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. Bot.Gaz., 125 : 41-46.
- HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1975 - On a wing and a prayer : the origins of polyploidy. Bot.Rev., 41 : 361-390.
- PERNES J., 1970 - Etude du mode reproduction : apomixie facultative, du point de vue de la génétique des populations. Travaux et documents ORSTOM, 9, 66 p.
- PERNES J., 1975 - Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées). Mémoires ORSTOM, 75, 108p.
- PERNES J., COMBES D., RENE-CHAUME R. et SAVIDAN Y., 1975a - Biologie et populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq. Cah.ORSTOM sér.Biol., X(2) : 77-89.
- PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J. et SAVIDAN Y., 1975b - Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. Cah.ORSTOM, sér.Biol., X(2) : 67-75.
- PERNES J., RENE J., RENE-CHAUME R., LETENNEUR L., ROBERGE G. et MESSAGER J.L., 1975c - *Panicum maximum* Jacq. et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. Rev.Elev.Méd.Vét.Pays trop., 28(2) : 239-264.

ROBERGE G., RAFFIN Y., LETENNEUR L. et CADOT R., 1974 - Ferme des cultures irriguées de Tombokro. Bilan de 3 années d'exploitation (productivité). Note provisoire n°5, CRZ, BOUAKE, multigr. 14 p., 3 annexes, 14 graph.

SAVIDAN Y., 1977 - Analyse génétique des descendants de croisements sexués x apomictiques chez *Panicum maximum*. II. Nombres chromosomiques et modes de reproduction (soumis à publication).

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