

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

R. CHAUME (Mme)**

Y. SAVIDAN**

RESUME

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.

(**) Généticiens O.R.S.T.O.M., B.P. V 51, ABIDJAN (Rép. de Côte d'Ivoire)

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 O.R.S.T.O.M. 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 différents. 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 le polymorphisme, l'apomixie et les relations entre niveaux de ploïdie et modes de reproduction sont évidemment les points essentiels à étudier 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, grâce au choix que l'utilisateur peut faire dans la variabilité disponible. Les résultats de l'application de ce schéma seront présentés en conclusion.

LE SCHEMA D'EVOLUTION

Comment se crée et s'entretient la variabilité du complexe agamique? (fig. 1). Des petites populations diploïdes sexuées et des tétraploïdes apomictiques coexistent dans la nature, en certains lieux particuliers

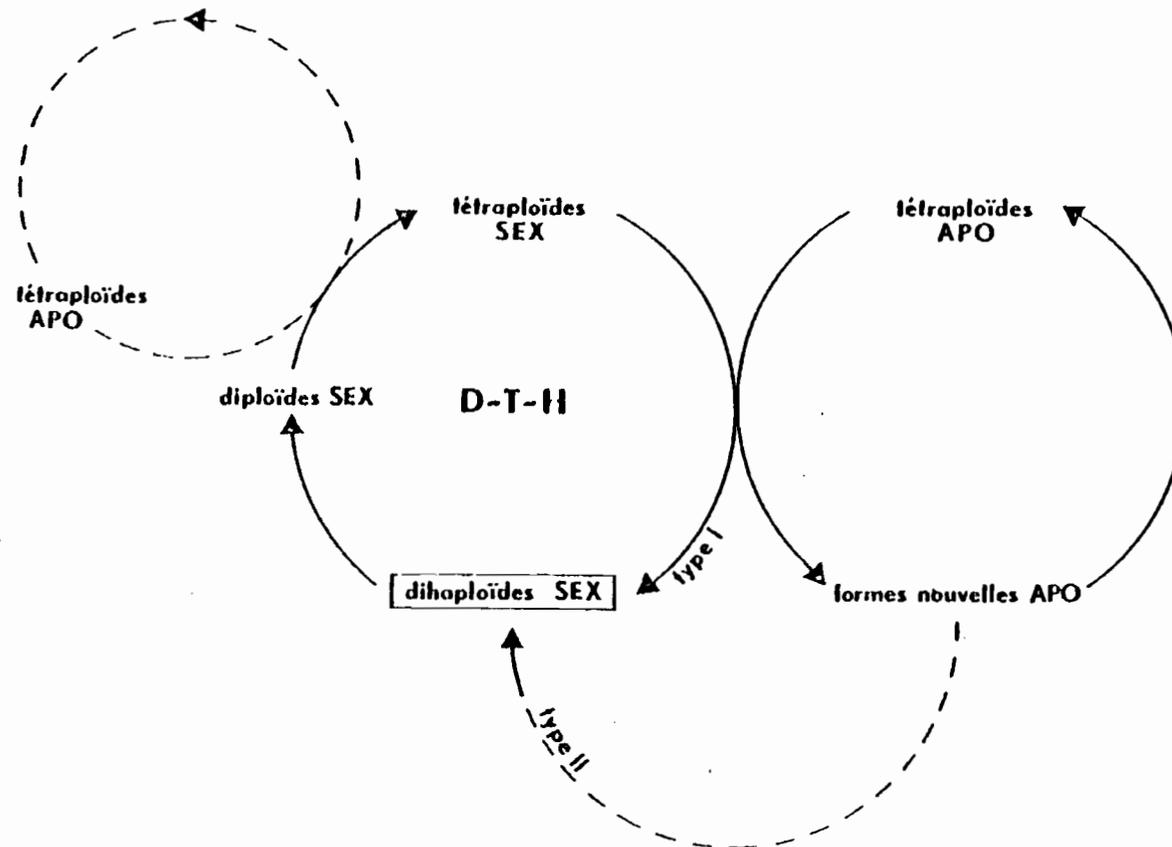


Fig. 1 - Fonctionnement des cycles diploïdes-tétraploïdes-haploïdes (D-T-H) : polyploïdisation par le processus de tétraploïdisation naturelle récurrente (en haut à gauche) et haploïdisation par hybridation (types I et II).

(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 "ségrégent" 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 liée à la distance génétique entre les plantes qui se croisent, de même cette distance aurait 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 descendances, soit directement parmi la génération 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 SCHEMA D'AMELIORATION

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

L'essentiel du schéma (fig. 2), après l'étude des potentialités du "pool" sexué diploïde et doublement chromosomique des meilleurs diploïdes

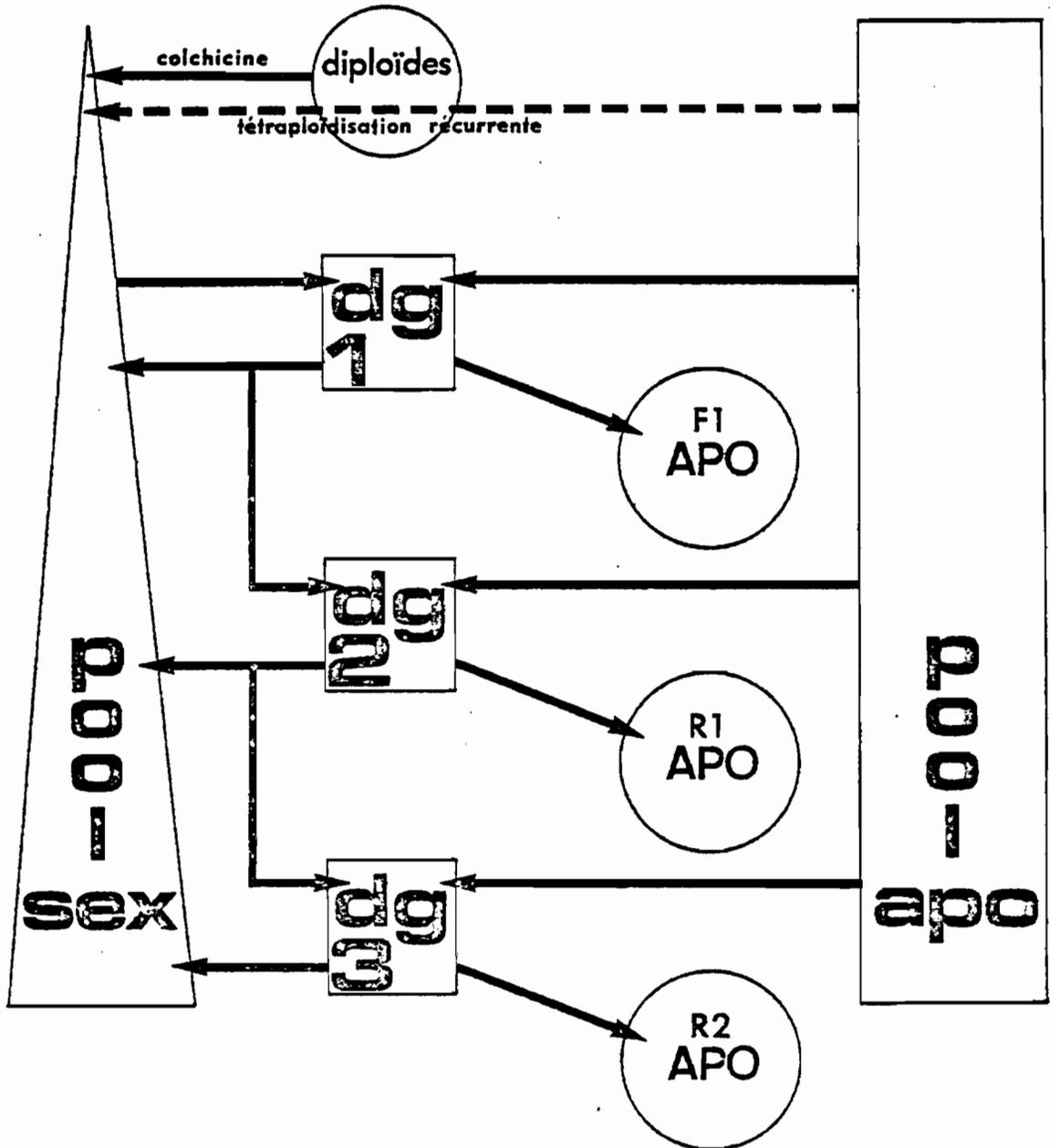


Figure 2 : Schéma d'amélioration

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 ont été croisées avec huit apomictiques naturels, choisis comme étant représentatifs (autant qu'il était possible avec un échantillonnage restreint) de 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 en 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 descendance.

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 descendance 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 descendance.

c) - Chez les hybrides tétraploïdes, les plantes sexuées et les plantes apomictiques "ségrégent" 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.

CONCLUSIONS

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'I.E.M.V.T. 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 p.100 supérieure à celle du *Pennisetum purpureum* et du *Brachiaria mutica*, de 80 p.100 supérieure à celle du *Melinis minutiflora* et de 173 p.100 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 témoin K 187B 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.* 1975 c).

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'aposporie est une caractéristique des Andropogonées et des Panicées (BROWN et EMERY, 1958).

Entre les diploïdes sexués et les tétraploïdes apomictiques des transferts géniques sont possibles 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).

BIBLIOGRAPHIE

1. BABCOCK (E.B.), STEBBINS (G.L.).- The american species of *Crepis* : their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis.- Washington, Carnegie Inst., 1938. 200 p. (Publ. n° 504).
2. BASHAW (E.C.).- Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses. In : Tropical forages in livestock productions systems.- ASA Special Publ., 1975, n° 24. Pp. 23-30.
3. BROWN (W.V.), EMERY (W.H.P.).- Apomixie in the *Gramineae* : *Panicoideae*. Amer. J. Bot., 1958, 45 : 253-263.
4. CHAUME (R.).- Analyse génétique des descendants de croisements sexués × apomictiques chez *Panicum maximum*. I. Hérité de quelques caractères quantitatifs (soumis à publication), 1977.
5. COMBES (D.).- Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique.- Paris, O.R.S.T.O.M., 100 p. (Mémoires - 77).
6. COMBES (D.), PERNES (J.).- Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. C. R. Acad. Sci. Paris, série D, 1970, 270 : 782-785.
7. DE WET (J.M.J.).- Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies. Evolution, 1968, 22 : 394-397.
8. HARLAN (J.R.), BROOKS (M.H.), BORGAONKAR (D.S.) et DE WET (J.M.J.).- Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. Bot. Gaz., 1964, 125 : 41-46.
9. HARLAN (J.R.) et DE WET (J.M.J.).- On ö Winge and a prayer : the origins of polyploidy. Bot. Rev., 1975, 41 : 361-390.
10. PERNES (J.).- Etude du mode de reproduction : apomixie facultative, du point de vue de la génétique des populations.- Paris, O.R.S.T.O.M., 1970 66 p. (Travaux et Documents - 9).

11. PERNES (J.).- Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées).- Paris, O.R.S.T.O.M., 1975. 108 p. (Mémoires - 75).
12. PERNES (J.), COMBES (D.), RENE-CHAUME (R.) et SAVIDAN (Y.).- Biologie et populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq.- Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Biol., 1975, 10 (2) : 77-89.
13. PERNES (J.), RENE-CHAUME (R.), RENE (J.) et SAVIDAN (Y.).- Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*.- Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., 1975, 10 (2) : 67-75.
14. PERNES (J.), RENE (J.), RENE-CHAUME (R.), LETENNEUR (L.), ROBERGE (G.) et MESSEGER (J.L.).- *Panicum maximum* Jacq. et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1975, 28 (2) : 239-264.
15. ROBERGE (G.), RAFFIN (Y.), LETENNEUR (L.) et CADOT (R.).- Ferme des cultures irriguées de Tombokro. Bilan de trois années d'exploitation (productivité). Note provisoire n° 5, Bouaké, C.R.Z., 1974. 14 p., 3 annexes, 14 graph.
16. SAVIDAN (Y.).- Analyse génétique des descendants de croisements sexués × apomictiques chez *Panicum maximum*. II. Nombres chromosomiques et modes de reproduction (soumis à publication), 1977.
17. WARMKE (H.E.).- Apomixis in *Panicum maximum*. - Amer. J. Bot., 1954, 41 : 5-11.

**
** **

PREMIER COLLOQUE INTERNATIONAL :

**RECHERCHES SUR L'ELEVAGE BOVIN
EN ZONE TROPICALE HUMIDE**

BOUAKE 18-22 Avril 1977

Bouaké

ABIDJAN

TOME I

SEANCE INAUGURALE

THEME I : LES ECOSYSTEMES

THEME II : LE MILIEU

**THEME III :
LES RESSOURCES ALIMENTAIRES**



COMITÉ GÉNÉRAL D'ORGANISATION :
MINISTÈRE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
B.P. 1152 BOUAKÉ
RÉPUBLIQUE DE CÔTE-D'IVOIRE

PREMIER COLLOQUE INTERNATIONAL :

**RECHERCHES SUR L'ELEVAGE BOVIN
EN ZONE TROPICALE HUMIDE**

BOUAKE 18-22 Avril 1977

Bouaké

ABIDJAN

TOME II

THEME IV : LES PRODUCTIONS ANIMALES

THEME V :

ECONOMIE DE L'ELEVAGE

THEME VI :

RECHERCHE ET DEVELOPPEMENT

ANNEXES



COMITÉ GÉNÉRAL D'ORGANISATION:
MINISTÈRE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
B.P. 1152 BOUAKÉ
RÉPUBLIQUE DE CÔTE-D'IVOIRE

© I.E.M.V.T. 1980

Tous droits de traduction, de reproduction par tous procédés,
de diffusion et de cession réservés pour tous pays.

ISBN 2 - 85985 - 037 - 6