

Daniel COMBES

**POLYMORPHISME
ET MODES DE REPRODUCTION
DANS LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM* (Graminées)
EN AFRIQUE**

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER





ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser à :

SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par virement postal ou chèque bancaire barré, au nom de : *Régie avance SSC ORSTOM, 70, route d'Aulnay, 93140 BONDY, CPT 9152-54, CCP PARIS.*
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE

ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE

HYDROBIOLOGIE

HYDROLOGIE

OCÉANOGRAPHIE

PÉDOLOGIE

SCIENCES HUMAINES

séries trimestrielles

Abonnement : *France* 100 F.
Etranger 130 F.

GÉOLOGIE - *série semestrielle*

Abonnement : *France* 80 F.
Etranger 100 F.

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an
(14 fascicules)

Abonnement : *France* 80 F.
Etranger 90 F.

Déjà parus dans la collection:

des TRAVAUX et DOCUMENTS de l'ORSTOM,

N° 9. J. PERNÈS. — Etude du mode de reproduction: « apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations ». Paris, ORSTOM, 1971, 66 p., bibliogr.

des MÉMOIRES de l'ORSTOM,

N° 75. J. PERNÈS. — Organisation évolutive d'un groupe agamique: la section des *Maximae* du groupe *Panicum* (Graminées). Paris, ORSTOM, 1975, 110 p., 49 fig., bibliogr.

**POLYMORPHISME
ET MODES DE REPRODUCTION
DANS LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM* (Graminées)
EN AFRIQUE**

Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat de Sciences Naturelles soutenue à la faculté des Sciences de l'Université de Paris-Sud, Centre scientifique d'Orsay, le 4-12-1972 (n° AO-CNRS 7975).

ISBN 2-7099-0371-7

• La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).
• Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal. »

© O.R.S.T.O.M. 1975

MÉMOIRES ORSTOM N° 77

Daniel COMBES

Docteur ès sciences naturelles

POLYMORPHISME
ET MODES DE REPRODUCTION
DANS LA SECTION DES *MAXIMAE*
DU GENRE *PANICUM* (Graminées)
EN AFRIQUE

ORSTOM

PARIS

1975

REMERCIEMENTS

Les travaux qui font l'objet du présent mémoire ont été effectués sur la station de l'ORSTOM à Adiopodoumé en Côte d'Ivoire et au laboratoire de Botanique II au Centre Universitaire d'Orsay.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à MM. les Professeurs NOZERAN, DEMARLY et RIZET qui ont dirigé cette étude et ont bien voulu relire le manuscrit.

A M. le Professeur NOZERAN, j'exprime tout particulièrement ma reconnaissance. Sans sa direction scientifique et aussi son soutien moral et matériel, ces travaux n'auraient pu être menés à bien. Mais cette action est pour moi inséparable de celle de M. le Professeur DEMARLY qui a suivi pas à pas cette étude. Je lui en suis également infiniment reconnaissant.

Je n'oublierai pas non plus M. le Professeur RIZET qui s'est constamment intéressé à ce travail et l'a toujours défendu. Je l'en remercie vivement.

L'ensemble des études, depuis leur commencement, a été fait en équipe avec J. PERNÈS. Je pense que c'est cette coopération qui a permis de les mener à bien.

Je tiens spécialement à remercier E. AMON ANON qui a réalisé la majeure partie des préparations cytologiques, M. Sadok BOUZID qui m'a accordé son aide pour la mise au point du manuscrit, et E. ALLO AKÉ qui a fait nombre d'observations.

Je remercie également R. et J. RÉNÉ-CHAUME, Adama SAVADOGO, ainsi que les chefs du Service d'Expérimentation Biologique d'Adiopodoumé, et tous les collègues des laboratoires de Botanique d'Adiopodoumé et d'Orsay.

Enfin, je remercie le Directeur Général de l'ORSTOM, M. le Professeur CAMUS, grâce à qui ces travaux ont pu être réalisés et ce, dans les conditions les meilleures.

TABLE DES MATIÈRES

	<i>Pages</i>
INTRODUCTION	11
CHAPITRE 1. NOMBRES CHROMOSOMIQUES; APPARIEMENTS EN MÉIOSE	15
1.1. <i>Les nombres chromosomiques</i>	15
Conclusions	19
1.2. <i>Variabilité des appariements en méiose</i>	19
1.2.1. Les plantes à $2n = 32$	20
<i>P. maximum</i> récoltés dans la nature	20
Plantes à $2n = 32$ obtenues par la colchicine	26
<i>P. infestum</i> et <i>P. trichocladum</i>	28
Les types C	28
1.2.2. Les diploïdes ($2n = 16$)	28
Diploïdes récoltés dans la nature	31
Dihaploïdes	31
1.2.3. Autres nombres chromosomiques	32
1.3. <i>Relations de la variabilité dans les nombres de chromosomes et les appariements en méiose avec le polymorphisme</i>	33
CHAPITRE 2. LES MODES DE REPRODUCTION	39
2.1. <i>La reproduction végétative au sens strict</i>	40
2.1.1. Morphogenèse de la touffe	40
Influence de divers facteurs sur le tallage	40
Début du tallage	41
Formation de la touffe	45
Conclusion	50
2.1.2. Marcottage et bouturage	50
2.1.3. Descendances par multiplication végétative au sens strict	52
2.2. <i>La reproduction par graines</i>	55
2.2.1. Formation du sac embryonnaire	55
L'apomixie facultative	55
Formation et dégénérescence de la mégaspore	55
Développement des cellules nucellaires	56
Sacs embryonnaires	56
La sexualité totale	57
2.2.2. Le rôle du pollen	59

2.2.3. Liaison polyploïdie-apomixie	60
2.2.4. Conséquences: variabilité des descendances par graines	61
Descendances apomictiques	61
Description de ces descendances dans le cas général des tétraploïdes	61
Hypothèse interprétative	63
Variations dans les taux de sexualité	70
Descendances par graines sexuées	72
Descendance du diploïde K189 autofécondé	72
Descendances comparées sexuées et apomictiques	75
Discussion	75
2.2.5. Conclusion	76
CHAPITRE 3. EXTENSION DE LA VARIABILITÉ PAR HYBRIDATIONS	77
3.1. Les types C	77
3.1.1. Localisation des types C	77
3.1.2. Morphologie des types C	79
3.1.3. Arguments cytogénétiques	80
Méioses et nombres chromosomiques	80
Sacs embryonnaires des types C	81
3.1.4. Analyse des descendances des types C	82
Types C du Kenya (Mgwakaethe)	82
Types C de Tanzanie	82
3.2. Polyhaploïdie	87
3.2.1. Conséquences sur la variabilité « immédiate »	87
Les dihaploïdes de type C	87
Morphologie	87
Méioses mâles	88
Sacs embryonnaires	89
Stérilité	89
Les trihaploïdes de H267,1	89
3.2.2. Discussion (rôle évolutif de la polyhaploïdie)	90
3.3. Conclusion (notion d'espèce)	91
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	93
BIBLIOGRAPHIE	97

INTRODUCTION

Les plantes qui font l'objet de notre étude, appartiennent toutes à la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées). Selon ROBYNS (1932), ce genre « comprend des plantes annuelles ou vivaces, parfois sousfrutescentes à port très variable et à feuilles linéaires, filiformes, linéaires-lancéolées ou ovales. Les panicules sont lâches, généralement très ramifiées et à ramifications grêles, étalées ou plus ou moins contractées. Les épillets sont le plus souvent solitaires et disposés lâchement, lancéolés, oblongs, ovales ou arrondis, béants ou non, symétriques ou parfois légèrement gibbeux, biconvexes ou légèrement comprimés par le dos, glabres ou pubescents, à orientation variable, toujours mutiques et se détachent à maturité isolément et en entier des pédicelles qui sont souvent allongés. Chaque épillet comprend une seule fleur terminale ♀ et fertile, généralement accompagnée d'une fleur ♂, neutre ou uniquement représentée par une glumelle et située plus bas. Les glumes sont herbacées, subherbacées ou même membraneuses et généralement fort dissemblables : l'inférieure est le plus souvent fort petite, ne dépassant guère la moitié de la longueur de l'épillet, plus rarement elle est aussi longue que l'épillet, dépourvue de nervures ou à une ou plusieurs nervures ; la supérieure est aussi longue que l'épillet ou légèrement plus courte et généralement à 5-9 ou même 11-13 nervures. La fleur inférieure est toujours stérile et à glumelle inférieure généralement fort semblable à la glume supérieure, mais souvent plus étroite ; la glumelle supérieure, au contraire, est finement membraneuse ou hyaline, souvent réduite et parfois entièrement absente. La fleur ♀ est à glumelles coriaces ou subcoriaces, obtuses ou subaiguës, subégales, lisses, rugueuses ou finement verruqueuses ; l'inférieure a les bords plus ou moins enroulés et enfermant étroitement la supérieure. Le caryopse, étroitement enfermé dans les glumelles, est comprimé par le dos, biconvexe ou plus souvent plan-convexe et à hile ponctiforme ».

Les plantes de la section des *Maximae* possèdent les caractères suivants :

— Epillets à profil symétrique ; feuilles non à la fois très minces, ovales et à base fortement arrondie ou subamplexicaule ;

- Glumelle stérile à plus de 3 nervures ;
- Feuilles de plus de 3 cm de long ;
- Glumes entières non découpées en dents de peigne ;
- Glumelle inférieure fertile dépourvue de mucron ;
- Epillets non semblablement disposés ;
- Epillets obtus ou courtement aigus, épaissis ou turgescents, glumes non béantes ;
- Epillets oblongs, dépassant généralement 2 mm de long ; glumes fertiles transversalement rugueuses.

Axe principal et ramifications de l'inflorescence toujours dépourvus de glandes pédicellées, glume inférieure généralement très petite, atteignant rarement la moitié de la longueur de l'épillet.

Comme ROBYNS, nous adopterons provisoirement les divisions suivantes :

P. maximum Jacq. — Panicule à ramifications secondaires et tertiaires allongées, portant des épillets plus ou moins diffus ; épillets obtus ou aigus, à glumelle stérile arrondie et convexe sur le dos.

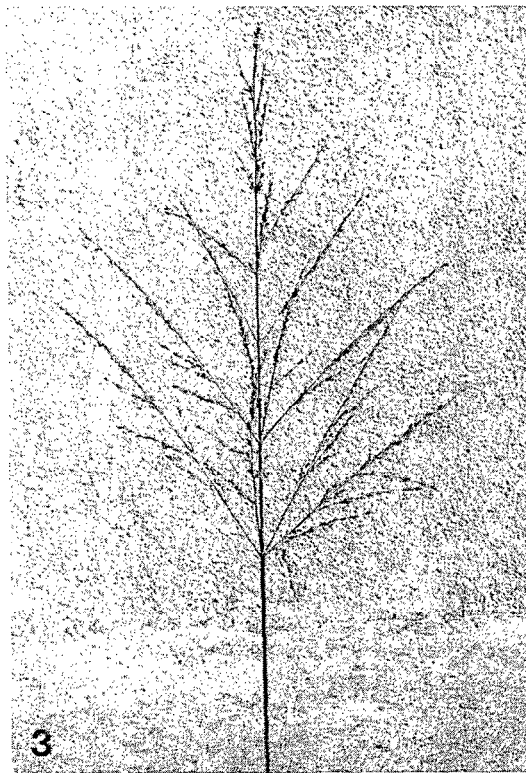
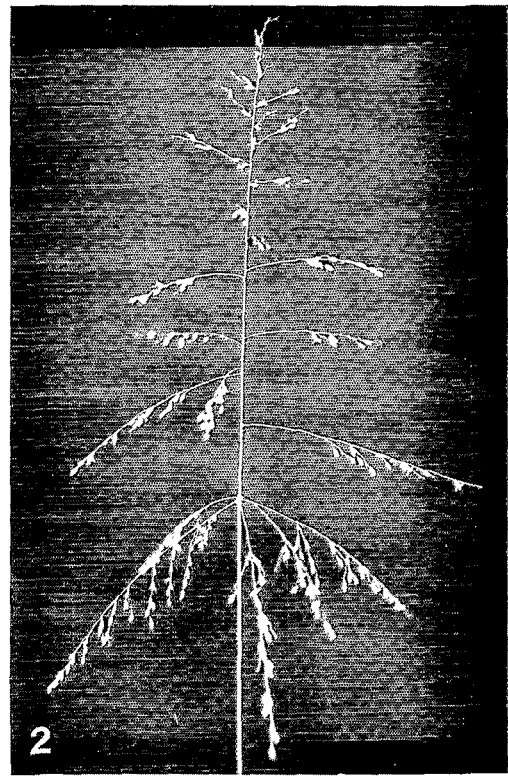
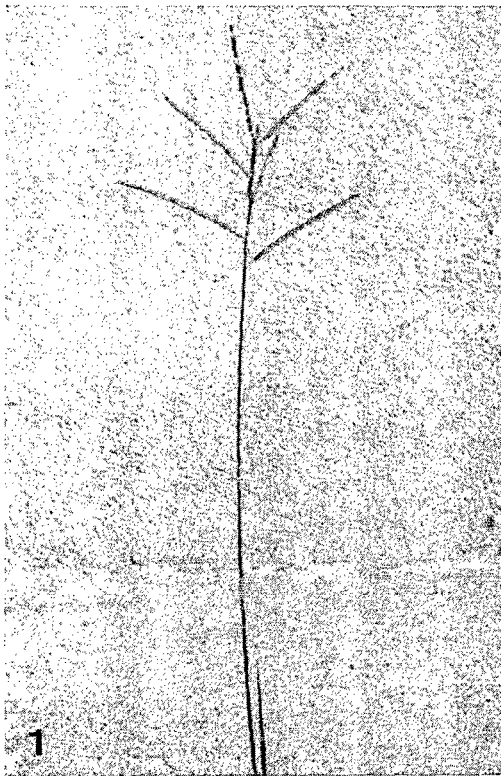


PLANCHE I

1) *P. infestum*. — 2) *P. trichocladum*. — 3) *P. maximum*

P. infestum Anders. — Panicule formée de racèmes spiciformes à ramifications secondaires et tertiaires très courtes, portant de petits groupes d'épillets plus ou moins apprimés contre le rachis; épillets apiculés, à glumelle stérile sulquée sur le dos.

P. trichocladium K. Schum. — Chaumes grêles, durs et rigides, jamais spongieux, longuement rampants et grimpants; feuilles linéaires-lancéolées de 6 mm et plus de large, rubanées et généralement étalées; axe de l'inflorescence muni, au moins à la base, de longs poils tuberculés et étalés (parfois les tubercules subsistent seuls).

P. infestum et *P. trichocladium* ont une répartition géographique limitée à l'Afrique orientale (Kenya, Tanzanie). *P. maximum* a une aire d'extension qui recouvre à peu près l'ensemble de la zone intertropicale (Afrique, Amérique, Asie). Mais son utilisation comme plante fourragère complique le problème. Dans les divers pays où on le trouve, étant donné qu'il a pu s'évader d'anciennes cultures, on ne peut pas dire avec certitude s'il est spontané ou sub-spontané. Il n'en est pas moins vrai que *P. maximum* est extraordinairement polymorphe.

Ainsi, selon les origines, les taxons, cultivés dans les mêmes conditions écologiques, ont des hauteurs variant de façon continue entre 1 m et 3 m.

Les largeurs des feuilles vont de 1 à plus de 5 cm selon les origines. La pilosité des feuilles varie beaucoup:

- par sa densité, nulle sur certaines plantes, à très forte sur d'autres,
- par sa répartition, qui peut être uniforme ou limitée à la partie supérieure ou inférieure du limbe,
- par l'aspect des poils, qui peuvent être plus ou moins longs, plus ou moins durs.

La coloration des feuilles se répartit approximativement en trois classes:

- ver clair, presque jaune,
- vert foncé,
- bleuté.

La forme des inflorescences diffère d'une origine à l'autre:

- certaines plantes ont des panicules très allongées, la largeur (l) étant nettement inférieure aux 2/3 de la longueur (L),
- d'autres, au contraire, ont des panicules larges ($l > 2/3 L$).

Ces inflorescences ont des dimensions très variables également, pouvant aller de 10 cm à presque 1 m selon les origines. La répartition des épillets va de lâche à très dense, leur couleur, de pâle à très foncé; leur forme, de courte à très allongée; leur pilosité, de nulle (cas le plus fréquent) à très abondante.

Cependant, toutes les plantes étudiées possèdent les caractères donnés dans la clef: épillets à profil symétrique non semblablement disposés, glumelle stérile à plus de 3 nervures, glumes fertiles transversalement rugueuses, etc.

C'est en Afrique orientale que l'on rencontre, en peuplement naturel, la variabilité la plus grande pour *Panicum maximum*, et que l'on y trouve rassemblés tous les phénotypes observés dans le monde, que ce soit en Afrique ou sur d'autres continents.

En Afrique, *Panicum maximum* existe à l'état spontané dans tous les pays bordant le golfe de Guinée, en Afrique centrale, orientale et australe. En Afrique occidentale, il semble limité à des zones bien arrosées, donc uniquement dans la partie côtière. Néanmoins, il est inexistant lorsque la pluviosité annuelle dépasse 2 m (ouest ivoirien). Dans les autres régions d'Afrique, essentiellement à l'est et au sud, on rencontre des écotypes adaptés à des climats extrêmement secs, ainsi que d'autres localisés aux régions plus humides. Une autre forme de variabilité apparaît donc dans les adaptations à des conditions de milieu très diverses.

Les populations naturelles se présentent sous plusieurs formes:

- 1) Immenses savanes où *P. maximum* est la dominante (celles-ci n'existent qu'en Afrique orientale);
- 2) Populations linéaires en bordure de routes (aussi bien en Afrique occidentale qu'orientale);
- 3) Quelques plantes isolées dans des terrains fréquemment remués (près des villages par exemple),

Dans le reste du monde intertropical (Asie, Amérique) *P. maximum* n'apparaît que sous forme de populations linéaires en bordure de routes ou de plantes isolées.

De plus, ainsi que nous l'avons déjà signalé, les phénotypes existant dans ces pays se rencontrent tous en Afrique orientale. Il semble donc que cette région se présente bien comme le centre de diversification du *P. maximum* d'où sont dérivés tous les types rencontrés ailleurs, y compris en Afrique occidentale, où la présence de cette plante paraît liée à celle de l'homme.

Le polymorphisme du *P. maximum* a déjà attiré l'attention des auteurs par exemple de ceux qui en ont séparé *P. mahafalense* A. Camus ou *P. trichoglume* K. Schum.

Nous avons utilisé le terme de « type » pour qualifier un ensemble de plantes présentant des phénotypes très voisins pour les caractères qualitatifs: pilosité, couleur, etc. mais pouvant différer pour les caractères quantitatifs: taille des divers organes, nombre de talles, précocité à la floraison, etc. Nous nous référerons essentiellement au:

- type I de Côte d'Ivoire qui caractérise le phénotype des plantes de la région d'Adiopodoumé-Abidjan,
- type II de Côte d'Ivoire plus abondant, qui existe partout en zone forestière. Il fait l'objet d'une partie importante de la thèse de J. PERNÈS et nous nous y intéresserons à propos de la multiplication végétative au sens strict,
- types C que nous considérons comme des hybrides entre *P. infestum* et *P. maximum*; nous en ferons la démonstration.

Nous allons chercher à démêler les causes de ce polymorphisme.

Outre les plantes classées dans *P. maximum*, nous étudierons les plantes classées dans *P. infestum* ou *P. trichocladum* qui, bien qu'avec des caractères particuliers, s'associent aisément à la variabilité morphologique générale de *P. maximum*. Nous nous intéresserons d'ailleurs aux plantes de type C, que nous venons de citer et qu'on peut hésiter à classer chez *P. maximum* ou *P. infestum*, autrement dit, qui présentent des caractères intermédiaires entre les deux et qui assurent donc une continuité dans la section des *Maximae*. Bien que ce soit moins évident, d'autres origines de *P. maximum* présentent de même des caractères proches de *P. trichocladum*.

Dans le but d'investigation des causes du polymorphisme et de mise en évidence des relations entre ces différents types, des études ont été faites sur le terrain, d'autres en champ expérimental à Adiopodoumé (station de l'ORSTOM près d'Abidjan en Côte d'Ivoire).

Les études sur le terrain ont été réalisées au cours de prospections en Côte d'Ivoire d'une part, en Afrique orientale (Kenya et Tanzanie) de l'autre. Elles nous ont permis d'échantillonner sous forme de graines ou d'éclats de souches les populations naturelles et de constituer une collection vivante, sans doute unique au monde, de la section des *Maximae* (elle comprend de l'ordre de 500 clones).

Ces plantes, jointes à d'autres que nous avons reçues de nombreux pays tropicaux (1), ont été cultivées dans les mêmes conditions écologiques à Adiopodoumé, chaque origine étant représentée par plusieurs plantes issues par multiplication végétative de la plante d'origine. Le plus souvent, les clones ainsi obtenus ont d'ailleurs été disposés en blocs randomisés répétés 6 fois afin d'éliminer les effets d'hétérogénéité du milieu.

Des études au laboratoire sont venues compléter les précédentes. En ce qui concerne les observations cytologiques, nous avons procédé à des écrasements d'anthères pour les analyses de méioses (fixation au Carnoy, coloration soit au carmin acétique, soit à l'hématoxyline (HENDERSON et LU, 1968)). Nous avons aussi fait des coupes d'ovaires après inclusion dans la gélose, puis la paraffine, suivies de coloration à l'hématoxyline.

La technique d'obtention de *polyploïdes* est inspirée de Y. CAUDERON (1961). Les tiges des jeunes plantes sont coupées à 5-7 cm du sol, et des tampons de coton imbibés de colchicine placés sur les sections. Une sélection clonale des mixoploïdes ainsi obtenus est ensuite poursuivie. Le traitement de très jeunes plantes au stade coléoptile, analogue à celui de AHLOOWALIA (1967) a été également effectué et des plantes mixoploïdes également obtenues. Le repérage rapide des talles tétraploïdes à un stade précoce a été fait par mesure des stomates. Les empreintes des épidermes foliaires sont prélevées à l'aide d'une petite plaque de rhodoïd imprégnée d'acétone (R. NOZERAN, 1968).

(1) Sénégal, République Centrafricaine, Dahomey, Togo, Cameroun, Nigéria, Congo, Gabon, Kenya, Tanzanie, Angola, Afrique du Sud, Rhodésie, Madagascar, Maroc, Brésil, Guadeloupe, Ceylan, Vietnam, Australie.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES ; APPARIEMENTS EN MEIOSE

Le polymorphisme étonnant, dont nous avons donné une idée, à l'intérieur de la section des *Maximae*, aurait pu s'expliquer en partie par une variabilité dans les nombres chromosomiques. Même en s'en tenant aux Graminées, le phénomène est fréquent; ainsi les *Poa* (CLAUSEN, 1961), les *Dicanthium* (*D. annulatum*) et *Botriochloa* (DE WET *et al.*, 1963), *Paspalum notatum* (BURTON *et al.*, 1960) sont des exemples bien connus de telles variations du nombre chromosomique au sein d'un groupe d'espèces, voire d'une espèce.

Une démarche comparable semblait possible chez les *Panicum* à la suite des premières investigations faites par les auteurs. WARMKE (1951) avait trouvé chez *P. maximum* les nombres $2n = 32$ et $2n = 48$, DE WET (1954) donnait $2n = 18$ et JANAKI-AMMAL (1945), outre les nombres précédents, $2n = 36$. Nous avons fait les dénombrements sur 551 des clones introduits à Adiopodoumé. 506, soit 92 %, ont $2n = 32$ chromosomes, seuls les 8 % restants ont des nombres divers: $2n = 16$ (19 clones), $2n = 48$ (13 clones), $2n = 40$ (12 clones) et $2n = 38$ (1 clone). Cette proportion de 8 % est d'ailleurs certainement exagérée du fait que des populations à $2n = 16$ et $2n = 40$ ont été surabondamment échantillonnées.

1.1. LES NOMBRES CHROMOSOMIQUES

1.1.1. $2n = 32$

Nous avons vu que ce nombre est, de loin, le plus fréquent. En particulier toutes les variétés cultivées comme plantes fourragères ont 32 chromosomes. On peut penser que la sélection naturelle a joué en faveur de ce nombre, les plantes en possédant un autre étant éliminées car moins adaptées.

Toutes les plantes de notre collection classées dans *P. infestum* ont 32 chromosomes, une des deux origines de *P. trichocladum* également.

1.1.2. $2n = 48$

WARMKE (1951) avait rencontré des plantes avec ce nombre chromosomique dans une parcelle occupée par la variété « Borinquen ». Il est remarquable qu'il ne les avait pas distinguées des plantes à $2n = 32$.

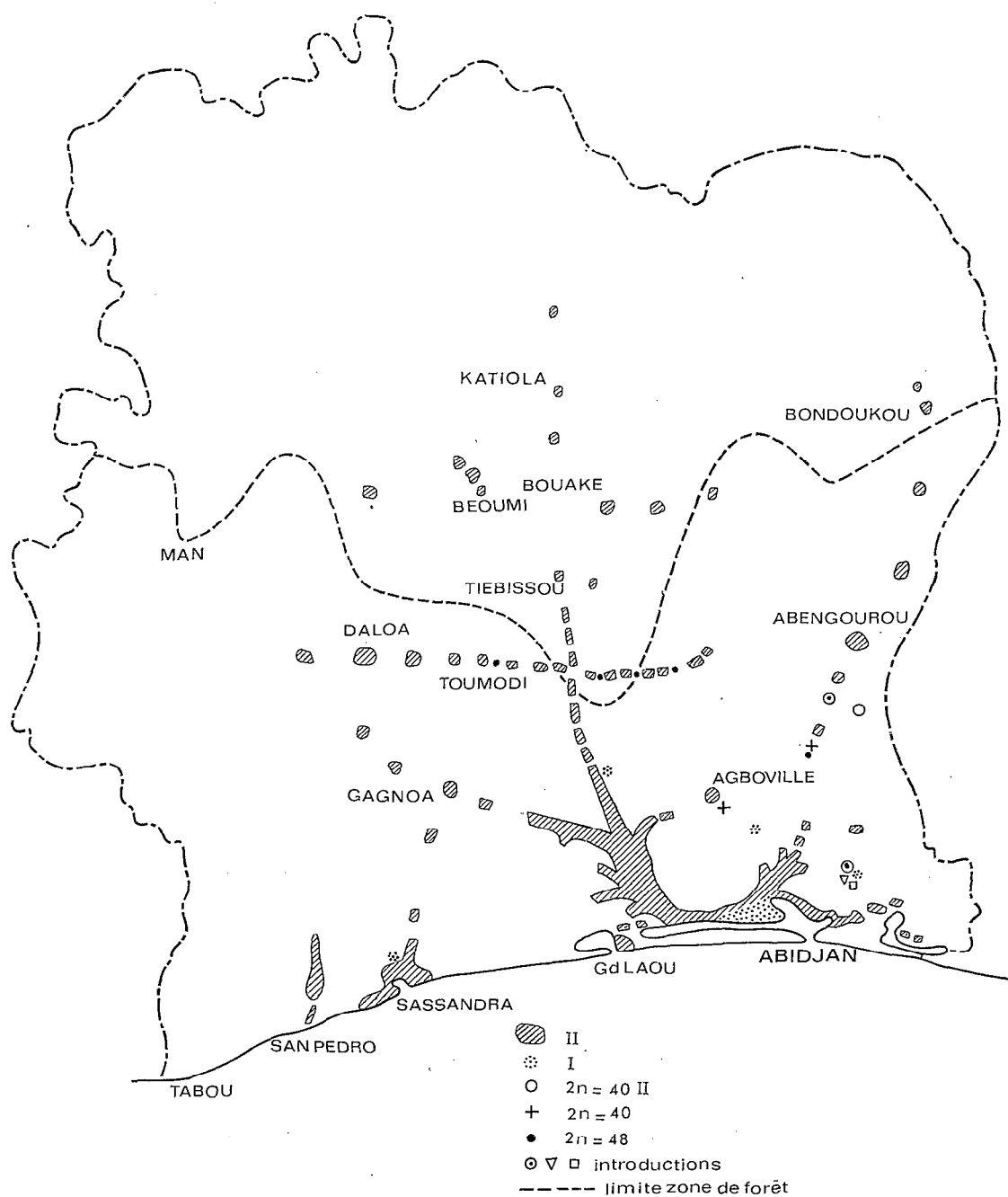


FIGURE 1

Répartition des divers types de *Panicum maximum* en Côte d'Ivoire

Nous avons trouvé des plantes de ce type en peuplements naturels, en Côte d'Ivoire et au Ghana. Il s'agit toujours de petites populations, parfois même de plantes à $2n = 48$ isolées au milieu d'une population à $2n = 32$ (cf. fig. 1). Parmi les souches reçues d'autres stations de recherches, une seule (G 35), provenant du Gabon, était à $2n = 48$. Au cours des prospections sur le terrain au Kenya et en Tanzanie aucune plante à $2n = 48$ n'a été récoltée. Ce sont donc des plantes relativement rares et dont l'existence dans la nature semble être localisée aux zones marginales d'extension du *Panicum maximum*.

Enfin, il est assez fréquent de trouver dans les descendance par graines de plantes à $2n = 32$, des plantes à $2n = 48$ (en moyenne 1 à 2% par descendance).

Une origine de *P. trichocladum*, reçue de la station de recherche de Kitale au Kenya, est aussi à $2n = 48$.

1.1.3. $2n = 40$

Des plantes à $2n = 40$ chromosomes ont été rencontrées en peuplements naturels seulement en Côte d'Ivoire. Elles constituent une population assez importante à Agboville (cf. carte fig. 1) où il ne semble exister qu'un seul phénotype. Deux autres très petites populations existent aussi à Adzopé et à Ebliasso. Les plantes de cette dernière localité sont d'ailleurs, contrairement aux précédentes, d'un phénotype tout à fait indistinguable du phénotype dominant de Côte d'Ivoire (type II).

1.1.4. $2n = 16$

Nous avons trouvé des plantes à $2n = 16$ chromosomes en populations naturelles en Tanzanie. Le groupe de populations à $2n = 16$ le plus important est situé dans la région de Korogwe (cf. carte fig. 2). Il s'agit essentiellement d'une assez grande population où coexistent des plantes à $2n = 32$ et à $2n = 16$ variables et de populations secondaires, distantes de quelques kilomètres (dont l'une est entièrement à $2n = 16$). A une trentaine de kilomètres dans les contreforts des monts Usambara (Vugiri), d'autres diploïdes ont été récoltés. A une dizaine de kilomètres de Bagamoyo (à environ 300 km de Korogwe) dans les marais du Kingoni, une vaste population, dont le phénotype d'ensemble est très particulier (entrenœuds très courts et très nombreux) est composée de plantes à $2n = 16$ et à $2n = 32$. Dans l'un ou l'autre groupe de populations, il est remarquable que les plantes à $2n = 16$ et celles à $2n = 32$ ne se distinguent pas facilement. La taille des épillets est significativement inférieure chez les plantes à $2n = 16$ mais c'est un caractère déjà très variable parmi les plantes à $2n = 32$.

D'autre part, des plantes à $2n = 16$ chromosomes ont été trouvées dans des descendance de deuxième génération de plantes de type C (hybrides supposés *P. maximum* × *P. infestum*) à $2n = 32$ récoltées dans une autre population proche de Bagamoyo.

1.1.5. $2n = 24$

Des plantes à $2n = 24$ n'ont jamais été trouvées dans la nature. Les trois plantes qui sont en collection à Adiopodoumé proviennent de la descendance d'une plante hexaploïde H 267,1. Cette plante semble elle-même être un hybride entre deux plantes d'origines et de phénotypes éloignés (267: Adiopodoumé, C I et 280: Nanyuki, Kenya).

1.1.6. $2n > 48$

Les nombres chromosomiques $2n = 64$ et $2n = 72$ ont été observés chez quelques plantes exceptionnelles dans des descendance soit de plantes à $2n = 48$ soit de plantes à $2n = 32$. Les plantes à nombres chromosomiques aussi élevés sont toujours très peu vigoureuses et très sensibles aux Cryptogames parasites.

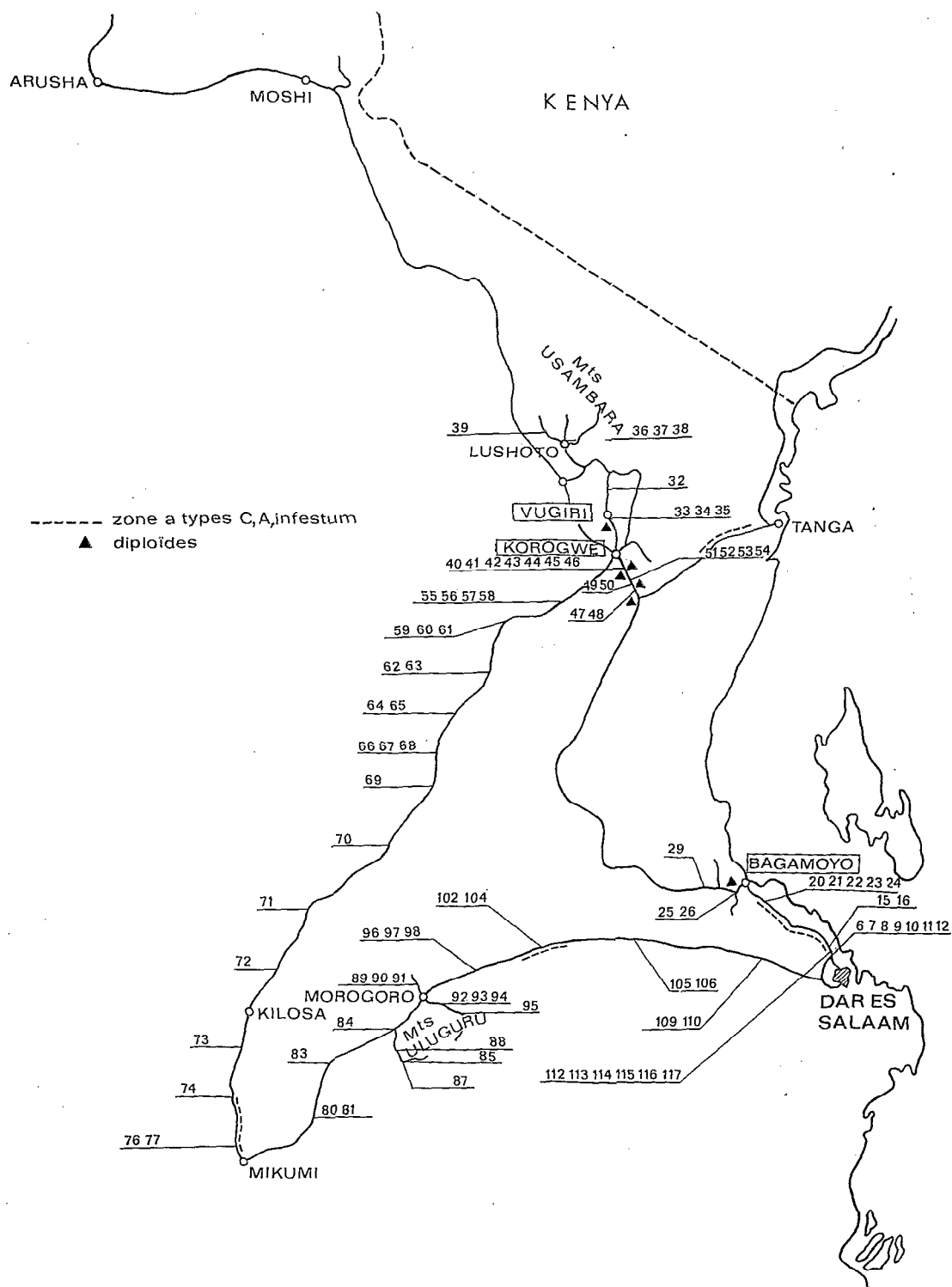


FIGURE 2

Plan des prospections réalisées en Nord-Tanzanie en 1969
avec les localisations des diverses populations échantillonnées

1.1.7. Autres nombres chromosomiques

Il existe aussi quelques plantes, très rares, à nombres chromosomiques non multiples de 8, contrairement aux précédentes. On peut trouver :

a) $2n = 23$, plante observée dans la même descendance que celle à $2n = 24$. Elle présente la particularité d'un phénotype instable (feuilles étroites à l'origine, puis apparition de tiges à feuilles larges de façon épisodique);

b) $2n = 30, 31, 34, 36$; on trouve de telles plantes dans les descendance de plantes à $2n = 32$. Les plantes à 31 chromosomes sont assez fréquentes chez les types C (hybrides supposés *P. maximum* $\times$ *P. infestum*).

Ainsi, en considérant l'ensemble de la population T 19 (types C de Tanzanie) échantillonnée sous forme de graines, les nombres chromosomiques suivants ont été observés :

POPULATION T 19

Nombres chromosomiques (2n)	32	31	33	48	Total
Nombre de plantes	43	6	1	4	53

Un échantillonnage analogue donne des variations semblables dans les nombres chromosomiques de la population kenyane de Mgwagaethe.

c) $2n = 38$, une très petite population naturelle à 38 chromosomes a été observée à Adzopé au milieu d'une population plus importante à 40 chromosomes.

1.1.8. Conclusions

Cette liste des divers nombres chromosomiques observés chez les *Maximae* du genre *Panicum* révèle donc l'existence d'une série polyploïde de base $x = 8$, nombre très rare chez les Graminées. Il faut souligner ici que les *P. infestum* Anders et *P. trichocladum* K. Schum. entrent bien dans cette série, ce qui est un élément en faveur de leur proche parenté avec *P. maximum* Jacq., les autres espèces du genre ayant des nombres de base $x = 9$ ou $x = 10$.

Il est important de rappeler que les plantes à 32 chromosomes sont de très loin les plus répandues.

1.2. VARIABILITÉ DES APPARIEMENTS EN MÉIOSE

Les méioses ont été étudiées sur cellules mères de pollen. Les valeurs données dans les tableaux I à XXVI correspondent toutes à une même inflorescence pour une plante donnée. Cependant, elles peuvent provenir de fleurs différentes de cette inflorescence, les 3 étamines d'une seule fleur ne fournissant pas toujours suffisamment de cellules au stade adéquat.

Les plantes analysées ont été cultivées dans les mêmes conditions écologiques à Adiopodoumé, les prélèvements étant tous faits en saison sèche.

Toutes les plantes de la collection n'ont pas été analysées dans le détail quant à leurs fréquences d'appariements. Cependant, celles que nous avons étudiées représentent un échantillonnage statistique des origines géographiques diverses. D'autre part, toutes les autres plantes ont cependant été observées quant à leurs méioses (essentiellement pour les dénombrements chromosomiques) et aucune particularité n'est apparue par rapport aux résultats que nous allons passer en revue.

1.2.1. Les plantes à $2n = 32$

1.2.1.1. *P. maximum* RÉCOLTÉS DANS LA NATURE

Les tableaux I à XI donnent les configurations méiotiques en métaphase I pour divers clones et plantes. Les colonnes correspondent aux divers appariements: I univalents, II bivalents, III trivalents et IV quadrivalents. La colonne de droite (n) donne le nombre de cellules présentant une configuration méiotique donnée. En bas de chaque tableau sont indiquées les valeurs moyennes de chaque type d'association ($\bar{x}$), les valeurs extrêmes (w) et les modes.

En métaphase pour un certain nombre de cellules, nous avons compté plus ou moins de 32 chromosomes. Ne sachant pas si les nombres trouvés correspondaient à la réalité ou à une erreur d'interprétation, nous avons préféré les éliminer de l'analyse. Leur fréquence était en effet très supérieure à celle trouvée en anaphase pour les cellules à 30, 31 ou 34 chromosomes. Or, à ce stade, les difficultés d'interprétation sont beaucoup moindres, les chromosomes étant individualisés. L'existence de ces variations, dans un même organe, des nombres chromosomiques, n'est donc cependant pas à mettre en doute.

La première remarque que nous pouvons formuler sur les configurations méiotiques de ces plantes, est qu'elles sont relativement régulières. Les associations les plus fréquentes sont les bi et les quadrivalents, ce qui, avec la position de ces plantes dans la série chromosomique, laisse supposer qu'il s'agit de tétraploïdes (voir pl. II). WARMKE (1951), qui ne connaissait pas l'existence de plantes à $2n = 16$, le pensait également.

Les quadrivalents peuvent être de plusieurs catégories: en anneaux, en V ou en H le plus fréquemment, très rarement en chaîne (voir pl. III). Les fréquences des diverses catégories étant extraordinairement variables, nous ne les donnons pas, l'interprétation étant difficile. Il semblerait, à notre point de vue, que les diverses figures soient dues à un état plus ou moins avancé de la terminalisation des chiasmata sans que le nombre de ces derniers ou le degré d'homologie des chromosomes, soient en cause.

Les trivalents sont relativement rares. Il s'agit probablement de quadrivalents incomplets, le quatrième chromosome homologue n'ayant pu s'associer ou étant déjà séparé.

Les univalents pourraient correspondre à ce quatrième chromosome. Néanmoins, certains clones, tel 174 (Daloa, tabl. III) présentent une fréquence d'univalents particulièrement élevée, qui peut indiquer des remaniements chromosomiques en cours.

Quoi qu'il en soit, la présence de tri et d'univalents est également classique chez les autotétraploïdes d'autres espèces (voir tabl. XIII). Ce fait que les associations ne soient pas uniquement des quadrivalents a déjà fait l'objet de nombreuses discussions dans la littérature. Ainsi, on peut considérer avec DEMARLY (1963) que « l'attraction entre un chromomère et ses trois homologues, au début du zygotène, entraîne une compétition entre les quatre chromosomes pour l'appariement. Ce pouvoir d'attraction est annulé dès qu'une paire s'est formée. On conçoit donc que, sur l'ensemble de la longueur d'un chromosome, on puisse trouver à ce stade des groupes de chromomères appariés successivement à l'un puis à l'autre des chromosomes homologues. Il se forme ainsi des configurations comportant 2, 3 ou 4 chromosomes. Cette association dépend de la longueur des chromosomes, de leurs positions relatives lorsqu'ils sont individualisés au leptotène, et probablement du volume du noyau ». Ainsi, les configurations suivantes (tabl. XIII) ont-elles été trouvées par MORRISON et MAJATHY (1960) chez diverses Graminées autotétraploïdes (voir tabl. XIII).

Chez les *Panicum maximum* à $2n = 32$, nous avons observé des configurations méiotiques variables d'un clone à l'autre. L'analyse de variance indique des différences significatives pour les nombres de quadri, tri, bi et univalents (voir tabl. XIV).

TABLEAU I
Clone 1 (Tiassalé)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	2	0	7	1
	1	4	1	5	1
	0	6	0	5	2
	1	6	1	4	1
	2	7	0	4	1
	0	8	0	4	2
	1	8	1	3	1
	2	9	0	3	2
	0	10	0	3	11
	0	12	0	2	3
	2	13	0	1	1
$\bar{x}$	0,42	8,92	0,12	3,35	26
w	0-2	2-13	0-1	1-7	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU II
Clone 4 (Béoumi)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	2	3	0	6	1
	0	6	0	5	2
	0	8	0	4	1
	1	8	1	3	1
	2	9	0	3	1
	0	10	0	3	3
	0	12	0	2	1
	2	13	0	1	1
	0	14	0	1	1
$\bar{x}$	0,58	9,08	0,08	3,25	12
w	0-2	3-14	0-1	1-6	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU III
Clone 174 (Daloa)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	1	4	1	5	1
	4	4	0	5	1
	2	6	2	3	1
	3	7	1	3	2
	2	9	0	3	4
	0	10	0	3	2
	0	12	0	2	1
	2	13	0	1	1
	0	14	0	1	3
	9	7	3	0	1
	6	13	0	0	1
	1	14	1	0	1
	2	15	0	0	2
$\bar{x}$	2,05	10,24	0,43	2,05	21
w	0-9	4-15	0-3	0-5	
mode	2	9	0	3	

TABLEAU IV
Clone 267 (Adiopodoumé) clone végétatif parental

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	2	0	7	1
	1	2	1	6	1
	0	4	0	6	10
	0	3	2	5	1
	0	6	0	5	8
	3	5	1	4	1
	2	7	0	4	1
	0	8	0	4	19
	2	6	2	3	1
	3	7	1	3	1
	1	8	1	3	1
	2	9	0	3	1
	0	10	0	3	20
	3	9	1	2	1
	1	10	1	2	2
	0	12	0	2	15
	0	14	0	1	3
	0	16	0	0	1
$\bar{x}$	0,22	8,59	0,12	3,56	88
w	0-3	2-16	0-2	0-7	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU V
Plante 267,41 (issue de graine)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	0	0	8	1
	0	4	0	6	3
	2	5	0	5	2
	0	6	0	5	7
	1	6	1	4	2
	2	7	0	4	1
	0	8	0	4	18
	1	8	1	3	2
	2	9	0	3	4
	0	10	0	3	19
	2	11	0	2	3
	0	12	0	2	13
	1	12	1	1	2
	0	14	0	1	3
	0	16	0	0	1
$\bar{x}$	0,32	9,14	0,07	3,30	81
w	0-2	0-16	0-1	0-8	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU VI
Plante 267,43 (issue de graine)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	2	0	7	1
	0	6	0	5	2
	0	5	2	4	1
	1	6	1	4	1
	0	8	0	4	2
	0	10	0	3	7
	0	12	0	2	1
$\bar{x}$	0,07	8,20	0,2	3,73	15
w	0-1	2-12	0-2	2-7	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU VII
Plante 267,50 (issue de graine)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	6	0	5	1
	0	8	0	4	3
	0	10	0	3	4
	0	12	0	2	6
	0	14	0	1	3
$\bar{x}$	0	10,82	0	2,59	17
w	0	6-14	0	1-5	
mode	0	12	0	2	

TABLEAU VIII
Clone 304 (Congo)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	0	0	8	1
	1	2	1	6	1
	0	4	0	6	2
	0	6	0	5	2
	1	6	1	4	2
	1	8	1	3	1
	0	10	0	3	1
	2	11	0	2	2
	0	12	0	2	2
	8	12	0	0	1
$\bar{x}$	1,07	7,33	0,27	3,87	15
w	0-8	0-12	0-1	0-8	
mode	0	12	0	2	

On peut noter néanmoins l'extraordinaire variété des configurations méiotiques pour une même plante. Ainsi, dans le cas du clone 353 (Togo) pour 104 cellules, 29 configurations différentes ont été observées. Il devient alors assez présomptueux d'interpréter les valeurs moyennes. On peut remarquer néanmoins que, pour diverses plantes de la même variété 267, les modes sont les mêmes, à l'exception de la plante 50 (issue de graine). Cette plante est hors-type. Il s'agit donc d'une recombinaison par rapport au clone parental, comme nous le verrons au chapitre 2 (41, 43 et clone parental), les autres plantes étant génétiquement identiques.

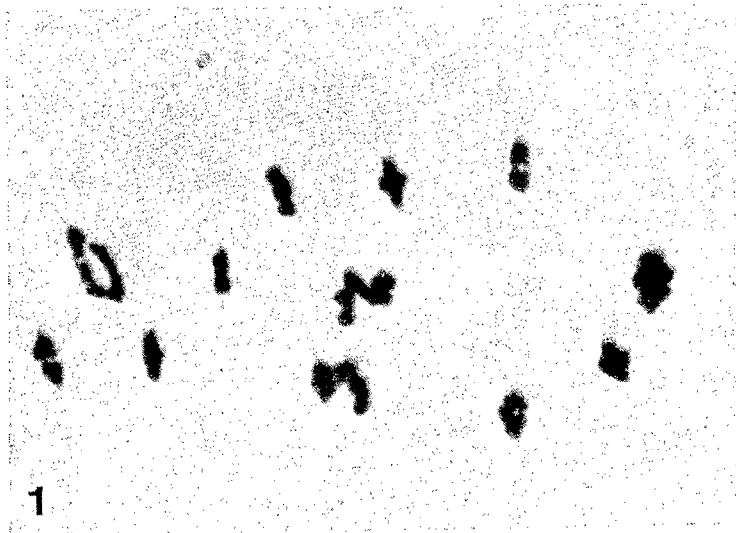


PLANCHE II

Métaphases I: plantes à $2n = 32$ chez *P. maximum*

1) T 19-36, 10-5,1: 4 IV, 8 II. — 2) T 19-36, 10-5,2: 1 IV, 14 II

TABLEAU IX
Plante 268,40 (Sotuba, issue de graine)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	4	0	6	3
	0	6	0	5	2
	0	8	0	4	5
	0	10	0	3	1
	0	12	0	2	1
$\bar{x}$	0	7,17	0	4,42	12
w	0	4-12	0	2-6	
mode	0	8	0	4	

Plante 268,47 (Sotuba, issue de graine)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	4	0	6	4
	2	5	0	5	2
	0	6	0	5	6
	0	5	2	4	1
	1	6	1	4	1
	0	8	0	4	5
	0	10	0	3	3
	0	12	0	2	2
$\bar{x}$	0,21	6,96	0,12	4,38	24
w	0-2	4-12	0-2	2-6	
mode	0	6	0	5	

TABLEAU X
Clone 353 (Togo)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	2	1	0	7	1
	0	2	0	7	1
	2	3	0	6	1
	0	4	0	6	6
	2	5	0	5	2
	0	6	0	5	15
	3	5	1	4	2
	6	5	0	4	1
	1	6	1	4	5
	4	6	0	4	1
	2	7	0	4	4
	0	8	0	4	18
	2	6	2	3	2
	6	7	0	3	1
	1	8	1	3	4
	4	8	0	3	2
	2	9	0	3	3
	0	10	0	3	10
	6	6	2	2	1
	8	8	0	2	1
	3	9	1	2	2
	6	9	0	2	1
	1	10	1	2	2
	4	10	0	2	1
	2	11	0	2	3
	0	12	0	2	9
	1	12	1	1	1
	0	14	0	1	3
	0	16	0	0	1
$\bar{x}$	1	7,97	0,21	3,61	104
w	0-8	1-16	0-2	0-7	
mode	0	8	0	4	

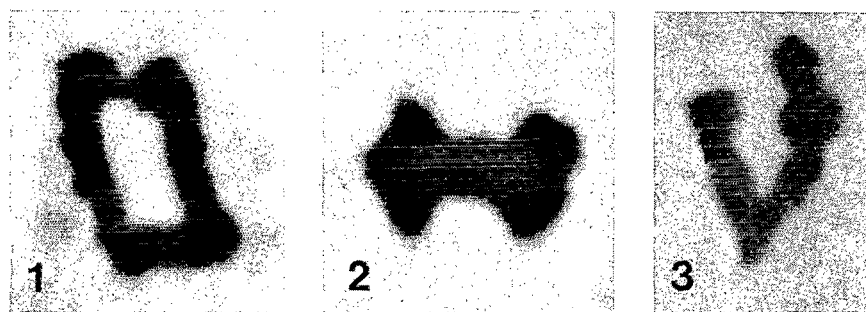


PLANCHE III

Divers types de quadrivalents chez *P. maximum*

1) Quadrivalent en anneau. — 2) Quadrivalent en « H ». — 3) Quadrivalent en « V »

TABLEAU XI

Récapitulatif

<i>Plante ou clone</i>		<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>	<i>Nombre de cellules observées</i>
1 (Tiassalé)	$\bar{x}$	0,42	8,92	0,12	3,35	26
	w	0-2	2-13	0-1	1-7	
	mode	0	10	0	3	
4 (Béoumi)	$\bar{x}$	0,58	9,08	0,08	3,25	12
	w	0-2	3-14	0-1	1-6	
	mode	0	10	0	3	
174 (Daloa)	$\bar{x}$	2,05	10,24	0,43	2,05	21
	w	0-9	4-15	0-3	0-5	
	mode	2	9	0	3	
267 (Adiopodoumé)	$\bar{x}$	0,22	8,59	0,12	3,56	88
	w	0-3	2-16	0-2	0-7	
	mode	0	10	0	3	
267,41	$\bar{x}$	0,32	9,14	0,07	3,30	81
	w	0-2	0-16	0-1	0-8	
	mode	0	10	0	3	
267,43	$\bar{x}$	0,07	8,20	0,2	3,73	15
	w	0-1	2-12	0-2	2-7	
	mode	0	10	0	3	
267,50	$\bar{x}$	0	10,82	0	2,59	17
	w	0	6-14	0	1-5	
	mode	0	12	0	2	
304 (Congo)	$\bar{x}$	1,07	7,33	0,27	3,87	15
	w	0-8	0-12	0-1	0-8	
	mode	0	12	0	2	
268,40 (Sotuba)	$\bar{x}$	0	7,17	0	4,42	12
	w	0	4-12	0	2-6	
	mode	0	8	0	4	
268,47	$\bar{x}$	0,21	6,96	0,12	4,38	24
	w	0-2	4-12	0-2	2-6	
	mode	0	6	0	5	
253 (Togo)	$\bar{x}$	1	7,97	0,21	3,61	104
	w	0-8	1-16	0-2	0-7	
	mode	0	8	0	4	

TABLEAU XII
Analyse de variance

Association méiotique	Carré moyen clone	Carré moyen erreur	F	F table		Signification
				0,05	0,01	
I	10,171	1,348	7,54	1,87	2,38	HS
II	32,532	8,057	4,04	—	—	HS
III	0,354	0,176	2,01	—	—	HS
IV	9,551	1,980	4,824	1,87	2,38	HS

TABLEAU XIII
Configurations méiotiques de diverses Graminées autotétraploïdes
(MORRISON et MAJHATHY, 1960)

Espèces	IV	III + I	II	2I	Nombre de cellules
<i>Avena strigosa</i>	4,4	0,1	5,0	0,1	125
<i>Secale cereale</i>	3,7	0,2	6,1	0,5	50
<i>Hordeum vulgare</i>	3,9	0,1	5,7	0,3	125
<i>Hordeum bulbosum</i>	4,0	0,2	5,6	0,1	200
<i>Arrhenaterum elatius</i>	4,8	0	4,3	0	150
<i>Triticum monococcum</i>	5,1	0,1	3,5	0,2	260

1.2.1.2. PLANTES A $2n = 32$ OBTENUES PAR LA COLCHICINE

Nous avons décrit le traitement dans l'introduction. Les figures méiotiques peuvent s'intégrer dans la variabilité observée chez les tétraploïdes (cf. tabl. XIV et XV). Le nombre de quadrivalents est plutôt inférieur et nous pouvons constater qu'il est équivalent chez deux tétraploïdes différents. Etant donné que les diploïdes correspondants présentent toujours, comme on le verra plus loin, 8 bivalents, il est bien évident que ces tétraploïdes artificiels sont des autotétraploïdes. Le fait que les figures de méiose soient analogues est donc en faveur de l'hypothèse d'autotétraploïdie pour toutes ces plantes à 32 chromosomes. Ces plantes représentent, rappelons-le, la très grande majorité chez *Panicum maximum*.

TABLEAU XIV
Métaphases I clone T 44 T

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	6	0	5	1
	0	8	0	4	4
	3	7	1	3	2
	1	8	1	3	2
	2	9	0	3	1
	0	10	0	3	10
	1	10	1	2	2
	2	11	0	2	5
	0	12	0	2	34
	1	12	1	1	4
	4	12	0	1	1
	2	13	0	1	2
	0	14	0	1	39
	2	15	0	0	4
	0	16	0	0	11
	X	42	1 528	10	194
	$\bar{x}$	0,34	12,52	0,082	1,59
	w	0-4	6-16	0-1	0-5
	mode	0	14	0	1

TABLEAU XV
Métaphases I clone K 189 T

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	10	0	3	7
	2	11	0	2	2
	0	12	0	2	15
	2	13	0	1	1
	0	14	0	1	23
	3	13	1	0	1
	1	14	1	0	1
	0	16	0	0	1
	$\bar{x}$	0,20	12,74	0,39	1,55
	w	0-3	10-16	0-1	0-3
	mode	0	14	0	1
					51

TABLEAU XVI
Panicum infestum

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	1	2	1	6	2
	0	6	0	5	1
	2	7	0	4	2
	0	8	0	4	5
	3	7	1	3	1
	1	8	1	3	2
	2	9	0	3	3
	0	10	0	3	9
	0	9	2	2	1
	1	10	1	2	2
	4	10	0	2	2
	2	11	0	2	5
	0	12	0	2	13
	2	13	0	1	5
	0	14	0	1	4
	x	0,82	10,26	0,16	2,54
	w	0-4	2-14	0-2	1-6
	mode	0	12	0	2

TABLEAU XVII
Panicum trichocladium

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	4	0	6	5
	0	6	0	5	2
	1	6	1	4	3
	2	7	0	4	1
	1	8	1	3	3
	0	10	0	3	2
	x	0,5	6,31	0,37	4,44
	w	0-2	4-10	0-1	3-6
	mode	0	4	0	6
					16

1.2.1.3. *P. infestum* ET *P. trichocladum*

Les configurations méiotiques (tabl. XVI et XVII) des plantes classées ainsi sont analogues à celles des *P. maximum*. Il semble qu'on puisse également les considérer comme des autotétraploïdes.

Le clone de *P. trichocladum* que nous avons observé a un taux de quadrivalents assez élevé. Il n'est pas exclus que d'autres clones aient un taux différent.

1.2.1.4. LES TYPES C

Rappelons que la morphologie des plantes (particulièrement celle des inflorescences) nous conduit à émettre l'hypothèse que ces formes sont des hybrides *P. maximum* $\times$ *P. infestum*.

Les méioses des plantes de ce type récoltées au Kenya (population de Mgwakaethe) se sont révélées originales. En effet, la plupart des cellules présentaient des méioses tout à fait régulières avec 16 bivalents (voir pl. IV). Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on rencontrait de rares quadrivalents et les univalents semblent absents. Ceci aurait donc pu nous amener à considérer ces types C comme des allotétraploïdes et *P. maximum* d'une part, *P. infestum* de l'autre comme de bonnes espèces.

Néanmoins, la réalité semble plus complexe. En effet, d'autres plantes appartenant à ce type C, mais récoltées en Tanzanie, dans une même population près de Bagamoyo présentent une certaine variabilité quant à leurs configurations méiotiques (tabl. XVIII à XXIV). Les unes se comportent de façon analogue à celles du Kenya avec de très rares quadrivalents: plantes 36, 5-9,9 (tabl. XIX) et 36, 10-2,5 (tabl. XXIV). Les autres ont une fréquence de quadrivalents beaucoup plus élevée: plantes 36, 5-1,4 (tabl. XVIII), 36, 5-4,3 (tabl. XXI) et 36, 5-5,1 (tabl. XXIII). Cette variabilité dans les méioses est d'ailleurs associée à une variabilité phénotypique remarquée sur le terrain essentiellement par les différences dans la pilosité des glumes. Ce polymorphisme évident contraste d'ailleurs avec le monomorphisme constant des autres populations.

1.2.2. Les diploïdes ($2n = 16$)

Nous distinguerons, là aussi, les diploïdes récoltés dans la nature et les diploïdes obtenus dans les descendes de tétraploïdes, autrement dit polyhaploïdes.

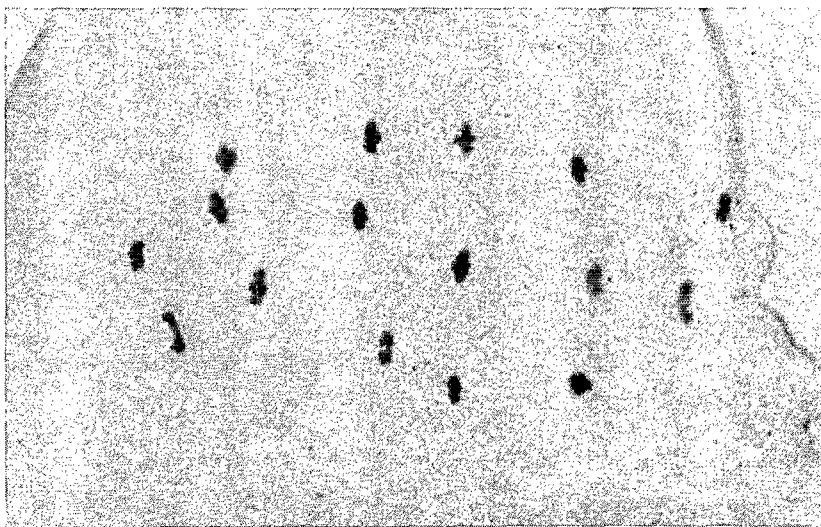


PLANCHE IV

Métaphase I de plante de type C chez *P. maximum*

TABLEAU XVIII
Configurations méiotiques types C (Tanzanie) 36,5-1,4

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	2	0	7	1
	0	4	0	6	1
	0	6	0	5	2
	0	8	0	4	2
	0	10	0	3	10
	2	11	0	2	2
	0	12	0	2	18
	1	12	1	1	1
	0	14	0	1	15
	0	16	0	0	2
$\bar{x}$	0,09	11,60	0,02	2,17	54
w	0-2	2-16	0-1	0-7	
mode	0	12	0	2	

TABLEAU XX
36,5-9,8

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	4	4	0	5	1
	2	9	0	3	2
	5	8	1	2	1
	2	13	0	1	2
	0	14	0	1	2
	4	14	0	0	2
	0	16	0	0	2
$\bar{x}$	2,08	12	0,08	1,41	12
w	0-5	4-16	0-1	0-5	
mode	0	14	0	1	

TABLEAU XIX
36,5-9,9

	Appariements					Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	VI	
Nombre par cellule	1	11	1	0	1	1
	0	13	0	0	1	1
	0	12	0	2	0	1
	1	12	1	1	0	2
	2	13	0	1	0	2
	0	14	0	1	0	1
	2	15	0	0	0	1
	0	16	0	0	0	2
$\bar{x}$	0,82	13,37	0,27	0,64	0,18	11
w	0-2	11-16	0-1	0-2	0-1	
mode	0	13	0	1	0	

TABLEAU XXI

36,5-4,3

Appariements					Nombre de cellules observées
I	II	III	IV		
Nombre par cellule	0	4	0	6	1
	0	6	0	5	2
	0	10	0	3	3
	0	12	0	2	4
	2	13	0	1	1
	3	13	1	0	1
$\bar{x}$	0,42	10	0,08	2,83	12
w	0-3	4-13	0-1	0-6	
mode	0	12	0	2	

TABLEAU XXII

36,5-10,1

Appariements					Nombre de cellules observées
I	II	III	IV		
Nombre par cellule	2	7	0	4	1
	0	10	0	3	2
	1	10	1	2	1
	0	12	0	2	5
	2	13	0	1	1
	0	14	0	1	1
	7	11	1	0	1
	2	15	0	0	1
	0	16	0	0	2
$\bar{x}$	0,93	12,13	0,13	1,60	15
w	0-7	7-16	0-1	0-4	
mode	0	12	0	2	

TABLEAU XXIII

36,5-5,1

Appariements					Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	4	0	6	2
	0	6	0	5	3
	0	8	0	4	2
	0	10	0	3	9
	1	10	1	2	2
	0	12	0	2	2
	0	14	0	1	2
$\bar{x}$	0,09	9,30	0,09	3,27	22
w	0-1	4-14	0-1	1-6	
mode	0	10	0	3	

TABLEAU XXIV

36,10-2,5

Appariements					Nombre de cellules observées	
		I	II	III	IV	
Nombre par cellule		0	10	0	3	5
		0	12	0	2	5
		0	14	0	1	19
		0	16	0	0	19
$\bar{x}$		0	14,17	0	0,91	48
w		0	10-16	0	0-3	
mode		0	—	0	—	

TABLEAU XXV
Configuration méiotique TH 2 (36,5-7,7)

	Appariements				Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	
Nombre par cellule	0	5	2	0	1
	2	5	0	1	1
	3	5	1	0	2
	1	6	1	0	3
	4	6	0	0	3
	2	7	0	0	20
	0	8	0	0	34
$\bar{x}$	0,98	7,31	0,11	0,02	64
w	0-4	5-8	0-2	0-1	
mode	0	8	0	0	

1.2.2.1. DIPLOIDES RÉCOLTÉS DANS LA NATURE

Rappelons que toutes ces plantes ont été récoltées dans le Nord-Est de la Tanzanie.

Le fait remarquable est que les méioses de ces diploïdes sont toujours régulières. Les métaphases comportent sans exception 8 bivalents (cf. pl. V, 1). Les anaphases sont également régulières et distribuent 8 chromosomes à chaque pôle (cf. pl. V, 2). Il n'a jamais été observé de chromosome trainard, ni de ponts. Les micronuclei, fréquents chez les tétraploïdes, n'existent pas chez ces diploïdes récoltés dans la nature. Il en résulte que le pollen semble particulièrement fertile. Il se colore, en effet, presque à 100% au carmin acétique, les grains de pollen déformés étant à peu près inexistant.

Tous ces caractères font de ces plantes de « bons » diploïdes qui pourraient être à la base de la série polyploïde.

1.2.2.2. DIHAPLOIDES

Nous avons signalé l'apparition de plantes à 16 chromosomes dans une descendance de plantes à 32; il s'agit donc de dihaploïdes. Ceux-ci n'ont été observés que dans une seule descendance provenant de population de type C polymorphe de Bagamoyo. Les méioses de ces dihaploïdes présentent toujours des irrégularités. Néanmoins, il est fréquent d'observer 8 bivalents en métaphase. Sur les 12 plantes obtenues, 7 sont dans ce cas. Les autres présentent des nombres variables d'univalents, parfois des tri et quadrivalents. Dans tous les cas, on peut cependant observer des irrégularités en anaphase, essentiellement des chromosomes trainards. Il est également fréquent, même chez les plantes à 8 bivalents, d'observer des micronuclei (constitués par les trainards). Nous donnons dans le tableau XXV un exemple de configurations méiotiques pour une plante ne présentant pas régulièrement 8 bivalents.

Il est évidemment troublant de constater la fréquence des configurations à 8 bivalents. Cela paraît d'autant plus inexplicable si les tétraploïdes de type C sont des allopolyploïdes. Il est bon de rappeler que les méioses de ces types C de Bagamoyo étaient néanmoins particulières car présentant des quadrivalents fréquents.

D'autre part, des faits analogues ont été décrit par DE WET (1965) chez la Graminée tropicale *Dichanthium*. Des polyhaploïdes apparaissaient également fréquemment à partir d'hybrides interspécifiques et présentaient uniquement des bivalents en méiose.

Notons enfin que, dans le cas de types C de *Panicum*, il ne peut s'agir de l'élimination d'un génome *infestum* ou *maximum*, les polyhaploïdes présentant également un phénotype hybride, autrement dit de type C.

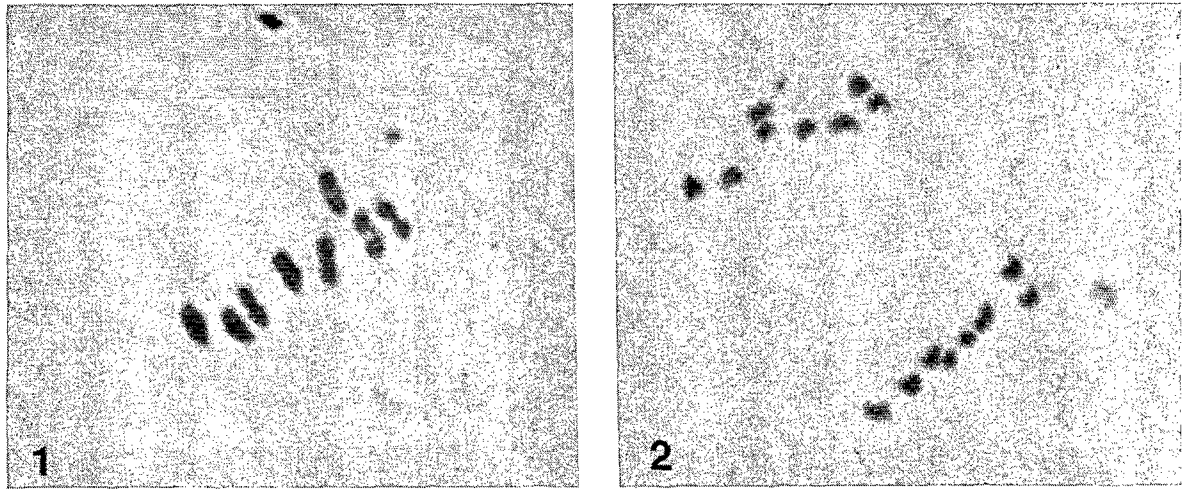


PLANCHE V

1) Métaphase I diploïde de *P. maximum*. — 2) Anaphase diploïde de *P. maximum*

1.2.3. Autres nombres chromosomiques

Les configurations méiotiques pour ces plantes à $2n \neq 32$ et 16 sont très confuses en général et difficiles à interpréter. Les hexaploïdes ($2n = 48$) présentent des associations à 6 chromosomes assez fréquentes, en chaînes ou en anneaux. Les bivalents y sont cependant assez nombreux. Les pentaploïdes ($2n = 40$) présentent des associations à 5 chromosomes et diverses associations, d'où une fréquence de bivalents assez faible.

Les triploïdes ($2n = 24$) ont également des méioses confuses. On peut y reconnaître des trivalents. Dans ce cas, comme dans les précédents, les dénombrements se font surtout facilement en anaphase. Ces anaphases présentent d'ailleurs de nombreux traînards qui, souvent, se divisent précocement (voir pl. VI, 1). Les microspores qui en résultent présentent donc des nombres chromosomiques divers et la stérilité pollinique est assez forte. Cependant, les hexaploïdes ne semblent pas avoir un taux de stérilité pollinique supérieur à celui des tétraploïdes. Il est possible qu'à ce niveau de ploïdie la perte de quelques chromosomes (chacun étant en 6 exemplaires) n'entraîne pas de déséquilibre marqué dans le fonctionnement de la cellule.

Enfin, les méioses des aneuploïdes sont également assez irrégulières. Nous donnerons comme exemple les configurations méiotiques d'une plante de type C à 31 chromosomes (tabl. XXVI).

Nous constatons donc sur cet exemple que les 3 chromosomes restant sur le quatuor homologue donnent le plus souvent 1 bivalent et 1 univalent, plus rarement 1 trivalent. Mais il est étonnant de noter :

1) La présence d'associations à plus de quatre chromosomes qui peut indiquer des remaniements structuraux assez importants;

2) La rareté relative des quadrivalents compensée par l'abondance des bivalents. Mais il faut signaler que cette plante fait partie de la descendance des type C de Bagamoyo (cf. p. 28) qui présentent même chez les tétraploïdes une variation dans le nombre de quadrivalents pouvant aller jusqu'à l'absence totale.

TABLEAU XXVI

Configurations méiotiques de la plante 36,10-9,3 à 31 chromosomes

	Appariements						Nombre de cellules observées
	I	II	III	IV	V	VI	
Nombre par cellule	1	9	0	3	0	0	1
	0	10	1	2	0	0	1
	0	12	1	1	0	0	6
	1	13	0	1	0	0	8
	0	14	1	0	0	0	3
	1	15	0	0	0	0	10
	0	10	2	0	1	0	1
	0	13	0	0	1	0	1
	1	10	0	1	0	1	1
	0	11	1	0	0	1	1
	1	12	0	0	0	1	1
$\bar{x}$	0,62	13,0	0,38	0,59	0,06	0,09	34
w	0-1	9-15	0-2	0-3	0-1	0-1	
mode	1	15	0	0	0	0	

1.3. RELATIONS DE LA VARIABILITÉ DANS LES NOMBRES DE CHROMOSOMES ET LES APPARIEMENTS EN MÉIOSE AVEC LE POLYMORPHISME

Nous avons vu que les tétraploïdes ($2n = 32$) représentaient plus de 90% des plantes. Or, une grande partie de la variabilité existe à ce niveau. Nous donnons dans le tableau XXVII un aperçu de l'étendue de cette variabilité propre aux tétraploïdes. Les trois clones ont été observés dans les mêmes conditions écologiques à Adiopodoumé. Les plantes du clone 280 sont les plus petites que nous connaissons chez *P. maximum*. Le clone 174 représente la moyenne en ce qui concerne la taille, le clone K 190 étant un des plus grands.

On pouvait alors se demander quel était l'apport de la polyploïdie à la morphologie des plantes. Nous donnons dans les tableaux XXVIII et XXIX les rares caractères distinctifs entre, d'une part (tabl. XXVIII) un tétraploïde ($2n = 32$): 267 et un hexaploïde ($2n = 48$): H 267,1 obtenu dans une descendance par graines du précédent et, d'autre part (tabl. XXIX) un diploïde ($2n = 16$): K 189, le tétraploïde ($2n = 32$) obtenu par la colchicine: K 189 T et le tétraploïde ($2n = 32$) récolté dans la nature, dans la région de Korogwe (Tanzanie), de même que le diploïde K 189 et morphologiquement voisin: K 190. Là aussi, il s'agit de caractères observés sur des plantes cultivées dans les mêmes conditions écologiques, à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire).

Un fait remarquable est que la multiplication végétative (boutures ou éclats de souches) est beaucoup plus facile chez les tétraploïdes récoltés dans la nature que chez les diploïdes ou les tétraploïdes obtenus par la colchicine.

Par ailleurs, les variations dans les nombres chromosomiques rencontrées chez les types C (hybrides supposés entre *P. maximum* et *P. infestum*) ne semblent provoquer aucune modification morphologique notoire. Ainsi, les plantes à 31 chromosomes ne se distinguent absolument pas des plantes à 32, quel que soit le stade de développement.

Il semble donc ressortir de ces données que la variabilité morphologique existe presque entièrement au niveau tétraploïde, $2n = 32$. Les variations dans les nombres chromosomiques semblent n'apporter, par elles-mêmes, que des modifications dans des caractères mineurs en ce qui concerne la morphologie de la plante.

TABLEAU XXVII
Variabilité des tétraploïdes ($2n = 32$)

Clone	280	174	K 190
Origine	Nanyouki savane du Kenya (altitude 1 800 m)	Daloa, bord de route en Côte d'Ivoire (forêt dense) basse altitude	Korogwe de Tanzanie (Savane à dominante <i>P. maximum</i>)
Hauteur à floraison	1,10-1,40 m	1,70-2,50 m	2,0-3,0 m
Largeur du limbe foliaire	0,5-1,5 m	2,0-3,0 m	4,0-5,0 m
Poids de 1 000 graines	0,75-0,80 g	1,05-1,06 g	1,30-1,35 g
Pilosité des épillets	pileux	glabres	glabres

TABLEAU XXVIII
Comparaison du clone 267 (tétraploïde) et d'un descendant: H 267,1 (hexaploïde) hors type

Caractère	267 ($2n = 32$)	H 267,1 ($2n = 48$)
Poids de 1 000 grains (en grammes)	1,06 (1,05-1,07)	1,30 (1,22-1,37)
Dimension des grains de pollen (en μ) (n = 100)	33,5 (26,6-44,2)	38,6 (29,6-42,8)
Taille des stomates (en μ) (n = 100)	28,0 (25-31)	31,5 (28-33)
Nombre de talles à 2 mois (9-VIII-66) (à partir de graines)	39,0 (n = 206) (25-50)	8

TABLEAU XXIX
Comparaison K 189, K 189 T et K 190
(Moyenne sur 100 individus, étendue entre parenthèses)

Caractère	K 189 (2n = 16)	K 189 T (2n = 32)	K 190 (2n = 32)
Taille des grains de pollen (en μ) (n = 100)	29,09 (22,0-35,0)	38,50 (33,0-44,5)	36,51 (27,0-46,0)
Taille des stomates (en μ) (n = 100)	26,0 (23,0-28,0)	32,0 (28,0-35,0)	30,2 (28,0-33,0)
Poids de 1 000 graines (en grammes)	0,88 (0,80-0,90)	1,40 (1,20-1,60)	1,33 (1,30-1,40)

Il semble d'ailleurs que les niveaux de ploïdie élevée entraînent une baisse de vigueur des plantes, les rendant en particulier très sensibles aux attaques de Champignons parasites tels que *Cercospora* et *Sorosporium*. Ceci est déjà remarquable au niveau $2n = 48$, mais les plantes à $2n = 64$ et 72 chromosomes sont encore plus sensibles, à tel point qu'il devient très difficile de les maintenir en collection, la mortalité étant très forte chez les clones de ces plantes obtenus par multiplication végétative (éclats de souche).

Ceci ne veut pas dire, bien entendu, que la polyploïdie n'a joué aucun rôle dans l'évolution des *Maximae*. Ce rôle est d'emblée évident puisque l'effectif des tétraploïdes est infiniment supérieur à celui des diploïdes et que, par la variété de leurs formes et de leurs facultés d'adaptation, ils se sont étendus à l'ensemble de la zone inter-tropicale.

La variabilité des appariements en méiose n'est probablement, quant à elle, qu'un reflet de la variabilité des génotypes. En effet, il est maintenant reconnu que certains gènes ont pour propriété de modifier la nature des appariements. Chez le blé, RILEY *et al.* (1959, 1960, 1963 et 1965) ont montré qu'un gène ou groupe de gènes situés sur le chromosome 5 B diminuerait ainsi le nombre des multivalents, ce qui aboutirait à la diploïdisation du blé hexaploïde. De plus, des variations du nombre de tels gènes entraînent des modifications quantitatives dans les appariements.

TABLEAU XXX
Anaphases (Nombres de cellules; les pourcentages entre parenthèses)

Clone	0 trainard	1 trainard	2 trainards	Plus de 2	Total
267 (Adiopodoumé)	162 (80%)	36 (18%)	5 (2%)	0	203
267 (41)	121 (71%)	34 (20%)	10 (6%)	5 (3%)	170
268 (Sotuba)	65 (84%)	4 (5%)	3 (4%)	5 (7%)	77
268,47	14 (78%)	4 (22%)	0	0	18
304 (Congo)	272 (88%)	23 (7%)	15 (5%)	1	311

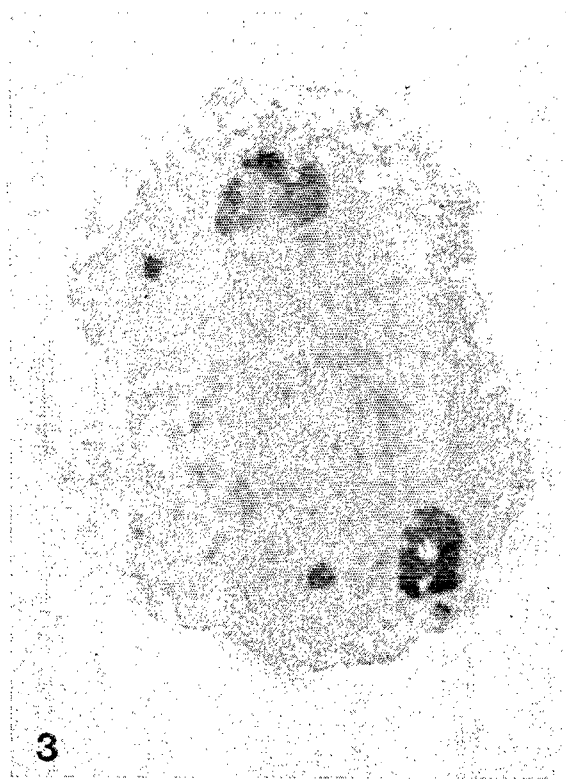
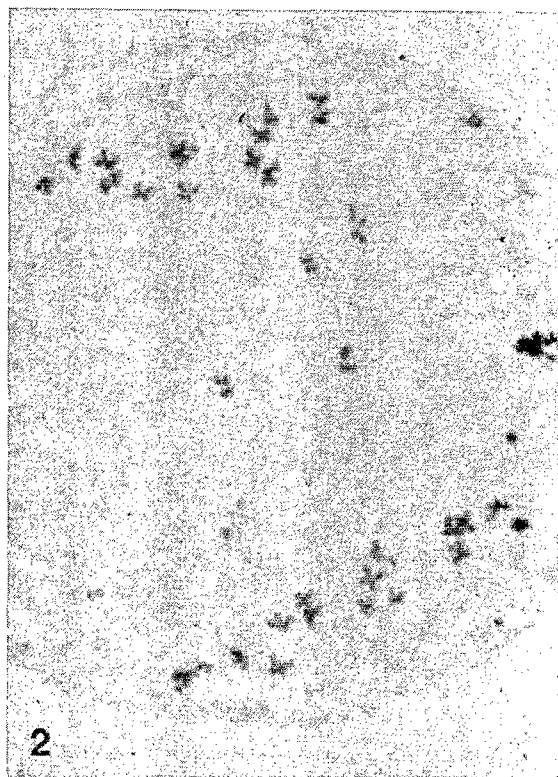
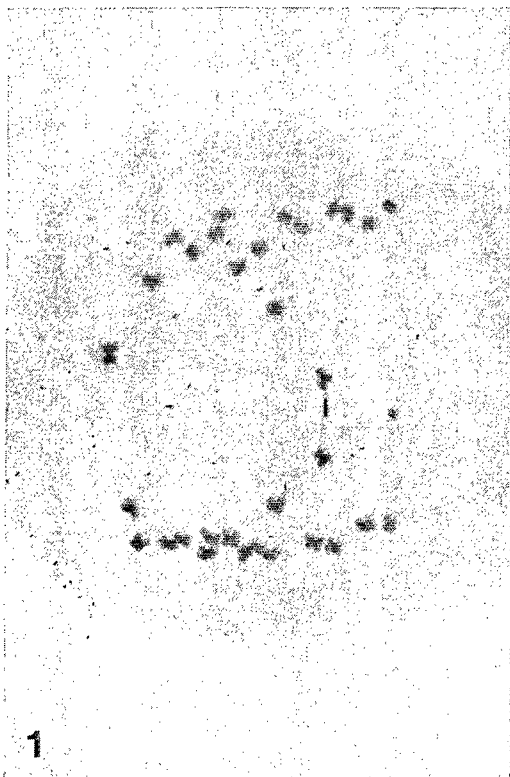


PLANCHE VI

- 1) Pont avec fragment chez un *Panicum maximum* de type C. T 19-36, 10-5,1. —
 2) Trainards en anaphase. — 3) Micronuclei

TABLEAU XXXI
Coloration du pollen

Numéro du clone	Origine	% de grains colorés	étendue théorique	Nombre de grains de pollen comptés
5	Lobo (*)	22	19-25	828
6	Gonaté (*)	13	11-15	912
7	Seizra (*)	16	14-18	893
8	Bouaflé (*)	39	36-42	864
163	Tiassalé (*)	27	22-32	396
164	Sassandra (*)	27	24-30	896
165	Bingerville (*)	36	32-40	518
169	Agboville (*)	23	18-27	348
174	Daloa (*)	37	34-41	582
309	Congo	27	22-32	282
353	Togo	50	47-53	877
354	Togo	39	35-43	573

(*) Côte d'Ivoire.

Il est possible également que certains clones possèdent des remaniements de structure de leurs chromosomes qui limitent les possibilités d'appariement entre chromosomes auparavant homologues. Ce peut être le cas des clones possédant un taux élevé d'univalents.

Ces variations dans les appariements en métaphase méiotique se traduisent d'ailleurs par des variations dans la suite de la microsporogénèse.

Les figures d'anaphase présentent souvent de nombreuses irrégularités. Les inégalités de répartition des chromosomes entre les deux noyaux fils sont fréquentes (répartition 15-17 particulièrement). Sont également fréquents les ponts de chromatine (pl. VI, 1) (avec ou sans fragments) et les traînards (pl. VI, 2) entre les deux pôles (20% des cellules en moyenne: cf. tabl. XXX). Il s'ensuit des anomalies telles que des micronuclei (pl. VI, 3), au stade tétrades et, par conséquent, des grains de pollen à nombre chromosomique différent de 16. Ceci explique sans doute la forte stérilité pollinique rencontrée chez ces plantes (jusqu'à 75% des grains de pollen non colorés par le carmin). La plupart de ces grains non colorés sont d'ailleurs déformés et non viables sans aucun doute.

Les variations entre clones sont importantes (cf. tabl. XXXI) pour des conditions de milieu données. En effet, ces dernières, l'humidité particulièrement, semblent avoir un rôle fondamental pour la qualité du pollen. Les valeurs données pour le tableau XXXI correspondent à des conditions normales d'humidité à Adiopodoumé (saison sèche avec forte rosée nocturne). Les faibles valeurs obtenues sont à rapprocher de la mauvaise grenaison. (Des facteurs tels que les divers Champignons parasites qui se développent davantage dans ces conditions humides viennent s'ajouter à la stérilité pollinique pour abaisser le taux de fructification.)

Nous avons donc mis en évidence une variabilité dans les nombres chromosomiques qui ne se superpose pas à la variabilité morphologique. Cette dernière semble être à peu près totalement incluse dans l'ensemble des plantes tétraploïdes. La variabilité des appariements chromosomiques en méiose chez ces plantes est sans doute, comme nous l'avons vu, une conséquence de leur variabilité génétique. Il nous reste à préciser les mécanismes de la création de cette variabilité, qui a abouti en définitive au polymorphisme des *Maximae*.

LES MODES DE REPRODUCTION

Quel rôle jouent les modes de reproduction dans la création et l'entretien du polymorphisme chez les *Maximae* ?

Dans la nature existent à la fois une reproduction strictement végétative et une reproduction par graines.

La reproduction strictement végétative se fait par marcottage, les tiges âgées se couchant sur le sol et s'enracinant aux nœuds donnent de nouvelles touffes. Il arrive aussi que des fragments de touffes soient arrachés et déplacés mais c'est beaucoup plus exceptionnel. La reproduction végétative semble donc assurer l'extension du clone sur de courtes distances. Il y a, d'autre part, beaucoup plus de sécurité dans ce mode de reproduction que dans la reproduction par graines, les plantes étant, au moins dans les premiers stades, alimentées par la plante mère.

Pour l'extension à de grandes distances ou la colonisation de terres nouvelles, c'est la reproduction par graines qui opère. Le transport de ces graines est assuré par le vent, les oiseaux, les petits mammifères. Il est évident qu'un certain nombre de graines tombent aussi aux alentours immédiats de la plante et germent sur place.

En ce qui concerne l'origine de ces graines, WARMKE (1954) à Porto-Rico et BOGDAN (1963) au Kenya ont montré qu'il s'agissait d'une apomixie facultative. Le taux de sexualité serait très faible, 3% au maximum.

A l'heure actuelle, étant donné d'une part les difficultés de récoltes des graines, d'autre part la technicité beaucoup plus grande exigée pour le semis, les agriculteurs multiplient plutôt *P. maximum* par voie végétative (éclats de souche). Néanmoins, la méthode par semis est possible et constitue probablement la solution de l'avenir (MOTTA, 1953; PERNÈS, 1971).

Le problème se posait donc pour nous de vérifier si les observations de WARMKE, et celles de BOGDAN concernant la reproduction par graines avaient une portée générale: pour l'ensemble des *Maximae* et pour des conditions de milieux différents.

La reproduction végétative au sens strict soulève également un certain nombre de questions.

En effet, les travaux de NOZERAN et de ses élèves ont montré que les végétaux supérieurs « n'expriment pas, dans les conditions naturelles, toutes les possibilités que leur offre leur information générique » (NOZERAN, 1968; NOZERAN et DU PLESSIX, 1959; NOZERAN *et al.*, 1971). Autrement dit, un même clone, donc un même génotype, pouvant présenter, selon les circonstances, des phénotypes très différents, on peut espérer les faire apparaître par intervention appropriée dans la morphogenèse du végétal et maintenir par sélection clonale. Les travaux de nombreux auteurs abondent dans ce sens: GOEBEL (1908); MASSART (1924); BREESE (1961); NIELSEN (1968). Il était donc intéressant, s'adressant à une plante à multiplication végétative aisée, telle que *Panicum maximum*, d'étudier les possibilités d'acquisition de variabilité par cette voie.

La reproduction végétative étant le fait de toutes les plantes de la section des *Maximae*, nous étudierons d'abord ce mode de reproduction. Nous verrons ensuite la reproduction par graines qui, selon les plantes est, soit une apomixie facultative soit une sexualité normale.

2.1. LA REPRODUCTION VÉGÉTATIVE AU SENS STRICT

Comme nous venons de le voir, c'est une pratique agricole courante que d'installer des pâturages de *Panicum maximum* par éclats de souche. Il s'agit de fragments de la touffe comprenant 1 ou plusieurs tiges (ou talles) avec des racines. Dans les meilleures conditions d'humidité et d'ensoleillement on obtient un taux de reprise atteignant 95%. Il va de soi, néanmoins, que les touffes ainsi obtenues présentent une variabilité non négligeable. Celle-ci se manifeste tout d'abord sur la vigueur de la plante autrement dit sur le nombre de talles qu'elle produit. On peut penser à l'intervention de facteurs tels que le stade de développement de la plante sur laquelle on prélève les éclats, l'emplacement des éclats sur la plante, l'âge des talles qu'ils comportent, etc.

Nous nous intéresserons donc tout d'abord à l'étude de la morphogenèse de la touffe (c'est-à-dire de tallage) qui constitue en fait la première étape de la reproduction végétative dans la nature. En effet, dans les conditions naturelles, la plante peut prendre une extension considérable par l'intermédiaire des marcottes. Il en résulte une intrication extrême des diverses touffes d'une même population qui rend impossible leur identification individuelle. Pour pallier cette difficulté, nous avons envisagé l'étude de ce problème en partant de pieds issus de graines.

2.1.1. Morphogenèse de la touffe

2.1.1.1. INFLUENCE DE DIVERS FACTEURS SUR LE TALLAGE

Il est évident que la luminosité joue un rôle fondamental. Une faible intensité lumineuse diminue le tallage. C'est un fait commun chez les Graminées: ainsi les travaux de MITCHELL chez *Lolium* (1953).

Les jeunes plantes de *P. maximum*, laissées en ombrière, mettent très longtemps à émettre leur première talle et n'en donnent qu'un nombre très limité. Des plantules de même âge, repiquées à l'extérieur, tallent au contraire très rapidement et abondamment.

Cela explique probablement l'absence de *Panicum maximum* et d'ailleurs de nombreuses Graminées sous forêt en Côte d'Ivoire. Même si elles arrivent à y germer, ne tallant pas, elles ne peuvent supporter ces conditions écologiques et, même si elles le pouvaient, elles seraient très vite concurrencées par les autres espèces forestières.

Nous avons pu remarquer également que les conditions de sol influent sur le tallage. Bien que nous n'ayons pas expérimenté dans ce sens, il nous semble que l'environnement racinaire est important. Le nombre de talles est très inférieur pour les plantes cultivées en pots.

Ces deux facteurs: luminosité et conditions de sol interviennent probablement par leur rôle sur la nutrition de la plante. C'est ce que font remarquer SOPER et MITCHELL (1956) à propos de *Lolium perenne*. Ils considèrent que l'ombrage diminue la quantité d'hydrates de carbone produits par la plante. La culture dans un volume de sol restreint limite de même la quantité de matières minérales disponibles pour le végétal. Celui-ci n'ayant qu'une alimentation restreinte, les bourgeons axillaires ne se développent pas en talles, seule la tige principale continue à croître.

Enfin, le génotype intervient de façon sensible sur le tallage. Les trois variétés étudiées simultanément: « Adiopodoumé » (267), « Sassandra » (33) et « Niaouli » (57) présentent des différences notables en ce qui concerne au moins la précocité et l'abondance du tallage (tableau XXXII et fig. 3). Il semble d'ailleurs y avoir une corrélation entre précocité et abondance du tallage (mesuré par le nombre de talles d'une touffe à la floraison (1), fig. 4). Il ne s'agit sans doute pas d'une corrélation physiologique, mais d'une liaison statistique due à une bonne adaptation aux conditions locales. Ainsi, à Adiopodoumé, c'est la souche locale qui talle le plus tôt et le plus abondamment. Des observations parallèles menées à Bouaké (centre de la Côte d'Ivoire, zone de savane) ont montré que, dans cette

(1) Pour une touffe nous considérerons que le stade épiaison-floraison est atteint lorsque 50% des talles de cette touffe sont épiées.

localité, ce sont les variétés « Sassandra » ou « Niaouli » qui donnent le plus de talles. Ce caractère semble avoir une certaine valeur adaptative étant donné que les variétés Sassandra et Niaouli viennent de régions de climat plus proche de celui de Bouaké que de celui d'Adiopodoumé.

2.1.1.2. DÉBUT DU TALLAGE

Nous considérerons avec R. H. M. LANGER (1956) qu'une talle a pour date d'origine le jour où on la voit apparaître pour la première fois hors de la gaine de la feuille axillante.

Il semble, en effet, que, en général, à chaque nœud chaque feuille ne donne qu'un seul bourgeon à son aisselle, celui-ci pouvant ou non donner naissance à une talle. On peut donc, en principe, associer une talle à sa feuille axillante. Néanmoins, au cours du développement de la plante, un certain nombre de talles apparaissent qui n'ont pas de feuille axillante même réduite à l'état d'écaille (cas relativement fréquent à la base des tiges). Il s'agit peut-être d'un cas assez classique de bourgeons extraaxillaires à développement très différé. Nous ne nous intéresserons ici qu'aux talles provenant d'une feuille axillante.

Enfin, une autre exception est le nœud supérieur de chaque talle qui ne donne pas de bourgeon axillaire dans les conditions normales. Il est le point de départ de l'axe de l'inflorescence qui provient donc d'un méristème terminal où s'arrête la croissance de la tige.

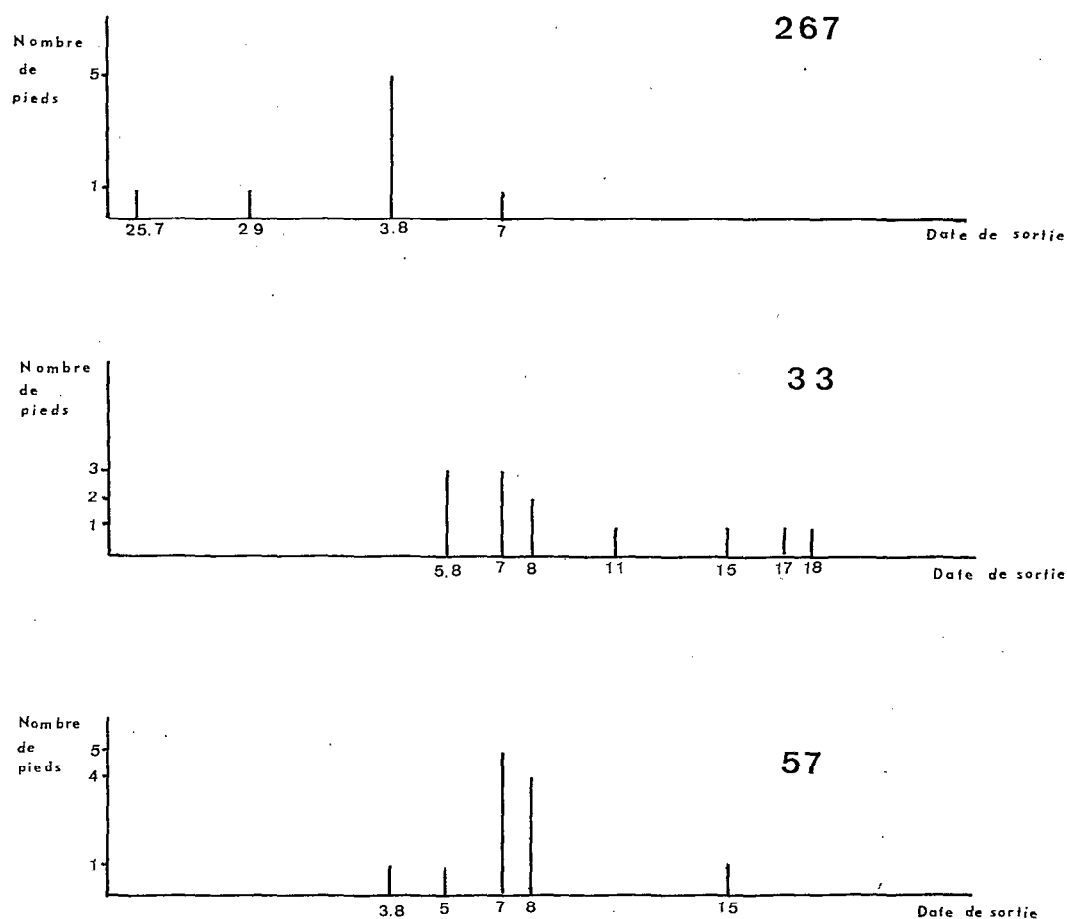


FIGURE 3

Dates de sortie de la première talle primaire pour 3 variétés de *P. maximum*: 267, 33, 57

TABLEAU XXXII

Variété 267 (<i>Adiopodoumé</i>)		Variété 57 (<i>Niaouli</i>)		Variété 33 (<i>Sassandra</i>)	
Nombre de talles à la floraison	Date de sortie de la première talle	Nombre de talles	Date de sortie	Nombre de talles	Date de sortie
57	25-7-66	21	5-8-66	44	3-8-66
61	29-7-66	49	5-8-66	37	8-8-66
66	3-8-66	57	5-8-66	29	7-8-66
69	3-8-66	29	7-8-66	31	7-8-66
81	3-8-66	30	7-8-66	32	7-8-66
93	3-8-66	32	7-8-66	45	7-8-66
97	3-8-66	29	8-8-66	50	7-8-66
61	7-8-66	31	8-8-66	26	8-8-66
		22	11-8-66	32	8-8-66
		24	15-8-66	37	8-8-66
		15	17-8-66	46	8-8-66
		20	18-8-66	26	15-8-66

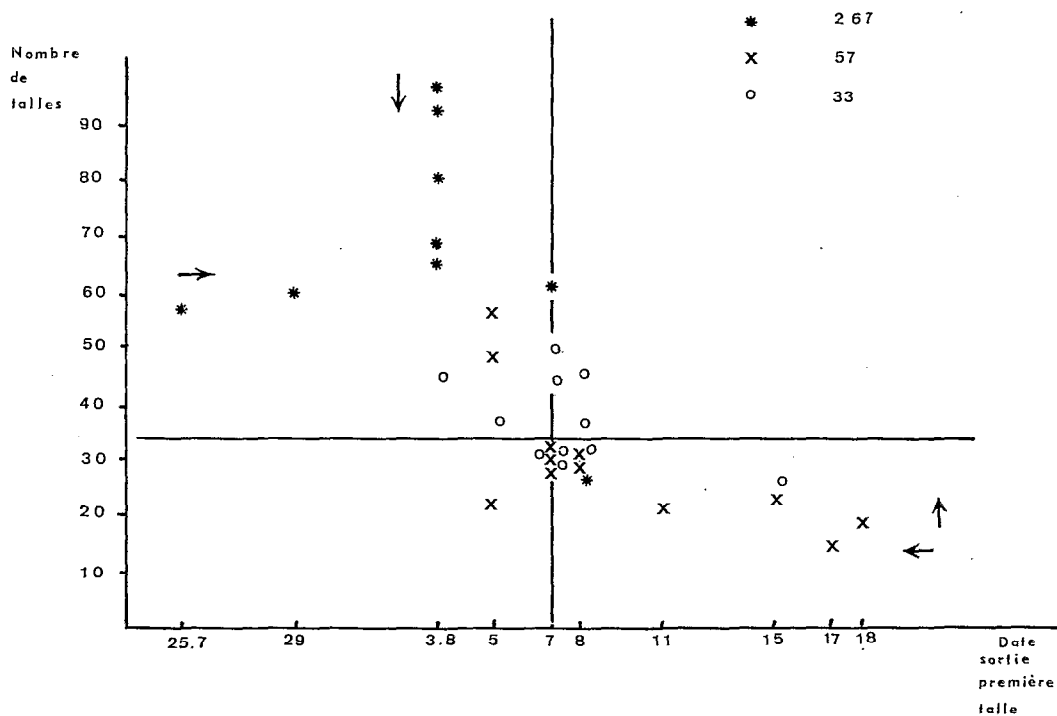


FIGURE 4

Corrélation entre le nombre de talles à la floraison et la date de sortie de la première talle primaire de la même plante de *P. maximum*

Test graphique: $8-5-5-3 = -21$ (nombre limite: $|14|$)

Nous avons déjà vu dans la première partie le rôle de la lumière et de la nutrition en général sur le déclenchement du tallage.

Il semble, d'autre part, nécessaire que la jeune plante ait un nombre minimum de feuilles sur la tige principale pour que sortent les ramifications primaires. Ainsi, chez la variété « Niaouli », un minimum de 7 feuilles semble nécessaire, mais certaines plantes ne tallent qu'à 10 feuilles. Il n'y a cependant pas de corrélation entre précocité au tallage et nombre de feuilles de la talle principale.

Les premières talles primaires apparaissent toutes à peu près au même niveau sur la talle principale pour des plantes cultivées dans les mêmes conditions. Ainsi, toujours pour la variété « Niaouli », nous avons pu constater que, sur 34 plantes cultivées en plein champ (fig. 5):

— Entre le jour 1 et le jour 7 de sortie des premières talles primaires, 12 plantes ont émis leur première talle à l'aisselle de la feuille 3, 5 à l'aisselle de la feuille 4;

— Entre le jour 14 et le jour 23, 8 plantes ont émis leur première talle à l'aisselle de la feuille 4, 9 à l'aisselle de la feuille 5.

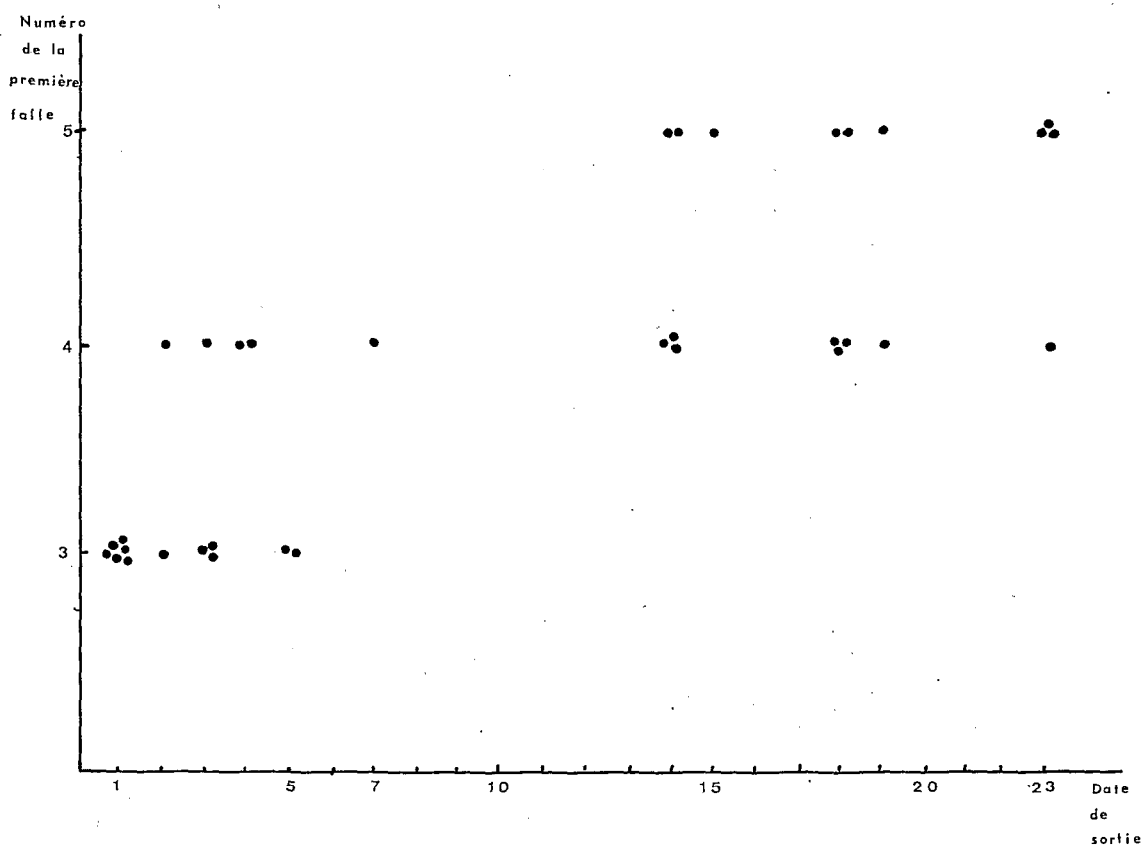


FIGURE 5

Corrélation entre le numéro de la feuille axillante de la première talle primaire et date de sortie chez *P. maximum*

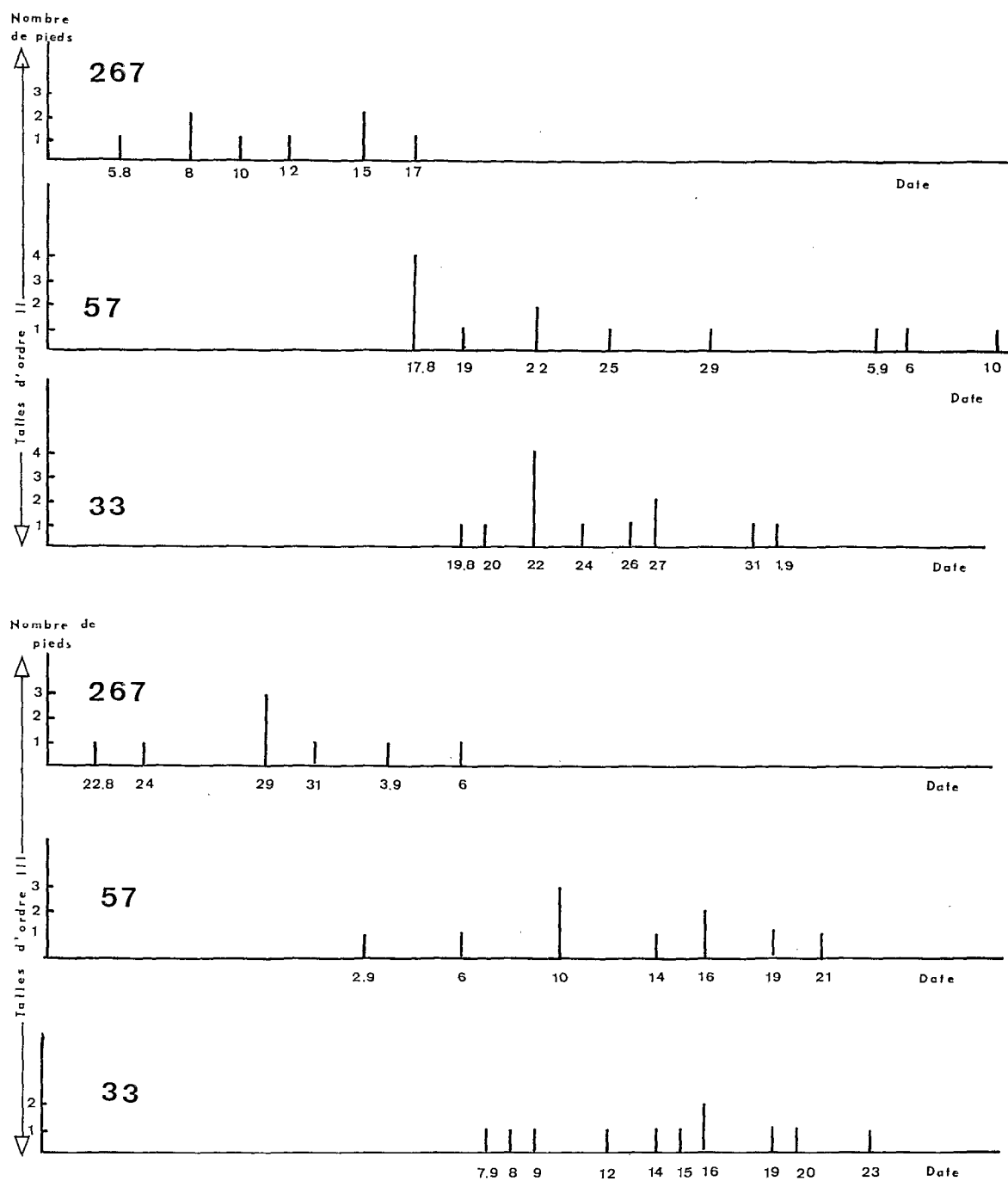


FIGURE 6

Dates de sortie des talles d'ordres II et III pour 3 variétés de *P. maximum*: 267, 57 et 33

Il semble donc que le retard dans le tallage se manifeste par une apparition des premières talles à un niveau légèrement plus élevé sur la tige principale.

Il n'en demeure pas moins que, même si la sortie de la première talle est relativement étalée dans le temps (23 jours pour 34 plantes), le niveau de sortie de cette première talle sur la talle principale (aisselle des feuilles 3 à 5) et le nombre de feuilles de la talle principale à ce moment-là (7 à 10) sont relativement peu variables.

La sortie des premières talles, c'est-à-dire la croissance des premiers bourgeons axillaires semble donc se faire à un stade relativement précis du développement de la plante, les différences entre plantes étant liées à des inégalités de développement dues à des microconditions (sol essentiellement) diverses.

2.1.1.3. FORMATION DE LA TOUFFE

Un autre stade de développement de la jeune plante est marqué par la sortie de talles secondaires (d'ordre II) aux aisselles des feuilles des talles primaires (d'ordre I).

La précocité de sortie de ces talles secondaires varie également avec le génotype. Sur la figure 6, nous constatons que là encore c'est la variété « Adiopodoumé » (267) qui est la plus précoce.

Il en va de même pour les talles tertiaires (d'ordre III) apparaissant ultérieurement aux aisselles des feuilles des talles secondaires (fig. 6).

Le stade suivant va être l'épiaison des premières talles apparues, phénomène que nous analyserons dans le chapitre suivant. Arrivés à ce stade, nous pouvons dresser un schéma de la touffe.

La numérotation des talles, représentées par des segments de droite, est décimale. Les talles primaires à 45° par rapport à la talle principale sont ainsi numérotées de 0 (feuille axillante: coléoptile) 1 (première feuille) à n. Les talles secondaires, à 45° par rapport aux primaires sont numérotées p, 0-p, 1 à p, q pour celles issues de la talle primaire p.

Les talles tertiaires sont de même numérotées p, r, 0 à p, r, s pour celles issues de la talle secondaire p, r. Ainsi, par exemple, la talle primaire 3 à l'aisselle de la feuille 3 de la talle principale, donnera naissance aux talles secondaires 3,0 - 3,1 - 3,2... La talle secondaire 3,2 donnera naissance aux talles tertiaires 3,2,0 - 3,2,1 - 3,2,2...

La disposition distique des feuilles, donc des talles axillées, a été respectée. Cependant, pour des raisons de clarté de lecture, nous avons donné une longueur égale à tous les entre-nœuds d'une même talle, ce qui ne correspond évidemment pas à la réalité. Nous donnons dans la figure 7 un modèle explicatif théorique.

Nous allons tout d'abord considérer les schémas de formation de la touffe pour les 3 variétés déjà citées à des intervalles de 8 jours, entre le 14 août et le 11 septembre 1966 (fig. 8). Nous donnons le schéma d'un pied représentant la moyenne de la variété.

Les schémas pour la variété 57 (« Niaouli ») montrent que le tallage y est très désordonné. Les premières talles primaires formées se manifestent assez tôt à leur tour, alors que les talles primaires ne sont encore qu'en nombre limité. Il semble que cette variété d'origine dahoméenne veuille « brûler les étapes », alors que le développement des deux variétés ivoiriennes est plus harmonieux. Il s'agit peut-être, là encore, d'un caractère adaptatif, la luminosité de Basse Côte d'Ivoire surtout à la saison considérée (août-septembre) étant trop faible pour un génotype adapté aux fortes lumières de la savane du Dahomey.

Nous pouvons alors observer les schémas des touffes arrivées à l'épiaison (1) : figures 9, 10 et 11. Là aussi, nous donnons un schéma représentatif de la moyenne de chacune des 3 variétés : 267, 57 et 33.

On constatera tout d'abord que la variété 267 (« Adiopodoumé ») qui donne beaucoup plus de talles que les autres, présente très peu de « trous » alors que 57 (« Niaouli ») en a un grand nombre. Ceci est dû, chez cette variété à ce qu'un grand nombre de bourgeons axillaires ne se développent pas, d'autres, de formation plus récente, prenant la relève. Il se peut que ces bourgeons latents se développent ultérieurement car il apparaît, sur une plante assez âgée, un certain nombre de talles qu'il est impossible de classer dans la filiation. La provenance de ces talles semble être le « plateau de tallage » qui présente une telle complexité apparente due à l'empilement des divers nœuds, que l'origine est difficile, voire impossible à préciser.

(1) Voir note p. 40.

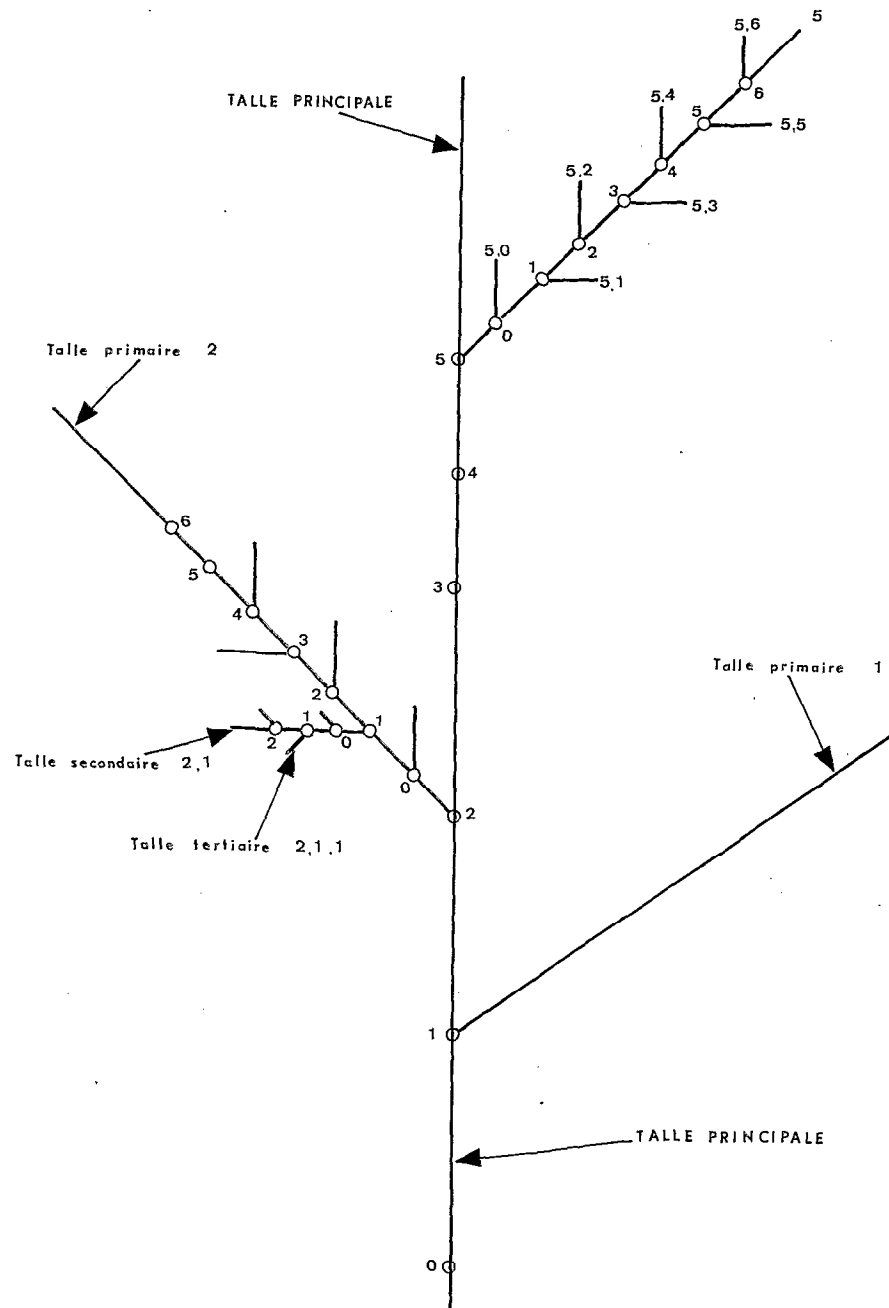


FIGURE 7

Schéma explicatif théorique d'une touffe de *P. maximum*

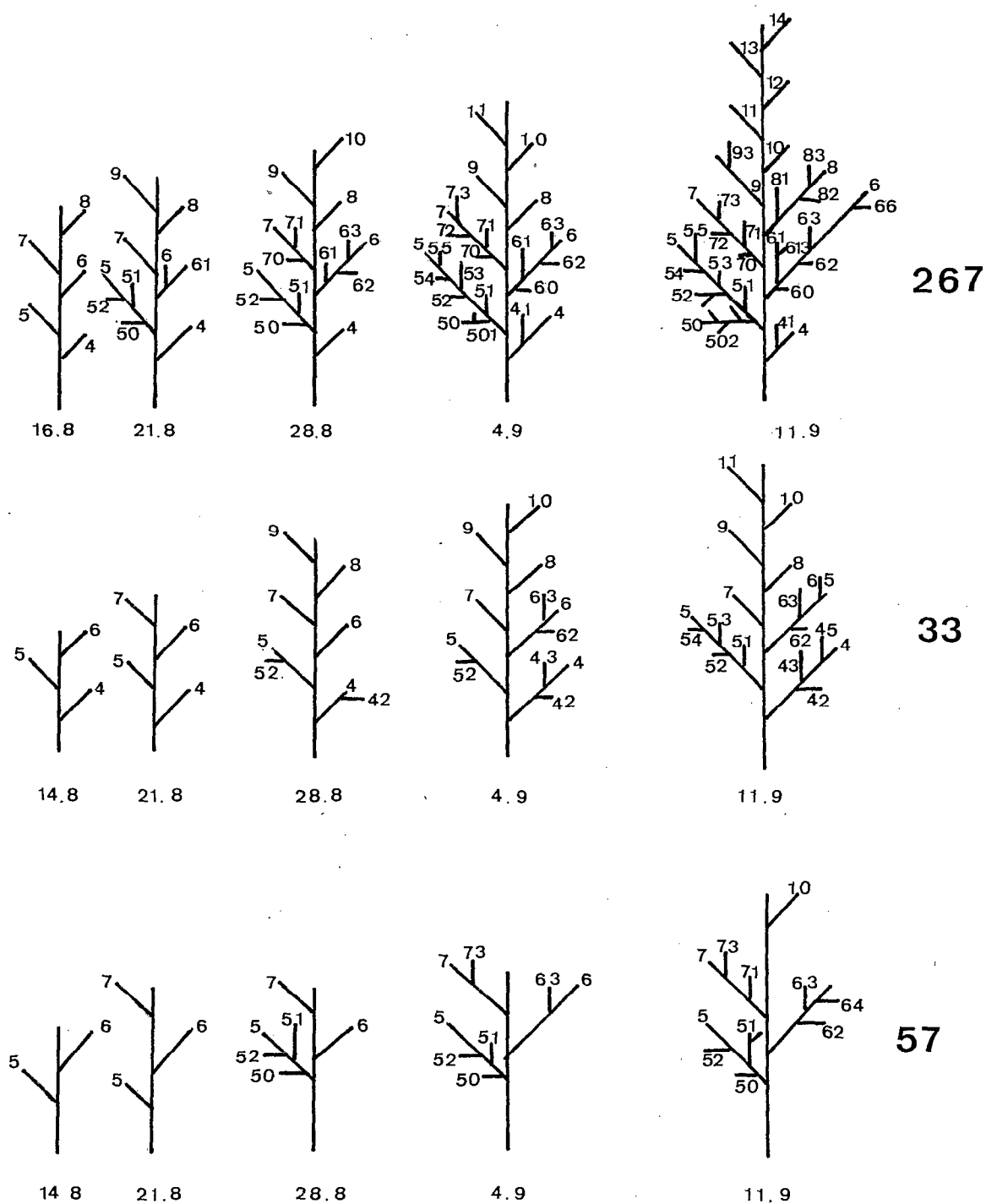


FIGURE 8

Formation de la touffe chez 3 variétés de *P. maximum*: 267, 33 et 57

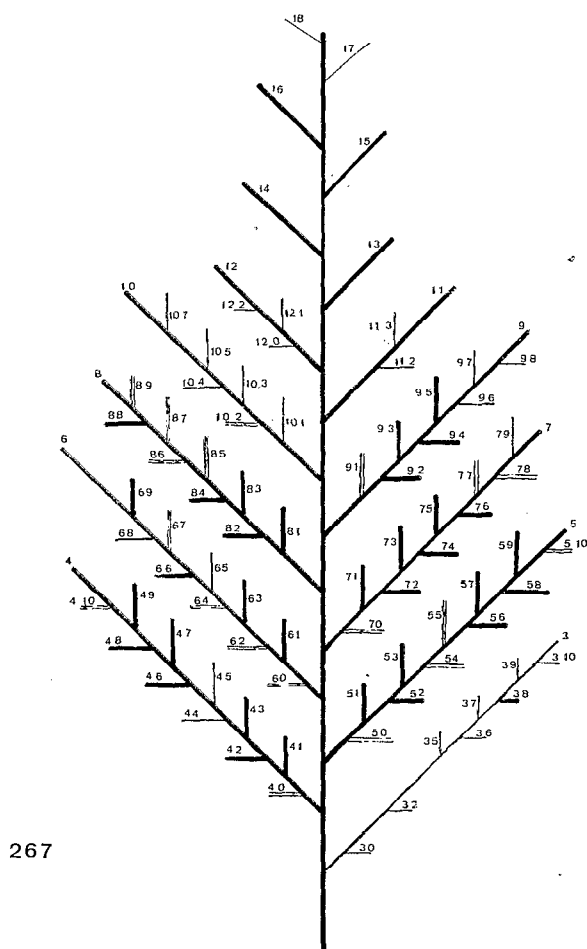


FIGURE 9

Schéma d'une touffe, au moment de la floraison de la variété 267 de *P. maximum*

Ce phénomène de latence des bourgeons axillaires est relativement rare chez 267, alors qu'il est fréquent chez 57. La variété 33 («Sassandra») est intermédiaire. Chez elle, les schémas sont plus réguliers que chez 57, mais la ramification est moindre que celle de 267. La régularité du schéma final (faible nombre de «trous») pourrait bien être, de même que la régularité de sa formation, un caractère adaptatif. Il est possible qu'interviennent des corrélations d'inhibition entre méristème apical et latéraux, certains bourgeons latents pouvant se développer à la suite de la suppression de l'apex.

Si l'on considère les nombres de talles d'ordre II, produites, sur la touffe, par celles d'ordre I, on constate là encore une nette différence entre 267 et les autres variétés. En août-septembre 66, les moyennes étaient les suivantes:

Variété	57	33	267
Nombres de t II/t I	2,1	2,6	4,4

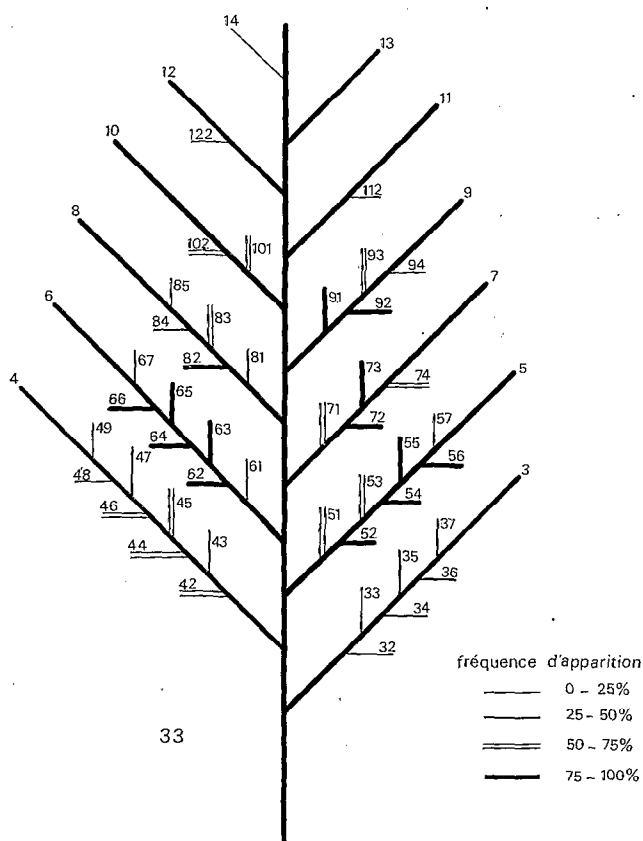


FIGURE 10

Schéma d'une touffe au moment de la floraison,
de la variété 33 de *P. maximum*

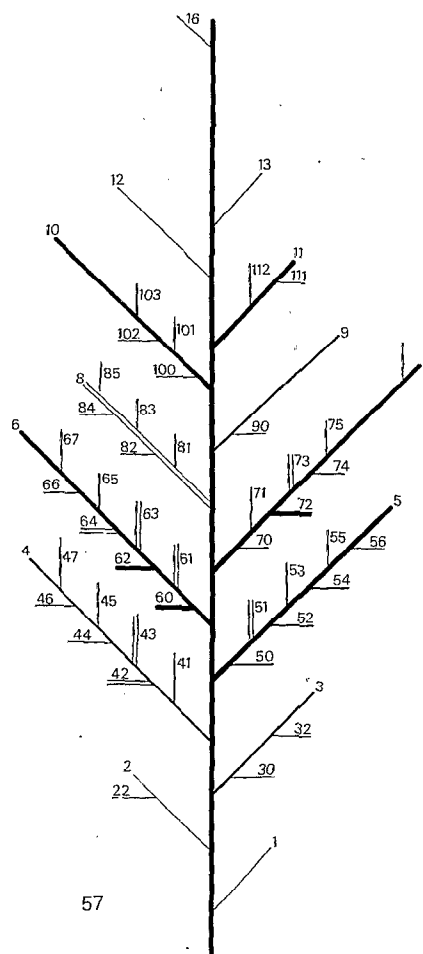


FIGURE 11

Schéma d'une touffe, au moment de la
floraison, de la variété 57 de *P. maximum*

En janvier-février 1966, cette valeur avait été trouvée de 2,0 pour 57, donc sensiblement identique.

Le schéma 57 diffère de celui de 33 et 267 par un caractère rattaché au précédent: la distribution de ces moyennes de taux de production de talles II par talle I le long de la talle principale, c'est-à-dire selon le niveau où les talles I ont été produites. On constate (fig. 12) que ni 33, ni 267 n'ont de talles secondaires aux niveaux bas: 1 et 2, alors que cela peut se produire chez 57 (en janvier-février, aussi bien qu'en août-septembre). Ces graphiques ne sont pas sans nous rappeler ceux obtenus pour une unité de croissance chez l'hévéa par C. J. DU PLESSIX (1968).

Ce que nous pourrions conclure provisoirement de ces graphiques, c'est que la faculté de ramification, donc de reproduction végétative n'est pas la même pour tous les nœuds de la talle. Elle semble présenter un gradient avec un maximum pour des nœuds de niveau moyen, les nœuds de niveau élevé ayant une faculté de ramification secondaire nulle ou très faible.

Un gradient similaire va apparaître dans le nombre de nœuds des ramifications primaires selon leur niveau d'origine sur la talle principale (fig. 13).

Des valeurs moyennes ont été calculées pour 25 pieds de la variété 57 et 16 de la variété 309 (« Gandajika »).

La figure 13 nous montre que les talles primaires venues de la base de la talle principale 2, 3, 4 et 5, sont à peu près équivalentes dans leurs nombres de nœuds. Puis, au fur et à mesure que l'on monte le long de la talle principale, ce nombre décroît. Ce nombre est d'ailleurs de 1 pour l'avant-dernier nœud: la ramification qu'il donne ne comporte qu'un nœud et qu'une feuille d'où part une inflorescence. On peut d'ailleurs considérer que la capacité de ramification secondaire de cet avant-dernier nœud est nulle puisque la ramification primaire ne porte qu'un nœud sans bourgeon axillaire (cf. p. 41). Quant au dernier nœud de la talle principale, nous avons vu (p. 41) qu'il ne donne pas, dans les conditions normales, de bourgeon axillaire, sa valeur en ce qui concerne la ramification primaire est donc zéro.

2.1.1.4. CONCLUSION

On peut donc penser que, le long d'une tige de *Panicum maximum* existe un gradient allant de la reproduction végétative au sens strict à la reproduction par fleurs et graines (fig. 14). Les nœuds de la base qui sont d'ailleurs très proches les uns des autres semblent avoir une faculté de reproduction végétative à peu près équivalente et de valeur maximum. Ils forment d'ailleurs ce qu'on a appelé le « plateau de tallage », masse de tissus de structure complexe qui s'accroît au fur et à mesure du développement de la touffe pour constituer une véritable souche. Puis, la faculté de reproduction végétative décroît au fur et à mesure que l'on monte le long de la tige. Les nœuds sont séparés par des entrenœuds marqués et se situent au-dessus du sol. La tige devient alors apparente. Les ramifications de la base ont encore une certaine aptitude à la reproduction végétative car les nœuds d'où elles partent, donnent encore des racines. Des gradients analogues ont déjà fait l'objet de nombreuses études. Nous citerons en particulier les travaux de L. BANCILHON (1969) sur *Phyllanthus* où l'on remarque, d'une part un gradient le long de l'axe orthotrope, les rameaux plagiotropes qu'il émet étant d'abord stériles, puis produisant de plus en plus de fleurs, la zone stérile de chaque rameau diminuant de plus en plus en montant le long de l'axe orthotrope.

Chez l'Hévéa (NOZERAN et DU PLESSIX, 1969) il a été montré que chaque unité de morphogenèse présente également des gradients, en particulier dans les dimensions des feuilles, mais également dans la production d'inflorescences par les ramifications, les bourgeons « d'écailles » les plus proches des bourgeons de feuille produisant le maximum d'inflorescences. Chez le lierre (*Hedera helix* L.) il est connu que la perte progressive de la symétrie bilatérale des rameaux s'accompagne de l'installation du phénomène floral (NOZERAN *et al.*, 1971).

2.1.2. Marcottage et bouturage

Nous avons vu que les tiges âgées servent en quelque sorte de marcottes dans la nature, puisque susceptibles de s'enraciner aux nœuds et de redonner de nouvelles plantes.

Etant donné les gradients existant le long de la talle sur la plante en place, on pouvait se demander si ces gradients allaient se maintenir sur les nouvelles plantes obtenues. Des expériences de marcottage et aussi de bouturage des divers nœuds n'ont cependant permis de mettre en évidence de telles différences qu'en ce qui concerne un seul caractère, la faculté de reprise. Il est très net que ce sont les nœuds de la base de la tige qui s'enracinent le plus facilement, qu'ils soient ou non rattachés à la plante mère (respectivement marcottage ou bouturage). La reprise des nœuds situés dans la partie haute de la tige est extrêmement peu fréquente. Cependant, les plantes obtenues ne semblent pas différer les unes des autres, même en ce qui concerne le nombre de talles, caractère très lié à la faculté de multiplication végétative. On peut donc penser que le gradient observé sur la talle en place ne subsiste pas une fois l'indépendance des diverses parties réalisée. Il serait d'ailleurs étonnant que de tels bouleversements puissent intervenir dans le déroulement du programme de morphogenèse de la plante.

Néanmoins, nous avons des arguments nous permettant de penser qu'une variabilité beaucoup plus progressive peut apparaître dans les descendance par multiplication végétative; c'est ce que nous allons envisager dans le paragraphe qui suit.

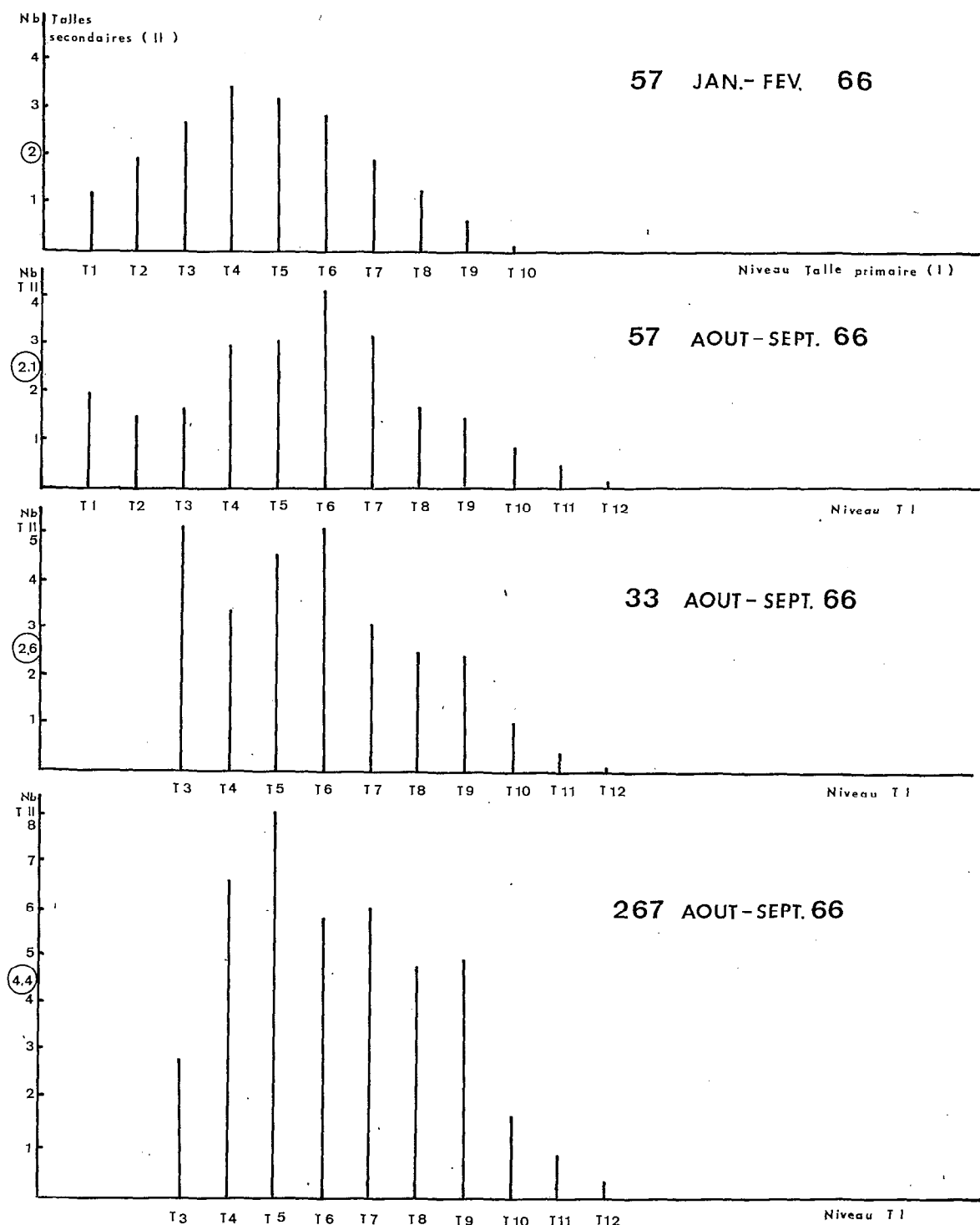


FIGURE 12

Nombres de talles secondaires issues des talles primaires de différents niveaux pour 3 variétés de *P. maximum*: 57, 33 et 267, pour 2 dates d'observation en ce qui concerne la variété 57.
Nombres de talles II moyens entourés d'un cercle

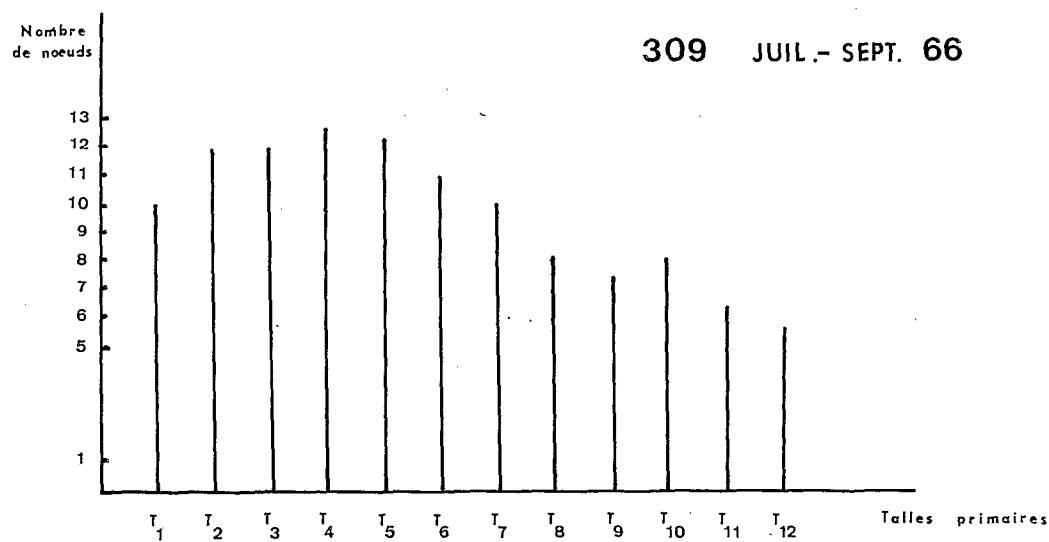
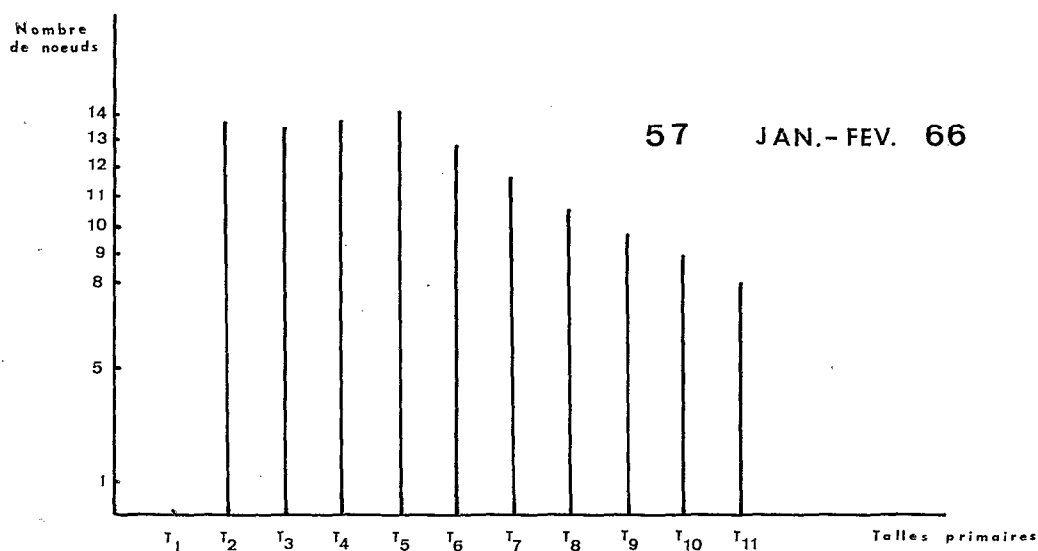


FIGURE 13

Nombre de nœuds des talles primaires de différents niveaux
pour 2 variétés de *P. maximum*: 57 et 309

2.1.3. Descendances par multiplication végétative au sens strict

Celles-ci ont été étudiées essentiellement à partir d'éclats de souche (porteurs de racines) et, dans une moindre proportion, à partir de boutures (fragments de tiges dépourvues de racines). Toutes les précautions ont été prises pour qu'une hétérogénéité de départ (prélèvement d'éclats de même niveau) ne vienne pas masquer les hétérogénéités finales entre plantes.

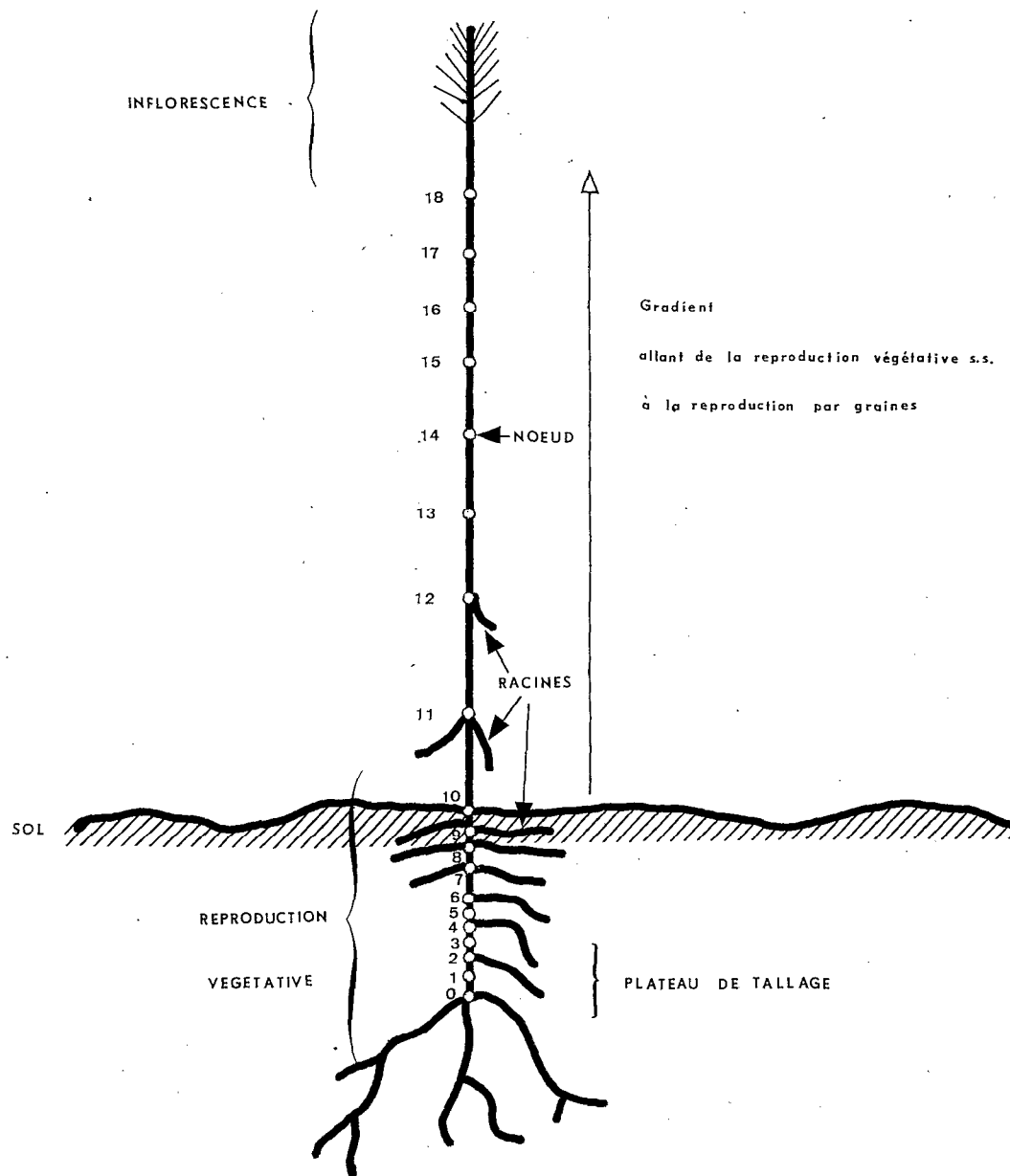


FIGURE 14
Représentation schématique d'une talle de *P. maximum*

La variabilité de touffes obtenues par éclatement d'une touffe initiale est supérieure à celle des touffes constituées par les 97% de plantes de type maternel d'une même descendance par graines.

Le tableau XXXIII ci-dessous montre que la variance obtenue par éclatement (E) est significativement supérieure (au seuil 0,01) à celle obtenue par graines (G). Cette différence se maintient au cours du temps et semble même devenir nettement plus importante pour le caractère hauteur, dans les limites de durée des observations.

TABLEAU XXXIII

Date	Caractère	Moyenne	Variance résiduelle	Ecart réduit	c.v. (%)	d.l.	$F = S^2 E / S^2 G$
11-6	talles log (n + 2,7)	E 0,823	0,021 97	0,148 2	18,0	122	2,179 **
		G 0,935	0,010 08	0,100 4	10,7	141	
18-6	talles log (n + 4,2)	E 0,996	0,014 82	0,121 7	12,2	122	1,558 **
		G 1,165	0,009 52	0,097 6	8,4	139	
8-6	hauteur (en cm)	E 55,940	163,683	12,794	22,9	122	1,620 **
		G 69,868	101,226	10,060	14,4	141	
15-6	hauteur (en cm)	E 65,940	229,611	15,160	23,0	122	3,258 **
		G 84,600	70,490	8,396	9,9	139	

Les données du tableau XXXIII ont été obtenues par culture dans les mêmes conditions de milieu des deux séries de plantes E et G.

La variable « nombre de talles » a été transformée en log (n + k) afin d'éliminer le plus possible la liaison entre moyenne et variance qui résulte de la nature de la distribution (binomiale négative). La liaison positive: moyenne-variance n'est cependant pas complètement éliminée par cette transformation. La variabilité de E relativement à G est encore plus grande que le tableau ne l'indique puisque les moyennes de G sont supérieures à celles de E.

Partant de ce résultat, il semblait intéressant d'envisager le rôle de cette multiplication végétative dans l'évolution des *Panicum maximum*. Ceci a été fait en considérant essentiellement le type II de Côte d'Ivoire. Pour une description complète de cette étude, nous renvoyons à la thèse de J. PERNÈS, ainsi qu'à notre note aux *C. R. Acad. Sci.* (PERNÈS, COMBES et RÉNÉ-CHAUME, 1970).

Nous avons démontré que « l'ensemble du type II de la Côte d'Ivoire a acquis une différenciation quantitative étroitement ajustée aux diverses caractéristiques d'environnement, et ce, par transformations dont certaines se maintiennent au cours du passage par des graines apomictiques et d'autres ne se maintiennent qu'au cours de la multiplication végétative ».

Ainsi, avons-nous mis en évidence, chez le type II de *Panicum maximum*, l'existence de modifications de l'expression de l'information génétique transmises par multiplication végétative. Chez d'autres plantes supérieures de position systématique diverse, de tels processus ont déjà été mis en évidence (GOEBEL, 1908; MASSART, 1924; BANCILHON, NOZERAN et ROUX, 1963; PFIRSCH, 1965). BREESE (1965) et NIELSEN (1968) ont montré chez certaines Graminées que des comportements de ce type peuvent être utilisés pour la sélection. Il en est de même chez le type II du *Panicum maximum*. En outre, notre travail montre que les processus d'adaptation des plantes de ce groupe aux diverses conditions naturelles de la Côte d'Ivoire ne sont pratiquement pas le fait de la reproduction sexuée. Ils passent, par contre, pour une part importante, par des différenciations transmises par multiplication végétative (marcottes, boutures), une autre part l'étant par les graines apomictiques. »

On pouvait envisager dans la même hypothèse l'apparition de modifications « qualitatives » du phénotype. Un seul cas remarquable de modification de cet ordre a pu être observé. Il s'agit d'une plante hors-type (H 267, 1, 4) repérée dans une descendance par graines d'un hors-type (H 267, 1) du clone 267. Cette plante remarquée par la finesse de ses feuilles s'est mise au bout de quelques mois à émettre des talles à feuilles larges. Ces talles repiquées ont donné de nouvelles touffes entièrement à feuilles larges. Quant aux talles à feuilles fines repiquées

elles aussi, elles ont donné des touffes à feuilles fines dont certaines ont maintenu ce caractère sur toutes leurs tiges. D'autres se sont remises à émettre, au bout d'un certain temps, des feuilles larges.

Chaque fois qu'une tige à feuilles larges est repiquée, ce phénotype se maintient indéfiniment sans retour vers le phénotype feuilles fines.

Il est peu vraisemblable qu'il s'agisse d'une maladie type virose ou mycoplasme. Les divers traitements (à la chaleur, essais d'infection mécanique) ont été sans effet.

D'autre part, la plante de départ à feuilles fines présentait 23 chromosomes. Toutes les plantes obtenues par éclatement de la plante de départ à feuilles fines présentent également 23 chromosomes, qu'elles aient des feuilles larges ou des feuilles fines. Un nouveau sous-clone à feuilles larges et à épillets glabres (les autres plantes à feuilles fines ou feuilles larges ayant des épillets pileux) a pu être sélectionné. Malheureusement, toutes les plantes de ce clone sont stériles. Elles produisent des fleurs complètes mais qui s'ouvrent mal et donnent un pollen vide. Aucune graine n'a pu être récoltée sur ces plantes et l'on ne peut ainsi s'assurer qu'il s'agit bien d'un phénomène analogue à celui rencontré pour les types II de Côte d'Ivoire. On peut considérer que le phénotype feuilles fines-épillets pileux est instable et susceptible de se modifier vers un phénotype nouveau feuilles larges-épillets ou feuilles larges-épillets glabres. Mais dans l'état actuel de notre étude, il est impossible de conclure quant à une explication du phénomène.

Pour ce qui concerne les différences entre le phénotype de départ (feuilles fines) et le nouveau phénotype (feuilles larges), l'hypothèse de perte de chromosomes est écartée, celles de perte de fragments de chromosomes ou de mutations géniques ne le sont cependant pas. Mais ces hypothèses sont peu vraisemblables étant donné que la fréquence de la modification est élevée et que c'est toujours la même. L'hypothèse la plus vraisemblable est donc celle émise à propos des types II. Il s'agirait d'une modification du fonctionnement du génome, c'est-à-dire de la mise en route de nouveaux ensembles de gènes, de la façon dont se différencient les tissus d'un même individu. Cette instabilité aussi marquée du fonctionnement du génome est peut-être liée à l'absence d'un chromosome par rapport au nombre triploïde (24), ce chromosome ayant sans doute un rôle dans le contrôle de la morphologie foliaire.

2.2. LA REPRODUCTION PAR GRAINES

C'est ce mode de reproduction qui est le plus important, au moins quantitativement. C'est pourquoi nous l'étudions après la multiplication végétative au sens strict, d'autant plus qu'il s'avère, selon les plantes, présenter deux modalités différentes: une apomixie facultative, ou une sexualité totale classique.

2.2.1. Formation du sac embryonnaire

2.2.1.1. L'APOMIXIE FACULTATIVE

L'étude cytologique de la formation du sac embryonnaire chez *Panicum maximum* a déjà été effectuée par WARMKE (1954) à Porto Rico et BROWN et EMERY (1958) au Texas. Nos propres observations confirment et complètent les leurs. Nous rappellerons celles de WARMKE en signalant chaque fois que cela est nécessaire les divergences ou les précisions apportées par notre étude.

Nous envisagerons ici le seul cas des tétraploïdes récoltés dans la nature, cas le plus général.

2.2.1.1.1. Formation et dégénérescence de la mégaspore

Au stade où la cellule archésporiale se différencie, l'ovule forme un angle de 90° par rapport à l'axe de la fleur. Puis la rotation continue et l'ovule devient complètement anatrope.

Lorsque débute la méiose, la cellule mère de la mégaspore est recouverte par plusieurs couches de cellules. Contrairement à ce que WARMKE laisse supposer, il ne semble pas y avoir de synchronisme étroit entre les méioses mâle et femelle. Mais le décalage entre les deux (dans un sens ou dans l'autre) est peu important.

La méiose de la cellule mère de la mégaspore a pu être observée dans quelques ovaires. Elle semble plus régulière que la méiose mâle, avec 16 bivalents. Nous n'avons pas vu de quadrivalents alors que WARMKE en avait signalé. Et, de même que lui cette fois, nous n'avons pas non plus observé de traînards ni de pont en anaphase. Il est possible que ceci soit dû au faible nombre de méioses femelles rencontrées. Mais il semble assez fréquent chez les plantes apomictiques que les méioses mâle et femelle ne présentent pas la même régularité.

Après la méiose, trois des quatre cellules produites dégénèrent et même, le plus souvent, la quatrième. On peut alors observer dans l'ovule des cellules dégénérées, colorées en noir foncé par l'hématoxyline, rétrécies, allongées et plus ou moins fragmentées.

2.2.1.1.2. Développement des cellules nucellaires

A côté de ces cellules dégénérées, on voit en général une ou plusieurs cellules nucellaires très développées avec un noyau et un nucléole volumineux. Comme on peut encore observer la tétrade alignée des cellules dégénérées issues de la méiose, l'origine nucellaire de ces cellules volumineuses situées latéralement ne fait guère de doute. WARMKE a pu observer, d'autre part, des mitoses dans de jeunes sacs embryonnaires. Cinq de celles-ci présentaient 32 chromosomes (le nombre non réduit, $2n$), une présentait 16 chromosomes (le nombre réduit, n).

Par conséquent, on peut supposer que, selon que 3 ou 4 cellules de la tétrade méiotique dégénèrent, des sacs sexuels ou apomictiques peuvent se former.

Il peut donc se présenter 4 séries d'événements:

- a) après dégénérescence des 4 cellules de la tétrade méiotique, une ou plusieurs cellules nucellaires se développent et vont donner un (ou plusieurs) sac embryonnaire apomictique;
- b) une des cellules (réduites) de la tétrade se développe en sac réduit, sexué;
- c) les 4 cellules de la tétrade méiotique dégénèrent et ne sont pas remplacées, d'où un ovule vide et stérile;
- d) une cellule réduite se développe en sac sexué et une (ou plusieurs) cellule nucellaire se développe en sac apomictique, l'ovule présentant les deux types de sacs.

2.2.1.1.3. Sacs embryonnaires

Le premier cas (a) semble le plus fréquent. On observe par la suite, outre les ovaires vides et stériles, deux types d'ovules:

- type A: certains avec un (ou plusieurs) sac embryonnaire à 4 cellules (fig. 15): 2 synergides, 1 oosphère et 1 noyau polaire, pas d'antipodes;
- type B: d'autres avec un nombre de cellules supérieur: 2 synergides, 1 oosphère, 2 noyaux polaires et un nombre variable d'antipodes (fig. 15). C'est un phénomène courant chez les Graminées que les antipodes subissent des mitoses additionnelles formant 6 cellules ou plus, qui envahissent la partie chalazale de l'ovule.

Ainsi, pour le clone 267 (Adiopodoumé), nous avons observé sur 43 ovules:

- 30 ovules de type A dont 3 à plusieurs sacs,
- 13 ovules de type B.

Des observations ayant porté sur un assez grand nombre de variétés nous permettent de considérer que cette proportion se retrouve approximativement chez la plupart des tétraploïdes, y compris *P. infestum* et *P. trichocladum*. Comme l'a fait remarquer WARMKE, la proportion de sacs embryonnaires multiples semble, par contre, variable d'une variété à l'autre, certains n'ayant presque que des ovules de ce type (cf. K 133, tabl. XXXIV).

Il semble en être de même chez les hexaploïdes et les autres polyploïdes. Seul un hexaploïde hors-type H 267,1 présentait un pourcentage nettement plus élevé d'ovules de type B (avec antipodes).

Nos propres observations ne nous permettent pas, arrivés à ce stade, de conclure quant à la nature sexuée ou apomictique à attribuer à l'un ou l'autre type de sac embryonnaire. WARMKE a pu observer des mitoses dans des sacs à 4 cellules (type A) comportant 32 chromosomes et un sac avec antipodes (type B) à 16 chromosomes.

TABLEAU XXXIV
Constitution des ovules de divers clones

Variété	Nombre d'ovules à sacs multiples	Nombre d'ovules à sac unique		Nombre d'ovules stériles
		Apomictique	Sexué	
267	3	27	10	0
K 76	1	8	2	1
K 85	11	3	2	0
K 77	0	5	8	2
(type C)				
K 83	5	5	7	0
(<i>P. infestum</i>)				
K 133	11	1	0	0

Il semble douter que les sacs de type B soient tous réduits. Néanmoins, les études faites par BROWN et EMERY (1958) chez un grand nombre d'espèces du groupe des Panicoïdées sembleraient en faveur de l'hypothèse:

- sacs de type A, non réduits, apomictiques,
- sacs de type B, réduits, sexués (fig. 15).

D'autre part, l'abondance relative des ovules à sacs embryonnaires multiples est assez en faveur de l'apomixie, la sexualité semblant être, au moins chez les Graminées, peu compatible avec ce phénomène (HARLAN *et al.*, 1964). Ces sacs peuvent être:

- soit du même type, sans antipode,
- soit l'un avec antipodes, les autres sans. Dans ce cas, le sac sans antipode est fréquemment plus ou moins déformé et écrasé par les autres et probablement voué à disparaître.

Ce mode de reproduction, qualifié par BATTAGLIA (1963), d'aposporie somatique, est très fréquent chez d'autres membres des Panicoïdées. On le rencontre chez *Setaria macrostachya*, chez *Heteropogon contortus*, *Themeda triandra* (BROWN et EMERY, 1958; BROWN, 1959), chez *Paspalum secans* (SNYDER, 1957), chez *Cenchrus ciliaris* (SNYDER *et al.*, 1955), ainsi que chez *Botriochloa*, *Dichantium* et *Capillipedium* (CELARIER et HARLAN, 1957). Sauf pour quelques exceptions, dont *Urochloa mosambicensis* (PRITCHARD, 1970), les sacs embryonnaires non réduits ont quatre noyaux comme chez *Panicum maximum*.

2.2.1.2. LA SEXUALITÉ TOTALE

Le schéma de la mégasporogenèse sexuée classique est sans doute antérieur au point de vue évolutif à celui, plus complexe, de l'apomixie facultative.

Il ne comporte pas, en effet, de développement de cellules nucellaires. Le schéma de développement après la méiose (cf. p. 56) se réduit donc aux cas *b*): une des cellules (réduites) de la tétrade méiotique se développe en sac réduit sexué, et *c*): les 4 cellules de la tétrade dégénèrent d'où un ovule vide et stérile. On aboutit à deux sortes d'ovules, les uns vides et stériles, les autres de type B (p. 56) avec 2 synergides, 1 oosphère, 2 noyaux polaires et un nombre variable d'antipodes.

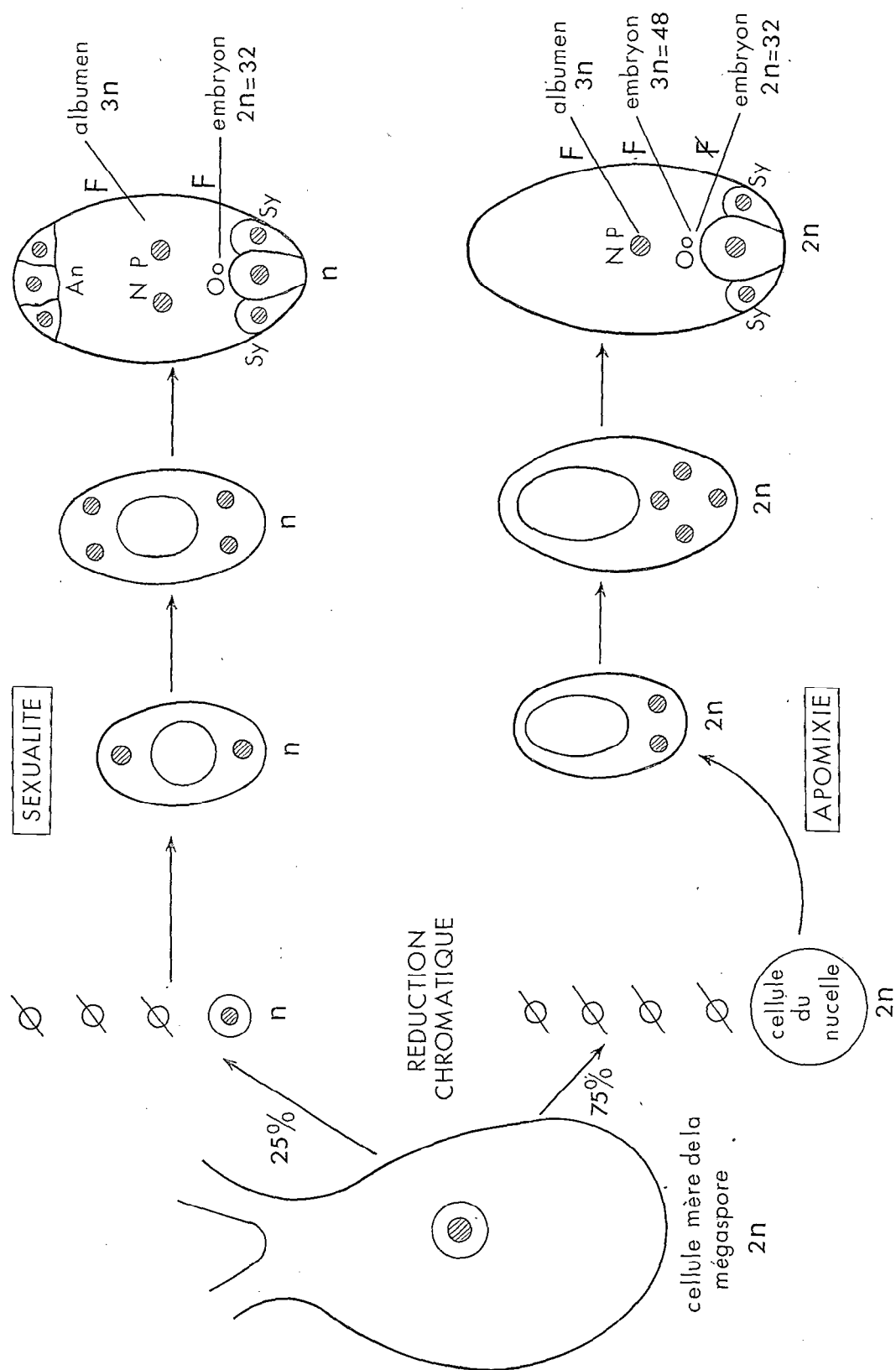


FIGURE 15

Représentation schématique de la formation des 2 types de sacs embryonnaires sexué et apomictique, selon WARME chez *Panicum maximum*

Le tableau XXXV donne les nombres d'ovules sexués (avec antipodes) et d'ovaires vides rencontrés chez 6 plantes diploïdes ($2n = 16$).

TABLEAU XXXV

Numéro des plantes	Nombre d'ovules à sacs avec antipodes	Nombre d'ovules vides	Total
T 26	14	0	14
T 34	11	0	11
T 41	7	5	12
T 44	6	9	15
T 47	14	3	17
T 54	12	1	13

Deux plantes ne présentaient pas un seul ovaire vide. Il est possible que cela provienne du faible nombre d'ovules observés. Néanmoins, la proportion 9/15 d'ovaires vides chez T 44 est significativement supérieure. On peut penser que, de même que chez les apomictiques, certaines plantes possèdent des gènes létaux à l'état hétérozygote, ceux-ci apparaissant dans les cellules réduites font qu'elles dégénèrent. La plante T 44 pourrait, par exemple, posséder un gène de létalité totale. Les autres plantes n'auraient alors que des gènes sublétaux ne se manifestant pas obligatoirement à ce stade.

2.2.2. Le rôle du pollen

Le pollen intervient aussi bien dans le cas de l'apomixie facultative que dans le cas de la sexualité. Sur les stigmates des plantes des deux types, on peut observer par la technique classique de coloration au bleu coton du pollen en germination. Des coupes d'ovaires après ce stade révèlent ce qu'on peut considérer comme les traces de pénétration du tube pollinique dans l'ovule. En effet, il apparaît autour de l'oosphère un « croissant noir » ou « granules du tube pollinique » (ARTSCHWAGER *et al.*, 1949). Dès ce stade, on peut observer à la périphérie du sac embryonnaire les nombreux noyaux du jeune albumen. Chez les apomictiques tétraploïdes ($2n = 32$), il n'y a pas fécondation de l'oosphère non réduite ($2n = 32$), la majorité des descendants étant identiques au parent. Le pollen a alors simplement un effet stimulateur sur le développement en embryon de l'oosphère non réduite. Il arrive cependant que les oosphères non réduites ($2n = 32$) soient fécondées, donnant des plantes à $2n + n = 48$ chromosomes.

D'autre part, les oosphères réduites des sacs sexués des apomictiques facultatifs ou des plantes totalement sexuées doivent évidemment être fécondées pour redonner un embryon puis une plante à $2n$. Celle-ci est en général, nous le verrons, morphologiquement distincte du parent, ce qui implique, en condition d'autofécondation, l'hétérozygotie de celui-ci.

Le fait que le pollen soit nécessaire au développement de l'embryon a été mis en évidence par WARMKE et de nombreux faits viennent à l'appui de cette hypothèse.

WARMKE a opéré des ablations de stigmates à divers intervalles après l'anthèse. Si ces stigmates sont enlevés plus de 3 heures 1/2 après l'anthèse, le taux de fructification est normal et égal à celui du témoin (environ 39%). Par contre, avant ce délai, le taux de fructification est très diminué (7% au maximum). WARMKE interprète ceci comme une nécessité de la pollinisation, la fécondation ayant lieu vers 2, 3 heures après l'anthèse, ce qui explique que l'ablation des stigmates reste sans effet après cette période.

Nous avons pu, d'autre part, observer très souvent que toutes les conditions ambiantes qui diminuent la qualité du pollen abaissent fortement la production de graines. Ce peuvent être des pluies nocturnes répétées (heure de l'anthèse), des clones à étamines vides ou non déhiscentes, mais par ailleurs normaux, etc.

Nous aurions donc affaire à une apomixie facultative. L'apomixie serait une aposporie pseudogame, c'est-à-dire une reproduction par sac embryonnaire issu d'une cellule somatique ayant pris la place de la mégaspore et dont le développement en embryon serait induit par le pollen.

Il est d'ailleurs possible, comme WARMKE l'a montré, que le pollen participe, par fécondation du noyau polaire, à la constitution de l'albumen, celui-ci étant (selon WARMKE) hexaploïde, qu'il s'agisse ou non d'un sac apomictique.

Dans le cas des sacs réduits, les deux noyaux polaires à n chromosomes et un noyau pollinique à n participeraient donc à la constitution de l'albumen. Dans le cas des sacs non réduits, l'albumen proviendrait du noyau polaire unique à $2n$ et d'un noyau pollinique à n .

À l'appui de cette théorie, nous pouvons présenter nos propres observations concernant la coloration différente des albumens des graines issues d'une plante apomictique, celle-ci allant du violet foncé au blanc et correspondant sans doute à un phénomène de ségrégation (proportions à peu près stables pour un même clone).

On peut s'étonner que les deux noyaux polliniques n'aient pas la même destinée, l'un s'unissant toujours aux noyaux polaires, l'autre pouvant ou non s'unir au noyau de l'oosphère. Il est vraisemblable que l'oosphère à $2n$ chromosomes n'a pas besoin d'une garniture génétique supplémentaire pour se développer en embryon. Néanmoins, le stimulus de la pollinisation semble être une nécessité très fréquente chez les apomictiques et, le plus souvent, par l'intermédiaire de la fécondation des noyaux polaires. BATTAGLIA (1947) a appelé ce phénomène pseudogamie. On le rencontre chez *Zephyranthes texana* (PACE, 1913; BROWN, 1951), *Cooperia pedunculata* (COE, 1953), *Parthenium argentatum*, *P. incanum* (ESAU, 1946), *Rudbeckia speciosa*, *R. laciniata* (BATTAGLIA, 1963), *Arabis holboellii* (BOCHER, 1951), *Ranunculus auricomus* (RUTISHAUSER, 1954), *Malus sieboldii* (OLDEN, 1953), *Potentilla* spp. (RUTISHAUSER, 1963), *Rubus* spp. (EINSET, 1951), etc.

Chez les *Citrus*, on a remarqué (PY, 1951; FROST *et al.*, 1957) que la pollinisation induisait même le développement de cellules nucellaires en embryons.

La conséquence génétique de ces suites d'événements sera développée dans le paragraphe suivant.

Nous pouvons déjà supposer que, dans une descendance par graines, il y aura une majorité de plantes génétiquement identiques à la plante mère issues des sacs non réduits non fécondés. Une proportion plus faible (3% de WARMKE (1954) ou BOGDAN (1963) (cf. p. 39)) de descendants différeront de la plante mère car provenant de sacs réduits ou non, mais fécondés.

Si l'albumen est effectivement issu d'une fécondation, même dans le cas d'apomixie, c'est un des moyens pour comprendre les différences entre plantes jeunes compte tenu que celles-ci pourraient être attribuées à leur situation dans des albumen de nature génétique différente. En particulier, l'étalement de la germination peut être expliqué ainsi.

2.2.3. Liaison polyplôïdie-apomixie

Toutes les plantes récoltées dans la nature et de nombre chromosomique supérieur ou égal à 32, autrement dit polyplôïdes, se sont avérées posséder des sacs embryonnaires de type apomictique. Par contre, tous les diploïdes ($2n = 16$) récoltés dans la nature n'ont que des sacs de type sexué (avec antipodes). On pourrait donc penser que l'apomixie est une conséquence de la polyplôïdie. Les choses ne semblent pas aussi simples. En effet, les tétraploïdes ($2n = 32$) obtenus par traitement des diploïdes sexués restent sexués. Ceci va d'ailleurs tout à fait dans le sens des idées de STEBBINS (1950) à ce sujet. Il considère que l'apomixie est favorisée par la polyplôïdie mais qu'elle n'en est pas une conséquence obligatoire.

Ainsi, des autopolyploïdes de *Taraxacum kok saghyz* produits par divers auteurs, ne présentent aucun signe d'apomixie, bien que toutes les espèces triploïdes et tétraploïdes étroitement reliées à *T. kok saghyz* et vivant dans les mêmes régions soient apomictiques (STEBBINS, 1950). Chez *Parthenium argentatum*, GARDNER (1946) a trouvé

une forme à polyploïdie élevée entièrement sexuée, bien que des variétés très proches de la même espèce soient apomictiques. Nos résultats montrent donc également que l'association habituelle entre apomixie et polyploïdie doit être expliquée de façon indirecte.

Par contre, les dihaploïdes ($2n = 16$) obtenus dans les descendance de types C (hybrides supposés *P. maximum* $\times$ *P. infestum*) ont tous des sacs embryonnaires de type apomictique comme les parents tétraploïdes.

Il semblerait donc que la sélection naturelle ait éliminé les tétraploïdes sexués. En ce qui concerne les dihaploïdes, il est plus difficile de se prononcer car ceux que nous avons obtenus jusqu'ici étaient tous stériles. Nous reviendrons sur leur cas dans le chapitre III.

2.2.4. Conséquences des phénomènes observés au niveau des sacs embryonnaires: Variabilité des descendance par graines

2.2.4.1. DESCENDANCES APOMICTIQUES

2.2.4.1.1. Description de ces descendance dans le cas général des tétraploïdes ($2n = 32$)

Les plantes ont été reproduites par graines, toutes les précautions étant prises (sacs en papier sulfurisé) pour empêcher les pollinisations par d'autres génotypes.

Les graines récoltées sont en général dormantes. Mises sur papier filtre humide en boîte de Pétri, elles ne germent pendant le premier mois qu'à un taux très faible (1 à 2%). Puis le taux de germination augmente pour atteindre un maximum de 80% vers un an. Après quoi, il diminue, au moins dans les conditions de conservation que nous avons réalisées: pièce climatisée à environ 25°, humidité relative de 60 à 80%.

Cependant, cette dormance varie avec les génotypes, certains ont des graines peu dormantes, mais une longévité réduite, d'autres une dormance très forte (types C) et une longévité moyenne, etc.

Les conditions de récolte semblent avoir aussi une très forte influence sur l'établissement de la dormance. Des lots de graines d'une même plante mais récoltées à quelques jours d'intervalle ont parfois des dormances très différentes. Une corrélation entre l'installation de la dormance et la morphogenèse de la touffe (ralentissement du tallage au moment de la floraison) semble avoir été mise en évidence (J. PERNÈS et J. RÉNÉ, 1972).

Enfin, les embryons cultivés sur milieu gélosé après séparation de leur albumen ne présentent pas de dormance (J. RÉNÉ, 1971). Celle-ci est donc d'origine albuminique, de même que chez le riz et un certain nombre de graminées. On peut supposer que l'étalement de la levée de dormance (certaines germent dès la récolte) est lié au fait que les albumen des diverses graines apomictiques d'une même plante proviennent de la fécondation du noyau polaire et sont donc, de même que le pollen, génétiquement divers. D'autre part, même lorsque le taux de germination est maximum (au bout d'un an en moyenne), celle-ci est très étalée, pouvant parfois s'étendre sur plus de 15 jours. On peut là aussi mettre ces différences dans la vitesse de germination sur le compte de la variabilité génétique des albumen.

Le fait que le taux de germination dépasse rarement 80% est dû à ce que beaucoup de graines possèdent des embryons déformés et inviables, voire pas d'embryon du tout.

Dès le stade coléoptile, on observe, avec une fréquence variable selon les génotypes parentaux, des graines à deux (exceptionnellement à trois) embryons (cf. tabl. XXXVI) ceci a été observé pour les 7 plantes de la descendance T 19 considérées dans ce tableau, mais il faut indiquer que les 28 autres plantes de la même descendance ayant donné à leur tour 1 448 descendants, nous n'avons observé aucun embryon double parmi des derniers. Le clone K 211 compris dans le même tableau a très fréquemment donné des embryons doubles à un taux analogue à celui indiqué ici.

Les deux plantes qui en proviennent peuvent avoir ou non un développement égal. Même lorsque le développement est inégal au départ, l'écart diminue généralement avec l'âge des plantes pour devenir le plus souvent nul au stade adulte. En général les deux plantes obtenues présentent le même phénotype. Les nombres chromosomiques des deux plantes ont toujours été observés identiques à celui du parent, soit, en général 32. Aucun haploïde n'a pu être obtenu ainsi, mais il faut signaler qu'il est fréquent que la plante la plus faible disparaisse précocement. On peut s'attendre à ce que des deux plantes, ce soit l'haploïde qui soit la plus faible. Ce phénomène

de polyembryonnie n'a été rencontré, pour les *Maximae*, que chez les apomictiques. Il est évidemment à rattacher aux ovules à sacs embryonnaires multiples. C'est ce que MAHESHWARI *et al.* (1963) qualifient de « fausse polyembryonnie ». On la rencontre en particulier chez *Cenchrus* (FISHER *et al.*, 1954) où l'on peut trouver jusqu'à 22% de graines avec des embryons doubles (SNYDER *et al.*, 1955).

Les plantes possédant 3 ou 4 talles sont transplantées sur le terrain où elles sont espacées d'un mètre afin de faciliter les observations et d'éviter les compétitions entre elles.

Au stade adulte, 97% des plantes de la descendance sont homogènes et présentent toutes les caractéristiques du phénotype parental (plante maternelle). Nous avons vu (cf. p. 54) que l'homogénéité de ces 97% de plantes identiques à la plante-mère est supérieure à celle du clone obtenu par multiplication végétative par éclats de souches du parent.

Les 3% restant diffèrent du parent par un certain nombre de caractères. En général, ces plantés sont moins vigoureuses (le nombre des talles, leurs dimensions, sont inférieures; la floraison a lieu plus tardivement); une plante présente des glumes pileuses alors que celles du parent (type I) sont glabres.

Parmi ces plantes exceptionnelles, un quart environ ont un nombre chromosomique $2n = 48$. Elles se distinguent morphologiquement (de même que celles rencontrées dans la nature) par :

- des épillets plus gros,
- des feuilles plus épaisses et plissées,
- un nombre de talles moindre,
- une floraison particulièrement tardive,
- et, généralement, une sensibilité à la cercosporiose.

Trois caractéristiques quantitatives de l'hexaploïde H_1 et de son parent 267 (type I) sont consignées dans le tableau XXXVII.

Parmi les autres plantes exceptionnelles, on relève des aneuploïdes (30, 31, 36, 38 chromosomes), des plantes à nombres variables d'une cellule à l'autre (cellules-mères du pollen d'une même anthère); enfin, la majorité présente 32 chromosomes.

Nous avons indiqué dans le tableau XXXVIII les caractères observés pour 22 plantes hors-type de la descendance 267 ainsi que pour le parent (267). Ces données ont été analysées en calculant l'indice de similarité de ROGERS et TANIMOTO (RÉNÉ-CHAUME, 1969 et thèse de J. PERNÈS). Les valeurs obtenues sont rapportées dans le tableau XXXIX qui nous a permis de construire le dendrogramme de la figure 16. Deux groupes semblent se constituer: le groupe I (3, 6, 5, 4, 14, 2) comprenant des plantes à pilosité assez forte; le groupe II contenant outre tous les hexaploïdes (8, 13, 19, 20, 16) sauf un (H_1) et le parent 167. Il vient se rattacher à ces deux groupes à un indice assez bas, la plante H_7 à 30 chromosomes et la plante H_1 à 48 chromosomes, toutes deux de phénotype très particulier. Les deux groupes précédents sont d'ailleurs relativement hétérogènes comprenant des plantes à nombres chromosomiques différents. Il est cependant assez remarquable que, mise à part la plante H_1 , tous les autres hexaploïdes soient dans le groupe 2 avec un indice de similitude minimal de 70%.

Ceci nous permet donc de constater une fois de plus que le gain ou la perte de chromosomes, gain pouvant aller jusqu'à 50% en plus, apporte peu de modifications au phénotype. Néanmoins, les hexaploïdes se regroupent bien, sans pour autant s'isoler nettement des tétraploïdes. A ce propos, nous pouvons remarquer que, si la grosseur des épillets est parfois supérieure chez les hexaploïdes, ce n'est pas toujours le cas. Il en est de même pour la grosseur des talles et la raideur des feuilles. Il est probable que des facteurs génétiques interviennent pour modifier ces caractères et ceci indépendamment du niveau de ploïdie.

Toutes ces plantes ont été multipliées végétativement (par éclats de souche) et les caractères remarquables se sont maintenus (1). Ils se sont également maintenus chez les descendants issus de graines provenant d'auto-pollinisation de la plante exceptionnelle. Parmi ces descendance que nous pouvons qualifier de deuxième génération, une série est plus hétérogène que la première génération et les autres séries de deuxième génération. Elle provient d'une plante à $2n = 48$ (H_1) qui a des glumes pileuses et certains descendants ont des glumes glabres, d'autres des feuilles très fines et des talles très minces, d'autres sont très tardifs, etc.

(1) Au moins pour les premières multiplications, puisque nous avons vu (cf. p. 55) que ce mode de reproduction était aussi susceptible d'engendrer des variations.

TABLEAU XXXVI

Fréquences d'embryons doubles dans diverses descendances

<i>Plante parentale</i>	<i>Nombre d'embryons doubles</i>	<i>Nombre de plantules total</i>	<i>% d'embryons doubles</i>
T 19-35,4	1	13	7,7
T 19-36,9	1	60	1,7
T 19-37,1	1	84	1,2
T 19-37,3	1	69	1,4
T 19-37,6	1	66	1,5
T 19-37,9	2	27	7,4
T 19-39,7	1	39	2,8
K 211	2	139	1,4

TABLEAU XXXVII

	<i>Parent 267 (Adiopodoumé) moyenne sur 200</i>	<i>Plante exceptionnelle H₁ (à 2n = 48)</i>
Précocité à la floraison (en jours)	46	52
Nombre de talles à la floraison	43	14
Poids de 1 000 graines (en g)	1,06	1,29

Il n'y a pas d'accroissement significatif de l'hétérogénéité dans la descendance des plantes exceptionnelles à $2n = 32$ ou 36 analysées. Dans le cas de H_9 , l'échantillonnage n'est pas suffisant pour conclure ni à l'accroissement, ni à la stabilité de la proportion de plantes exceptionnelles. Ces différents résultats sont consignés dans les tableaux XL et XLI.

2.2.4.1.2. Hypothèse interprétative

Nous pouvons supposer en nous aidant des observations cytologiques de formation du sac embryonnaire que le schéma suivant explique les faits observés:

1) Les 97% de plantes extraordinairement homogènes et identiques avec le parent femelle proviendraient d'oosphères non réduites et non fécondées;

2) Les 3% de hors-types proviendraient d'une fécondation soit à partir d'une oosphère réduite (sac embryonnaire à antipodes), soit d'une oosphère non réduite (sac à 4 noyaux). Dans ce dernier cas, le nombre chromosomique serait donc supérieur à celui du parent puisqu'égal à 48.

TABLEAU XXXVIII

Caractères observés sur 22 plantes hors-types et leur parent 267

	H_1	H_2	H_3	H_4	H_5	H_6	H_7	H_8	H_9	H_{10}	H_{11}	H_{12}	
Grosueur des talles	1	2	0	1	1	1	0	2	2	3	2	2	
Hauteur à floraison	1	1	1	1	1	1	0	2	2	2	2	1	
Couleur du limbe	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0 = vert jaune; 1 = vert
Longueur du limbe	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	
Largeur du limbe	1	2	0	2	2	1	0	2	2	2	2	2	
Limbe:													
pilosité supérieure: densité	3	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
pilosité supérieure: localisation	0	1	2	0	2	2	—	—	—	0	—	—	0 = uniforme; 1 = vers le haut; 2 = vers le bas
pilosité supérieure: aspect	3	2	0	2	0	0	—	—	—	0	—	—	0 = poils durs et longs; 2 = mous et longs; 3 = mous et courts
pilosité base limbe	2	1	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	
pilosité inférieure: densité	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
pilosité nervure central:	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
port	0	0	2	0	2	2	2	2	2	0	2	2	0 = mou; 2 = très raide
Gainc: pilosité: densité	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	
Forme inflorescence	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0 = 1 < 2/3 L; 1 = 1 = 2/3 L; 2 = 1 > 2/3 L
Port ramifications secondaires	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0 = serrées; 1 = étalées
Distribution épillet	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0 = uniforme; 1 = par petits paquets
Pruine sur l'axe	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	
Pilosité verticille	2	1	2	2	2	1	0	2	2	2	2	2	
Pilosité épillet	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Forme épillet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0 = ovale; 1 = allongé; 2 = tronqué
Dimension épillet	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Parfois 2 fleurs fertiles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Nombres chromosomiques	48	32	32	31	32	32	30	48	32	36	32	38	

TABLEAU XXXVIII (suite)

	H_{13}	H_{14}	H_{15}	H_{16}	H_{17}	H_{18}	H_{19}	H_{20}	H_{21}	H_{22}	H_{23}	267	
Grosueur des talles	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2	
Hauteur à floraison	1	1	1	2	2	1	2	2	2		2	2	
Couleur du limbe	1	1	1	1	1	1	1	1	1		0	1	0 = vert jaune; 1 = vert
Longueur du limbe	2	1	1	1	2	2	2	2	2		2	2	
Largeur du limbe	2	2	1	2	2	2	2	2	2		2	2	
Limbe:													
pilosité supérieure: densité	0	2	0	0	0	0	0	0	0		0	1	
pilosité supérieure: localisation	—	2	—	—	—	—	—	—	—		—	1	0 = uniforme; 1 = vers le haut; 2 = vers le bas
pilosité supérieure: aspect	—	3	—	—	—	—	—	—	—		—	2	0 = poils durs et longs; 2 = mous et longs; 3 = mous et courts
pilosité base limbe	2	2	1	2	2	2	2	2	2		2	2	
pilosité inférieure: densité	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	
pilosité nervure centrale	0	1	0	0	0	1	0	0	0		0	0	
port	2	2	0	0	2	1	2	2	1		1	2	0 = mou; 2 = très raide
Gaine: pilosité: densité	1	1	0	1	1	2	1	1	1		0	2	
Forme inflorescence	0	0	2	0	0	0	0	0	0		1	0	0 = 1 < 2/3 L; 1 = 1 = 2/3 L; 2 = 1 > 2/3 L
Port ramifications secondaires	0	0	1	0	1	1	0	0	1		1	0	0 = serrées; 1 = étalées
Distribution épillet	1	1	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0 = uniforme; 1 = par petits paquets
Pruine sur l'axe	1	1	1	1	1	1	2	1	1		1	2	
Pilosité verticille	2	1	2	2	2	2	2	2	2		2	2	
Pilosité épillet	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	
Forme épillet	0	0	1	0	0	0	0	0	0		0	0	0 = ovale; 1 = allongé; 2 = tronqué
Dimension épillet	1	1	1	2	1	1	2	2	1		1	1	
Parfois 2 fleurs fertiles	0	0	1	1	0	0	0	0	0		1	0	
Nombres chromosomiques	48	32	32	48	32	32	48	48	32		32	32	

TABLEAU XXXIX

Indice de ROGERS et TANIMOTO pour 22 plantes hors-types et leur parent 267

	H_2	H_3	H_4	H_5	H_6	H_7	H_8	H_9	H_{10}	H_{11}	H_{12}	H_{13}	H_{14}	H_{15}	H_{16}	H_{17}	H_{18}	H_{19}	H_{20}	H_{21}	H_{23}	267	
H_1	12	28	39	24	28	15	21	18	28	21	15	24	28	18	31	18	28	24	28	18	15	21	H_1
H_2		35	44	35	35	21	39	44	35	39	28	44	44	39	28	44	39	28	31	44	31	44	H_2
H_3			59	59	70	35	44	48	39	53	35	48	53	31	39	48	39	39	44	44	28	48	H_3
H_4				44	53	24	44	44	48	48	35	48	44	31	48	44	39	39	44	44	28	48	H_4
H_5					64	28	31	44	28	39	39	35	39	28	28	44	35	31	31	39	39	44	H_5
H_6						31	35	39	31	44	35	39	53	28	31	39	31	39	35	35	21	48	H_6
H_7							39	31	21	35	44	39	28	28	28	31	24	35	31	28	28	28	H_7
H_8								77	39	84	44	77	39	39	64	77	53	77	84	70	48	53	H_8
H_9									39	92	44	70	44	44	59	100	70	70	77	92	64	59	H_9
H_{10}										44	31	44	39	21	35	39	39	35	39	39	31	44	H_{10}
H_{11}											48	77	48	39	64	92	64	77	84	84	59	64	H_{11}
H_{12}												59	39	44	48	44	39	48	44	39	48	39	H_{12}
H_{13}													53	35	59	70	59	70	77	64	44	48	H_{13}
H_{14}														24	35	44	44	35	39	39	24	39	H_{14}
H_{15}															44	44	44	28	31	44	48	24	H_{15}
H_{16}																59	44	70	77	59	48	39	H_{16}
H_{17}																	70	70	77	92	64	59	H_{17}
H_{18}																		48	53	77	59	48	H_{18}
H_{19}																			92	64	44	59	H_{19}
H_{20}																				70	48	53	H_{20}
H_{21}																					70	53	H_{21}
H_{23}																						39	H_{23}

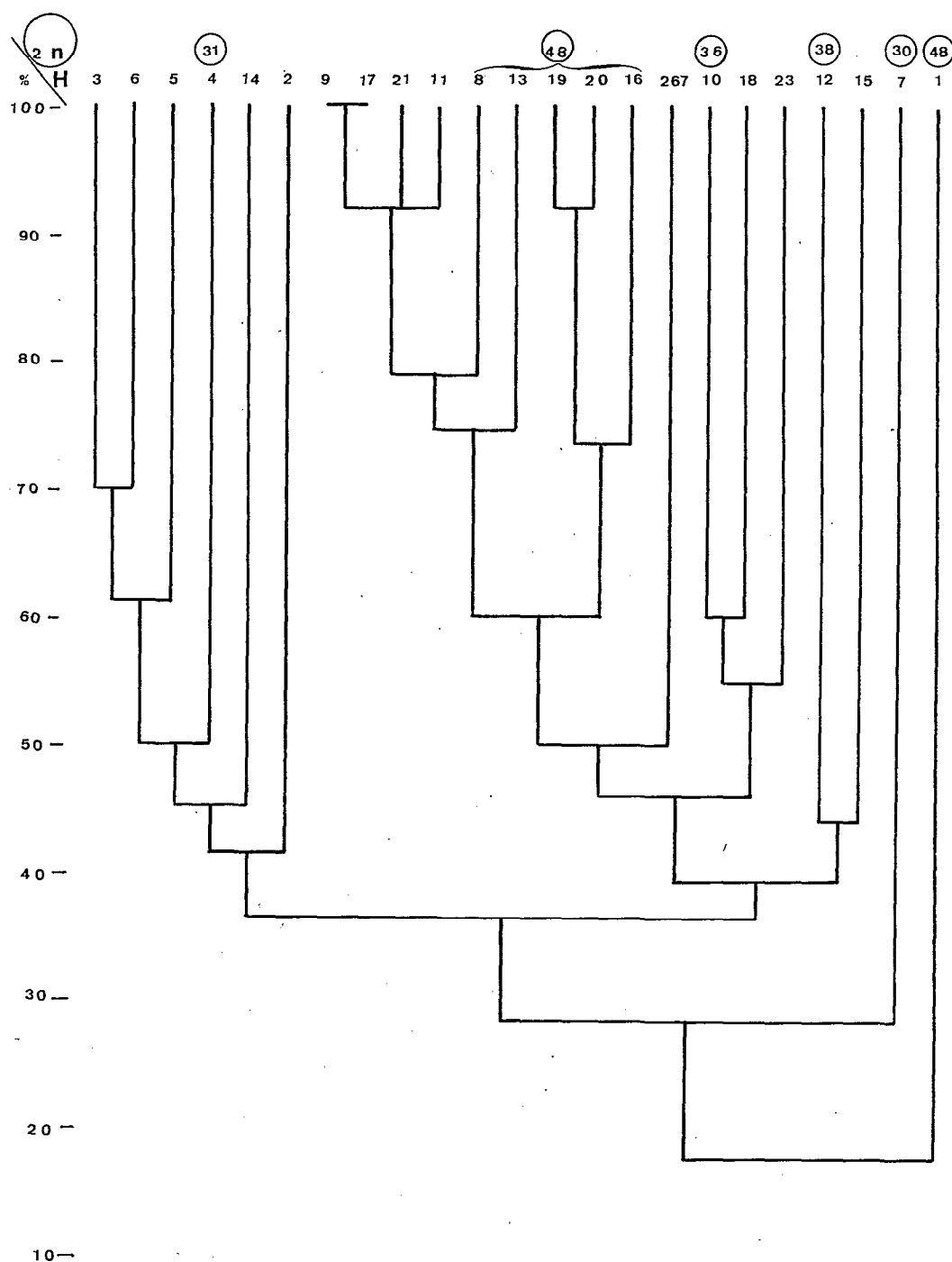


FIGURE 16

Dendrogramme de similitude de 22 hors-types d'une descendance de la variété 267 de *P. maximum*, ainsi que du parent 267. En ordonnée, les coefficients de similitude en %, en abscisse, les numéros des 22 hors-types (de H_1 à H_{23} , H_{22} manquant) et du parent 267. Encerclés: les nombres chromosomiques différents de 32

TABLEAU XL

	<i>Total des disjonctions (plantes exceptionnelles)</i>	<i>Total des plantes observées</i>	<i>% plantes exceptionnelles</i>	<i>Proportion (en %) de plantes exceptionnelles</i>	<i>Proportion (en %) du total d'hexaploïdes</i>
Clone 267	22	551	3,99	2,90	1,09
Clone 309	3	220	1,35		
Clone de type II	9	291	3,09		
Ensemble de toutes les descendances observées	59	2 100	2,81		

TABLEAU XLI

Deuxième génération d'autopollinisation (autopollinisation des plantes exceptionnelles
apparues dans la descendance du clone 267 autopollinisé)

	<i>Plante autopollinisée</i>	<i>Total des plantes observées</i>	<i>Total des disjonctions (plantes exceptionnelles)</i>	<i>% de plantes exceptionnelles</i>
Plante exceptionnelle à $2n = 48$	H ₁	238	33	13,88 (*)
Plante exceptionnelle à $2n = 32$	H ₁₀	86	3	3,48
	H ₂₉	67	2	2,99
Plante exceptionnelle à $2n = 32$	H ₁₁	80	2	2,53
	H ₉	38	3	7,89

(*) Proportion significativement différente, au seuil 0,01, de celle observée à la génération précédente dans la descendance autopollinisée du parent à $2n = 32$.

Ce schéma peut être résumé dans le tableau théorique ci-après (tabl. XLII).

L'expression « échec de la méiose ♀ » signifie seulement qu'à un stade quelconque, c'est une cellule non réduite qui prend la place de l'oosphère. Selon cette hypothèse, le parent femelle étant issu d'une longue suite de générations apomictiques doit présenter une hétérozygotie non négligeable; l'autofécondation fera, dans ces conditions, apparaître des gènes ou groupements de gènes sublétaux en position homozygote, ce qui expliquerait la faible vigueur des hors-types à $2n = 32$.

Une autre explication pourrait être que les crossing-over ayant lieu au cours de la reproduction sexuée, provoqueraient des cassures au sein des blocs de gènes liés qui s'étaient constitués et s'étaient maintenus par l'apomixie. Il en résulte des déséquilibres génétiques amenant des déficiences dans le métabolisme cellulaire.

TABLEAU XLII

Fécondation			
	réussie +	échouée —	
	réussie +	hors-type sexué à $2n = 4x = 32$	
		plante à 16 après parthénogenèse	
♀	échouée —	hors-type 32 + 16 = 48 oosphère noyau mâle	
		développement apomictique $2n = 32$ identique au parent	

On comprend également que les hors-types à $2n = 48$ présentent une perte de vigueur moins marquée et soient entre eux assez variables, de par l'apport du gamète mâle.

Notons que les graines observées, qu'elles soient sans embryon ou à embryon déformé (jusqu'à 20 %), peuvent correspondre à la situation où la méiose réussit (réalisation d'un sac embryonnaire normal) et la fécondation de l'oosphère échoue. La fécondation des noyaux polaires ayant lieu normalement, conduit à la formation de l'albume.

La plante à $2n = 36$ chromosomes pourrait provenir d'une reproduction sexuée dans laquelle l'un des gamètes avait 20 au lieu de 16 chromosomes. Ceci serait le résultat d'une inégale répartition des chromosomes au cours de la première division méiotique, phénomène fréquemment observé.

Les variations dans les nombres chromosomiques qu'on rencontre dans la nature pourraient s'expliquer de la même façon. Pour les plantes à $2n = 48$, le mécanisme serait le même. Celles à $2n = 40$ pourraient provenir de plantes à $2n = 48$ fécondées par du pollen de plantes à $2n = 32$ ($24 + 16 = 40$) ou inversement. Quant à la petite population à $2n = 38$, elle est interprétable, comme la plante hors-type à $2n = 36$ par l'union de gamètes à nombre chromosomique déséquilibré ($20 + 18$ par exemple). Il est probable, étant donné sa situation au milieu d'une population plus importante à $2n = 40$, qu'elle provient de celle-ci.

Il faut remarquer ici que les taux de sac embryonnaire réduit (25 %) et ceux des hors-types (3 %) sont très différents. Nous avons déjà noté qu'entre le stade de maturité du sac embryonnaire et la plante adulte, une série d'accidents peuvent se produire conduisant, soit à des graines avec des embryons déformés ou sans embryons, soit à des plantules qui ne se développent pas (absence de radicule ou de tige ou arrêt de croissance précoce).

Il est possible qu'une bonne partie de ces accidents soit d'ordre génétique, les produits de la reproduction sexuée étant de façon générale très peu vigoureux. Les plantes hors-types qui sont elles-mêmes moins vigoureuses que les plantes de type parental ne seraient en définitive que les meilleurs de ces produits de la reproduction sexuée. Il est d'ailleurs très vraisemblable que, dans les populations naturelles, la compétition des plantes parentales bien adaptées les élimine très rapidement. Ceci conduirait à une apomixie obligatoire de fait, dans les conditions naturelles où seule est possible l'autopollinisation.

Ces conditions se rencontrent spécialement dans les zones limites de l'aire de répartition (Côte d'Ivoire). Dans les zones à polymorphisme élevé (Afrique orientale), les possibilités d'intercroisement sont fortes ce qui permet l'apparition de hors-types à taux d'hétérozygotie aussi élevé que celui des parents, donc aussi vigoureux et qui peuvent se multiplier.

Il faut signaler ici que des phénomènes comparables quant à leur résultat se produisent avec l'embryonie adventive chez les *Citrus*. Il est bien connu (Py, 1951) que sur les nombreux embryons que comporte une même

graine le plus vigoureux est généralement un embryon nucellaire, l'embryon sexué étant évincé dès les premiers stades. Nous avons vu que chez *Panicum*, lorsqu'une graine est polyembryonnée (bi-embryonnée en général), il arrive aussi fréquemment que l'un des embryons seul arrive à se développer. Il est très possible que l'embryon éliminé soit d'origine sexuée, mais la polyembryonnité est relativement rare, nous l'avons vu chez *P. maximum*, et le phénomène de compétition se produit plutôt au stade plantule. Il n'en reste pas moins que le résultat est le même que chez les *Citrus*, les seuls descendants sont ceux provenant de cellules nucellaires non réduites.

Nous appellerons taux de sexualité α le pourcentage de hors-types issus de fécondation d'une oosphère réduite par du pollen réduit. Nous avons vu qu'il se situait aux environs de 65% du total des hors-types, soit en moyenne 2% de toute la descendance; ce taux de 2% semble constant pour la très grande majorité des *Panicum maximum* polyploïdes naturels. Le schéma de la figure 17 résume la série des divers événements qui conduisent à ce taux α .

Enfin, le schéma peut s'appliquer à des descendance par graines de plantes à nombres chromosomiques différents, en particulier à $2n = 48$. Dans ce cas, la case du tableau XLII correspondant à l'échec de la méiose ♀, suivie d'une fécondation réussie doit ramener le nombre chromosomique à 72, ce qui a été trouvé dans plusieurs descendance d'hexaploïdes (plantes H 267, 1,15; H 267, 1,24; H 61, 1; HKK 36,11).

Les libres pollinisations de ces mêmes hexaploïdes par des tétraploïdes peuvent donner des nombres chromosomiques intermédiaires. Nous avons vu le cas des plantes à $2n = 40$ ($24 + 16$), et celui des plantes à $2n = 64$ ($16 + 48$) qui ont été trouvées dans certaines descendance.

Quant à la case du tableau XLII correspondant à la parthénogénèse haploïde, elle n'est occupée que par deux cas exceptionnels observés:

- 1) dans la descendance du hors-type H 267,1 à $2n = 48$ dont il a déjà été question (plantes à 24 chromosomes H 267, 1,8; H 267, 1,11; H 267, 1,27);
- 2) dans celle de certains types C (T 19) de Tanzanie à $2n = 32$ que nous avons également évoqués (TH 1 à TH 12 à $2n = 16$ chromosomes).

Ce phénomène n'a pu être observé chez les autres descendance tétra ou hexaploïdes, fort nombreuses maintenant que nous avons étudiées, et nous reviendrons plus longuement sur son rôle et son intérêt dans le dernier chapitre.

L'ensemble des relations pouvant exister entre les divers niveaux de ploïdie peut maintenant être résumé selon le schéma de la figure 20. Ce schéma comprend également les diploïdes; le passage du niveau 16 au niveau tétraploïde a été réalisé par traitement à la colchicine, mais nous n'avons jamais observé sa réalisation spontanée. Par contre, le passage du niveau 32 au niveau 16 a pu être noté, mais dans le cas très particulier des types C (hybrides *P. infestum* × *P. maximum*, cf. chap. 3).

Une autre voie classique de tétraploïdisation est la pollinisation d'un di par un tétraploïde. Elle suppose le développement d'une oosphère non réduite, ce que nous n'avons pas encore observé. La rareté de ce phénomène en est peut-être la cause. Des cas sont pourtant fréquemment cités dans la littérature: chez *Dicathium* (DE WET, 1968), chez le maïs (SARKAR et COE, 1971), etc.

2.2.4.1.3. Variations dans les taux de sexualité

Nous avons déjà noté un cas d'augmentation importante du taux de sexualité. Il s'agissait de la plante hors-type H 267,1 hexaploïde, qui présentait un pourcentage de hors-type dans sa propre descendance par graines de 14%. Il s'agit très vraisemblablement d'un hybride accidentel de la plante parentale 267 (Adiopodoumé) par du pollen du clone 280 (Nanyuki).

Un autre cas d'augmentation de ce taux de sexualité a été constaté chez des plantes de type C (hybrides *P. maximum* × *P. infestum*) originaires de Tanzanie (voir chap. 3).

Dans tous les autres cas, le taux de sexualité α semble être à peu près constant et voisin de 2%. Cela pourrait donc être une caractéristique générale des *Panicum maximum* à constitution génétique équilibrée par la sélection naturelle. Les deux cas cités d'augmentation de α correspondent en effet à des hybrides entre formes éloignées donc probablement à des remaniements importants dans le génome de ces plantes.

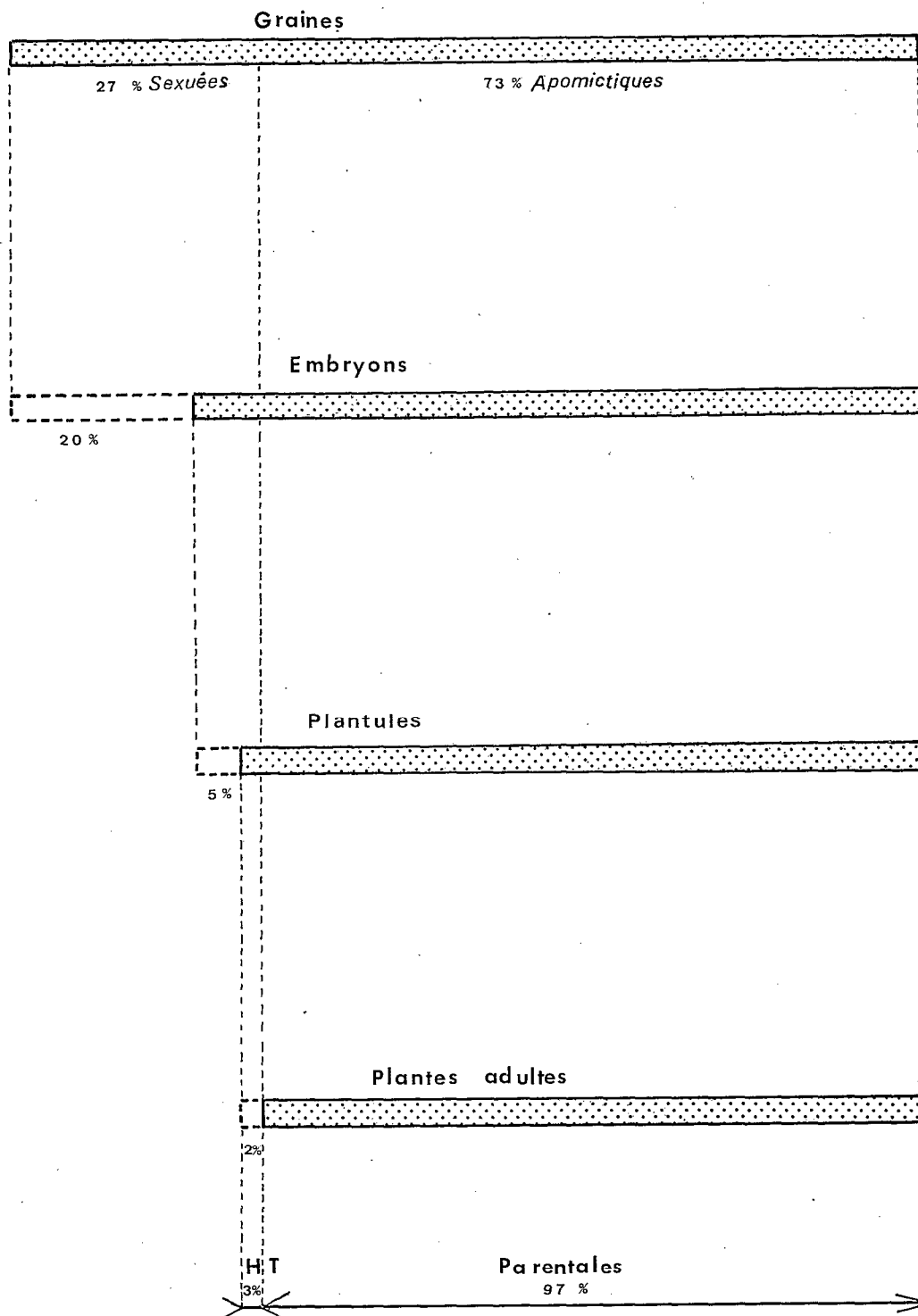


FIGURE 17

Descendance apomictique de *P. maximum* avec les taux de létalité à divers stades .

2.2.4.2. DESCENDANCES PAR GRAINES SEXUÉES

Ces graines ont été récoltées soit après autofécondation des diploïdes, soit après libre pollinisation chez les tétraploïdes isogéniques.

Il semble que l'autostérilité soit très forte chez toutes ces plantes, particulièrement chez les tétraploïdes où il a été difficile d'obtenir des graines en condition d'autofécondation.

La dormance semble avoir une durée comparable à celle des apomictiques. Les taux de germination sont plus faibles chez les diploïdes autofécondés; chez les tétraploïdes librement pollinisés, elle est comparable à celle des apomictiques. Le mode de pollinisation est sans doute très important car il est vraisemblable que l'autogamie a un effet dépressif non négligeable.

L'apparition de gènes létaux à l'état homozygote se remarque très tôt dans la descendance du diploïde K 189. En effet, dès la sortie de la première feuille, certaines plantes jeunes présentent une absence de chlorophylle (albinisme). La proportion de celles-ci est assez élevée.

Il en a été observé une fois 27 sur 122 plantes, et une autre fois 62 sur 476 (soit 13%). Les différences dans ces proportions proviennent peut-être d'une mortalité variable à un stade plus ou moins précoce du développement de l'embryon avant la germination. Ces plantes albinos ne dépassent d'ailleurs pas le stade 1 feuille.

Au cours de la croissance une certaine mortalité intervient encore. Chez les diploïdes, elle peut aller jusqu'à 10% des jeunes plantes. La proportion est beaucoup plus faible chez les tétraploïdes.

Les plantes adultes contrairement aux descendances apomictiques présentent des vigueur variables. En effet, chez les apomictiques, nous avons signalé que, mis à part les 3% de hors-types, les autres plantes étaient également vigoureuses. Sur le terrain, on peut donc observer des lignes de plantes uniformes de même hauteur et de même développement avec, çà et là, une plante plus petite. Dans le cas des sexués, il devient impossible de définir des hors-types. Même une observation rapide du champ où sont cultivées ces descendances révèle une variabilité de hauteur et de vigueur des plantes qui ne peuvent se scinder en 2 groupes: les plantes de phénotype parental et les hors-types.

2.2.4.2.1. Descendance du diploïde K 189 autofécondé

1) Afin d'éliminer l'effet des conditions locales de milieu (sol, plantes voisines), 13 plantes de cette descendance ont été multipliées végétativement par éclats de souches. Les 13 clones ainsi obtenus ont été comparés dans un essai de type blocs à 6 répétitions avec répartition au hasard à l'intérieur des blocs (cf. J. PERNÈS). Les mesures classiques de diverses parties de l'inflorescence, de poids de matière verte, ont été faites. Elles ont montré, en particulier pour les mesures: longueur de gaine (G), poids de matière verte (P), nombre de ramifications du verticille (n), des différences hautement significatives (seuil 0,01) entre clones.

Des essais analogues sur des plantes apomictiques n'avaient pas donné de différences significatives entre clones.

La variabilité de vigueur observée entre les plantes de cette descendance de K 189 est donc, au moins en partie, attribuable à une variabilité génétique.

2) En ce qui concerne la précocité de floraison, les courbes de distribution obtenues ne présentent pas toujours un étalement supérieur à celles des apomictiques. Deux lots de graines de la même descendance K 189, semées à des époques différentes (juin 70 et novembre 71) ont donné, la première, un étalement très important (21 août au 18 octobre), la seconde, relativement réduite (11 au 24 décembre). Il est probable que des influences telles que la photopériode, l'alimentation en eau interviennent sur la floraison, ce qui expliquerait les différences de comportement notées lors des deux semis en saisons différentes; le premier en saison des pluies et jours longs, le deuxième en début de saison sèche et jours plus courts.

Il peut paraître surprenant, en faisant le rapprochement avec des végétaux de régions tempérées, que des plantes soient sensibles à des variations de longueur du jour d'une demi-heure au cours de l'année. Néanmoins, cette sensibilité a déjà été notée chez des plantes cultivées tropicales telles que le riz et le *Vigna unguiculata* où certaines variétés ont besoin, pour fleurir, de longueurs de jour très précises. Il faut remarquer que c'est plus le changement (diminution ou augmentation), que la longueur du jour en soi, qui est en cause.

Notons cependant que les descendance apomictiques ont toujours donné, quelle que soit la saison, des floraisons très groupées.

D'autre part, si l'on considère les plantes à floraison tardive dans le cas d'une descendance apomictique, ce sont, nous l'avons vu, des plantes hors-types, présentant par rapport à la majorité des plantes ayant fleuri plus précocement, un ensemble de caractères différentiels.

■ Dans le cas de cette descendance du diploïde K 189, les plantes les plus précoces sont aussi différentes entre elles que les plantes tardives. Autrement dit, la variabilité n'est pas limitée à la queue de distribution comprenant les plantes à floraison tardive comme c'est le cas pour les hors-types des descendance apomictiques.

3) Il semble d'ailleurs y avoir une disjonction dans cette descendance diploïde pour la faculté de floraison après la fauche (remontaison) en saison sèche. Le parent K 189 fleurit toute l'année bien que la saison sèche ralentisse un peu la floraison. Par contre, un certain nombre de descendants ont perdu cette faculté. Cette incapacité à la floraison en saison sèche qui est peut-être liée à la photopériode ou à l'alimentation en eau, existe chez la majorité des clones diploïdes récoltés dans la population naturelle de Korogwe. Elle se retrouve chez des clones tétraploïdes apomictiques. Ce pourrait être une adaptation aux zones sèches où ces plantes ont été récoltées.

Les variétés ivoiriennes provenant d'une région où la saison sèche est peu marquée fleurissent toute l'année. Le fait qu'il y ait disjonction pour ce caractère dans les descendance sexuées est un argument supplémentaire en faveur de son déterminisme génétique.

NOTE: Il s'agit cependant d'un phénomène différent de celui de la floraison d'une plante n'ayant jamais été fauchée, ce qui était le cas considéré dans le paragraphe 2. La fauche qui supprime un grand nombre d'apex, modifie les corrélations et la réaction de floraison n'apparaît plus soumise aux mêmes facteurs externes. Ainsi, des plantes qui n'avaient jamais fleuri avant la fauche se sont mises à fleurir très rapidement après la première fauche et également après les suivantes.

Ainsi, aucune corrélation n'a pu être établie entre précocité à la remontaison (après fauche) et précocité à la floraison à partir du semis.

4) Les caractères qualitatifs semblent peu variables dans ces descendance sexuées. Seule la pilosité du limbe présente des différences notables d'une plante à l'autre dans la descendance de K 189.

En notant cette pilosité de 0 à 3 selon l'abondance, les effectifs suivants ont été observés (tabl. XLIII).

On peut supposer qu'il s'agit d'un caractère à déterminisme polygénique. Les notes attribuées ne sont qu'une approximation et il est probable que la variation de la densité des poils est continue. Ces chiffres donnent néanmoins une idée de la variabilité existant dans cette descendance. Chez les apomictiques, une telle variation ne se rencontre que chez les 3% de hors-types.

TABLEAU XLIII

<i>Pilosité</i>	0	1	2	3	<i>Total</i>
Parcelle 1	82	121	41	46	290
Parcelle 2	54	58	27	18	157
Total	136	179	68	64	447

5) Le parent K 189 présente sur les feuilles des taches de décoloration faisant penser à une virose. La détermination d'un virus éventuel et sa transmission mécanique (les greffes étant impossibles) n'ont pas encore pu être faites. Néanmoins, il semble que la descendance pourrait présenter une variabilité quant à la sensibilité à cette infection, sans qu'on puisse, pour autant, parler de résistance. Les jeunes plantes étaient indemnes et la maladie

TABLEAU XLIV
« Streak » sur la descendance K 189 le 23 juin 1971

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
10	0	1	2	1	2	2	2	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	2	2	2	2	1	0	1
9	1	1	2	1		1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	2	2	0	0	2	2	2	1	2	1	0	0
8	1	2	0	2	0	0	1	1	1	1	2	0	1	2	0	1	1	2	0	2	1	2	1	2	1	1	0	0	0
7	1	1	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1		0	2		0	1	2	1	2	2	2	1	2	0	0	0
6	0	0	0	0	1	0	0	2	1	2	2	2	3	2	1	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
5	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	1		2	1		0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
4	0	1	0	0	0	2	1	0	1	2	2	2	2	1	1	2	1	2	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0
3	0	0	1	1	2		2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
2		0	1	1	1	1		2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	2	0
1		0	1	1	1	2	1	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	1	1	1	1	2	1	2

0 = pied indemne

1 = pied légèrement atteint

2 = pied entièrement atteint

TABLEAU XLV
Variances comparées de K 189, K 189 T, K 187

Caractère mesuré	K 189 (2n = 16, sexué)				K 189 T (2n = 32, sexué)				K 187 (2n = 32, apomictique)		
	n	$\bar{x}$	s^2	F(2)	n	$\bar{x}$	s^2	F(2)	n	$\bar{x}$	s^2
Nombre de talles (1)	46	1,502	0,055	3,67 (4)	69	1,749	0,012	1: 1,25	69	1,613	0,015
Longueur de la dernière gaine	51	40,08	20,362	1,64 (3)	51	43,93	11,251	1: 1,10	51	37,34	12,404
Longueur du dernier limbe	51	24,68	50,552	1,40	51	18,71	38,743	1,07	51	16,87	36,170
Longueur d'inflorescence	51	44,97	31,029	2,51	51	46,79	21,995	1,78 (3)	51	39,51	12,342
Longueur ramification	51	32,96	15,532	1,96 (3)	50	31,00	10,137	1,47	51	30,23	6,893
Nombre de ramifications verticille	51	7,12	2,906	3,25 (4)	51	7,57	2,530	2,83 (4)	51	7,53	0,894

(1) Nombre de talles à 45 jours, transformation log (x + k).

(2) Rapport de la variance à celle de K 187.

(3) F significatif (seuil 5%).

(4) F hautement significatif (seuil 1%).

n'a commencé à apparaître sur certaines qu'au bout de 1 à 2 mois. Puis l'infection a gagné davantage de plantes, comme si elle se propageait à partir des premières atteintes en formant des plaques sur le terrain. Or, quelques rares pieds se trouvant au milieu d'une plaque d'infection sont peu ou pas touchés. Le plan de cette descendance est donné dans le tableau XLIV où nous avons attribué à chaque plante une note de 0 à 2 selon la gravité de l'infection. Cette notation a été faite un an après le semis et l'on peut constater qu'il reste peu de plantes totalement indemnes. Cependant, les plantes notées 1 sont peu atteintes et ne semblent pas particulièrement souffrir de cette infection.

2.2.4.2.2. Comparaison entre descendance sexées et apomictiques

Trois descendance ont été semées simultanément provenant des parents suivants:

- K 189, diploïde sexué, originaire de Korogwe,
- K 189 T, tétraploïde sexué, obtenu par traitement à la colchicine (cf. introduction) de bourgeons du clone précédent,
- K 187, tétraploïde apomictique de Korogwe.

Ces plantes ont toutes un phénotype semblable représentant la taille maximum dans l'ensemble de la variabilité des *Maximae*: hauteur à floraison supérieure à 3 m, largeur de feuille supérieure à 4 cm. Chaque parent est représenté par plusieurs plantes issues, par multiplication végétative, d'une même plante d'origine.

Les variances obtenues pour divers caractères sont données dans le tableau XLV.

Certains caractères sont plus variables chez les sexués di ou tétraploïdes que chez l'apomictique: c'est le cas de la longueur d'inflorescence et du nombre de ramifications du verticille de base de l'inflorescence. D'autres caractères, tels le nombre de talles, la longueur de la dernière gaine et la longueur des ramifications de l'inflorescence ont une variation significativement supérieure chez le diploïde comparé à l'apomictique alors que les variances correspondantes du tétraploïde sexué ne sont pas significativement différentes du tétraploïde apomictique.

Autrement dit, la variabilité semble en général supérieure dans les descendance des sexués, ou pour certains caractères, du même ordre de grandeur que celles des apomictiques. Il est cependant nécessaire de noter que les variances ont été calculées pour l'apomictique K 187 en incluant les hors-types qui proviennent pour la plupart, nous l'avons vu, de reproduction sexée. La variance calculée uniquement sur les plantes de phénotype parental serait évidemment plus faible. Mais il nous fallait comparer l'incidence immédiate du mode de reproduction — apomixie *facultative* — à celle du mode de reproduction sexué. Il nous semble cependant très probable, nous l'avons vu (cf. p. 70) d'après les études de populations naturelles que, au moins dans les conditions naturelles de Côte d'Ivoire, les hors-types sont éliminés par la sélection naturelle, leur valeur sélective étant inférieure à celle des plantes parentales. Aussi, les *P. maximum* s'y comportent-ils comme des apomictiques absolus.

2.2.4.2.3. Discussion

La variabilité des descendance des plantes sexuées vient étayer l'hypothèse proposée par les études de sacs embryonnaires. Les sacs embryonnaires à antipodes existant seuls chez les diploïdes, et en proportion faible (très inférieure à celle des sacs sans antipode) chez les polyploïdes, sont bien caractéristiques de la sexualité chez *Panicum maximum*.

Le fait qu'il y ait des disjonctions (albinisme, pilosité, etc.) dans les descendance de sexués mis en condition d'autofécondation montre qu'ils présentent une certaine hétérozygotie. Celle-ci est à rapprocher de la difficulté d'obtenir des graines en autofécondation. Nous avons donc affaire à des plantes allogames qui maintiennent entre elles un brassage génique important. Il est bien connu que ce brassage entretient un taux important de structures hétérozygotes.

On peut concevoir que la tétraploïdisation ait lieu de façon accidentelle dans la nature (mitoses anormales, blessures, etc.). Une récurrence est alors possible par fécondation d'oosphères diploïdes (2n) non réduites par du pollen réduit (2n) de tétraploïde. Cependant, comme il a été dit, nos observations ne nous permettent pas de confirmer cette hypothèse.

Il n'en reste pas moins que les tétraploïdes que nous avons obtenus par application de colchicine à des diploïdes sexués sont également sexués, comme nous l'avons montré.

Nous renvoyons à la thèse de J. PERNES pour la théorie de l'installation de l'apomixie chez les tétraploïdes

dans les conditions naturelles. Il est certain qu'à un moment donné ont dû exister des tétraploïdes sexués. Les tétraploïdes que l'on trouve actuellement sont tous des autotétraploïdes. On ne peut donc penser qu'il y ait eu dans l'hypothèse de récurrence ci-dessus fécondation de diploïdes par du pollen d'une autre espèce tétraploïde apomictique amenant d'emblée l'apparition de tétraploïdes apomictiques. On peut alors concevoir que ces tétraploïdes sexués aient créé une variabilité de départ donnant un certain nombre de combinaisons génétiques différentes qui ont pu survivre à l'acquisition de l'apomixie et ont même, de ce fait, une valeur sélective supérieure.

Le fait que l'alternative apomixie facultative-sexualité totale est sous dépendance génétique, nous est maintenant suggéré par les croisements que nous avons faits entre les deux types de tétraploïdes. Les tétraploïdes sexués ont été pris comme plantes maternelles, des apomictiques comme parents mâles. Certains descendants sont apomictiques, d'autres sexués. La technique de croisement (pollinisation sans castration) ne nous permet cependant pas d'être certains de la nature hybride des plantes sexuées de la descendance. Le phénotype de celles-ci comme celui des « sœurs » apomictiques semble néanmoins intermédiaire entre ceux des parents. Quoi qu'il en soit, et des études en cours nous permettront de conclure avec plus de précision, le mode de reproduction est bien un caractère sous dépendance génétique qui peut être conféré par croisement d'une plante apomictique à une plante sexuée.

2.2.5. Conclusion

La sexualité, associée à l'allogamie, a pu au niveau diploïde, puis au niveau tétraploïde, établir un certain polymorphisme de départ. Celui-ci correspond au polymorphisme modéré rencontré chez une espèce sexuée allogame classique. La sélection naturelle a opéré en réalisant une structure génétique équilibrée adaptée à des conditions de milieu assez homogènes: la savane de la région de Korogwe par exemple. C'est ce qui explique qu'on rencontre dans cette région des phénotypes assez voisins, bien que très divers et nombreux.

L'apparition de l'apomixie a figé un certain nombre de combinaisons génétiques particulièrement adaptées au milieu. L'originalité de son apport est qu'elle a maintenu des génotypes qui n'auraient pu passer le cap de la reproduction sexuée: tout d'abord les formes à hétérozygotie élevée, donc vigoureuses, ont été maintenues; ensuite, par le simple fait qu'il s'agissait de tétraploïdes, avec les difficultés méiotiques qui leur sont propres (appariements complexes avec quadri, tri et univalents) l'apomixie a augmenté la fertilité dans une proportion certainement considérable; de plus, d'autres anomalies chromosomiques telles que des inversions à l'état hétérozygote ont également persisté. Néanmoins, étant donné que l'apomixie n'était pas totale, au moins dans les zones de polymorphisme élevé, telles que l'Afrique orientale, des échanges génétiques et des recombinaisons ont pu contribuer à enrichir la variabilité.

Ce phénomène d'enrichissement de la variabilité est encore aggravé par le rôle de la multiplication végétative stricte qui semble également plus active et plus facile chez les tétraploïdes récoltés dans la nature (les diploïdes étant très difficiles à multiplier par éclats de souches) nous l'avons vu (cf. p. 33). Dans les zones à la limite de l'aire de répartition, telles que la Côte d'Ivoire où la reproduction par graines est difficile, où le nombre de génotypes en présence va en décroissant, la multiplication végétative a pu jouer à plein. Elle a d'une part, de même que l'apomixie, multiplié les plantes à génotype bien adapté. D'autre part, elle est intervenue dans l'évolution de ces plantes par l'intervention d'acquisition de différences du fonctionnement du matériel héréditaire. Cette intervention a permis à un même génotype d'évoluer et de s'adapter à des conditions écologiques précises et relativement diverses.

Nous avons apporté ainsi des éclaircissements à la variabilité des *Maximae*, mais l'ensemble des faits n'est pas cerné. Il nous faut aller plus loin.

EXTENSION DE LA VARIABILITÉ PAR HYBRIDATIONS

C'est dans l'étude des échanges génétiques entre divers taxons, jusqu'à présent strictement séparés par les botanistes, que nous avons trouvé des éléments nouveaux permettant à notre avis d'appréhender, concomitamment à ce que nous avons déjà vu, la plus grande partie de la variabilité chez les *Maximae*.

Notre attention a été attirée par l'existence, d'une part dans des populations naturelles, d'autre part dans des descendance obtenues par nous, de formes tout à fait particulières, paraissant hybrides. Nous avons déjà parlé des premières que nous avons appelées « types C »: nous supposons qu'il s'agit d'hybrides entre *P. maximum* et *P. infestum*. Dans une descendance en pollinisation libre d'une plante de la variété 267 (Adiopodoumé) apomictique, est par ailleurs apparu un hors-type paraissant hybride avec une autre variété très différente: 280 (Nanyouki) originaire du Congo. Nous allons tout d'abord voir plus en détail ce que sont les types C, et pourquoi l'on peut parler d'hybrides.

3.1. LES TYPES C

Nous disposons à l'appui de l'hypothèse de la nature hybride de ces plantes d'un faisceau d'arguments que nous allons passer en revue.

3.1.1. Localisation des types C

De même que *P. infestum*, les types C n'ont été observés qu'en Afrique Orientale. D'autre part, ces deux types de plantes ont été, dans la plupart des cas, rencontrés dans les mêmes populations ou des populations voisines, où elles coexistaient avec des *P. maximum*.

Une population importante et très homogène a été observée et étudiée (cf. thèse J. PERNÈS) dans la région de Meru-Embu près du Mont Kenya (cf. cartes fig. 2 et 18). Les clones correspondants sont numérotés avec des lettres K (K 77, KK 36 par exemple). Une autre population s'étend de façon plus ou moins continue entre Dar-es-Salam et Bagamoyo (en Tanzanie). Celle-ci, par contre, est assez variable pour un certain nombre de caractères, de pilosité en particulier. Notons que cette variabilité des *P. infestum* de cette région alors qu'ils se présentent ailleurs en populations monomorphes. Les clones correspondants sont numérotés T (T 19 par exemple).

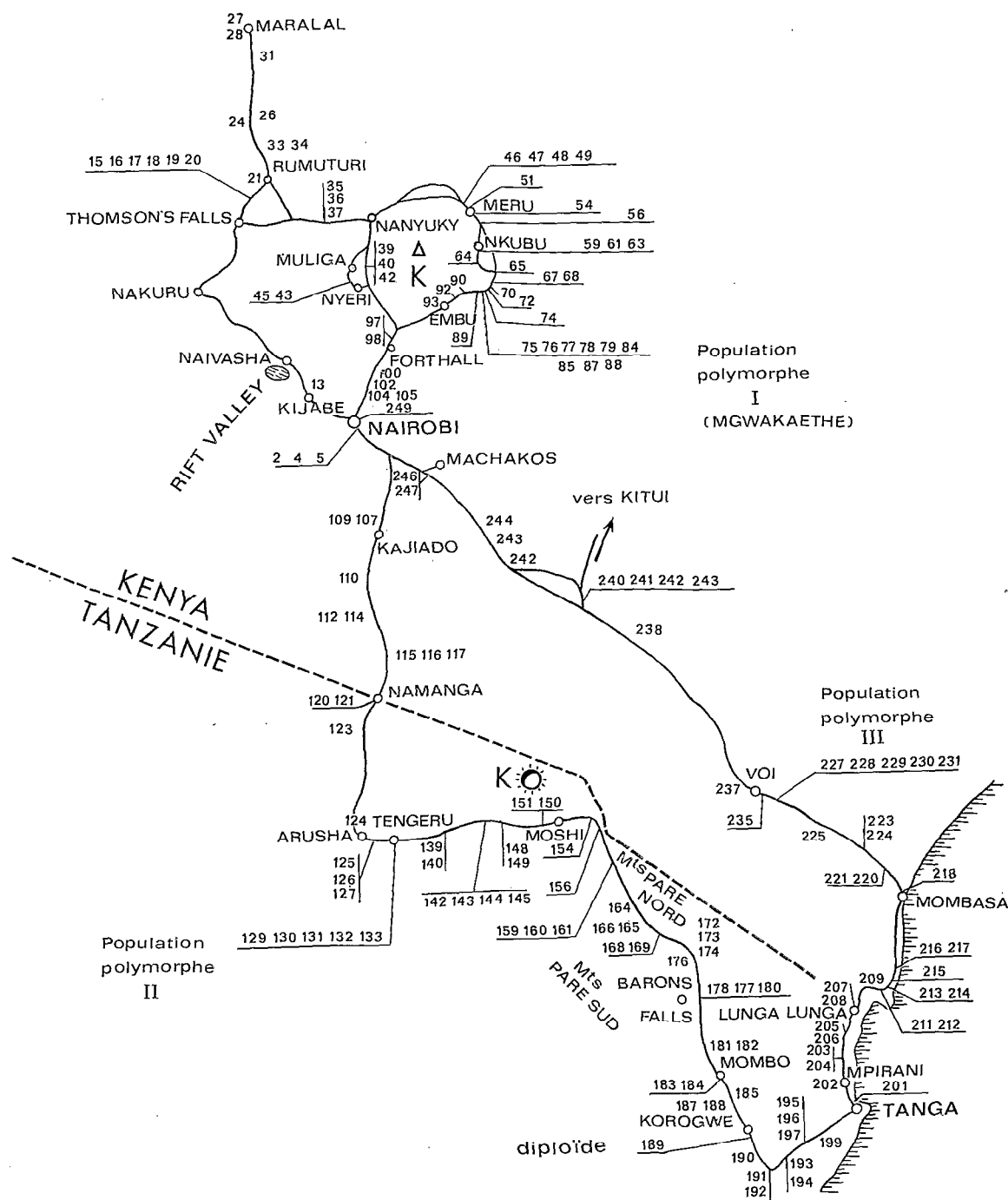


FIGURE 18

Plan des prospections réalisées au Kenya et en Nord-Tanzanie en 1967, avec les localisations des diverses populations échantillonnées

Enfin, des populations ont été rencontrées dans des localités plus centrales en Tanzanie (Mikumi: clone T 77). La coexistence avec ces plantes de type C de *P. maximum* et *P. infestum* a été générale. C'est un argument de plus en faveur de la nature hybride de ces types C.

3.1.2. Morphologie des types C

Ces plantes montrent un phénotype assez homogène permettant de les classer dans un grand type comme on a pu le faire pour les plantes de Côte d'Ivoire en les classant en type I ou II (voir introduction).

Les caractères essentiels sont donnés pour un clone de ce type (K 77) dans le tableau XLVI où nous avons également indiqué ceux de *P. infestum* (K 83) et de deux autres types de *Panicum maximum* rencontrés dans les mêmes populations (K 76, K 85).

TABLEAU XLVI

	K 76	K 85	K 77	K 83	
Hauteur	1	2	1	1	= floraison après la fauche: 1=précoce 3=tardive
Remontaison	2	1	2	3	
Grosseur talle	1	1	0	0	
Pilosité tige	0	2	2	2	
Pilosité nœud	2	1	1	1	
Pilosité gaine foliaire densité	1	2	1	1	
Pilosité gaine localisation	1	3	3	1	1 = vers le bas 3 = uniforme
Pilosité gaine aspect	4	3	4	4	3 = duvet 4 = poils mous et longs
Pilosité gaine base	0	2	1	1	
Pilosité gaine limbe densité	0	2	2	2	densité: 0 = absente 2 = forte
Pilosité gaine limbe localisation	0	3	3	3	0 = absence 3 = uniforme
Pilosité gaine limbe aspect	0	2	3	3	2 = duvet 3 = poils longs
Couleur feuille	1	2	1	1	
Longueur limbe	1	2	1	0	
Largeur limbe	2	2	1	1	
Maladies limbe	1	1	0	0	0 = sain 1 = Cercospora, rouille
Forme inflorescence	0	1	1	2	0 = 1 2/3 L 1 = 1 2/3 L 2 = 1 2/3 L
Port ramifications II inflorescence	1	1	0	0	
Pilosité axe	0	1	0	1	
Pilosité verticille	1	1	1	3	1 = peu pileux 3 = très pileux
Port ramifications I	1	1	0	2	0 = mou 1 = raide 2 = très raide
Pruine	0	1	0	0	
Couleur épillet fond	2	2	0	0	0 = jaune foncé 2 = vert
Couleur épillet taches	0	0	2	2	0 = pas de taches 2 = taches rouges
Forme épillet: pilosité	0	0	2	0	0 = glabres 2 = très pileux
soies	0	3	5	5	0 = absence 3 = soies courtes 5 = soies longues
Fertilité fleur inférieure	0	0	2	2	
Maladies épillet	1	1	0	0	0 = sain 1 = <i>Sorosporium</i> , <i>Fusarium</i>

+ K 76 (type A) et K 85 (type B) *Panicum maximum*

K 77 (type C)

K 83 *Panicum infestum*

Ce tableau nous montre que K 77 se classe selon les caractères du côté des *P. maximum* ou de *P. infestum*. Une différence notable entre les deux taxons, ainsi que nous l'avons déjà signalé (cf. introduction), consiste en la morphologie de l'inflorescence. En ce qui concerne, en particulier, le nombre de ramifications partant de la base de l'inflorescence, celui-ci est élevé (jusqu'à 10) chez les *P. maximum* où elles forment un verticille; chez *P. infestum*, une seule ramification part de la base de l'inflorescence; chez les types C, il y a selon les cas, une ou deux ramifications, mais elles partent rarement exactement du même niveau de l'axe principal. L'inflorescence des *P. maximum* est pyramidale se terminant par des ramifications primaires de plus en plus courtes vers le haut. Chez *P. infestum*, la ramification la plus haute part du sommet de l'axe, est à une longueur à peu près égale aux ramifications de la base. L'inflorescence des types C est plus proche de celle des *P. maximum* à ce point de vue.

D'autre part, les ramifications secondaires et tertiaires sont très courtes chez *P. infestum*, les épillets étant plus ou moins apprimés sur le rachis (cf. introduction).

Chez *P. maximum*, les ramifications secondaires et tertiaires sont allongées, portant des épillets plus ou moins diffus. Chez les types C, la longueur des ramifications secondaires est intermédiaire entre celles de *P. maximum* et de *P. infestum* et les épillets un peu moins serrés que chez *P. infestum*. En ce qui concerne la forme de l'épillet, elle se rapproche nettement de celui de *P. infestum*: épillet apiculé, à glumelle stérile sulquée sur le dos; chez *Panicum maximum*, l'épillet n'est jamais apiculé et la glumelle stérile toujours convexe.

Enfin, les diverses mesures effectuées sur les inflorescences, les feuilles, les poids de matière fraîche ont permis de classer les divers clones de type C ainsi que quelques clones de *P. maximum* et *P. infestum* dans un dendrogramme (cf. thèse de J. PERNÈS). Pour ces caractères également, on constate que les types C sont intermédiaires entre *P. maximum* Jacq et *P. infestum* Anders.

La morphologie de ces plantes nous suggère donc nettement qu'il s'agit de formes hybrides entre les deux taxons. Il est à noter que nous n'avons jamais rencontré dans la nature de formes se rapprochant plus nettement de l'un ou l'autre parent. Autrement dit, nous n'avons pas pu observer, dans la nature, de séries introgressives. Nous verrons que l'introggression est cependant possible.

3.1.3. Arguments cytogénétiques

3.1.3.1. MÉIOSES ET NOMBRES CHROMOSOMIQUES

Toutes ces plantes — les *P. maximum* (d'Afrique Orientale), les *P. infestum* et les types C — possèdent 32 chromosomes. Ce fait a déjà été signalé dans le chapitre 1, p. 15.

Nous avons également fait remarquer (chap. 1, p. 19) que ce nombre chromosomique ainsi que les multiples de 8 sont caractéristiques des taxons de la section des *Maximae* du genre *Panicum*.

Il faut également rappeler ici la régularité des méioses de certains types C, ceux du Kenya en particulier: ils présentent 16 bivalents en métaphase I. Les *Panicum maximum* et *P. infestum* n'ont jamais de méioses aussi régulières: on observe des quadrivalents dans toutes leurs cellules en métaphase. Ceci aurait pu nous amener à penser que *P. maximum* et *P. infestum* étaient deux bonnes espèces, bien que suffisamment apparentées pour que des hybrides soient possibles. On pourrait alors considérer les types C comme des allotétraploïdes, les deux génomes restant séparés.

Néanmoins, d'autres plantes de types C ont des méioses moins régulières. Elles ont été récoltées en Tanzanie près de Bagamoyo (lot T 19).

Nous avons regroupé dans le tableau XLVII les valeurs moyennes obtenues pour un certain nombre de configurations méiotiques de ces types C de Tanzanie (T 19).

Ce que nous voulons souligner ici est le fait que ces chiffres révèlent une certaine variabilité dans les configurations. En particulier, la fréquence de quadrivalents semble sujette à fluctuation d'un pied à l'autre d'une même descendance. En effet, les plantes portant le n° 36,5 sont toutes issues, par autopolinisation, d'une même plante. La plante 36,5-9,9 a une fréquence de quadrivalents très faible (0,64), la plante 36,5-5,1 a une fréquence analogue à celle des *P. maximum* ou *P. infestum* (3,37). Les deux plantes portant le n° 36,10 correspondent à une autre descendance, autrement dit à une autre plante parentale. Le phénomène annexe de l'aneuploïdie (plante 36,10-9,3 à 31 chromosomes) n'apporte rien, nous l'avons vu, à la variabilité morphologique (p. 19 et p. 33).

Par conséquent, l'étude des méioses des types C nous montre que certaines plantes se comportent comme des allotétraploïdes, autrement dit des hybrides. Néanmoins, ce n'est pas une règle absolument générale, certaines plantes ont des méioses d'autotétraploïdes.

3.1.3.2. SACS EMBRYONNAIRES DES TYPES C

Quelle que soit l'origine des plantes de type C (Kenya ou Tanzanie) l'observation des sacs embryonnaires ne révèle pas de différence à ce stade du cycle reproductif.

Nous donnons dans le tableau XLVIII les fréquences observées des diverses catégories d'ovules chez quelques plantes de type C. On notera une variation dans ces fréquences. En particulier, la plante K 77, type C du Kenya, ne possède que des ovules à sac embryonnaire unique. Les autres, originaires de Tanzanie, ont des ovules à plusieurs sacs embryonnaires.

L'absence de sac sexué dans la série correspondant à la plante T 19-36, 5-5,4 peut être due à la faiblesse numérique de cet échantillon. Les deux plantes T 19-35,8 et T 19-34,1 semblent présenter une forte proportion d'ovules vides. La stérilité qui en résulte est d'ailleurs très forte puisque seulement 9 graines ont pu être récoltées par les techniques habituelles sur la plante T 19-35,8, alors que des plantes de la même descendance en ont produit plusieurs milliers.

TABLEAU XLVII

<i>Numéro de plants</i>	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>	<i>V</i>	<i>VI</i>	<i>2n</i>	<i>Nombre de cellules observées</i>
36,5-1,4	0,09	11,60	0,02	2,14	0	0	32	54
36,5-9,9	0,32	13,36	0,27	0,64	0	0,18	32	11
36,5-9,8	2,08	11,92	0,08	1,46	0	0	32	13
36,5-4,3	0,42	10,00	0,08	2,83	0	0	32	12
36,5-10,1	0,93	12,13	0,13	1,60	0	0	32	15
36,5-5,1	0,09	0,3	0,09	3,37	0	0	32	22
36,10-2,5	0	13,17	0	0,71	0	0	32	48
36,10-9,3	0,62	13,0	0,38	0,59	0,06	0,09	31	34

TABLEAU XLVIII

Fréquences des diverses catégories d'ovules pour des plantes de type C

<i>Numéro de plants</i>	<i>Ovules stériles</i>	<i>Ovules à plusieurs sacs apomictiques</i>	<i>Ovules à un seul sac apomictique</i>	<i>Ovules à un sac sexué</i>	<i>Total</i>
K 77	2	0	5	8	15
T 19-36,5-5,4	1	2	5	0	88
T 19-36,5-1,9	0	0	4	5	9
T 17	0	5	3	3	11
T 18	0	2	5	2	9
T 19-39,7	1	2	3	1	7
T 19-39,6	0	2	8	2	12
T 19-35,8	7	0	1	2	10
T 19-34,1	9	0	2	0	11

3.1.4. Analyse des descendance des types C

Etant donné les observations précédentes, il restait à étudier les ségrégations éventuelles de ces plantes mises en condition d'autofécondation. Comme l'observation des sacs embryonnaires nous laissait penser qu'elles étaient également apomictiques, c'est évidemment aux hors-types que nous devons particulièrement nous intéresser! L'absence d'une série introgressive parmi les plantes trouvées dans la nature pouvait paraître étonnante, et nous pouvions espérer trouver dans ces descendance des formes intermédiaires entre les types C et les deux parents *P. maximum* et *P. infestum*.

3.1.4.1. TYPE C DU KENYA (MGWAKAETHE)

Si l'on considère l'ensemble des plantes du groupe des *Maximae* de Mgwakaethe, celui-ci est très polymorphe (cf. thèse J. PERNÈS) contenant entre autres des *P. infestum*. Nous avons récolté des lots de graines en divers points de cette population et observé les descendance correspondantes. En ce qui concerne les type C, nous avons obtenu les taux de hors-types donnés dans le tableau L. Il ne s'agit pas pour chaque lot, de descendance de plantes individuelles, mais nous pouvons considérer que les taux de hors-types observés nous donnent une idée de la limite supérieure du taux de sexualité moyen pour les plantes de cette population.

Nous pouvons constater que le taux de hors-types est faible. La moyenne est en effet de 3,9%. D'autre part, les plantes entre les divers lots ne présentent pas de différences morphologiques. On peut donc penser qu'il s'agit d'un seul et même génotype qui s'est multiplié grâce à l'apomixie. Ceci apparaît bien sur les dendrogrammes des indices de similitude comparant les divers types C (cf. thèse J. PERNÈS).

3.1.4.2. TYPE C DE TANZANIE

Les ensembles de populations de *Maximae* située entre Dar-es-Salam et Bagamoyo, très polymorphes de façon globale, s'avèrent également variables en ce qui concerne plus particulièrement les types C. Des caractères aussi marqués que la pilosité des glumes avaient attiré notre attention. La population de types C de Bagamoyo a été échantillonnée sous forme de graines en 3 lots:

- T 17 correspondant aux plantes à glumes glabres,
- T 18 pour les plantes à glumes très pileuses,
- T 19 pour celles à pilosité des glumes intermédiaires.

Les plantes issues des 3 lots de graines se sont révélées extrêmement homogènes pour les lots T 17 et T 18, très variées pour le lot T 19. Une partie de la variabilité de ce dernier lot, nous l'avons vu, peut être attribuée à des différences dans les nombres chromosomiques. Une variabilité tout aussi importante existe parmi les plantes à 32 chromosomes. Dans le tableau L, nous donnons la variabilité existant pour le caractère « pilosité des glumes ». La note 2 a été attribuée à des plantes dont la pilosité des glumes est très importante, la note 0 correspondant à l'absence de pilosité. Dans une notation analogue, les plantes du lot T 17 auraient toutes eu la note 0, celles du lot T 18 toutes la note 3.

Etant donné la variabilité de ce lot comparé aux deux autres, des récoltes de graines, plante par plante, ont été effectuées en condition d'autopollinisation. On pouvait, en effet, suspecter une augmentation du taux de sexualité bien que les observations de sacs embryonnaires n'aillent pas dans ce sens.

Les diverses descendance issues des plantes des lots T 17 et T 18 ont été aussi homogènes que les lots parentaux eux-mêmes. Quant aux diverses descendance de plantes du lot T 19, elles se sont révélées plus variables.

Nous donnons dans le tableau LI, toujours pour le caractère « pilosité des glumes », les compositions des diverses descendance ainsi que la note attribuée à la plante parentale. On remarquera un certain flottement quant aux notes 1 et 2, certains parents notés 2 ayant une descendance en majorité 1. Il s'agit d'une notation assez subjective et, de ce fait, seule la présence ou l'absence de pilosité devrait être prise en considération. Néanmoins, les notes attribuées ont une certaine valeur relative à l'intérieur de chaque descendance et donnent une idée de la variabilité pour une descendance considérée isolément.

TABLEAU XLIX

Composition chromosomique des divers types C du Kenya

Numéro	Total	32	31	34	40	46	48	64	HT%	HT% à 32
KK 6	4/91	1	—	—	—	—	3	—	4,4	1,1
KK 36	24/432	7	8	1	1	1	5	1	5,6	1,6
KK 37	4/208	2	—	—	—	—	—	—	1,0	1,0
KK 38	3/52	2	1	—	—	—	—	—	5,8	3,8
KK 39	4/225	2	2	—	—	—	—	—	1,8	0,9
Total	39/1008	14	11	1	1	1	8	1	3,9	1,4

TABLEAU L

Pilosité des glumes du lot T 19

Pilosité des glumes	0	1	2	Total
Effectif	8	38	2	48
Fréquence en %	17	79	4	100

Un certain nombre de plantes n'ont pas fleuri après plus de trois mois de culture. Pour chaque descendance ce nombre est indiqué.

En considérant l'ensemble des caractères, en particulier la vigueur de la plante, la présence ou l'absence de pilosité des tiges, des gaines et des limbes foliaires, en plus des caractères: présence - absence de pilosité sur les glumes et non floraison au bout de trois mois, nous avons pu évaluer pour chaque descendance le nombre de hors-types. Nous avons déjà vu que ce taux de hors-types est une surestimation du taux de sexualité qui ne comprend que les hors-types à 32 chromosomes (ou, de façon plus générale, à nombre chromosomique identique au parent). Ce taux α n'a été calculé que pour certaines descendance particulièrement variables. Il n'y a pas lieu de considérer que dans les autres l'écart entre les deux taux (hors-types et sexualité) n'est pas du même ordre de grandeur. Dans l'ensemble, les proportions de hors-types sont élevées.

Si l'on considère que les descendance comprenant au moins 25 plantes (en éliminant donc celles marquées d'un astérisque dans le tableau), on peut constituer trois groupes de descendance (voir le graphique de la figure 19):

GRUPE 1. — Descendance 37,1 et 37,9. Le taux de hors-types est de 4% donc analogue à celui rencontré chez les *Panicum maximum* habituels. Le fait remarquable est que ces deux descendance proviennent de plantes à 31 chromosomes. Nous avons vu que les méioses de ces plantes étaient malgré tout relativement régulières avec, en général, un univalent et, plus rarement un bivalent. Nous remarquerons néanmoins que la plante 35,2 également à 31 chromosomes, a donné une descendance avec un taux de hors-types relativement élevé.

TABLEAU LI

Parents			Descendants S1										Intervalle de confiance (0,95)				
			Pilosité des glumes						Non fleuris	Total	Hors-types à 2n=32						
			0		1		2				N		N		N		Taux de HT
Numéro du parent	2n	Pilosité glumes	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%			
35,1	32	2	3	15	15	75	1	5	1	5	20	4	20	—	15-45*	10-25	
35,2	31	0	17	85	1	5	2	10	0	0	20	7	35	—	15-60*		
35,3	32	1	4	15	23	85	0	0	0	0	27	9	33	—	17-52*		
35,4	32	1	3	23	7	54	0	0	3	23	13	6	46	—	20-70*		
35,5	32	1	5	10	46	88	0	0	1	2	52	5	10	—	3-22		
35,6	32	1	13	13	57	58	25	26	3	3	98	37	38	16	16	27-47	
35,7	32	0	56	95	3	5	0	0	0	0	59	8	14	—	6-25	22-41	
35,8	32	0	6	67	3	33	0	0	0	0	9	3	33	—	6-72*		
35,9	32	1	13	13	83	85	2	2	0	0	98	19	19	—	12-27		
35,10	32	0	72	86	7	8	0	0	5	6	84	23	27	—	17-37		
36,5	32	1	29	28	59	57	9	8	7	7	104	46	44	33	31		34-54
36,6	31	0	1	—	0	—	0	—	1	—	2	0	—	—	—	17-37	
36,7	32	1	3	6	46	94	0	0	0	0	49	8	16	—	7-30		
36,8	48	2	10	14	27	38	33	46	1	2	71	16	22	—	13-33		
36,9	32	1	11	18	40	67	8	13	1	2	60	13	22	23	26		12-35
36,10	32	1	12	13	43	48	30	33	5	6	90	34	38	1	1		27-47
37,1	31	1	2	2	81	97	0	0	1	1	84	3	4	—	1-11	0-7	
37,2	32	1	4	12	21	64	8	24	0	0	33	5	15	—	5-32		
37,3	32	1	5	7	30	43	33	48	1	1	69	6	9	—	3-32		
37,4	32	1	2	6	30	85	2	6	1	3	35	4	11	—	3-27		
37,5	32	1	63	8	40	51	31	39	2	2	79	9	11	—	5-21		
37,8	32	0	3	—	0	—	0	—	0	—	3	0	—	—	—	0-20	
37,9	31	1	1	4	25	92	1	4	0	0	27	1	4	—	—		
39,1	32	1	8	9	82	91	0	0	0	0	90	13	14	—	7-23		
39,2	32	1	0	—	0	—	4	—	0	—	4	0	—	—	—		
39,3	32	1	11	12	75	84	2	2	1	1	89	14	16	—	8-25		
39,4	32	1	1	3	32	97	0	0	0	0	33	5	15	—	5-32	13-33	
39,5	32	1	8	11	57	78	8	11	0	0	73	16	22	—	—		
39,6	32	1	1	1	69	95	2	3	1	1	73	6	8	—	3-17		
39,7	32	0	35	97	0	0	0	0	1	3	36	4	9	—	2-22		
39,9	32	1	1	6	13	82	2	12	0	0	16	2	12	—	1-37*		

GRUPE 2. — Des descendance à taux de hors-types intermédiaire, cependant plus élevé que celui rencontré chez les *Panicum maximum* communs. Les taux de hors-types de ce groupe varient de 8 à 30%. Le graphique de la figure 19, qui donne les intervalles de confiance pour chaque proportion, montre que les limites de ce groupe ne sont pas extrêmement nettes. En particulier, la descendance 35,3, du fait de la faiblesse de son effectif (27 plantes) présente un intervalle de confiance si étendu que son classement dans le groupe 2 ou le groupe 3 est assez arbitraire.

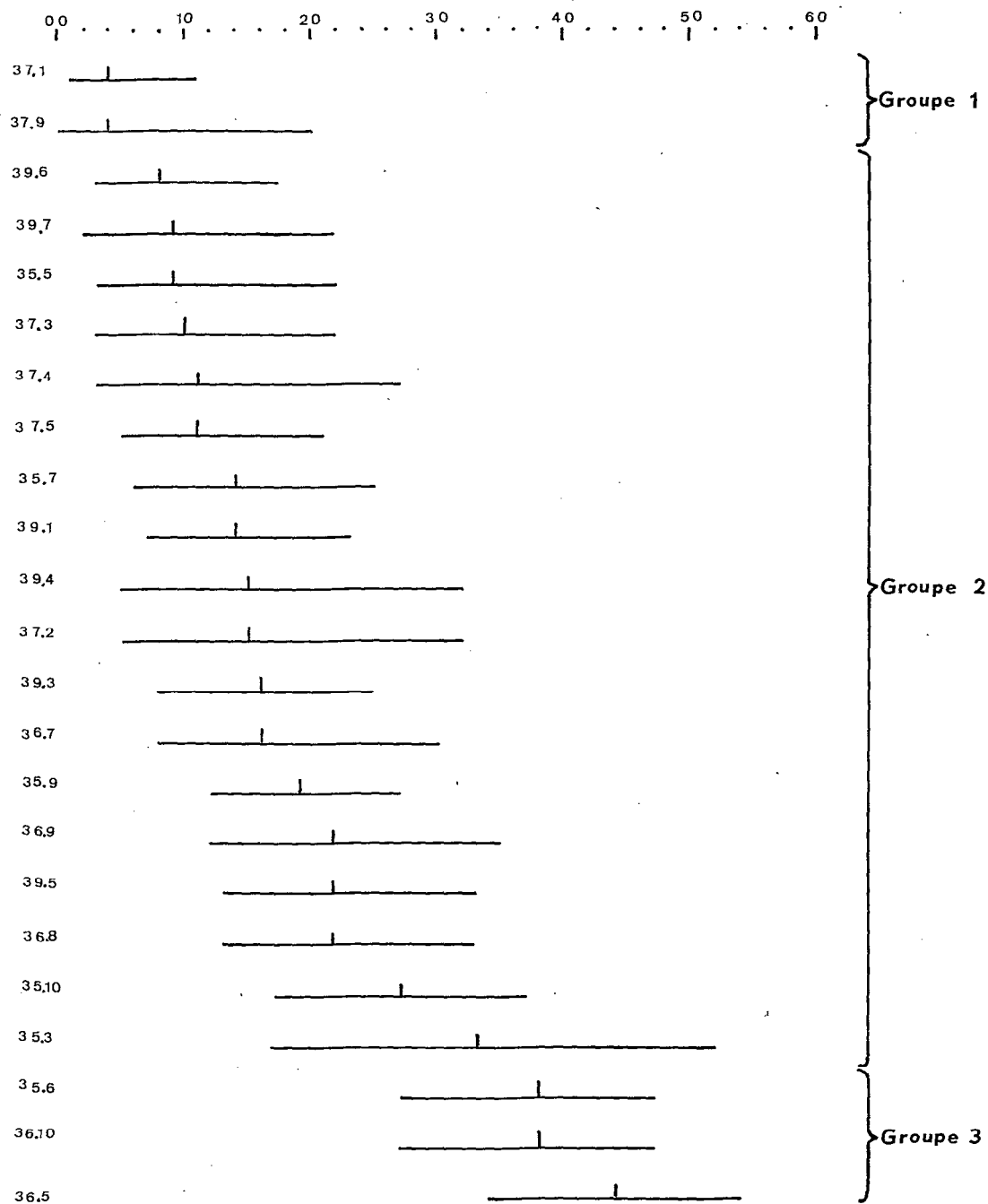


FIGURE 19

Fréquence des hors-types issus de 23 plantes de la population T19 (types de Tanzanie)
de *Panicum* section des *Maximae*.

Fréquence en pourcent en abscisse, numéros de plantes en ordonnée

GROUPE 3. — Il comprend surtout les trois descendance 35,6, 36,10 et 36,5 dont la limite inférieure de l'intervalle de confiance pour le taux de hors-types est supérieure à 25%.

Ces trois descendance présentent donc une variabilité assez extraordinaire pour des tétraploïdes récoltés dans la nature.

Compte tenu des intervalles de confiance, on peut considérer que les taux de sexualité de ces plantes sont de 25%, c'est-à-dire, si l'on se reporte aux sacs embryonnaires, analogues à la proportion de sacs embryonnaires sexués. Nous reviendrons plus loin sur cette considération.

Ces trois descendance ont fait l'objet d'une étude plus approfondie. Les mesures habituelles (cf. thèse J. PERNES) ont été faites pour 80 pieds par descendance. Les moyennes et variances obtenues sont données dans le tableau LII.

La descendance 36,5 semble particulièrement variable. La variance de la longueur de gaine G est significativement supérieure à celle des deux autres descendance. En ce qui concerne les moyennes, la descendance 36,5 se distingue également. D'autre part, des mesures ayant porté sur 10 inflorescences par pied pour 20 individus ont montré une variance interpièdes pour la descendance 36,5.

Le taux élevé de sexualité de cette descendance semble donc confirmé par ces mesures dont l'objectivité est beaucoup plus assurée que pour des caractères qualitatifs tels que l'abondance de la pilosité des glumes ou la vigueur de la plante.

TABLEAU LII
Descendance T 19 — Tanzanie

		Descendance 35,6	Descendance 36,10	Descendance 36,5
Variances	longueur gaine G	3,258	3,779	8,122
	largeur inflorescences li	5,207	6,205	6,249
Moyennes	G	28,2	28,3	27,0
	li	12,0	12,4	10,7

Parmi les hors-types apparus dans ces descendance, deux plantes étaient particulièrement remarquables car présentant des caractères les rapprochant l'une de *P. maximum*, l'autre de *P. infestum* davantage que les types C parentaux :

3.1.4.2.1. Retour sur *P. maximum*

Cette plante est apparue dans la descendance 36,10 déjà citée comme particulièrement variable. Elle porte le numéro 3,4 dans cette descendance.

Une première série de caractères la rapprochant des *P. maximum* est constituée par l'épaisseur des tiges, les dimensions des feuilles, la hauteur de la plante. Cet ensemble de critères permettait, dès le stade végétatif, de distinguer cette plante de toutes celles de la même descendance et de la totalité des descendance des T 19 cultivées en même temps.

Au stade floral, l'inflorescence présentait un caractère essentiel rapprochant cette plante de *P. maximum*: les ramifications de la base formaient un verticille alors que chez *P. infestum* les ramifications primaires partent isolément de l'axe principal et chez les types C on trouve une disposition intermédiaire, les ramifications de la base ne partant pas exactement du même niveau de l'axe principal.

Cependant, la forme des épillets apiculés et à glumelle stérile sulquée sur le dos, caractéristique des *P. infestum* et des types C, se retrouvait chez cette plante.

3.1.4.2.2. Retour sur *P. infestum*

Il s'agit d'une plante apparue dans la descendance 36,5. Elle porte le numéro 5,3.

Bien que le retour sur le taxon parental supposé soit moins net que dans le cas précédent, il semble néanmoins qu'un certain nombre de critères morphologiques soient en faveur de cette hypothèse. Au point de vue végétatif, la raideur plus marquée des feuilles rappelait *P. infestum*.

Mais c'est surtout au stade floral la raideur des ramifications primaires de l'inflorescence, la tendance des épillets à être accolés à ces ramifications qui la rapprochaient de *P. infestum*.

Les inflorescences de ces deux plantes ont été mises en condition d'autopollinisation et des graines ainsi récoltées. L'étude des hors-types qu'elles produiront sera sans doute pleine d'enseignement quant aux rapports pouvant exister entre les deux génomes parentaux.

Un phénomène original est également apparu dans ces descendance à taux de sexualité élevé: la polyhaploïdie. Dans la seule descendance de la plante tétraploïde ($2n = 32$) 36,5 dont il a été longuement question, 9 plantes à 16 chromosomes sont ainsi apparues sur un total de 177 plantes, soit à peu près 5%. Quatre autres dihaploïdes ont également été recensés sur le reste des descendance de T 19, soit environ 1 500 plantes. Nous allons maintenant étudier ces plantes plus en détail, étant donné leur importance au point de vue évolutif.

3.2. POLYHAPLOÏDIE

Il est important d'insister sur l'originalité dans le groupe des *Maximae* de ce phénomène chez les tétraploïdes récoltés dans la nature. Aucun *Panicum maximum* à 32 chromosomes n'a, hormis ces types C de Tanzanie, donné de polyhaploïde dans sa descendance. Le seul cas d'haploïdie obtenu concernait un hors-type à 48 chromosomes (H 267,1) qui présentait tous les caractères d'un hybride entre le parent femelle 267 (Adiopodoumé) et un parent mâle qui semblerait être 280 (Nanyouki) et a donné des triploïdes ($2n = 24$). D'autre part, nous démontrerons plus loin pourquoi les diploïdes récoltés dans la nature ne nous paraissent pas être des dihaploïdes.

3.2.1. Conséquences sur la variabilité « immédiate »

3.2.1.1. LES DIHAPLOÏDES DE TYPE C

3.2.1.1.1. Morphologie

Le premier caractère qui a permis de les distinguer est la taille de l'épillet qui est toujours inférieure à celle des tétraploïdes parentaux ou de type parental dans la même descendance. En général, la taille de la plante, celle des feuilles, l'épaisseur des tiges, sont également inférieures. Mais il semble que, pour ces caractères, cela ne soit pas toujours absolument la règle, certains haploïdes semblant aussi vigoureux que les tétraploïdes parentaux.

La taille des stomates que nous avons déjà reconnue comme caractéristique de la polyploïdie pour des plantes de phénotypes analogues (appartenant au même type selon notre définition) est aussi significativement inférieure chez les dihaploïdes.

Quant au phénotype dans son ensemble, il reste celui des types C, c'est-à-dire intermédiaire entre *P. infestum* et *P. maximum*. On ne remarque aucun retour vers l'un ou l'autre taxon. Cependant une variabilité morphologique existe chez ces dihaploïdes comme le montre le tableau LIII.

TABLEAU LIII
Variabilité morphologique des dihaploïdes de type C

Caractère	Numéro de plante					
	TH1	TH2	TH3	TH4	TH5	
Hauteur	1	0	2	1	1	
Port feuille	0	0	0	1	2	0 = dressé 1 = cassé 2 = retombant
Grosueur talle	0	0	1	0	0	
Pilosité tige	2	0	0	0	1	
Pilosité gaine densité	2	1	3	1	3	
Pilosité gaine (localisation)	3	3	3	1	3	3 = uniforme 1 = basse
Pilosité nervure centrale (face)	2	2	2	0	2	
Pilosité base limbe	1	2	2	1	1	
Pilosité limbe face	2	2	2	2	2	
Pilosité limbe face	2	2	2	0	2	
Couleur limbe	1	1	1	1	2	1 = vert 2 = bleuté
Longueur limbe	0	0	1	0	0	
Largeur limbe	1	0	1	1	1	
Rouille	0	0	1	2	0	
Forme inflorescence	0	0	0	1	1	0 = 1 < 2/3 L 1 = 1 = 2/3 L
Pilosité axe	1	0	0	0	1	
Pilosité verticille	2	1	1	1	2	
Port ramifications	2	1	0	0	0	0 = mou 1 = raide 2 = très raide
Pruine	0	0	0	0	1	
Forme épillet	0	2	1	0	2	0 = tronqué 1 = sub-aigu 2 = aigu
Couleur épillet	2	1	2	1	2	1 = vert foncé 2 = vert pâle
Pilosité épillet	0	0	1	0	0	
Soies	2	0	0	1	1	

3.2.1.1.2. Méioses mâles

Le fait remarquable, nous l'avons vu, est la régularité des métaphases. Elle est inattendue pour des haploïdes. Certaines plantes présentent, en effet, une majorité de cellules à 8 bivalents comme les diploïdes naturels.

Le tableau XXV donnait une analyse détaillée des configurations méiotiques pour la plante TH 2. On constate que parmi les 50% de cellules où l'appariement n'est pas 8 bivalents, il y a, outre des univalents, ce qui n'a rien d'extraordinaire pour des haploïdes, également des tri et des quadrivalents.

Il nous faut malgré tout remarquer que les anaphases sont fréquemment irrégulières avec des trainards entre les deux pôles. Une conséquence de ceci est que les micronucléi sont fréquents dans les stades ultérieurs. Néanmoins, il existe une proportion non négligeable de méioses régulières avec des anaphases également régulières et des tétrades dépourvues de micronucléi.

3.2.1.1.3. *Sacs embryonnaires*

Ceux-ci ont été observés sur 5 plantes. Les proportions des divers types de sacs apomictiques et sexués par plante sont analogues à celles des tétraploïdes. Le taux d'ovaires stériles est cependant relativement élevé. Néanmoins, aucun de ces 5 plantes ne s'est avérée entièrement sexuée. C'est une différence importante avec les diploïdes récoltés dans la nature.

Le tableau LIV indique les proportions des diverses catégories d'ovules observées chez ces 5 plantes. La macrosporogénèse semble donc analogue à celle des tétraploïdes apomictiques et l'on peut considérer que ce sont eux-mêmes des apomictiques potentiels.

TABLEAU LIV
Sacs embryonnaires de dihaploïdes ($2n = 16$)

Numéro de plante	Ovules stériles	Ovules à plusieurs sacs apomictiques	Ovules à un seul sac apomictique	Ovules à un sac sexué.	Total
TH 2	3	5	12	—	20
TH 3	2	—	9	11	22
TH 4	—	7	6	2	15

3.2.1.1.4. *Stérilité*

L'étude de la méiose, aussi bien que celle des sacs embryonnaires pourraient nous laisser supposer que ces dihaploïdes se comportent comme des apomictiques facultatifs classiques. Cependant, tous se sont avérés stériles. Il existe d'une part une plante (TH 8) qui présente une malformation des ovaires, ceux-ci étant remplacés par deux pièces d'aspect foliacé, l'une extérieure avec 3 stigmates plumeux violets (le nombre normal étant 2 comme chez toutes les Graminées), l'autre intérieure avec également 3 stigmates comparables. Il est évident que cette plante ne peut produire de graines. Chez les autres plantes, bien qu'il y ait des inflorescences d'aspect normal, l'ouverture des épillets ne se fait que très rarement et même si les stigmates et les étamines sortent, celles-ci sont indéhiscences.

De plus, elles contiennent du pollen vide (ne se colorant pas au carmin). Ainsi, avons-nous de toute façon affaire à une stérilité-mâle. Celle-ci suffirait à expliquer la stérilité observée, puisque nous avons vu dans le chapitre 2 que la pollinisation était indispensable pour assurer le développement de l'oosphère en embryon. Cependant, même en condition de pollinisation libre, où le pollen des diploïdes ou tétraploïdes d'autres taxons pourraient intervenir, la stérilité reste totale.

3.2.1.2. LES TRIHAPLOÏDES DE H 267,1

Le plante H 267,1, nous l'avons vu, était un hors-type hexaploïde dans la descendance par graines du clone 267 (Adiopodoumé). Cette plante présente, en ce qui concerne les caractères de pilosité en particulier, un phénotype hybride entre le parent 267 et un clone de la collection 280 (Nanyouki). On peut donc penser qu'il s'agit en réalité d'un hybride entre ces deux clones.

Nous avons également signalé que le taux de hors-types de cette plante H267, 1 était plus élevé que chez les autres *P. maximum* (proche de 14%). Parmi ces hors-types, nous avons recensé 3 plantes à 24 chromosomes et 1 à 23. Nous pouvons penser que ces 4 plantes sont des trihaploïdes. Les mêmes particularités rencontrées chez

les polyhaploïdes de type C se retrouvent ici: non-déhiscence staminique, stérilité quasi-absolue, sacs embryonnaires en majorité apomictiques. Cependant, les méioses de ces triploïdes sont très irrégulières, souvent difficiles à interpréter du fait de la complexité des appariements (hexavalents, trivalents, etc.). Nous avons d'ailleurs été obligés de compter les chromosomes sur coupes de racines pour plus de certitude.

Néanmoins, en ce qui concerne le phénotype, de même que chez les types C, ces haploïdes ont un phénotype très proche du parent, c'est-à-dire intermédiaire pour de nombreux caractères entre les deux clones supposés d'origine: 267 et 280.

3.2.2. Discussion

Le phénomène de polyhaploïdie a sans doute un rôle évolutif essentiel (RAVEN et THOMPSON, 1964). Bien que nous n'ayons pas trouvé de polyhaploïde sexué, il n'est pas exclu que certains le soient. DE WET (1967) a trouvé chez les polyhaploïdes de *Dichanthium* une très faible proportion de sexués. Il est possible que nous n'ayons encore observé qu'un trop petit nombre de polyhaploïdes pour en trouver.

Une hypothèse concernant le rôle évolutif des polyhaploïdes serait donc la réacquisition de la sexualité pour le complexe des *Maximae*.

Ici se pose alors le problème de l'origine des diploïdes de *Panicum maximum* trouvés dans la nature. Ces plantes pourraient être également des polyhaploïdes mais qui ont subi une sélection naturelle depuis une époque assez lointaine.

Les différences essentielles entre les polyhaploïdes des descendance et les diploïdes naturels sont les suivantes:

3.2.2.1.1. Vigueur

Les diploïdes récoltés dans la nature sont à peu près aussi vigoureux que les tétraploïdes trouvés à proximité. La productivité en fourrage est d'ailleurs à peu près comparable. Un essai fauché 8 fois en une année a donné, pour un rendement de 100 du tétraploïde témoin — qui était un des meilleurs clones à ce point de vue — un rendement de 98 pour le meilleur diploïde.

Les polyhaploïdes, par contre, ont une vigueur très faible. Leurs feuilles et leurs tiges sont beaucoup plus fines. Leur multiplication végétative est extrêmement difficile, plus que celle des diploïdes récoltés dans la nature. Et pourtant, la multiplication végétative de ces derniers est plus difficile que celle des tétraploïdes récoltés dans la nature.

3.2.2.1.2. Régularité des méioses

Celle des diploïdes récoltés dans la nature est à peu près parfaite pour tous les clones.

Nous avons vu que les polyhaploïdes ont surtout des irrégularités en anaphase. Certaines plantes ont également un taux d'asyndèse assez fort en métaphase.

Il est possible que, du fait de la sélection naturelle, seules les plantes à méioses très régulières se soient maintenues.

3.2.2.1.3. Sexualité

Tous les diploïdes récoltés dans la nature sont sexués. Une partie au moins des polyhaploïdes possède des sacs embryonnaires de type apomictique. Nous ne voulons pas écarter la possibilité d'existence de polyhaploïdes sexués étant donné le petit nombre de plantes étudiées (5). Il faudrait admettre, là encore, si les diploïdes naturels sont d'origine polyhaploïde, que seuls les sexués ont été maintenus par la sélection naturelle. Cela paraît beaucoup moins explicable.

DE WET (1965) constatait à propos de *Dichanthium* où il s'agit également d'une apomixie par aposporie pseudogame chez les polyploïdes: « Il est manifeste que l'apomixie ne peut pas fonctionner chez ces polyhaploïdes.

Ceux qui reçoivent des gènes pour l'apomixie sont stériles, tandis que ceux qui ont reçu des gènes pour la sexualité sont fertiles ».

Nous devons constater que les polyhaploïdes de type C que nous avons observés jusqu'ici sont stériles et à sacs embryonnaires pouvant conduire à l'apomixie. Nous ne pouvons rien dire quant à d'éventuels polyhaploïdes sexués.

3.2.2.1.4. Origine

Un assez grand nombre de descendances par graines (plusieurs centaines de plantes) de tétraploïdes récoltés dans la région de Korogwe et de phénotypes proches des diploïdes ont été observées. Aucune plante polyhaploïde (donc diploïde) n'est apparue dans ces descendances alors que nous avons vu que les polyhaploïdes apparaissaient avec une fréquence allant jusqu'à 5% chez une plante de type C. D'autre part, ces mêmes tétraploïdes de Korogwe ont un taux de sexualité comparable à celui des autres *P. maximum*: de l'ordre de 3%.

Si les diploïdes trouvés dans la nature ont une origine polyhaploïde, elle est donc ancienne et les parents tétraploïdes ont probablement disparu. Les tétraploïdes existant actuellement sont donc, à notre avis, plus récents que ces diploïdes qui nous apparaissent vraiment comme des ancêtres (ou plutôt leurs descendants car il est invraisemblable qu'il n'y ait pas eu d'évolution au sein de ce groupe diploïde) du *Panicum maximum*.

Il semble néanmoins parfaitement possible au moins sur le plan théorique, qu'il existe une série de cycles évolutifs faisant alterner diploïdie-sexualité, polyploïdie-sexualité et polyploïdie-apomixie, puis retour à la phase diploïde-sexuée.

On peut s'étonner que la polyhaploïdie soit aussi peu répandue chez les *Maximae*, car c'est un événement qui n'a rien de surprenant étant donné le mode de reproduction de ces polyploïdes. On peut très bien concevoir que certaines oosphères réduites se développent par suite de la fécondation des noyaux polaires sans qu'elles-mêmes soient fécondées, de la même manière que se développent les oosphères non réduites. Un tel événement est courant chez les Graminées. On peut en particulier citer le cas tout à fait similaire du complexe agamique *Botriochloa-Dichanthium* (DE WET, 1967). Cependant, chez *Dichanthium*, le phénomène est beaucoup plus fréquent que chez les *Maximae* du genre *Panicum*.

Ce qui est frappant dans le phénomène de l'haploïdie chez les *Maximae*, c'est qu'il se manifeste à la suite du rapprochement dans un même individu de génomes en apparence éloignés. En effet, nous supposons qu'aussi bien les types C, que l'hexaploïde H 267,1, sont des formes hybrides entre taxons éloignés dans le complexe agamique des *Maximae*.

3.3. CONCLUSION

Si les taxons *P. maximum* et *P. infestum* étaient deux « bonnes » espèces, au moins au niveau diploïde, et les types C des allotétraploïdes, on pourrait s'étonner que ce soit eux qui donnent des haploïdes, de préférence aux autotétraploïdes qui constituent les taxons classés chez *P. maximum* ou *P. infestum*. Ou bien, dans ces conditions, il faudrait s'attendre à ce que l'un des deux génomes de l'allotétraploïde soit éliminé chez le dihaploïde. Or, il n'en est rien, les dihaploïdes sont bien des plantes de type C, intermédiaires entre *P. maximum* et *P. infestum*. D'autre part, toujours dans l'hypothèse de l'allotétraploïdie, les deux génomes *infestum* et *maximum* devraient manquer d'homologie, et, par conséquent, donner au niveau diploïde une forte proportion d'univalents en méiose. Or, nous avons vu qu'il y a, au contraire, une forte proportion (100% chez certaines plantes) de cellules mères du pollen qui présentent 8 bivalents en méiose.

Tout se passe donc comme si les types C, de même que leurs parents supposés *P. maximum* et *P. infestum*, se comportaient comme des autotétraploïdes.

Ceci est au moins évident pour les types C de la population T 19 de Tanzanie. On pourrait croire que ce n'est pas le cas des types C du Kenya (Mgwakaethe) qui, contrairement aux plantes de T 19, ont une méiose de diploïdes (sans quadrivalent) et n'ont jamais donné de dihaploïdes.

La diversité des types C rencontrés peut s'expliquer par le fait qu'ils représentent probablement un stade plus avancé de l'évolution, que des hybrides de première génération entre des *P. maximum* et des *P. infestum*. On peut penser qu'ils constituent un certain nombre de génotypes qui ont subsisté, du fait de leur valeur sélective supérieure, les autres membres de la série introgressive entre *P. maximum* et *P. infestum* ayant disparu. L'augmentation du taux de sexualité par rapport aux parents n'est pas le fait de tous les génotypes de cette série. Cette augmentation peut être considérée comme la manifestation d'une instabilité génétique consécutive au rapprochement dans un même individu de génotypes assez divergents.

La stabilité serait par contre retrouvée chez les apomictiques à peu près absolus que sont les types C du Kenya.

Ceci pourrait nous laisser supposer que ces derniers ont une origine postérieure à celle des types C de Tanzanie. Le fait que les méioses de ces derniers comportent davantage de quadrivalents peut alors être considéré comme un argument en faveur de leur caractère « primitif », l'évolution allant, dans ce cas, dans le sens d'une diploïdisation. Des phénomènes analogues existent chez le blé (RILEY *et al.*, 1958, 1959, 1960, 1963, 1965) où il a été montré que des variations d'ordre génétique étaient responsables des variations dans les appariements en méiose.

Les populations de *P. infestum* de Tanzanie étant également polymorphes, contrairement à celle de Mgwakaethe qui semble monomorphe, ont probablement contribué à l'entretien du polymorphisme des types C des mêmes stations.

Il nous semble, par conséquent, très difficile de considérer *P. maximum* et *P. infestum* comme deux espèces différentes ayant évolué indépendamment mais susceptibles de façon accidentelle de s'hybrider. L'apomixie facultative existant aussi bien chez *P. infestum* que chez *P. maximum* a fait que certaines combinaisons génétiques se sont maintenues, isolées du fait de l'apomixie et ont accumulé des mutations conservées par l'apomixie et la multiplication végétative, et qui les ont éloignées génétiquement du noyau parental. Il devient ainsi plus difficile pour certaines plantes appartenant, selon les critères donnés dans la clé en introduction, à *P. maximum*, de se scinder entre elles que pour certains *P. maximum* de se croiser avec certains *P. infestum*. Nous pensons avec J. PERNÈS qu'il en va de même pour les plantes classées dans *P. trichocladum* et que *P. maximum*, *P. infestum* et *P. trichocladum* forment un seul et même groupe reproductif: le complexe agamique des *Maximae* ou complexe agamique du *Panicum maximum*. Aussi, il nous paraîtrait plus logique de parler de *P. maximum* var. *infestum*, *P. maximum* var. *trichocladum*.

De même, et cela correspondrait probablement davantage aux vues des systématiciens, nous parlerons de *P. maximum* var. *Adiopodoumé*, pour qualifier les taxons présentant tous le phénotype que nous avons également qualifié de « type I » pour la Côte d'Ivoire (voir introduction), celui-ci étant seul représenté dans la région d'Adiopodoumé. Nous pouvons de la même façon définir des *P. maximum* var. *Korogwe*, pour les taxons qui présentent un phénotype semblable à ceux de la région de Korogwe, remarquables par leurs grandes dimensions (hauteur à floraison, longueur d'inflorescence, largeurs de feuilles, etc.). Il est évident que ceci ne préjuge pas du contenu génétique de ces variétés. Il semble que le croisement entre plantes appartenant à des variétés différentes soit difficile au niveau tétraploïde, les seuls hybrides étant sans doute des hexaploïdes. Néanmoins, nos études dans ce domaine sont encore trop fragmentaires pour que nous puissions nous prononcer avec certitude sur les relations de compatibilité au croisement existant entre les divers taxons.

De tels complexes ont déjà été définis par divers auteurs, en particulier celui des *Botriochloa-Dichanthium* par HARLAN et DE WET (1963). Les mêmes problèmes de taxinomie s'y posent et le concept d'espèce biologique aboutirait à multiplier celles-ci à l'infini, à l'intérieur de tels complexes, chaque génotype étant, du fait de l'apomixie une espèce à lui seul.

Le systématicien morphologiste qui a déjà eu tendance à séparer du *P. maximum* Jacq. des espèces telles que *P. mahafalense* A. Camus aurait également probablement tendance à multiplier de telles espèces. Il est par contre très difficile pour le généticien qui envisage l'amélioration variétale d'une espèce de se limiter aux plantes possédant tel caractère de glumes ou de pilosité qui sont probablement aussi secondaires pour la sélection naturelle que pour la production fourragère ou agricole de façon générale. Ce qui importe aussi bien pour l'évolution naturelle de la plante, que pour son amélioration par l'homme, c'est la création de variabilité. C'est en croisant des taxons éloignés au sein du même complexe reproductif que se trouve probablement la solution à ce problème.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le polymorphisme étonnant de la section des *Maximae* du genre *Panicum* (*P. maximum* Jacq, *P. infestum* Anders et *P. trichocladum* K. Schum.) nous semble, au terme de cette étude, pouvoir être expliqué à l'aide d'un certain nombre de faits acquis.

Ce polymorphisme a été observé sur un échantillonnage important (plus de 500 taxons) de ces *Maximae*, que nous pensons aussi représentatifs que possible de la variété des formes et des origines géographiques existant dans ce groupe. En effet, ces taxons proviennent de la plupart des pays d'Afrique au sud du Sahara, ainsi que de pays tropicaux d'Asie, d'Amérique et d'Australie. La littérature, des observations faites dans les herbiers du Muséum, l'étude des premières collections réalisées à partir des plantes reçues de diverses stations, nous indiquaient que l'Afrique était le continent d'origine des *Maximae* et que l'Afrique Orientale présentait un maximum de variabilité. Aussi nous sommes-nous tout spécialement attachés à l'étude des taxons africains. Il semble d'ailleurs qu'aucun phénotype sensiblement différent n'existe en dehors de ce continent.

La variabilité morphologique des taxons que nous avons observés porte sur les hauteurs des plantes (1 à 4 m), la largeur des feuilles (0,5 à plus de 4 cm), les pilosités, les colorations des divers organes (tiges, feuilles, épillets), etc.

Il semble donc que les résultats que nous avons obtenus sont susceptibles de fournir le squelette d'un schéma évolutif permettant d'expliquer la création, l'entretien et le développement de ce polymorphisme des *Maximae*.

1) Nous avons montré — ce qui était inconnu jusqu'alors — l'existence d'une série polyploïde complète de base 8. Cette série comprend des plantes à 16, 24, 32, 40, 48, 64, 72 chromosomes, en ce qui concerne les euploïdes. Elle comporte de plus des aneuploïdes à 23, 30, 31, 34, 38 chromosomes. La figure 20 donne les divers niveaux de ploïdie, ainsi que les voies de passage qui nous paraissent les plus vraisemblables à la suite de nos observations et de notre expérimentation. Il est évident que d'autres voies existent ou sont possibles, mais nous ne les avons pas observées ou les faits dont nous disposons ne nous permettent pas encore de les envisager.

Malgré l'existence de ces divers nombres chromosomiques, la sélection naturelle semble avoir joué en faveur des tétraploïdes à 32 chromosomes qui sont, de loin, les plus nombreux. Les aneuploïdes, rencontrés assez fréquemment dans les descendance, sont à peu près inexistantes en populations naturelles : seules quelques plantes à 38 chromosomes ont été repérées dans une station de Côte d'Ivoire. Il en va de même pour les plantes à nombres chromosomiques élevés (64, 72) que nous n'avons jamais trouvées dans la nature. De telles plantes ont seulement été obtenues dans des descendance. Elles ont des difficultés à survivre même en terrain expérimental. Elles ont donc sans doute une très faible valeur sélective, ce qui fait qu'elles ne subsistent pas dans la nature.

Nous n'avons observé aucun cas nous permettant de penser que le polymorphisme pourrait être la conséquence directe de la variété des nombres chromosomiques. D'une part, il est essentiellement le fait de taxons possédant tous 32 chromosomes, d'autre part nous avons trouvé des plantes de phénotypes quasi identiques et à niveau de

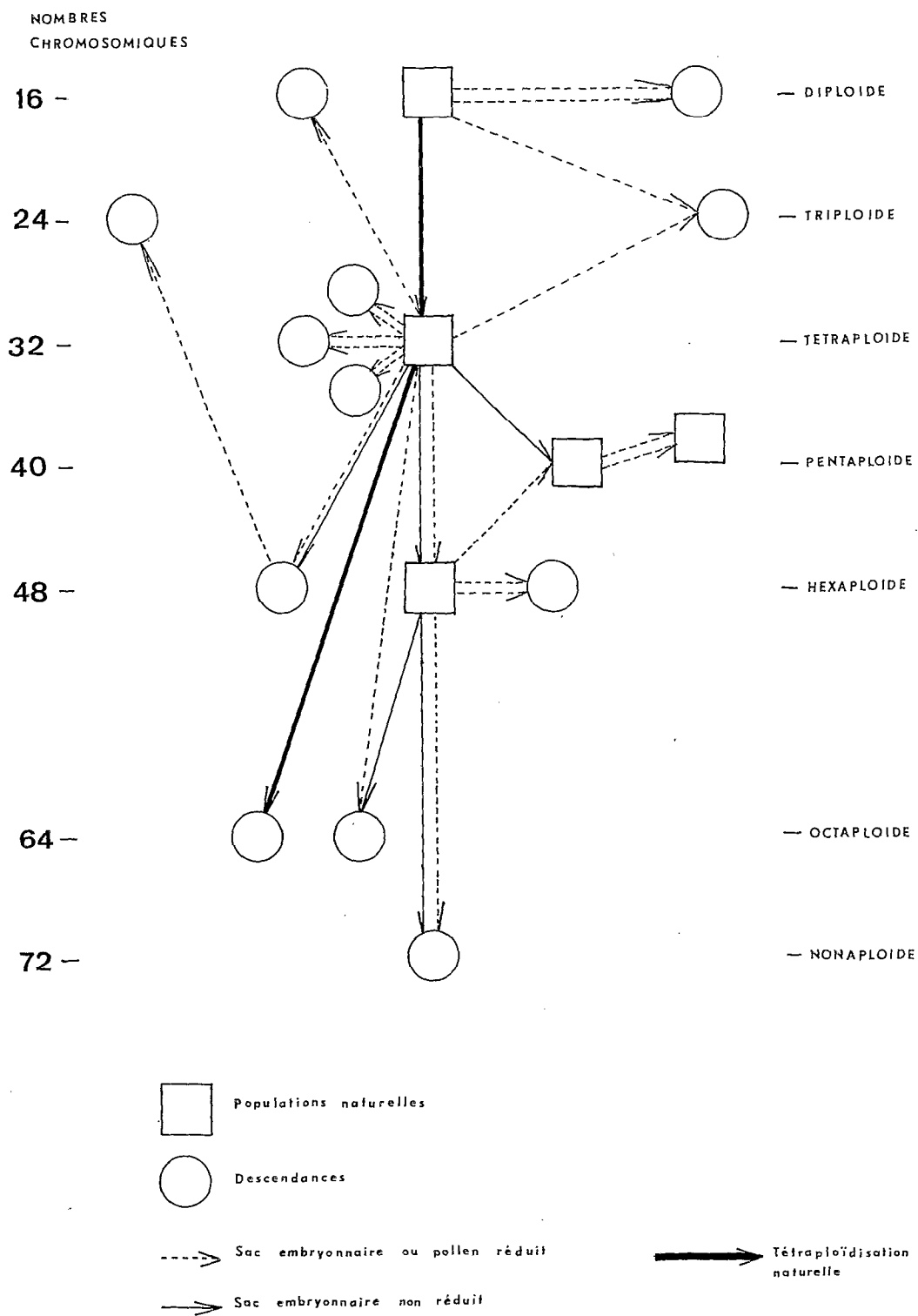


FIGURE 20

Série polyploïde de base $x = 8$ chez les *Maximae* du genre *Panicum*

ploidie différent: $2n = 32, 40$ et 48 chez certaines plantes de type II ou $2n = 16$ et 32 dans le cas des diploïdes et des tétraploïdes isogéniques obtenus par la colchicine.

Néanmoins, une variabilité non négligeable existe dans les configurations méiotiques. En particulier, les taux de quadri et d'univalents diffèrent de façon significative d'un taxon à l'autre. Ceci ne peut être, nous l'avons vu, que révélateur d'une variabilité génétique, les différences dans les appariements étant probablement le reflet de différences dans les structures géniques des chromosomes.

2) C'est dans l'étude de la dynamique de reproduction de ces plantes que se trouve la clé de la question posée: quelle est l'origine du polymorphisme extraordinaire des *Maximae*? Une des trouvailles qui fait avancer le problème est l'existence, inconnue jusqu'à ce jour, de diploïdes sexués. Ceux-ci semblent localisés dans quelques très petites populations en Afrique Orientale (Tanzanie). La littérature (WARMKE, 1954; BOGDAN, 1963) ne faisait état que de plantes polyploïdes et apomictiques. De fait, la très grande majorité des taxons est, nous l'avons vu, tétraploïde et également apomictique. L'existence, passée ou actuelle, de diploïdes sexués était donc envisageable. Mais il n'était pas exclu ou bien que de telles plantes aient disparu depuis fort longtemps, ou bien qu'elles appartiennent à de toutes autres espèces, fort éloignées des *Maximae* actuelles. Néanmoins, la littérature (STEBBINS, 1950; GUSTAFSSON, 1946) semble indiquer que dans de nombreux complexes agamiques, une recherche approfondie permet, en général, de retrouver les espèces diploïdes et sexuées qui sont, le plus souvent, en voie d'extinction.

Deux prospections soigneuses en Afrique Orientale, qui apparaît bien comme une zone de très forte variabilité, nous ont permis de trouver des diploïdes sexués appartenant au complexe des *Maximae*. Une chance a été également que ces plantes soient très étroitement apparentées à certains taxons tétraploïdes, à tel point qu'elles sont difficiles à distinguer d'eux à première vue.

3) Nous avons ensuite pu démontrer que la sexualité se maintient quand les diploïdes sont tétraploïdisés par traitement à la colchicine. Il est donc très vraisemblable que ceci ne fait que reproduire ce qui a eu lieu au cours de l'évolution. Les premiers tétraploïdes apparus dans la nature étaient donc probablement également sexués. Il est évident que cela a contribué à l'établissement d'un certain polymorphisme de départ.

4) Néanmoins, actuellement, il nous a été impossible de trouver, dans la nature, un tétraploïde qui ne soit pas apomictique. Nous pensons, étant donné l'abondance du matériel analysé, pouvoir affirmer que la plupart des taxons tétraploïdes actuels de la section des *Maximae* du genre *Panicum* ont un mode de reproduction apomictique par aposporie pseudogame facultative. Mis à part les quelques plantes de types C de Tanzanie, le taux de sexualité de ces apomictiques facultatifs est très bas: de l'ordre de 2%. Les plantes issues de ces 2% de reproduction sexuée sont, au moins en condition d'autopollinisation, très peu vigoureuses, ce qui aboutit à une apomixie absolue de fait, dans les régions marginales où les populations sont généralement monomorphes.

5) Nous avons pu montrer cependant, par l'étude des plantes de types C, qu'un accroissement considérable du taux de sexualité (jusqu'à 50%) était possible grâce à l'hybridation entre taxons éloignés mais appartenant à la section des *Maximae*. En effet, il nous semble à peu près certain que les plantes que nous avons nommées « types C » sont bien des formes hybrides entre certains taxons de *P. maximum* Jacq. et certains taxons de *P. infestum* Anders. Des arguments géographiques, morphologiques et cytologiques ont été avancés à l'appui de cette hypothèse. Cela nous permet de remettre en cause la classification des *Maximae* du genre *Panicum*. Étant donné la variabilité existant dans les *Panicum maximum* Jacq. il ne nous paraît pas logique de n'en faire qu'une espèce alors que l'on en sépare les *P. infestum* Anders et les *P. trichocladum* K. Schum. Ou bien, et nous préférons cette solution, il vaut mieux réunir l'ensemble des taxons de la section des *Maximae*, étant donné que, l'apomixie mise à part, il ne semble pas exister entre eux de barrière de stérilité infranchissable, sous le terme de complexe du *Panicum maximum*. Celui-ci comprendra un certain nombre de variétés: *P. maximum* var. *infestum*, *P. maximum* var. *adiopodoumé*, etc. L'incidence que de tels phénomènes d'hybridation entre taxons éloignés (autrement dit de variétés) du même complexe peut avoir sur le polymorphisme, est sans doute considérable. D'une part, les hybrides présentent des formes nouvelles probablement adaptées à des milieux nouveaux par rapport aux variétés parentales et dont la reproduction conforme est assurée par l'apomixie. D'autre part, l'accroissement notable du taux de sexualité rencontré chez certaines de ces formes hybrides peut autoriser une accélération nouvelle de l'évolution, de nombreuses recombinaisons des génomes parentaux devenant réalisables.

Enfin, l'apparition de dihaploïdes dans les descendance de ces hybrides nous permet d'envisager, dans la mesure où l'apparition de certains dihaploïdes sexués est possible, le redémarrage d'un nouveau cycle évolutif, analogue à celui envisagé dans le complexe du *Dichanthium* par DE WET (1968).

6) Enfin, l'étude de la multiplication végétative au sens strict nous a montré que celle-ci pouvait avoir un rôle important dans la création du polymorphisme des *Maximae*. De même que NOZERAN *et al.* (1971) l'avaient fait pour des plantes de position systématique diverse, nous avons pu montrer chez les *Maximae* que certaines transformations adaptatives du fonctionnement du matériel héréditaire étaient susceptibles d'être entretenues par la multiplication végétative. Nous avons pu montrer que certaines de ces transformations ne se maintenaient pas toujours au cours de la reproduction par graines apomictiques, autrement dit ne provenaient pas de la modification de l'information héréditaire elle-même.

Il va de soi que notre matériel se prêtait admirablement à une telle étude du fait de la reproduction apomictique qui maintient intact le génome parental. Ceci nous a permis de séparer ce qui provenait de l'information héréditaire de ce qui provenait de son fonctionnement. Dans les conditions de Côte d'Ivoire, en limite d'aire de répartition, l'apomixie étant de fait absolue, aucune modification adaptative de l'information héréditaire n'était envisageable. Cependant, les conditions écologiques de climat chaud et humide favorisant les multiplications végétatives par rapport à la reproduction par graines, autorisaient le maintien des modifications adaptatives de fonctionnement de l'information héréditaire, modifications dont nous avons montré l'existence.

En définitive, nous avons acquis un certain nombre de résultats : existence d'une série polyploïde, découverte de rares diploïdes sexués dans un complexe où le régime dominant est l'apomixie au niveau tétraploïde, mise en évidence d'hybridations entre taxons en apparence éloignés, et démonstration du rôle évolutif de la multiplication végétative au sens strict. Ces faits nous permettent d'envisager de façon dynamique les relations phylétiques existant entre les membres du vaste complexe agamique du *Panicum maximum*.

BIBLIOGRAPHIE

- ALMGARD G. (1964). — Experiments with Poa. II. Studies of polyhaploid Poa types. *Lantbr. Högsk. Ann.*, 30, 353-73.
- ANSLOW R. C. (1966). — The rate of appearance of leaves on tillers of the Graminae. *Herbage Abstracts*, 36, 149-55.
- ARTSCHAWAGER E. et MAC GUIRE R. C. (1949). — Cytology of reproduction in *Sorghum vulgare*. *Journ. Agr. Res.*, 78, 659-73.
- ASKER S. (1966). — The occurrence of aberrants in some apomictic *Potentilla argentea* biotypes. *Hereditas*, 56(4): 54-70.
- ASPINALL D. (1961). — The control of tillering in the barley plant. I. The pattern of tillering and its relation to nutrient supply. *Aust. J. Biol. Sci.*, 14: 493-503.
- BANCILHON L., NOZERAN R. et ROUX J. (1963). — Observations sur la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Natur. Monspel.*, série Botanique, 15, 5-12.
- BANCILHON L. (1969). — Etude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 12^e série, TX: 127-224.
- BASHAW E. C. (1962). — Apomixis and sexuality in buffelgrass. *Crop. Sci.*, 2: 412-15.
- BATTAGLIA E. (1947). — Sulla terminologia dei processi apomittici. *Nuovo Giorn. bot. Ital.*, 54: 674-96.
- BATTAGLIA E. (1956). — The concept of pseudohaploidy. *Caryologia*, 8: 214-20.
- BATTAGLIA E. (1963). — Apomixis. In: Recent adv. in the Embryology of Angiospermes. Maheshwari, edit. Int. Soc. Pl. Morphogenesis, Univ. Delhi.
- BOCHER T. W. (1951). — Cytological and embryological studies in the amphi-apomictic *Arabis Holboellii* complex. *Kl. Danske Vidensk. Selsk.*, 6: 1-59.
- BOGDAN A. V. (1963). — A note on breeding behaviour of *Panicum maximum* in Kenya. *Tropical Agric.*, 40: 313-14.
- BREESE E. L., HAYWARD M. D. et THOMAS A. C. (1965). — Somatic selection in perennial ryegrass. *Heredity*, 20(3): 367-79.
- BROWN W. V. et EMERY W. H. P. (1958). — Apomixis in the Graminae: Panicoideae. *Amer. J. Bot.*, 45: 253-63.
- BURTON G. W. et FORBES I. (1960). — The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge). Proc. 8th Intern. Grassland Congr., 1, 66-71.
- CAUDERON Y. et SAIGNE B. (1961). — Obtention d'amphidiploïdes à partir de F₁ (*Triticum aestivum* × *Secale cereale*). *Ann. Amélior. Plantes*, 11(3): 369-73.
- CELARIER R. P. et HARLAN J. R. (1957). — Apomixis in *Botriochloa*, *Dichantium* and *Capillipedium*. *Phytomorphology*, 7(1): 93-102.
- CLAUSEN J. (1961). — Introgression facilitated by apomixis in polyploid Poas. *Euphytica*, Wageningen, 10: 87-94.
- COMBES D. et PERNÈS J. (1970). — Variations dans les nombres chromosomiques de *Panicum maximum* en relation avec le mode de reproduction. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 270: 782-5.
- COMSTOCK R. E., KELLEHER T. et MORROW E. B. (1958). — Genetic variation in an asexual species, the garden strawberry. *Genetics*, 43: 634-46.
- COOPER J. P. et EDWARDS K. J. R. (1961). — The genetic control of leaf development in *Lolium*. 1 - Assessment of genetic variation. *Heredity*, 16: 63-82.
- DARLINGTON D. et WYLIE A. P. (1955). — Chromosome atlas of flowering plants. Allen & Unwin, London.
- DEMARLY Y. (1963). — Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, 13(4): 307-400.
- DE WET J. M. J. (1954). — Chromosome numbers of a few South African grasses. *Cytologia*, 19: 97-103.
- DE WET J. M. J. et BORGAONKAR D. S. (1963). — Aneuploidy and apomixis in *Botriochloa* and *Dichantium*. *Bot. Gaz.*, 124(6): 437-40.
- DE WET J. M. J. (1968). — Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichantium* agamospecies. *Evolution*, 22(2): 394-7.
- DE WET J. M. J. et HARLAN J. R. (1970). — Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichantium*. *Evolution*, 24(2): 270-7.
- EINSET J. (1951). — Apomixis in American polyploid black-berries. *Amer. Bot.*, 38: 768-72.
- ESAU K. (1946). — Morphology of reproduction in guayule and certain other species of *Parthenium*. *Hilgardia*, 17: 61-101.

- FELDMAN M. (1966). — The effect of chromosomes 5B, 5D and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 55: 1447-53.
- FISHER W. D., BASHAW E. C. et HOLT E. C. (1954). — Evidence for apomixis in *Pennisetum ciliare* and *Cenchrus setigerus*. *Agron. J.*, 46: 401-4.
- GILDENHUIJS P. et BRIK K. (1959). — Apomixis in *Pennisetum dubium*. *S. A. J. Agric. Sci.*, 2: 231-45.
- GUPTA P. K. (1968). — Observations on degree of apospory in three members of *Andropogoneae*. *Curr. Sci.*, 37: 295-6.
- GUPTA P. K. (1970). — Apomixis in *Botriochloa pertusa* (L.) A. Camus Portug. *Acta Biol.*, 11: 279-87.
- GUSTAFSSON A. (1946). — Apomixis in the higher plants. Part. 1. The mechanism of apomixis. Kgl. Fysiograf. Sällskap. Lund. *Handl. (N.F.) Afd. 2*, 42(3): 1-66.
- HARLAN J. R. et CELARIER R. P. (1961). — Apomixis and species formation in the *Botriochloae* Keng. *Rec. Adv.*, 706-10.
- HARLAN J. R. et DE WET J. M. J. (1963). — Role of apomixis in the evolution of the *Botriochloa-Dichantium* complex. *Crop. Sci.*, 3: 314-16.
- HARLAN J. R., BROOKS M. H., BORGAONKAR D. S. et DE WET J. M. J. (1964). — Nature and inheritance of apomixis in *Botriochloa* and *Dichantium*. *Botan. Gaz.*, 125(1): 41-46.
- HENDERSON S. A. et LU B. C. (1968). — The use of haematoxylin for squash preparations of chromosomes. *Stain Techn.*, 43(4): 233-6.
- HSU C. C. (1965). — The classification of *Panicum* (Graminae) and its allies with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, III, 9(3): 43-150.
- JENNINGS D. L., CRAIG D. L. et TOPHAM P. B. (1967). — The role of the male parent in the reproduction of *Rubus*. *Heredity*, 22(4): 43-55.
- LANGER R. H. M. (1956). — Growth and nutrition of Timothy (*Phleum pratense*). I, the life history of individual tillers. *Ann. appl. Biol.*, 44(1): 166-187.
- MAHESHWARI P. (1950). — An introduction to the embryology of Angiosperms. Mc Graw Hill, New York.
- MAHESHWARI P. et SACHAR R. C. (1963). — Polyembryony in recent advances in the embryology of Angiosperms. Edit. Maheshwari; Int. Soc. Pl. Morpho. Univ. Delhi.
- MITCHELL K. J. (1953). — Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). I. Pattern of vegetative development. *Physiol. Plant.*, 6: 21-46.
- MITCHELL K. J. (1953). — Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). II. The control of lateral bud development. *Physiol. Plant.*, 6: 425-43.
- MORRISON J. W. et RAJHATHY T. (1960). — Frequency of quadrivalents in autotetraploid plants. *Nature*, 187: 528-30.
- MOTTA M. S. (1953). — *Panicum maximum*. *Empire J. Exp. Agric.*, 21(81): 33-41.
- MUNTZING A. (1966). — Apomixis and sexuality in a new material of *Poa alpina* from middle Sweden. *Hereditas*, 54(3): 314.
- NIELSEN E. L. et NATH J. (1961). — Somatic instability in derivatives from *Agroelymus turneri* resembling *Agropyron repens*. *Am. J. Bot.*, 48: 345-9.
- NIELSEN E. L. (1968). — Intraplant morphological variations in grasses. *Am. J. Bot.*, 55(1): 116-22.
- NIELSEN E. L., FRANCKOWIAK J. et DROLSON P. N. (1969). — Characteristics of inbred progenies from morphologically unstable *Sorghum* plants. *Euphytica*, 18: 227-36.
- NOZERAN R. (1968). — Intérêt de la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Revue Horticole Suisse*, vol. 41, n° 10: 247-58.
- NOZERAN R. (1968). — Communication personnelle.
- NOZERAN R. et DU PLESSIX C. J. (1969). — Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogénèse de l'*Hevea brasiliensis*: trois aspects d'un même problème. *R.G.C.P.*, 46: 7-8.
- NOZERAN R., BANCILHON L. et NEVILLE P. (1971). — Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Adv. Morphog.*, 9: 1-66.
- OLDEN E. J. (1953). — Sexual and apomictic seed formation in *Malus Sieboldii* Rehd. *Bot. Nat. (Lund)*: 105-128.
- PACE L. (1913). — Apogamy in *Atamosco*. *Bot. Gaz.*, 56: 371-94.
- PERNÈS J., COMBES D. et RÉNÉ-CHAUME R. (1970). — Différenciation des populations naturelles de *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. 270, p. 1992-5.
- PERNÈS J. (1971). — Amélioration de *P. maximum*. Rapport ORSTOM.
- PERNÈS J. et RÉNÉ J. (1972). — Dormance et morphogénèse chez *P. maximum*. Rapport ORSTOM.
- PRITCHARD A. J. (1970). — Meiosis and embryo sac development in *Urochloa mosambicensis* and three *Paspalum* species. *Aust. J. Agric. Res.*, 21: 649-52.
- RAVEN P. H. et THOMPSON H. J. (1964). — Haploidy and Angiosperm evolution. *Amer. Nat.*, 1964: 98: 251-2.
- RILEY R. et CHAPMAN V. (1958). — Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature*, 182: 713-15.
- RILEY R., CHAPMAN V. et KIMBER G. (1959). — Genetic control of chromosome pairing in intergeneric hybrids with wheat. *Nature*, 186: 259-60.
- RILEY R. (1960). — The diploidisation of polyploid wheat. *Heredity*, 15: 407-29.
- RILEY R. et CHAPMAN V. (1963). — The effects of the deficiency of chromosome V (5b) of *Triticum aestivum* on the meiosis of synthetic amphiploids. *Heredity*, 18: 473-84.
- RILEY R. et LAW C. N. (1965). — Genetic variation in chromosome pairing. *Adv. Genet.*, 13: 57-113.
- ROBYNS W. (1932). — Les espèces congolaises du genre *Panicum* L. *Inst. Roy. Col. Bel., Sect. Sci. Nat. Med.*
- RUTISHAUSER A. (1943). — Über die Entwicklungsgeschichte pseudogamen Potentillen. *Arch. Klaus Sift Vererb. Forsch.*, 18: 687-91.
- RUTISHAUSER A. (1954). — Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. *Bull. schweiz. Akad. Med. Wiss.*, 10: 491-512.
- SARKAR K. R. et COE E. H. Jr. (1971). — Anomalous fertilization in diploid-tetraploid crosses in maize. *Crop. Sci.*, 11(4): 539-42.

- SINGH D. N. (1965). — Apomixis in *Paspalum*. I: *Paspalum dilatatum* Poir. Proc. Nat. Acad. Sci. India, Sect. B, 35: 229-37.
- SNYDER L. A., HERNANDEZ A. et WARMKE H. E. (1955). — The mechanism of apomixis in *Pennisetum ciliare*. Bot. Gaz., 116: 201-21.
- SNYDER L. A. (1957). — Apomixis in *Paspalum secans*. Amer. J. Bot., 44: 318-24.
- SOPER K. et MITCHELL K. J. (1956). — The developmental anatomy of perennial ryegrass. N.Z.J. Sci. Tech., 37A, 484-504.
- STEBBINS G. L. (1950). — Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York.
- TALIAFERRO C. M. et BASHAW E. C. (1966). — Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. Crop. Sci., 6(5): 473-6.
- WARMKE H. E. (1951). — Cytotaxonomic investigations of some varieties of *Panicum maximum* and *P. purpurascens* in Puerto-Rico. Agron. J., 43: 143-9.
- WARMKE H. E. (1954). — Apomixis in *Panicum maximum*. Am. J. Bot., 41: 5-11.

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES
DES IMPRIMERIES RÉUNIES DE CHAMBÉRY
ROUTE D'APREMONT
73490 LA RAVOIRE
EN MAI MCMLXXV

N° 6837

Fabrication — Coordination
Hélène DARDENNE

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale : agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie** : systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie** : pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie** : hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie** : physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie** : problèmes soulevés par l'étude des sols : morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (80 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE : collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES : mises au point et synthèse au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (25 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM : cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (45 titres parus).

L'HOMME D'OUTRE-MER : cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault), 9 ouvrages parus.

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE (périodicité mensuelle ; ancienne dénomination jusqu'en 1970 : Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXII^e année).

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale

24, rue Bayard, PARIS-8^e

Service Central de Documentation

70-74, route d'Aulnay, 93140-BONDY, FRANCE

Imprimeries Réunies de Chambéry, Chambéry (FRANCE)

O.R.S.T.O.M. Éditeur

Dépôt légal: 1^{er} trim. 1975

ISBN 2-7099-0371-7