Contraintes imposées à l'amélioration des plantes par la diversité des modes de reproduction au sein des complexes d'espèces

Michel NOIROT et Serge HAMON *

Résumé : La structuration des complexes d'espèces en compartiments est souvent associée à une diversité des modes de reproduction. Cette diversité se traduit par des différences structurales, comportementales, mais aussi par un ensemble d'inter-relations complexes au niveau des allocations de ressources. L'ensemble constitue le syndrome reproducteur. Ce syndrome, associé ou lié à d'autre syndromes (adaptation à la sécheresse, au froid) caractérise chaque compartiment du complexe et impose certaines contraintes à l'introgression. Ceci nous conduit à revoir la gestion des ressources génétiques pour ne prendre en compte que la variabilité réellement utilisable.

Mots-clés : mode de reproduction, allocation de ressources, complexe d'espèces, introgression, ressources génétiques.

Abstract : The structuration of species complexes in compartments is often related to a diversity of mating systems. This diversity found expression in differences of structures and behaviour, but also in a set of complex inter-relations for resource allocations. The whole constitutes the reproductive syndrome. This syndrome, related or linked to other syndromes (drought adaptation, cool accomodation) characterizes each compartment of a complex and imposes some constraints for introgression. This leads to re-examine the management of genetic resources, taking into account only the really available variability.

Introduction

Si la prise de conscience de l'importance des ressources génétiques est liée aux travaux de Vavilov (1926), une étape décisive a été franchie avec la notion de compartiments géniques organisés les uns par rapport aux autres (Harlan et De Wet, 1971). Cette notion fut largement reprise par Pernès (1984) et constitua un des axes directeurs de ses travaux.

* Laboratoire de Ressources Génétiques et d'Amélioration des Plantes Tropicales, ORSTOM, BP 5045 Montpellier, France.

Ainsi, le compartiment primaire d'un complexe est constitué par une entité, souvent cultivée, dont l'amélioration est désirée. Celle-ci correspond souvent à une espèce, mais peut aussi, comme dans le complexe des *Maximae* (*Panicoideae*), regrouper des individus de même niveau chromosomique, ayant le même mode de reproduction mais appartenant à des espèces différentes (Pernès, 1984). Les compartiments secondaires et tertiaires sont définis, par rapport au compartiment primaire, selon l'intensité des flux géniques qu'autorisent les barrières reproductives. Dans certains complexes, comme *Coffea-Psilanthus* (*Rubiaceae*), il existe plusieurs espèces cultivées ; si l'amélioration concerne *Coffea arabica*, l'autre espèce cultivée *C. canephora* constitue un compartiment secondaire et vice-versa. La majeure partie des travaux d'amélioration des plantes se réalise à l'intérieur d'un compartiment où toutes les plantes ont et conservent la même structure reproductive. Ainsi, il s'agit d'une optimisation dans un contexte où la diversité est indépendante aussi bien du mode de reproduction que du domaine écologique d'application, d'ailleurs souvent restreint.

La situation change lorsque l'amélioration fait appel à des compartiments différents. Pour de nombreux complexes, la diversité des modes de reproduction est importante et affecte aussi bien les aspects physiologiques et structuraux (monoécie, dioécie, hermaphrodisme) que les modalités de fonctionnement (synchronisme de floraison, transport pollinique). De plus, cette diversité est souvent associée à une variabilité dans les cycles de vie (importance et positionnement de la phase reproductive), dans la stabilité de l'habitat (forêt, champ) et dans le type de pollinisation (anémophilie ou entomophilie).

L'utilisation effective, pour l'amélioration des plantes, des compartiments secondaires et tertiaires demeure limitée. Jusqu'à présent, deux raisons peuvent être évoquées : 1) la possibilité de progrès génétiques, par les voies classiques de l'amélioration des plantes, est encore importante ; 2) de grandes difficultés peuvent être rencontrées lors de l'introgression.

Notre objectif, dans cet article, est de comprendre pourquoi la diversité des modes de reproduction, au sein d'un complexe d'espèces, peut être un facteur limitant pour l'amélioration d'une plante donnée. Ainsi, après un rappel des différents modes de reproduction, nous évoquerons les caractères qui y sont associés et la notion de syndrome reproducteur. Les contraintes qu'il impose à l'amélioration des plantes seront mises en évidence.

Rappel sur la diversité des modes de reproduction

Le pouvoir de reproduction, sexué ou asexué, du monde vivant est sa principale caractéristique. Le processus de sexualité présente deux phases — la méiose et la fécondation — et nécessite la présence et le fonctionnement de deux types de gamètes différents et complémentaires. Des plantes peuvent aussi se reproduire sans passer par ce mécanisme et utiliser la reproduction végétative ou l'apomixie qui sont deux modes différents de multiplication.

L'équilibre entre reproduction sexuée et asexuée s'exprime clairement au niveau de la plasticité. Chez la pervenche, la suppression des drageons augmente la floraison (Salisbury, 1942). Néanmoins, cette forme de plasticité existe aussi chez les plantes agamiques. Ainsi, chez les plantes sexuées, comme chez les plantes apomictiques, la reproduction végétative s'oppose

essentiellement à la reproduction par graines. Ceci apparaît nettement quel que soit le niveau d'intégration : intra-individu (c'est la plasticité), entre individus d'une espèce (c'est la variabilité intraspécifique), mais aussi entre espèces (polymorphisme interspécifique).

Chez les angiospermes, la reproduction par graines passe par un organe, la fleur, dont la variabilité des structures est une cause majeure de la diversité des modes de reproduction. Le plus commun des systèmes floraux est l'hermaphrodisme, où chaque fleur comprend au moins une étamine et un ovule. Notons que quelle que soit l'origine du sac embryonnaire (méiotique ou aposporique), l'ovule est considéré comme gamète femelle. Cette structure de base de la fleur peut se simplifier par la suppression de l'un ou de l'autre des deux organes et donner soit une fleur mâle, soit une fleur femelle. Ces fleurs peuvent être situées sur des plantes différentes et c'est la dioécie comme chez *Carica papaya*, ou coexister sur une même plante, et c'est la monoécie comme chez *Zea mays*. Ces fleurs femelles, ou mâles, peuvent aussi coexister avec des fleurs hermaphrodites (gynomonoécie et andromonoécie). Enfin, dans certaines espèces comme *Thymus vulgaris*, les populations sont constituées de plantes hermaphrodites et de plantes femelles ; c'est la gynodioécie. L'androdioécie (plantes hermaphrodites et plantes mâles) est plus rare.

Ces éléments structuraux prédisposent à une pollinisation par l'autopollen ou par l'allopollen. Ceci est plus ou moins renforcé par des caractéristiques de fonctionnement. Chez les plantes à fleurs hermaphrodites, ces dernières peuvent s'ouvrir (chasmogamie) ou non (cléistogamie) et des espèces comme *Microlaena polynoda* présentent sur une même plante des inflorescences chasmogames et des inflorescences cléistogames (Schoen, 1984).

Pour les fleurs cléistogames, le fonctionnement des étamines et des ovules doit être synchrone. Chez les fleurs chasmogames, il peut être synchrone ou non et, dans ce dernier cas, conduire alors à la protogynie ou à la protandrie. Si ce décalage de maturation est suffisamment important, la plante devient dioïque temporelle (Cruden, 1988). Les systèmes d'incompatibilité favorisent aussi l'allopollinisation. Ils se groupent en deux classes selon qu'ils sont dus à des différences structurales (hétéromorphique) ou biochimiques (homomorphique) ; dans ce dernier cas, l'incompatibilité peut être gamétophytique ou sporophytique (Nettancourt, 1977). Toute cette diversité physique et fonctionnelle a pour résultat un continuum dont les extrêmes sont l'autogamie stricte (fécondation uniquement par l'autopollen) et l'allogamie stricte (fécondation uniquement par l'allopollen).

La reproduction par graines n'est pas uniquement le fruit de la sexualité. L'embryon peut aussi provenir d'un développement parthénogénétique (apomixie). L'apomixie est pseudogame (la pollinisation est nécessaire au déclenchement de la parthénogenèse). Elle est aussi caractérisée par l'origine du sac embryonnaire : issu d'une cellule du nucelle, il s'agit d'apomixie aposporique ; originaire de la cellule-mère, c'est l'apomixie diplosporique.

Les caractères associés au mode de reproduction

La liste des caractères morphologiques, et phénologiques, qui discriminent allogames et autogames a été dressée par Ornduff (1969) et Wyatt (1983). Ces auteurs associent néanmoins sous le terme d'allogamie des caractères

comme la présence de nectar qui, bien qu'étant inexistants chez les autogames, sont à associer au mode de pollinisation.

Pour cette raison, les xénogamies anémophile et entomophile ont été dissociées dans le tableau 1 et comparées à la cléistogamie pour 24 caractères

Tableau I : Principales caractéristiques des plantes cléistogames, xénogames anémophiles et xénogames entomophiles (modifié d'après Wyatt, 1983).

Cléistogamie	Xénogamie anémophile	Xénogamie entomophile
Inflorescence cachée	Inflorescence hors du couvert végétal	Inflorescence hors du couvert végétal
Inflorescence simplifiée	Inflorescence complexe	Inflorescence complexe
Auto-compatibilité	Auto-incompatibilité	Auto-incompatibilité
Pédicelles courts	Longs pédicelles	Longs pédicelles
Anthères courtes	Longues anthères	Longues anthères
Déhiscence intorse des anthères	Déhiscence extorse des anthères	Déhiscence extorse des anthères
Anthères adjacentes au stigmates	Anthères distantes des stigmates	Anthères distantes des stigmates
Pistil court	Long pistil	Long pistil
Style intérieur	Style extérieur	Style extérieur
Fonctionnement synchrone du style et des anthères	Fonctionnement différé du style et des anthères	Fonctionnement différé du style et des anthères
Rapport pollen/ovule faible	Rapport pollen/ovule élevé	Rapport pollen/ovule élevé
Fort seed set	Faible seed set	Faible seed set
Pas d'avortement des fruits	Nombreux avortement des fruits	Nombreux avortement des fruits
Peu de grain de pollen	Très nombreux grains de pollen	Nombreux grains de pollen
Gros grains de pollen	Petits grains de pollen	Gros grains de pollen
Surface stigmatique peu définie	Surface stigmatique très ramifiée	Surface stigmatique compacte
Pollen non gluant	Pollen non gluant	Pollen gluant
Pétales entiers	Pétales entiers	Pétales découpés
Petits pétales	Petits pétales	Pétales de grande surface
Fleur inodore	Fleur inodore	Fleur parfumée
Fleur verte	Fleur verte	Fleur colorée
Nectar absent	Nectar absent	Présence de nectar
Pas de guide nectarifère	Pas de guide nectarifère	Guides nectarifères
Un ovule par fleur	Un ovule par fleur	Nombreux ovules par fleur

différents. Parmi ceux-ci, 13 sont associés préférentiellement à la cléistogamie ou à la xénogamie ; ce sont, entre autres, la position de l'inflorescence, la présence-absence d'un système d'incompatibilité, la taille des anthères et du pistil, la synchronisation de la fonctionnalité des sexes, le *seed set*. D'autres caractères, comme la nature sèche ou gluante du pollen, la forme, la taille et la coloration des pièces florales de la corolle et du calice, la présence-absence de nectar, mais aussi le nombre d'ovules par fleur, sont associés au mode de pollinisation (Whitehead, 1983). Ce tableau montre également que certains caractères, comme le nombre de grains de pollen, leur grosseur et la nature (forme et taille) de la surface stigmatique, présentent une interaction avec le mode de reproduction et le type de pollinisation. Les plantes dont le mode de reproduction et le type de pollinisation sont intermédiaires, présentent, à divers degrés, des caractères de l'un et des caractères de l'autre de ces extrêmes.

Parmi cet ensemble, le rapport pollen/ovule apparaît comme un bon indicateur du mode de reproduction (Cruden, 1977). Les valeurs de ce rapport, estimées sur près d'une centaine d'espèces, sont reportées dans le tableau 2. Elles oscillent entre 5859 pour les plantes xénogames et 4,7 pour les plantes cléistogames. Cette relation serait le résultat d'une stratégie évolutivement stable, où la *fitness* se trouve maximisée (Maynard Smith, 1982). Chez les plantes sexuées allopollinisatrices (autogames facultatives et allogames), cette *fitness* fait intervenir la sélection individuelle au travers de la sexualité mâle (sélection sexuelle) (Charnov, 1979). Chez les plantes apomictiques, cléistogames ou autogames strictes, la stratégie évolutivement stable consiste à obtenir un maximum de graines. Dans cette situation, le rapport P/O est un compromis d'allocation de ressources lié à l'efficacité de la pollinisation. La présence de cette relation laisse entrevoir certaines conséquences en amélioration : toute modification du système de reproduction aura des répercutions sur les allocations de ressources (Noirot et Couvet, soumis à publication).

Tableau 2 : Système reproducteur et rapport pollen/ovules (d'après Cruden, 1977)

Système reproducteur	Nombre d'espèces étudiées	Nombre de grains de pollen/ nombre d'ovules
Cléistogamie	6	4,7
Autogamie obligatoire	7	27,7
Autogamie facultative	20	168,5
Xénogamie facultative	38	796,6
Xénogamie	25	5 859,2

L'allocation des ressources à la fleur et à ses différentes parties (calice, corolle, étamine et pistil), exprimée en terme de matière sèche, varie considérablement avec le mode reproductif (Cruden et Lyon, 1985). Ces valeurs, reportées dans le tableau 3, montrent que la plus grande source de variabilité concerne le poids sec de la fleur. Ce dernier est, en moyenne, 5,8 fois plus important chez les plantes xénogames obligatoires que chez les plantes xénogames facultatives ; le même ordre de grandeur sépare ces dernières des autogames facultatives. La deuxième source de variabilité concerne la ré-

partition selon les organes de la fleur ; le passage de la xénogamie obligatoire à la xénogamie facultative s'accompagne d'une diminution de l'importance relative de la corolle et des étamines au dépens du calice ; le passage de la xénogamie facultative à l'autogamie facultative se traduit par une inversion de l'importance relative du pistil et des étamines au dépens de ces dernières.

Tableau 3 : Allocations des ressources aux différentes parties de la fleur pour trois modes de reproduction différents (d'après Cruden et Lyon, 1985)

Mode de reproduction		Calice		Corolle		Etamines		Pistil	Total
	n		**n**		**n**		**n**		
Xénogamie	12	3 116	13	4 919	13	3 497	13	1 911	13 443
Xénogamie facultative	11	1 703	10	996	11	834	11	484	2 316
Autogamie facultative	13	200	12	89	15	49	15	75	413
F		17,6***		17,77**		37,81**		16,9**	

La notion de syndrome reproducteur

Ainsi, le mode de reproduction est associé à un ensemble de caractères aux inter-relations étroites. Le syndrome reproducteur est défini par analogie avec le syndrome de la domestication observé chez les céréales. Celui-ci réunit un ensemble de caractères, comme la synchronisation de floraison, l'absence d'égrenage (Harlan, 1970). Cet ensemble est protégé de la recombinaison par le regroupement de gènes sous la forme de linkats ou par des barrières reproductives. Cette protection s'est établie sous l'effet de la pression de sélection anthropique au cours des derniers millénaires. Pour le syndrome reproducteur, elle est le résultat de millions d'années de sélection naturelle.

La figure 1 représente le syndrome reproducteur typique des plantes xénogames pérennes et ses relations avec l'environnement. Ces plantes sont caractérisées par un espace reproductif, dont la taille quasi-infinie en regard du volume d'un stigmate est due à l'importance des inflorescences, à la position souvent très éloignée des pièces mâles et femelles et au déroulement des événements dans le temps (dioécie temporelle). Cette grande dimension de l'espace reproductif à deux conséquences. La première est l'importance des investissements alloués dans l'inflorescence (Wyatt, 1982), mais aussi, chez les plantes non-anémophiles, dans les pièces florales attractives et le nectar (Cruden et Lyon, 1985). La seconde est la faible efficacité de la pollinisation qui intervient sur l'équilibre des investissements entre gamètes mâles et femelles et par conséquent sur le nombre de grains de pollen et d'ovules produits. Cette faible efficacité de la pollinisation détermine aussi le faible *seed-set* et le faible nombre de graines (Noirot et Couvet, soumis à publication). Les ressources allouées à la fructification sont relativement

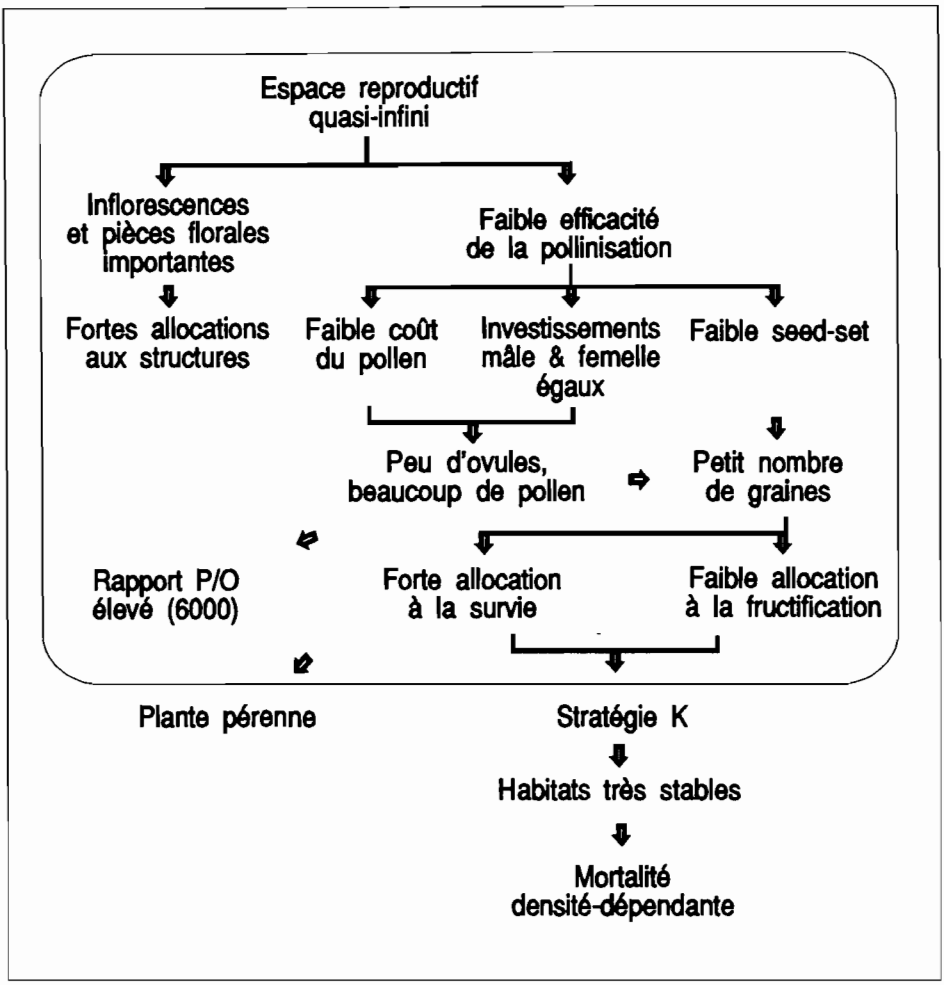

Fig. 1. — Syndrome reproducteur des xénogames pérennes.

faibles et l'amélioration de l'efficacité pollinique par une augmentation de la densité culturale ou par l'apport artificiel de pollen en fait ressortir les limites. La faiblesse de ces allocations à la fructification est en revanche largement compensée par une forte allocation au processus de survie (organes de stockage, système racinaire plus important [Abrahamson, 1979]). Les plantes qui possèdent ce syndrome sont souvent qualifiées de stratégistes K (Gadil et Solbrig, 1972) ; elles sont adaptées à des milieux très stables (Stebbins, 1958), où la mortalité dépend de la densité. Un syndrome différent pour les plantes cléistogames annuelles pourrait être défini de manière analogue. Dans tous les cas, il est évident qu'une modification interne au syndrome a des conséquences diverses sur l'ensemble des allocations.

Contraintes imposées à l'amélioration des plantes

L'organisation du complexe d'espèces en compartiments, caractérisés par un syndrome reproducteur, est très nette dans le complexe des *Maximae* (*Panicum maximum*) composé de deux compartiments, dont le premier est constitué de plantes polyploïdes et apomictiques, le second de plantes diploïdes et sexuées, auto-incompatibles dans 90 % des cas (Combes, 1975 ; Pernès, 1975).

Le niveau de ploïdie constitue la barrière reproductive. Des échanges géniques existent cependant naturellement entre ces deux compartiments sympatriques (Savidan et Pernès, 1982). Néanmoins, les modes de reproduction restent cloisonnés et la variabilité morphologique des deux compartiments est fortement inégale (Chaume, 1985). Ceci ne s'explique que par la présence de contraintes qui interdisent certains échanges géniques et/ou contre-sélectionnent certains allèles.

Chez *P. maximum*, certains échanges géniques entre compartiments sont strictement interdits. Ainsi, l'allèle dominant A gouvernant l'apomixie mis en évidence par Savidan (1982) n'est fonctionnel qu'à certains niveaux de ploïdie ($2n > 2x$) et selon certains dosages alléliques ($A : a \leqslant 25\ \%$) (Noirot, soumis à publication). Son transfert au niveau diploïde est possible, mais les plantes qui le possèdent sont totalement stériles.

D'autres échanges géniques peuvent avoir lieu, mais leur expression se trouve réprimée. C'est le cas du système d'incompatibilité gamétophytique. Fortement présent chez les diploïdes, il est transférable au niveau tétraploïde comme le montre sa présence chez les hybrides artificiels tétraploïdes et sexués. Néanmoins, il est apparemment réprimé chez les apomictiques. Une telle relation entre le système d'auto-incompatibilité et l'apomixie existe aussi dans le complexe des *Brachiaria brizantha* (Ngendahayo *et al.*, 1986). Sa répression constitue un avantage sélectif important chez l'apomictique : favorisant la géitonogamie et par voie de conséquence la pseudogamie, il améliore le *seed-set*.

D'autres contraintes sont indirectement liées au mode de reproduction. Dans la nature et malgré les échanges géniques, les diploïdes sexués ont tous de grandes panicules et sont tous andromonoïques (Assienan, comm. pers.) ; un tel type d'inflorescence diminue les probabilités de géitonogamie et favorise l'allopollen ; en revanche, une baisse du *seed-set* peut survenir dans certaines conditions écologiques (Noirot, 1987). Chez les apomictiques, la grande taille des panicules est essentiellement sympatrique des diploïdes et ne constitue pas un phénotype majoritaire. Néanmoins, pour le sélectionneur, les plantes apomictiques à grandes panicules, ayant une production semencière plus synchrone, seront recherchées. Celui-ci devra tenir compte des conséquences indirectes de la taille sur l'efficacité de la pollinisation et sur les besoins en ressources dont l'accroissement provoque une baisse appréciable de *seed-set* lorsque les conditions deviennent limitantes (Noirot, 1987). L'augmentation de l'exertion de la panicule, qui facilite la récolte mécanisée, aura pour les mêmes raisons les mêmes effets.

Le genre *Abelmoschus* (*Malvaceae*) constitue un autre exemple de complexe où la diversité des compartiments est associée à une diversité des syndromes reproductifs. Il présente en plus la particularité d'associer cette variabilité à la présence ou non d'un syndrome de domestication.

C'est chez l'espèce *A. esculentus* que ce syndrome de domestication est le plus important. La plante, de structure essentiellement monopodiale, aux feuilles réduites, fleurit entre 30 et 60 jours après le semis. Elle émet 2 à 3 fleurs par semaine pendant un mois et demi. Les fruits sont récoltés entre 3 et 6 jours après la floraison. Les 2 espèces *A. manihot* et *A. moschatus*, plantes colonisatrices d'habitat perturbé, poussent en zone de lisière forestière ou de friche, mais sont cultivées occasionnellement et respectivement pour leurs feuilles et leurs graines musquées. Elles présentent des aptitudes vis à vis de la pérennité via l'existence de racines tubérisées (*A. moschatus*) ou par une bonne aptitude à la reprise après étêtage (*A. manihot*) et présentent un rapport P/O supérieur à celui des formes cultivées, indicateur d'un mode de reproduction plus allogame (Hamon et Koechlin, 1991). Cette tendance à l'allogamie est renforcée par un pollen au diamètre environ deux fois plus petit et par la présence chez certains génotypes de stigmates longs et disjoints. Ce syndrome d'autogamie fortement facultative est associé à des caractères de non-domestication comme les fruits fortement déhiscents (à maturité toutes les graines tombent sur le sol) et les graines nettement plus petites (P_{1000} = 20 g au lieu de 60) et dormantes.

Les contraintes à l'échange génétique sont multiples. Le premier niveau de contrainte correspond à la quasi impossibilité d'obtenir des plantes F1 entre les espèces *A. moschatus* ou *A. manihot* subsp. *manihot* et l'espèce cultivée principale. Un second seuil de contrainte se situe au niveau de la fertilité des plantes F1. Par exemple, il est très facile d'obtenir des plantes F1, très vigoureuses et très fructifères, avec le pollen de *A. tetraphyllus*. Mais ces plantes ne produisent pas de graines et gardent le syndrome sauvage des fruits au duvet piquant et sont donc inconsommables. Un autre niveau de contraintes apparaît si l'on fait des hybrides entre les deux espèces cultivées *A. esculentus* et *A. caillei*. Là, les plantes F1 peuvent donner des descendances F2 ou B.C., mais elles sont très hétérogènes et demandent un long travail de sélection (Hamon et Hamon, 1992).

Conclusions

Le premier but de cet article a été de montrer la diversité des syndromes reproducteurs. Cette notion de syndrome peut d'ailleurs être élargie. C'est en fait un ensemble de caractères co-adaptés à une situation écologique définie. Ainsi, de la même manière, il pourrait être défini un syndrome de l'aptitude à la sécheresse (petites feuilles, système racinaire développé, cycle court de fructification), de la pollinisation entomophile (pollen gluant, nectar, fleurs colorées), de la résistance au froid (pilosité, vernalisation), de l'adaptation à la nature calcaire du sol. De fortes interactions secondaires peuvent apparaître entre syndromes. Par exemple, le syndrome de la résistance au froid est lié à celui de la pollinisation anémophile du simple fait que les pollinisateurs sont moins fréquents dans les régions froides (Arroyo *et al.*, 1985).

Dans un complexe d'espèces, chaque compartiment peut ainsi être caractérisé par un ou deux syndromes. Les linkats et les barrières à la reproduction, dont la fonction est dans les deux cas de limiter la recombinaison,

apparaissent comme des protections contre les échanges géniques possibles qui concerneraient ces syndromes. Les mécanismes qui conduisent à l'isolement reproductif des compartiments sont très variés : niveau de ploïdie, non homologie chromosomique due à des inversions ou translocations, gènes de stérilité.

Les contraintes les plus importantes imposées à l'amélioration des plantes par la diversité des modes de reproduction résultent de la présence de ces barrières reproductives qui protègent et isolent cette diversité. C'est d'abord la présence d'une stérilité souvent très forte qui limite fortement tout échange génique. C'est aussi souvent la liaison directe de cette stérilité avec les caractères associés au mode de reproduction. Le transfert de l'apomixie au niveau diploïde chez *P. maximum* en constitue l'exemple type. C'est aussi la stérilité génique lié à la pérennité qui apparaît dans les croisements entre l'espèce allogame pérenne *Oryza longistaminata* et l'espèce autogame annuelle *O. sativa* (Ghesquière, 1990). Ainsi, les barrières reproductives ne sont pas des filtres neutres vis-à-vis des échanges géniques. Elles autorisent certaines introgressions, comme celle des allèles enzymatiques ou de résistance phytopathologique, mais deviennent strictes dès que la recombinaison remet en cause la structure du complexe et de ses syndromes.

La principale conséquence sur l'amélioration des plantes est de limiter les introgressions efficaces possibles. La deuxième concerne l'utilisation et la gestion des pools géniques secondaires et tertiaires. Pour une espèce cultivée donnée, une grande partie de la diversité, conservée en collection et présente dans les espèces affines, est liée directement au syndrome reproducteur ou à d'autres syndromes. Actuellement, cette diversité, à l'utilisation incertaine, intervient directement dans l'évaluation de la diversité globale et dans la mise en place des « core collections » (Brown, 1989). Il nous semble important de revoir nos objectifs et de sérier parmi la diversité existante celle directement utilisable en amélioration des plantes. L'élaboration des cartes génétiques et l'utilisation des QTL devront permettre cette sériation nécessaire à l'élaboration d'un programme cohérent d'amélioration basé sur l'utilisation des ressources génétiques.

Bibliographie

ABRAHAMSON W.G., 1979 — Patterns of resources allocation in wild flower populations of fields and woods. *Amer. J. Bot.*, **66** : 71-79.

ARROYO M.T.K., ARMESTO J.J. and PRIMACK R.B., 1985 — Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Syst. Evol.*, **149** : 187-203.

BROWN A.H.D., 1989 — The case for core collection. In *The use of plant genetic resources*. Ed. Brown *et al.*, Cambridge University Press, Cambridge.

CHARNOV E.L., 1979 — Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **76** : 2480-2484.

CHAUME R., 1985 — Organisation de la variabilité génétique du complexe agamique *Panicum maximum* en vue de son amélioration. *Travaux et Documents ORSTOM*, **184** : 243 p.

COMBES D., 1975 — Polymorphisme et modes de reproduction dans la section *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique. *Mémoires ORSTOM*, Paris, **77** : 100 p.

CRUDEN R.W. et LYON D., 1985 — Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, **66** : 299-306.

CRUDEN R.W., 1977 — Pollen-ovule ratio : a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution*, **31** : 32-46.

CRUDEN R.W., 1988 — Temporal dioescism : systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. *Bot. Gaz.*, **149** : 1-15.

GADGIL M. et SOLBRIG O.T., 1972 — The concept of r — and K-selection : evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Nat.*, **106** : 14-31.

GHESQUIERE A., 1990 — Reexamination of the genetic control of the reproductive barrier between *Oryza longistaminata* and *O. sativa* and relationship with the rhizome expression. *Proc. 2nd Int. Rice Genet. Symp.* IRRI, Los Banos, Philippines (sous presse).

HAMON S. et HAMON P., 1992 — Future prospects of the genetic integrity of the two species of okra (*Abelmoschus esculentus and A. caillei*) cultivated in West Africa. *Euphytica* (in press).

HAMON S. et KOECHLIN J., 1991 — The reproductive biology of okra : 1. Study of the breeding system in four *Abelmoschus* species. *Euphytica*, **53** : 41-48.

HARLAN J.R. et De WET J.M.J., 1971 — Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, **20** : 509-517.

HARLAN J.R., 1970 — *The evolution of cultivated plants. In Genetic resources in plants. Their exploration and conservation.* Ed. Frankel and Benett, Blacwell, Oxford.

MAYNARD SMITH J., 1982 — *Evolution and the theory of games.* Cambridge Univ. Press. Cambridge.

NETTANCOURT D., 1977 — *Incompatibility in angiosperms.* Springer, Berlin.

NGENDAHAYO M., COPPENS D'EECKENBRUGGE G. et LOUANT B.P., 1986 — Self-incompatibility studies in *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard, *Brachiaria decumbens* Stapf. and *Brachiaria brizantha* (Hochst) Stapf and their interspecific hybrids. *Actes du 9e Symp. sur la reproduction sexuée des archégoniates.*

NOIROT M. — Allelic ratios and sterility in the agamic complex of the *Maximae* (*Panicoideae*) : evolutionary role of the residual sexuality. (Soumis à publication à *J. Evol. Biol.*)

NOIROT M. et COUVET D. — The interplay of pollination efficiency, breeding system and resource allocation. Consequences on seed-set. (Soumis à publication à *J. Evol. Biol.*)

NOIROT M., 1987 — Diversité des mises en places des structures reproductives chez *Panicum maximum* ; logique d'une réponse optimale à des contraintes. Conséquences pour l'amélioration de la production semencière. *Thèse d'Etat es Sciences*, Université Paris-Sud, Orsay.

ORNDUFF R., 1969 — Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon*, **18** : 121-133.

PERNÈS J., 1975 — Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées). *Mémoires ORSTOM*, **75** : 108p.

PERNÈS J., 1984 — *Gestion des ressources génétiques. Tome 2 : Manuel.* Lavoisier, Paris.

SALISBURY E.J., 1942 — *Reproductive capacity of plants.* G. Bell, London.

SAVIDAN Y. et PERNÈS J., 1982 — Diploid-tetraploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. *Evolution*, **36** : 596-600.

SAVIDAN Y., 1982 — Nature et hérédité de l'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. *Travaux et Documents ORSTOM*, **153**.

SCHOEN D.J., 1984 — Cleistogamy in *Microlaena polynoda* (*Gramineae*) : an examination of some model predictions. *Amer. J. Bot.*, **71** : 711-719.

STEBBINS G.L., 1958 — Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **23** : 365-378.

VAVILOV N.I., 1926 — *Studies on the origin of cultivated plants.* Leningrad.

WHITEHEAD D.R., 1983 — Wind pollination : some ecological and evolutionary perspectives. In L. Real (ed.), *Pollination biology*. Academic Press, London.

WYATT R. 1982 — Inflorescence architecture : how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit set. *Amer. J. Bot.*, **69** : 585-594.

WYATT R., 1983 — Pollinator-plant interrelations and the evolution of breeding systems. In L. Real (ed.), *Pollination biology*. Academic Press, London.

Noirot Michel, Hamon Serge.

Contraintes imposées à l'amélioration des plantes par la diversité des modes de reproduction au sein des complexes d'espèces.

In Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes.

Paris (FRA) : Bureau des Ressources Génétiques, 1992, p. 301-312