

ÉTUDE DU MODE D'HÉRÉDITÉ DE LA PRÉCOCITÉ CHEZ LE MIL PÉNICILLAIRE (*PENNISETUM TYPHOIDES* STAPF et HUBB.)

II. DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DES VARIATIONS DE PRÉCOCITÉ DES MILS DU GROUPE SOUNA *

par

A.-F. BILQUEZ

Directeur de Recherches (ORSTOM)

J. CLÉMENT

Assistant Technique (ORSTOM)

Les mils cultivés au Sénégal sont classés par les paysans africains en deux groupes : les « souna » et les « sanio » en fonction du degré de tardivité plus ou moins grand qu'ils possèdent.

Le semis des mils au Sénégal a lieu, selon la date d'arrivée des pluies, entre le début juin et la mi-juillet. La récolte des « souna » a lieu en octobre, c'est-à-dire 80 à 110 jours après le semis ; celle des « sanio » a lieu seulement en novembre, c'est-à-dire 120 jours au moins après le semis.

La différence de précocité que l'on observe entre « souna » et « sanio » tient en réalité au fait que les mils de ces deux catégories possèdent une sensibilité différente vis-à-vis de la longueur du jour. Il se trouve que, compte tenu de la date du semis des mils au Sénégal, les conditions d'éclairement nécessaires aux « sanio » pour pouvoir passer du stade végétatif au stade reproductif ne peuvent être obtenues qu'à partir d'une date telle que l'intervalle semis-épiaison apparaît obligatoirement beaucoup plus long pour les « sanio » que pour les « souna » dont les exigences vis-à-vis de la durée journalière d'éclairement sont différentes (2).

Les résultats des croisements que nous avons effectués entre mils « souna » et mils « sanio » (1), ceux observés par BURTON (3) (4) à la suite du croisement de mils qui avaient apparemment les mêmes comportements photopériodiques que ceux des « souna » et des « sanio », montrent que les différences de réaction à la durée journalière d'éclairement que l'on note entre ces deux groupes de mils seraient placées sous le contrôle de gènes additifs sans dominance (une paire d'allèles seulement dans le cas du croisement que nous avons étudié, deux à trois paires d'allèles dans le cas des croisements étudiés par BURTON).

Mais il existe, en plus de la différence de précocité qui permet de distinguer les « souna » et les « sanio », une variabilité interne du caractère de précocité, propre à chacun de ces deux groupes. On connaît des variétés de « souna » dont la récolte peut avoir lieu 60 à 65 jours après le semis alors qu'il faut attendre 90 à 100 jours pour d'autres variétés pourtant semées à la même époque. Parallèlement, on connaît chez les « sanio » des variétés dont la récolte peut avoir lieu 120 à 130 jours après le semis alors que, pour d'autres, elle ne peut avoir lieu que 160 à 170 jours après le semis.

Le but de cette étude est de préciser le déterminisme génétique des variations de précocité qui peuvent se manifester à l'intérieur du groupe « souna ».

1) MATÉRIEL ET MÉTHODES

On a choisi, comme matériel d'étude, quatre variétés de « souna » provenant de la collection des mils rassemblée au Centre des Recherches Agronomiques de Bambey, au Sénégal. Chacune d'entre elles a été autofécondée pendant plusieurs générations successives avant d'être utilisée dans les croisements, de façon à réduire à son minimum la variabilité naturelle du caractère propre à chaque population.

* Travail réalisé pour partie au Centre National de la Recherche Agronomique de Bambey (Sénégal) et aux Services Scientifiques Centraux de l'ORSTOM, Bondy (France).

Les croisements ont été faits à l'aide de plantes cultivées en serre, en France, dans des conditions qui permettent aux deux géniteurs de précocité différents utilisés dans un même croisement de se trouver en fleurs en même temps.

L'analyse génétique des croisements a été faite à partir de populations cultivées au Sénégal à l'époque normale de culture des mils dans ce pays. On a précisé chaque fois la date des semis, car l'expérience montre que, si l'ordre de précocité des diverses variétés de « souna » reste le même quelle que soit la date du semis, l'intervalle semis-épiaison qui caractérise le degré de précocité d'une variété donnée peut montrer par contre de notables différences.

On a calculé le nombre minimum des gènes en cause dans les croisements étudiés, à l'aide de la formule suivante utilisée pour la première fois par BURTON (3) :

$$n = \frac{.25 (.75 - h + h^2) D^2}{\sigma^2 \bar{F} 2 - \sigma^2 \bar{F} 1}$$

dans laquelle :

$$h = \frac{\bar{F} 1 - \bar{P} 1}{\bar{P} 2 - \bar{P} 1},$$

$$D = \bar{P} 2 - \bar{P} 1,$$

$\bar{P} 1$: moyenne du parent ayant les valeurs les plus faibles,

$\bar{P} 2$: moyenne du parent ayant les valeurs les plus élevées,

$\bar{F} 1$: moyenne de la population F1,

$\bar{F} 2$: moyenne de la population F2.

La validité du résultat calculé a été vérifiée, dans le cas le plus simple de l'existence d'une seule paire d'allèles, par l'analyse de la F3.

II) RESULTATS OBTENUS

Les résultats observés à la F1 et à la F2 des différents croisements étudiés ont été rassemblés dans le tableau I.

TABLEAU I
DISTRIBUTION DES FRÉQUENCES DE L'INTERVALLE SEMIS-ÉPIAISON

Matériel	Centre des classes de l'intervalle semis-épiaison (en jours)												Caractéristiques des populations		
	28	31	34	37	40	43	46	49	52	55	58	61	Nb. ind.	\bar{x}	s ²
Croisement (1108-12 × 4856-25) - Semis du 19 juillet 1965															
1108-12	3	23	45	117	22	1			12	126	118	38	211	35,86	6,75
4856-25													312	54,28	7,65
F 1 (1108-12) ♀		2	29	82	45	16							174	37,76	6,93
F' 1 (4856-25) ♀		4	29	69	27	27							156	37,84	9,63
F 2 (1108-12) ♀	1	7	56	181	170	240	148	72	23				898	41,71	19,35
F' 2 (4856-25) ♀	3	35	98	263	193	214	128	48	14				996	40,27	21,6
Croisement (4856-24 × 1133-11) - Semis du 19 juillet 1965															
1133-11			1	13	63	82	67	16					242	43,08	9,45
4856-24							20	76	42	23			167	48,00	8,55
F 1 (1133-11) ♀			10	96	28	17							151	38,05	5,22
F' 1 (4856-24) ♀			5	73	52	14							144	38,58	4,60
F 2 (1133-11) ♀		1	11	118	260	215	153	86	53				897	42,85	18,18
F' 2 (4856-24) ♀		5	24	178	248	216	102	76	36				885	41,89	18,90
Croisement (1108-12 × 1133-11) - Semis du 19 juillet 1965															
1108-12	3	23	45	117	22	1							211	35,86	6,75
1133-11			1	13	63	82	67	16					242	43,08	9,45
F 1 (1108-12) ♀	2	13	26	26	23	3	1						94	36,19	12,69
F 2 (1133-11) ♀	3	55	202	185	168	71	74	30					788	38,26	21,78
Croisement (1108-12 × 1133-11) - Semis du 3 juillet 1967															
1108-12	6	20	33	10	4								73	36,43	8,30
1133-11			4	25	26	16	2						73	42,47	7,73
F 1 (1108-12) ♀	1	4	16	8	4								33	37,90	7,90
F 1 (1133-11) ♀	3	12	43	39	30								127	38,91	9,31
F 2 (1108-12) ♀	3	39	57	54	57	6							216	38,95	12,29
F' 2 (1133-11) ♀	2	23	74	66	59	18	7						249	39,88	13,65

La précocité apparaît très nettement dominante dans tous les croisements. La valeur moyenne de la population F 1 est chez tous très proche du géniteur le plus précoce. Elle la dépasse même dans le cas du croisement 1133-11 × 4856-24 étudié en 1965.

Il n'y a, dans aucun des croisements étudiés, de différence significative ni en F 1 ni en F 2, entre les deux combinaisons réciproques possibles d'un même croisement.

L'emploi de la formule utilisée par BURTON pour le calcul du nombre minimum de paires de gènes (n), qui interviennent dans chaque croisement, conduit à la conclusion qu'il n'y aurait qu'une seule paire de gènes en cause dans chacun des deux croisements 1108-12 × 1133 et 1133 × 4856-24 pour lesquels on observe une différence de précocité entre les deux géniteurs utilisés, qui est respectivement de 7,22 jours et 4,92 jours, l'année où ces deux croisements ont été étudiés en même temps (1965).

L'emploi de cette même formule conduit à la conclusion qu'il y aurait au moins quatre paires de gènes qui interviendraient dans le croisement 1108-12 × 4856-25 (4,3 si on fait le calcul à partir de la combinaison 1108-12 ♀ × 4856-25 ; 4,5 si on fait le calcul à partir de la combinaison inverse 4856-25 ♂ × 1108-12), dans lequel l'écart de précocité entre les deux géniteurs, au cours de l'année 1965, s'établissait à 18,42 jours. La comparaison de la moyenne observée en F 2 avec la moyenne arithmétique théorique,

$$\frac{(\bar{P} 1 + 2 \bar{F} 1 + \bar{P} 2)}{4}, \text{ et la moyenne géométrique théorique (Antilog de } \frac{\log \bar{P} 1 + 2 \log \bar{F} 1 + \log \bar{P} 2}{4})$$

de cette même population, ne permet pas de dire si les gènes en cause agissent de façon additive plutôt que de façon multiplicative. Si la moyenne observée dans le sens de croisement 1108-12 × 4856-25 (41,71) apparaît plus proche de la moyenne arithmétique calculée (41,41) que de la moyenne géométrique calculée (40,82), celle observée dans la combinaison inverse 4856-25 × 1108-12 (40,27) apparaît, par contre, plus proche de la moyenne géométrique calculée (40,86) que la moyenne arithmétique calculée (41,45).

L'analyse des F 3 obtenues à partir des populations F 2 des deux croisements 1108-12 × 1133-11 et 1133-11 × 4856-24 confirme, dans d'assez bonnes conditions, l'hypothèse selon laquelle les différences de précocité qui existent entre les deux géniteurs de chacun de ces deux croisements dépendraient de l'action d'une paire de gènes majeurs, dans laquelle l'allèle responsable de la précocité serait dominant sur celui qui induit la tardivité, comme le montrent les résultats suivants.

A) CROISEMENT 1133-11 × 4856-24

On a choisi, en F 2, 22 plantes plus précoces que celles de la population 4856 (parent tardif) et 14 plantes plus tardives que celles de la population 1133 (parent précoce).

Les 14 plantes tardives ont donné, en F 3, une descendance dont la variabilité se situait pour chacune dans les mêmes limites que celle du parent le plus tardif.

Parmi les 22 plantes précoces choisies, cinq d'entre elles ont donné en F 3 une descendance dont la variabilité était égale pour chacune à celle du parent le plus précoce, alors que pour les 17 autres les populations obtenues en F 3 avaient une variabilité très proche de celle de la population F 2. L'accord entre la distribution observée (17-5) et la distribution théorique calculée 2-1 (14,6-7,3) peut être considéré comme satisfaisant ($\chi^2 = 1,118$; valeur seuil à 5 % pour un degré de liberté : 3,8).

B) CROISEMENT 1108-12 × 1133-11

On a choisi, en F 2, 39 plantes plus précoces que celles de la population 1133 (parent tardif) et 17 plantes plus tardives que celles de la population 1108 (parent précoce).

Les 17 plantes tardives ont donné en F 3 une descendance dont la tardivité équivalait ou excédait même le plus souvent celle du parent le plus tardif.

Parmi les 39 plantes précoces choisies, 8 d'entre elles ont donné en F 3 une descendance dont la variabilité était égale à celle du parent le plus précoce alors que, pour les 31 autres, les populations obtenues en F 3 avaient une variabilité qui dépassait nettement celle du parent précoce, mais sans montrer cependant chez toutes une variabilité comparable à celle de la population F 2.

L'accord entre la distribution observée (31-8) et la distribution théorique calculée 2-1 (26-13), bien que nettement moins bon que dans le cas du croisement précédent, reste cependant acceptable ($\chi^2 = 2,884$; valeur seuil à 5 % pour un degré de liberté : 3,8).

III) DISCUSSION

Les résultats des croisements qui ont été étudiés conduisent à la conclusion que les différences de précocité, qu'on peut observer entre les variétés du groupe « souna », seraient placées sous le contrôle d'un système de gènes multiples formés chacun de deux allèles dont l'un dominerait l'autre. L'allèle dominant serait lié à la précocité ; le récessif à la tardivité.

Ce mécanisme diffère de celui qui avait été mis en évidence dans le cas des croisements entre « souna » et « sanio » où la F1 apparaissait toujours plus ou moins intermédiaire entre les deux parents.

Faut-il considérer qu'il s'agit d'une simple différence de réaction de la part de gènes appartenant à un même système génétique, selon la nature des croisements, ou doit-on admettre qu'il existe deux systèmes génétiques différents ?

Ainsi que nous l'avons rappelé au début de cet article, les différences de précocité que l'on observe entre les « souna » et les « sanio » n'ont qu'une valeur très relative. Elles dépendent étroitement des conditions d'éclairement journalier auxquelles les plantes peuvent être soumises au cours de leur culture. Les « sanio » n'apparaissent plus tardifs par rapport aux « souna », dans les cultures faites au Sénégal, que parce qu'étant donné la date à laquelle on sème les mils dans ce pays (entre le début juin et la mi-juillet) les plantes trouvent à cette époque de l'année des conditions d'éclairement journalier qui sont telles que les « sanio » ne peuvent passer du stade végétatif au stade reproductif qu'après un nombre de jours beaucoup plus grand que celui nécessaire aux « souna » pour le faire. Mais il est parfaitement possible, si l'on déplace l'époque du semis à une autre période de l'année où les jours sont plus courts (ou si on soumet artificiellement les plantes à des conditions d'éclairement journalier suffisamment court durant les premières semaines de la végétation), de supprimer complètement la différence de précocité qu'on observe normalement entre les « souna » et les « sanio » et même d'obtenir que les « sanio » fleurissent plus tôt que les « souna ».

Les gènes mis en évidence par l'analyse des différences de précocité entre les « sanio » et les « souna » sont essentiellement des gènes qui tiennent sous leur contrôle les différences de réaction photopériodique qui existent entre les deux groupes. Ceux mis en évidence par l'analyse des croisements réalisés à l'intérieur du groupe « souna » n'ont pas apparemment de lien avec le comportement photopériodique des plantes (ou du moins pas le même), bien que l'on constate également qu'il y a chez les mils « souna » une très nette influence de la durée journalière d'éclairement sur la valeur du degré de précocité des plantes.

Contrairement à ce que l'on croit communément, sous prétexte qu'ils sont capables de fleurir à n'importe quel autre moment de l'année que celui où ils fleurissent normalement, les « souna » ne sont pas des plantes véritablement indifférentes à la longueur du jour. Ce sont en réalité des plantes nyctopériodiques préférentes, c'est-à-dire des plantes dont la mise à fleur est hâtée lorsque la durée quotidienne d'éclairement est courte mais dont la floraison peut quand même se produire, mais beaucoup plus tard, si on les cultive en journées longues ou même en éclaircissement continu. Quand on fait varier la durée journalière de l'éclairement sous laquelle on cultive les « souna », on observe, selon le sens de cette variation, soit une augmentation, soit une diminution de l'écart de précocité qui sépare les diverses variétés de « souna », mais l'ordre de précocité de ces variétés est toujours le même. Il s'agit d'un résultat extrêmement différent de celui auquel on parvient quand on étudie la précocité d'un « souna » par rapport à un « sanio », où l'ordre de précocité peut être complètement inversé quand on modifie la durée journalière d'éclairement.

Il est très vraisemblable, compte tenu de ces faits, que les gènes responsables des variations de précocité qu'on peut observer à l'intérieur du groupe « souna » appartiennent à un système génétique différent de celui qui avait été mis en évidence précédemment pour expliquer les différences de précocité qu'on peut observer en culture entre les mils du groupe « souna » et ceux du groupe « sanio ».

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BILQUEZ (A.F.). Etude du mode d'hérédité de la précocité chez le mil pénicillaire. I. Déterminisme des différences de sensibilité à la longueur du jour entre les mils du groupe « sanio » et ceux du groupe « souna ». *L'Agronomie Tropicale*, 1963, 12, 1249-53.
- (2) —, BILLARD (G.), CLÉMENT (J.). Influence de la durée journalière d'éclairement sur le développement des mils cultivés en Afrique (à paraître).
- (3) BURTON (G.W.). Quantitative inheritance in Pearl millet. *Agron. Jour.*, 1951, 43 : 409-417.
- (4) —. Photoperiodism in Pearl millet. *Crop. Science*, 1965, 4 : 333-4.

RESUME. — 1) Les paysans sénégalais classent les mils qu'ils cultivent en deux groupes : les « souna », qui sont des mils précoces dont la récolte a lieu 80 à 110 jours après le semis, et les « sanio », dont la récolte a lieu au plus tôt 120 jours après le semis.

2) L'étude de plusieurs croisements réalisés avec des « souna », dont la précocité (mesurée par l'intervalle semis-épiaison) était différente d'une variété à l'autre, conduit à la conclusion que les variations de précocité qui peuvent se manifester à l'intérieur du groupe « souna » seraient placées sous le contrôle de gènes multiples formés chacun de deux allèles dont l'un dominerait l'autre. L'allèle dominant est lié à la précocité ; le récessif à la tardivité.

Il y a une forte présomption pour que les gènes responsables des variations de précocité, qu'on peut observer à l'intérieur du groupe « souna », appartiennent à un système génétique différent de celui qui avait été mis en évidence précédemment pour expliquer les différences de précocité qu'on observe en culture entre les mils du groupe « souna » et ceux du groupe « sanio ».

SUMMARY.—*STUDY ON THE INHERITANCE OF EARLINESS IN PEARL MILLET (Pennisetum typhoides Stapf and Hubb.). II. GENETIC MECHANISM OF THE EARLINESS VARIATIONS IN MILLETS OF THE "SOUNA GROUP".*

1) The Senegalese farmers classify the millets they grow into two groups:

the "souna" group which consists of early millets harvested 80 to 110 days after sowing; the "sanio" group harvested 120 days after sowing at the earliest.

2) The study of several crosses among "souna" varieties with a different earliness (measured by the sowing-heading period) leads to the conclusion that the possible earliness variations within the "souna" group would be controlled by multiple genes, each of them being made up of two alleles, with one allele prevailing over the other. The dominant allele is linked with earliness, the recessive one with lateness.

The genes responsible for the earliness variations observed within the "souna" group have been postulated to belong to a genetic system different from the system which had been precedently revealed to explain the earliness differences found in the crops of millet between the "souna" and "sanio" group.

RESUMEN. — *ESTUDIO DEL MODO DE HERENCIA DE LA PRECOCIDAD EN Pennisetum typhoides Stapf y Hubb. II. PROCESO GENETICO DE LAS VARIACIONES DE PRECOCIDAD EN LOS MIJOS DEL GRUPO « SOUNA ».*

1) Los campesinos senegaleses clasifican los mijos que cultivan en dos grupos : los mijos « souna », que son precoces y se cosechan a los 80 o 110 días después de la siembra, y los « sanio », cuya recolección se verifica por lo menos 120 días después de la siembra.

2) El estudio de varios cruzamientos realizados con los « souna » cuya precocidad (medida por el intervalo siembra-espigado) varía en relación con las variedades, lleva a la conclusión de que las variaciones de precocidad que pueden manifestarse dentro del grupo « souna » dependerían de genes múltiples formados, cada uno, de dos alelos, uno de los cuales dominaría al otro. El alelo dominante se relaciona con la precocidad, y el recesivo con el carácter tardío.

Es probable que los genes que determinan las variaciones de precocidad que se observan dentro del grupo « souna » pertenezcan a un sistema genético distinto del sistema evidenciado anteriormente para explicar las diferencias de precocidad que se notan en el cultivo, entre los mijos « souna » y el grupo « sanio ».

Bio. et agric.

L'AGRONOMIE TROPICALE

—
Extrait du Vol. XXIV, n° 3
MARS 1969
—

ÉTUDE DU MODE D'HÉRÉDITÉ DE LA PRÉCOCITÉ CHEZ LE MIL PÉNICILLAIRE (*PENNISETUM TYPHOIDES* STAPF et HUBB.)

II. DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DES VARIATIONS DE PRÉCOCITÉ DES MILS DU GROUPE SOUNA

A.-F. BILQUEZ
Directeur de Recherches (ORSTOM)

par

J. CLÉMENT
Assistant Technique (ORSTOM)