

INCIDENCE DES SYSTÈMES DE MULTIPLICATION SUR LA RÉPARTITION ET LA VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DU *PANICUM MAXIMUM* JACQ. EN CÔTE-D'IVOIRE

PAR

J. PERNES et D. COMBES *

RÉSUMÉ

L'étude fait converger les trois analyses suivantes: études cytologiques des nombres chromosomiques et des sacs embryonnaires, observation des descendance par graines auto-pollinisées et des multiplications par éclats de souche, analyse statistique de la différenciation des populations naturelles.

L'hypothèse de la formation des graines par apoximie facultative (de taux de sexualité faible, 2%) rend bien compte de l'homogénéité globale des descendance et des populations naturelles ivoiriennes; l'observation d'une fréquence élevée de sacs embryonnaires non réduits permet d'étayer cette hypothèse et d'écarter la possibilité d'autogamie avec parthénogénèse. Les plantes ou populations exceptionnelles ont leur origine dans la fécondation des sacs sexués.

La multiplication par éclats de souche crée davantage de variabilité que la multiplication par graines apomictiques. Cette variabilité n'apparaît qu'au niveau de la variation quantitative à l'intérieur d'un même phénotype qualitatif.

Les populations ivoiriennes du phénotype qualitatif dominant II, cultivées de façon homogène à Adiopodoumé, montrent une différenciation quantitative finement structurée suivant les gradients géographiques naturels de la Côte-d'Ivoire. L'origine des populations et certaines de leurs caractéristiques quantitatives sont étroitement associées.

Cette structure des populations ivoiriennes est rendue possible par le mode de reproduction apomictique qui empêche l'apparition d'une forte variabilité qualitative. Ainsi la sélection naturelle peut seulement modifier graduellement le phénotype de base soit à partir de mutations aboutissant à des microvariations quantitatives, soit à partir des modifications du fonctionnement du génotype au cours du marcottage naturel dans les populations.

* Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, B.P. 20, Abidjan (Côte-d'Ivoire) et Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale associé au C.N.R.S., Faculté des sciences, Orsay.

ABSTRACT

This study involves the three following analysis: cytological study of the chromosome numbers and embryonic sacs, observation of the progenies of self-pollinated seeds and multiplication by stock partition fragments, and statistical analysis of the differentiation of natural populations.

The hypothesis that seeds form through facultative apomixis (low sexual rate, 2%) well accounts for the general homogeneity of the progeny and natural populations of the Ivory Coast; the observation of a high frequency of non-reduced embryonic sacs supports this hypothesis and discounts the possibility of autogamy with parthenogenesis. The exceptional plants or populations have their origin in the fertilization of the sexual sacs.

Multiplication by stock partition fragments produces more variation than multiplication by apomictic seeds. This variability appears only on a level with quantitative variation within the same qualitative phenotype.

The Ivory Coast populations of the dominant qualitative phenotype II cultivated in a uniform manner at Adiopodoumé show quantitative differentiation finely structured according to the natural geographic gradients of the Ivory Coast. The origin of the populations and some of their quantitative characteristics are closely associated.

This structure of the Ivory Coast populations is made possible by the apomictic mode of reproduction which prevents marked qualitative variation from occurring. Thus, natural selection can only gradually modify the basic phenotype either starting from mutations leading to quantitative microvariations or from modifications of the functioning of the genotype during natural layering in the populations.

INTRODUCTION

La Graminée *Panicum maximum* Jacq. (herbe de Guinée) est naturellement répandue dans toute la zone intertropicale d'Afrique; de nombreux écotypes en ont été introduits en Amérique du Sud, en Asie du Sud-Est et en Australie.

Diverses études de leur mode de reproduction par graines ont été réalisées par H. E. WARMKE (1951, 1954) à Porto Rico, BROWN et EMERY (1958) au Texas et A. V. BOGDAN (1963) au Kenya. Ces divers auteurs concluent que le mode de reproduction est une apomixie facultative. WARMKE, ainsi que BROWN et EMERY ont observé cytologiquement la formation du sac embryonnaire. Ils le trouvent en général de type aposporique (non réduit) et exceptionnellement de type sexué (normalement réduit). WARMKE et BOGDAN ont suivi des descendances issues de pollinisation libre en champ polycross et n'ont trouvé qu'un faible pourcentage (3%) de plantes distinctes du parent.

Aucune étude approfondie des populations naturelles de l'espèce ne semble avoir été réalisée. Leur analyse est commencée en Côte-d'Ivoire afin de déterminer si la variabilité phénotypique observable peut être interprétée par le travail de la sélection naturelle agissant en régime d'apomixie facultative, ou par d'autres facteurs éventuellement plus plausibles. On trouvera ici les premières données d'une telle analyse.

Diverses hypothèses interprétatives seront passées en revue et sans conclure définitivement, nous donnerons les arguments qui nous paraissent les plus probants pour chacune. Il est bien entendu que les schémas que nous proposerons s'appliquent exclusi-

vement à la Côte-d'Ivoire. Ils s'appuient sur des observations ou des expérimentations réalisées dans ce pays et ne préjugent en rien de ce qui pourrait exister dans d'autres milieux.

I. LOCALISATION DE L'ESPÈCE EN COTE-D'IVOIRE

L'espèce *P. maximum* est très abondante, naturellement, dans la zone forestière humide de la basse Côte-d'Ivoire. On la rencontre aux lisières des forêts, le long des routes entretenues. Elle est partout présente le long des grands axes routiers entre Abidjan et N'Douci, Abidjan et Azaguié, Abidjan et Bingerville, Grand-Bassam et Aboisso. Elle ne pénètre guère le long des petites pistes très ombragées où elle n'est alors qu'exceptionnellement représentée par des petits îlots qui correspondent généralement à un site privilégié caractérisé par une éclaircie forestière, un débroussement un peu ancien, un point d'eau temporaire. Cette situation est particulièrement bien observable entre Toumodi et Dimbokro, Abengourou et Bondoukou, N'Douci et Agboville, une petite piste près de Béoumi, etc. Dans la zone au nord de la forêt, on ne trouve plus de route régulièrement bordée de *P. maximum*, l'espèce est absente en pleine savane et

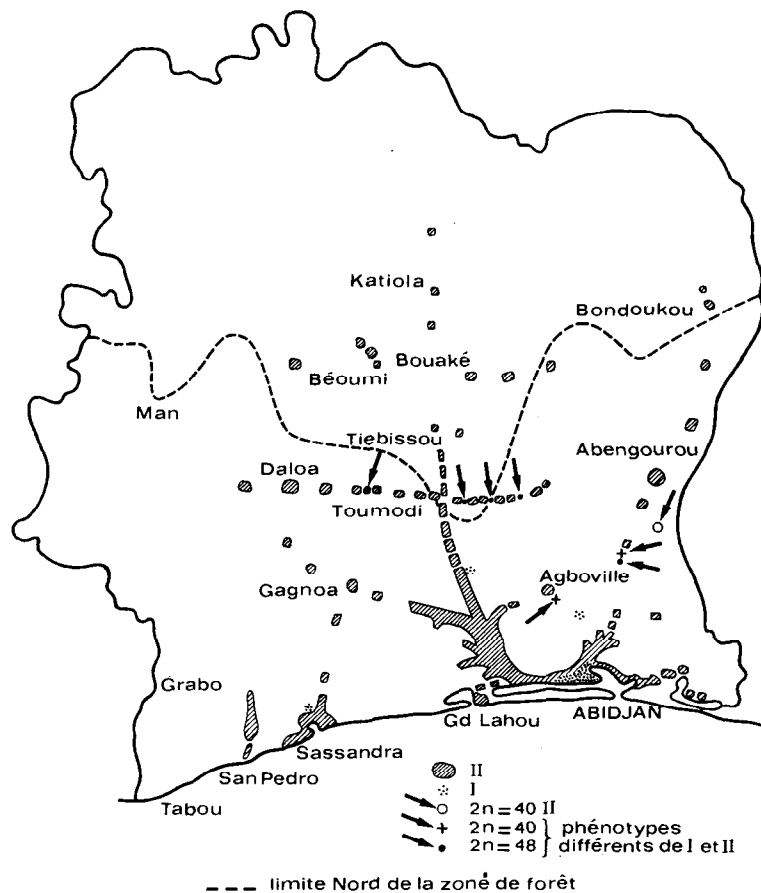


Fig. 1. — Localisation des divers types de *P. maximum* en Côte-d'Ivoire.

l'on n'observe que de très petites populations, très isolées les unes des autres dans des bas-fonds humides à l'orée de minuscules forêts-galeries ou au bord de petites rivières.

L'examen de la carte ci-jointe (fig. 1) révèle essentiellement trois zones importantes de peuplement, qui correspondent aux points d'implantation humaine massive les plus anciens :

a) *San-Pedro*.

Le long de ce petit fleuve côtier on observe des populations homogènes, assez abondantes, préexistant à l'ouverture des routes forestières (1966) joignant Sassandra à San-Pedro. Dans la forêt du sud-ouest avoisinante, l'espèce n'a pas été observée.

b) *Sassandra*.

Les populations y sont très abondantes, certaines constituant des petites « savanes » côtières au bord de petites criques (Batélébré par exemple) ou de plages. La disposition linéaire en bord de route n'y est plus la règle. Toutes ces populations semblent monomorphes.

c) *Région d'Abidjan*.

C'est la zone de peuplement abondant et continu la plus étendue en Côte-d'Ivoire, la disposition y est presque toujours linéaire, en bord de route. Au voisinage d'Adiopodoumé, sur une bande longue d'environ 30 km, deux types qualitatifs, très dissemblables, de l'espèce coexistent. Ces deux types constituent des colonies linéaires généralement monomorphes (de l'un ou l'autre type) et on n'observe qu'exceptionnellement des colonies contenant en mélange les deux types (et jamais de touffe de phénotype apparemment intermédiaire).

Les populations du Nord constituent le prolongement des zones de peuplement b) et c). En basse côte, l'espèce est absente entre ces zones primordiales.

A l'ouest du San-Pedro, quelle que soit la latitude, l'espèce n'a jamais été observée. Cette absence de l'espèce peut être due à plusieurs raisons :

- Pluviosité excessive : régulièrement plus de 2 200 mm par an ;
- Sols différents : de Man (zone montagneuse), à Tabou, on trouve des affleurements rocheux cristallins, alors qu'en général *P. maximum* s'observe sur sables tertiaires ;
- Zone trop éloignée des points de pénétration de l'espèce qui n'a encore pu envahir ce milieu.

Ceci recoupe les observations de GUILLAUMET (1967) qui a montré que la végétation de cette région (surtout de Grabo à Tabou) est très différente de celle du reste de la basse côte.

En résumé, la localisation et l'aspect des colonies de *P. maximum* suggèrent que :

1° L'optimum écologique de l'espèce en Côte-d'Ivoire est très précis pour les conditions climatiques (en particulier pluviométrie ne dépassant pas 2 200 mm et ne descendant guère au-dessous de 1 200 mm). C'est une plante de lisière observée en région forestière, favorisée par les fauches d'entretien des routes et les bas-fonds ou bords de rivières temporairement inondés ;

2° La dimension des colonies observées (décroissante du sud vers le nord) et leur localisation à partir des points d'installation humaine les plus anciens peuvent suggérer que l'espèce soit dans une période de conquête du milieu forestier de Côte-d'Ivoire et qu'elle soit en cours d'extension vers le Nord ;

3° Les défrichements les plus récents, les bords de pistes forestières fraîchement percées ne sont pas colonisées par *P. maximum* et celui-ci n'est observable que sur les lisières de défrichements déjà anciens et entretenus. Il n'est pas présent sur le bord (ou semble disparaître) des anciennes routes qui ne sont plus entretenues (exemple : vieille route coupée de Soubré, route de Monogaga...). L'avancée, ou le recul, de cette plante paraît liée aux activités humaines.

Les moyens de dissémination de l'espèce sont à la fois les graines, probablement transportées par les petits rongeurs et les oiseaux, les marcottages lorsque les tiges âgées se couchent sur le sol et, éventuellement, les éclats de souche retenus par divers appareils de travaux publics.

II. ASPECT PHÉNOTYPIQUE DES POPULATIONS DE COTE-D'IVOIRE

L'examen de la carte met en évidence la dominance du phénotype désigné par II. C'est, *qualitativement*, une population homogène pour tous les caractères recensés. Cette homogénéité observable sur place, au cours de prospections, se conserve lorsque les touffes récoltées sont repiquées en collection dans le milieu d'Adiopodoumé (proche d'Abidjan).

Un autre phénotype qualifié de type I, est très abondant dans la région d'Adiopodoumé-Abidjan ; il est encore observable sous forme de petites colonies en trois autres points : sur le bord du N'Zi au nord de N'Douci, à Yapo et à Sassandra (près de l'aéro-

TABLEAU I
Description des types I et II

Caractères	I	II
Port	Semi-érigé	Semi-étalé (tendance au marcottage)
Talles	minces	épaisses
Couleur du limbe	vert foncé	vert-jaune
Forme du limbe	mince	large
Pilosité des limbes	rare, poils longs, poils très longs à la base	variable pas de poils longs à la base
Pilosité des graines	peu abondante poils mous	abondante poils durs
inflorescences	petites ramifications des verticilles < 2/3 longueur totale pilosité abondante au niveau des verticilles	grandes ramifications des verticilles > 2/3 largeur totale pas de pilosité
Épillets	vert clair	jaune foncé
Heures d'anthèse	19 heures à 23 heures	24 heures à 3 heures
Maladies des épillets	Fusarium	Sorosporium
Maladies des feuilles		Coletotrichum

port il couvre une surface importante bien défrichée et entretenue ; cette implantation ne semble pas spontanée).

Les deux phénotypes se distinguent aisément (voir tableau I).

Tous les écotypes de ces deux phénotypes dont nous avons réalisé l'analyse chromosomique, présentent le nombre $2n = 32$ ¹.

Quelques plantes ont un aspect différent du type I ou II : les épillets sont gros, les feuilles plus épaisses, moins nombreuses, les tiges plus grosses, les attaques de cercosporiose² sont importantes. Leur nombre chromosomique est $2n = 48$. Ces plantes sont présentes sous forme de petites colonies indépendantes dans la zone des types II ou, par plantes isolées dans des populations à $2n = 32$ (de type I ou II).

Ces plantes à $2n = 48$ ne sont pas les seules à donner des phénotypes différents de I et II. Ainsi, deux colonies voisines l'une de l'autre (à Akoupé) ont respectivement, avec des phénotypes particuliers, des nombres chromosomiques de $2n = 38$ et $2n = 40$. Une autre, à Agboville, à $2n = 40$, diffère phénotypiquement des deux précédentes et des types I et II. Une dernière colonie, observée à Ebliassokro est de nombre chromosomique $2n = 40$ bien que son phénotype soit proche du type II, à certaines caractéristiques de pilosité près.

En résumé³, l'espèce *P. maximum* est très largement présente en basse Côte-d'Ivoire. Le phénotype le plus répandu est le type II, à $2n = 32$. Un autre, moins fréquent, localisé dans la région de Dabou-Abidjan, le type I, a $2n = 32$ chromosomes, également. Les types, plus rares encore, morphologiquement dissemblables des deux premiers ont des nombres chromosomiques différents ($2n = 38, 40$ et 48).

III. MODES DE REPRODUCTION

L'espèce se multiplie naturellement de deux façons :

- 1° Par graines ;
- 2° Par marcottage accidentel.

Ces deux modes de reproduction permettent-ils de rendre compte de :

- 1° Une aussi grande différence entre les types ?
- 2° Une aussi grande homogénéité à l'intérieur d'un type ?

Étudions les caractéristiques de chacun de ces processus reproductifs.

¹ Les nombres chromosomiques ont été comptés sur cellules-mères de pollen en méiose. Pour la variété « Adiopodoumé » (type I), le dénombrement a été également réalisé sur mitose de racine.

² La cercosporiose est une maladie cryptogamique des feuilles due à un *Cercospora*. WARME (1951) le donne comme *Cercospora fusimaculons atkinson*. Les symptômes sont des taches noires, allongées, parallèles aux nervures des feuilles.

³ Aux populations naturelles de Côte-d'Ivoire que nous venons de décrire, s'ajoutent des colonies de types très différents de I et II qui sont plus récemment introduites. En effet, dans la région d'Ono, près d'une plantation d'ananas de la S.A.L.C.I. des populations assez vigoureuses sont constituées séparément de phénotypes I, « Sotuba », « Togo » et « Niaouli », tous clones anciennement représentés dans la collection d'Adiopodoumé et qui ont pu être introduits à Ono à titre d'essais. L'analyse statistique destinée à comparer quantitativement les descendance clones de ces populations aux descendance clones des numéros correspondants de la collection d'Adiopodoumé, ne permet pas de les séparer notablement. (J. PERNÈS et D. COMBES, 1968).

A. Les graines.

1° Etude cytologique de la formation des graines.

a) ETUDE DE LA MÉIOSE MALE.

Les aberrations observées en méiose sont les mêmes que celles trouvées par WARMKE (1951) (quadrivalents, tri et univalents en métaphase I, retardataires et ponts en anaphase, suivi d'inégalités de répartition des chromosomes entre les cellules-filles). Les fréquences de quadrivalents sont de 3 en moyenne par cellule et il ne semble pas y avoir de différence significative entre les diverses souches (de type I ou II). Par contre les différences paraissent plus importantes en ce qui concerne les univalents. Il n'a cependant pas été possible de mettre en évidence de lien net entre la fréquence des univalents et la fertilité. Malgré toutes ces anomalies, une certaine partie du pollen au moins est viable car il a pu être coloré au carmin et nous avons observé des grains germés sur les stigmates.

La présence de quadrivalents chez les plantes à $2n = 32$, d'hexavalents chez les plantes à $2n = 48$, conduit à penser que les premières sont tétraploïdes (et vraisemblablement autotétraploïdes), et les secondes hexaploïdes.

b) FORMATION DU SAC EMBRYONNAIRE.

Dans les ovaires observés, nous avons pu voir les divers stades décrits par WARMKE (1954) :

- Cellule-mère de la mégaspore, avant et pendant la méiose ;
- Dégénérescence totale ou partielle des produits de la méiose ;
- Dans un assez grand nombre de cas, grand développement de cellules du nucelle (plusieurs en général) prenant sans doute la place de la mégaspore dégénérée ;
- Enfin, au stade sac embryonnaire les deux types s'observent :

1° Sacs à 4 cellules (dont souvent 2 dégénérées : les synergides), d'origine nucellaire donc à $2n$, selon WARMKE (1954), BROWN et EMERY (1958). Parfois, plusieurs sacs de ce type apparaissent dans le même ovaire ;

2° Sacs avec 1 oosphère, 2 synergides, 2 noyaux polaires et un certain nombre d'antipodes, d'origine sexuée, c'est-à-dire à n , selon WARMKE (1954), BROWN et EMERY (1958). On a observé dans la variété Adipodoumé 30 ovaires avec des sacs à $2n$, pour 10 avec un sac à n . Trois ovaires présentaient plusieurs sacs (provenant de plusieurs cellules nucellaires).

Il existe également, au stade de l'anthèse, des ovaires dépourvus de sac embryonnaire.

Chez des fleurs plus âgées, nous avons pu observer des figures analogues à celles que l'on considère généralement comme consécutives à la pénétration du tube pollinique (ce qui ne veut pas dire fécondation) : présence d'un amas de granules colorés en noir par l'hématoxyline.

Ultérieurement, on peut observer la formation de jeunes embryons sphériques (1 par ovaire) du côté micropylaire du sac. A ce stade, l'albumen est constitué par un ensemble de noyaux à la périphérie du sac.

2° *Observation des descendance par graines.*

Sur une touffe d'un certain nombre de clones des types I, II et autres, toutes les inflorescences ont été individuellement ensachées dès le début de leur apparition en dehors de la dernière graine. A maturité, toutes les graines de chaque touffe ont été récoltées. Elles constituent les descendance étudiées. L'ensachage a permis une récolte suffisante de graines mûres ; l'allopollinisation a été empêchée.

Les résultats ci-dessus sont analogues quels que soient les clones de départ. Chaque touffe issue de chaque graine germée est observée en parcelle de culture ; l'écartement entre touffes (1,50 m) est suffisamment important pour considérer que les perturbations dues à la compétition sont négligeables.

98% des plantes de la descendance sont homogènes et présentent toutes les caractéristiques du phénotype parental (plante maternelle). Nous verrons (cf. paragraphe B) que l'homogénéité de ces 98% de plantes identiques à la plante-mère est supérieure à celle du clone obtenu par multiplication végétative par éclats de souches du parent.

Les 2% restants diffèrent du parent par un certain nombre de caractères. En général, ces plantes 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 ci-dessous.

TABLEAU II

	Parent 267 (Adiopodoumé) moyenne sur 200	Plante exceptionnelle H_1 (à $2n = 48$)
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

Enfin, parmi ces plantes exceptionnelles, une avait $2n = 36$ chromosomes, une autre des nombres variables d'une cellule à l'autre (cellules-mères du pollen).

Toutes ces plantes ont été multipliées végétativement (par éclats de souche) et les caractères remarquables se sont maintenus. Ils se sont également maintenus chez les descendants issus de graines provenant d'autopollinisation de la plante exceptionnelle. Parmi ces descendance que nous pouvons qualifier de deuxième génération, deux séries sont plus hétérogènes que la première génération et les autres séries de 2^e génération. Elles proviennent, chacune, d'une plante à $2n = 48$. L'une (H_1) a des glumes pileuses et certains descendants ont des glumes glabres, d'autres des feuilles très fines et des tiges très minces, d'autres sont très tardifs, etc.

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 III et IV.

TABLEAU III

	Total des disjonctions (plantes exceptionnelles)	Total des plantes observées	% plantes exceptionnelles	Proportion (en %) de plantes exceptionnelles $2n = 32$	Proportion en % du total hexaploïdes $2n = 48$
Clône 267	29	551	3,99	2,90	1,09
Clône 309	3	220	1,35		
Clône de type II	9	291	3,09		
Ensemble de toutes les descendance observées	59	2 100	2,81		

TABLEAU IV

2^e génération d'autopollinisation (autopollinisation des plantes exceptionnelles apparues dans la descendance du clône 267 autopollinisé).

	Plante autopollinisée	Total plantes observées	Total des disjonctions (plantes exceptionnelles)	% de plantes exceptionnelles
Plante exceptionnelle à $2n = 48$	H_1	238	33	13,88 *
	H_8	138	27	19,57 *
Plante exceptionnelle à $2n = 36$	H_{10}	86	3	3,48
Plante exceptionnelle à $2n = 32$	H_{29}	67	2	2,99
	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 $2n = 32$.

B. Multiplication végétative au sens strict.

Dans les conditions naturelles, les touffes peuvent, par l'intermédiaire des nœuds des talles qui se couchent et s'enracinent, produire de nouvelles touffes distinctes de la touffe-mère. Par ce marcottage naturel, les populations s'accroissent et envahissent l'espace disponible. Il s'agit là d'un processus de croissance de la population plus que d'un mécanisme de dissémination.

Les touffes de phénotype II se marcotent spontanément, plus facilement que celles du type I, leurs talles étant fréquemment couchées lorsqu'elles arrivent à maturité.

Accidentellement, au cours de l'entretien des routes à l'aide des engins des travaux publics, des fragments de touffes ou de talle peuvent être plus largement dispersés et être à l'origine de nouvelles touffes ou même de nouvelles colonies.

Dans la pratique agricole (installation de pâturage), la plante peut être très largement multipliée à partir d'éclats de souche qui sont des fragments du plateau de tallage. Le bouturage est également possible.

Dans tous les cas, un nouveau plateau de tallage est formé par les bourgeons qui sont à l'origine de la nouvelle touffe.

Cette multiplication végétative, réalisée artificiellement, n'a jamais permis d'obtenir des plantes d'aspect morphologique *qualitativement* distinct du parent.

Mais la variabilité des touffes obtenues par éclatement d'une touffe initiale est supérieure à celle des touffes constituées par les 98% de plantes de type maternel d'une même descendance par graines.

Le tableau V, 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.

TABLEAU V

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 V 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.

IV. ÉTUDE DÉTAILLÉE DES POPULATIONS DU TYPE DOMINANT (LE TYPE II)

Nous résumons ici les méthodes et les conclusions dont les détails et les données numériques ont déjà été transcrites dans : « Indications sur les méthodes et les hypothèses de travail pour l'étude de la structure et de la différenciation de l'espèce *P. maximum* », novembre 1965. Une analyse statistique plus détaillée construite sur ces mêmes méthodes mais utilisant davantage de variables et de répétitions est en cours d'interprétation.

Hormis les variations assez brusques des phénotypes, liées aux nombres chromosomiques différents, et les populations de type I très étroitement localisées, l'espèce en Côte-d'Ivoire est *qualitativement* homogène de type II. L'étude de son éventuelle variabilité ne peut donc être réalisée que sur des données *quantitatives*. Les méthodes statistiques que nous utiliserons sont donc destinées à répondre aux questions suivantes :

1° L'ensemble des populations de type II présente-t-elle une certaine différenciation phénotypique quantitative à l'intérieur de leur homogénéité qualitative ?

2° S'il existe une certaine variabilité, celle-ci est-elle orientée suivant des directions apparemment liées au milieu ou semble-t-elle distribuée aléatoirement sur toute l'aire de répartition en Côte-d'Ivoire ?

Une étude analogue a été réalisée pour les populations de type I. Celles-ci représentent cependant moins bien l'espèce en Côte-d'Ivoire du fait de leur localisation très limitée et de l'introduction probablement plus récente du type (J. PERNÈS et D. COMBES, 1968).

A. Matériel étudié.

Quinze populations sont représentées chacune par les multiplications clonales par éclats de souche d'une seule touffe mise en culture, en collection, à Adiopodoumé. Tous les éclats de chacune de ces multiplications clonales sont traités de façon homogène et uniforme. On compare donc les phénotypes des descendance clonales des populations dans les mêmes conditions de milieu après un temps de repiquage et de multiplication à Adiopodoumé où l'essai définitif est conduit. Il va de soi qu'une certaine variabilité aléatoire subsiste entre les pieds provenant d'éclats dont l'homogénéité n'est pas totale. Cette variabilité est éliminée de la variance inter-origines puisqu'elle rentre dans la variance erreur, avec la variance due aux microconditions de terrain ou de milieu. Les quinze populations retenues comme échantillonnage de l'ensemble des phénotypes classés II de Côte-d'Ivoire ont été tirées au hasard parmi tous les clones prospectés représentés en collection. Lors de ce premier essai, nous ne disposons pas encore des

populations prospectées entre Bondoukou et Bouaké et Bondoukou et Abengourou, ni des populations au nord de Bouaké.

Dans cette première étude nous avons choisi des caractères quantitatifs, dont *a priori* la signification vis-à-vis de la sélection naturelle pouvait être assez simple.

h : une mesure de hauteur : longueur de la plus grande talle de la touffe à une date donnée.

e : l'épaisseur de la plus grosse talle de la touffe mesurée au milieu du 6^e entre-nœud, compté en partant de l'inflorescence.

t : le nombre de talles de chaque touffe à une date donnée (la même pour tous les échantillons étudiés).

p : le poids frais de chaque touffe à une date de récolte fixée (la même pour tous les échantillons étudiés).

i : le nombre d'inflorescences dégagées à une date donnée (ce n'est que partiellement une mesure de précocité puisqu'elle dépend aussi du nombre de talles produites par la touffe).

Sur chacune des touffes constituant la descendance clonale de chacun des représentants des 15 populations (dont la position géographique est indiquée sur la carte (fig. 2)), les cinq mesures h, e, t, p, i ont été faites dans les mêmes conditions.

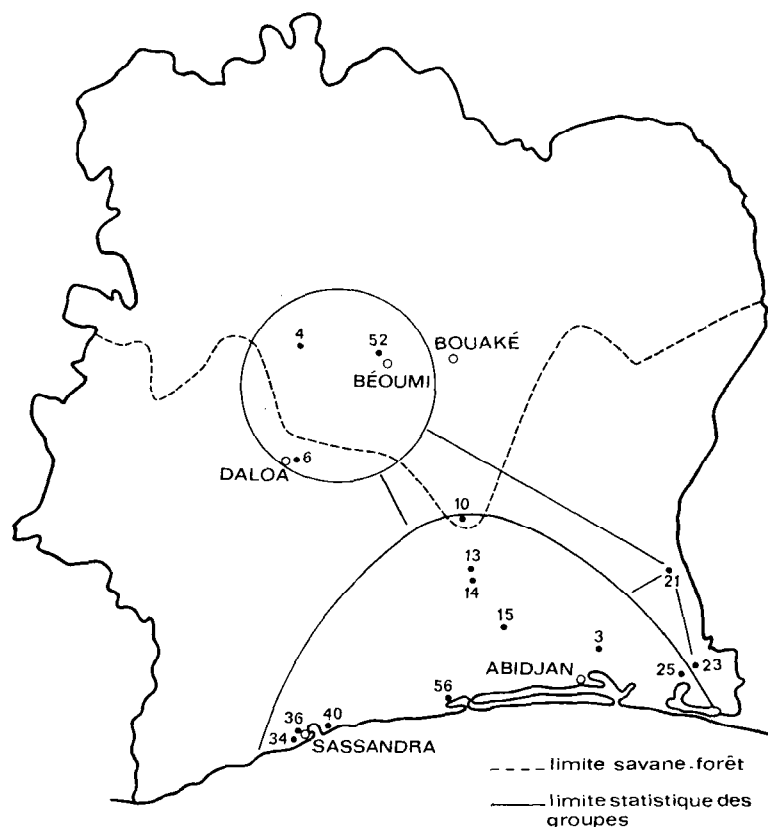


Fig. 2. — Position géographique des 15 populations étudiées.

B. Méthodes statistiques d'analyse de la différenciation des populations de phénotype qualitatif II.

1° Utilisation des distances D^2 de Mahalanobis ; construction des constellations de groupe.

A partir des cinq mesures choisies (transformées de façon à se rapprocher au mieux des conditions de normalité) on construit, toutes les distances, deux à deux, des 15 populations (ou groupe, au sens de la terminologie propre à cette technique) étudiées.

On peut construire une carte de répartition des populations en définissant des constellations formées des groupes les plus voisins (à l'aide des distances D^2 de Mahalanobis et des tests de comparaison deux à deux des moyennes caractéristiques des populations). Nous renvoyons au travail cité pour le détail des calculs et des résultats. Les premières conclusions que nous donnons ci-dessous seront affinées et précisées par l'étude statistique plus détaillée portant sur davantage de répétitions et de variables (mesures).

La figure 3 décrit approximativement les positions relatives des diverses constellations ou groupes isolés. Elle est telle que l'ordre de grandeur des distances soit approximativement conservé.

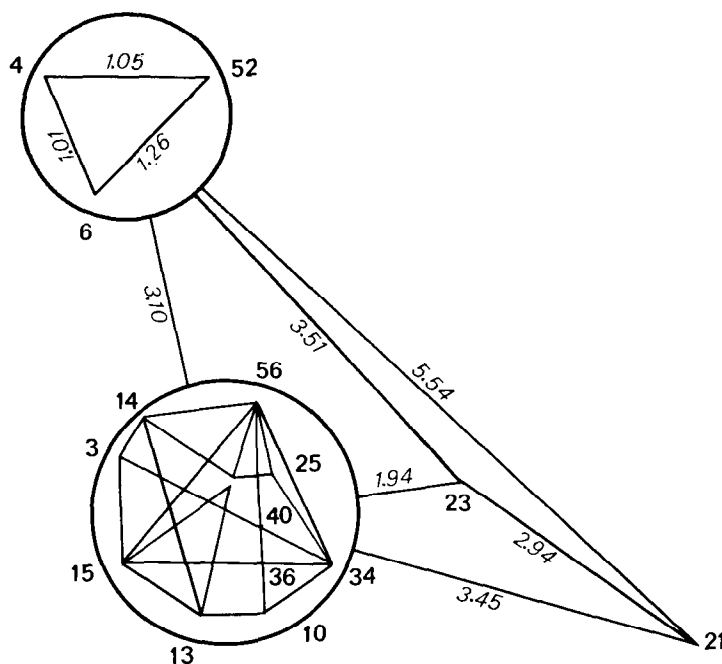


Fig. 3. — Positions relatives des diverses constellations obtenues par les distances D^2 de Mahalanobis.

Les méthodes de séparation des constellations utilisées permettent d'obtenir les groupements suivants :

1° Les groupes 3, 10, 13, 14, 15, 25, 34, 36, 40, 56 constituent un ensemble à peu près homogène pour le niveau de séparation statistique choisi. Des sous-constellations peuvent y être construites en utilisant une méthode purement algébrique proposée par VAN DEN DRIESSCHE ; ils apportent ce résultat complémentaire que 34, 36, 40 appartiennent à une même sous-constellation ;

2° Les groupes 4, 52, 6 constituent une constellation, bien que leurs distances entre eux soient assez élevées. Leurs distances aux autres groupes permettent de les disposer comme l'indique la figure ;

3° 23 constitue un groupe isolé, assez voisin cependant de la constellation principale 1° ;

4° 21 constitue un deuxième groupe isolé, très séparé des autres constellations. Sa représentation dans l'espace à deux dimensions de la figure n'est pas très fidèle, elle ne permet pas de respecter la hiérarchie des distances aux autres groupes. L'emplacement correct de 21 exigerait une représentation tridimensionnelle.

Cette analyse nous apporte ainsi les renseignements biologiques suivants :

L'ensemble des populations de phénotype II n'est pas homogène pour les caractéristiques quantitatives considérées. De l'ensemble des populations de basse Côte-d'Ivoire il faut séparer, et différemment :

— D'une part, les populations les plus nordiques, prospectées dans des forêts-galeries de la savane ;

— D'autre part, deux populations géographiquement isolées en milieu forestier dont la séparation s'est faite de façon quantitativement distincte.

Les trois populations de Sassandra (34, 36, 40) se retrouvent dans la même sous-constellation et il est possible qu'une analyse statistique plus détaillée permette de partager la constellation d'ensemble de basse côte.

Le groupe 21, qui est bien qualitativement de phénotype II, semble cependant ne pas appartenir au même processus de différenciation (c'est le seul groupe qui ne pourrait être bien placé que si l'on disposait d'une représentation tridimensionnelle). Une analyse chromosomique ultérieure à la mise en place de l'essai a montré qu'il était à $2n = 40$ alors que tous les autres groupes étaient à $2n = 32$.

2° Utilisation des composantes principales.

Cette seconde méthode dont les techniques mathématiques et les résultats numériques sont également décrits dans le travail cité, est destinée à réaliser une description aussi économique que possible de la variation qui s'est globalement manifestée par l'étude des distances et des constellations. Les composantes principales sont les axes de déformation qui permettent de décrire le sens et l'intensité des modifications qui, partant d'un ensemble homogène, auraient abouti à la distorsion observée des mesures des groupes.

L'ensemble de la variation observée sur les 15 groupes à partir des 5 séries de mesures peut être décrit complètement à l'aide de 5 nouvelles variables qui sont des combinaisons linéaires des 5 mesures initiales. La technique de calcul extrait ces composantes dans l'ordre d'importance de la variation dont elles rendent compte et les premières composantes obtenues sont celles qui apportent la description la plus utile. Enfin, ces nouvelles variables (composantes principales) sont indépendantes et constituent ainsi un système naturel d'axes orthogonaux pour représenter graphiquement chaque groupe. La figure 4 est obtenue à partir des deux premières composantes.

La première composante est approximativement :

$$y_1 = t + p + i - 2h - 2e$$

où t , p , i , h et e sont les variables transformées des mesures initiales définies plus haut. y_1 est à elle seule responsable de 44% de la variation globale. Les groupes dont les

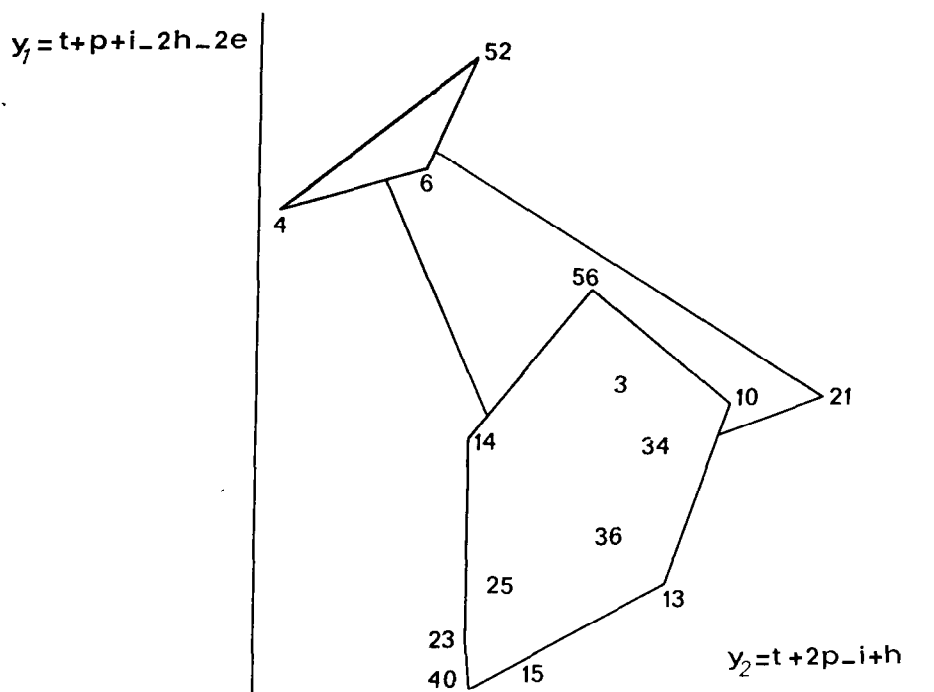


Fig. 4. — Représentation graphique des groupes obtenus par l'utilisation des deux composantes principales y_1 et y_2 .

touffes présentent des talles minces et de petite taille et qui réalisent assez rapidement leurs talles et leurs inflorescences auront des valeurs de y_1 élevées. Sur la figure, les groupes précoces à réaliser à partir de l'éclat initial, leurs talles et leurs inflorescences et dont les talles sont petites et minces se trouveront vers les fortes valeurs de y_1 . Ce sont essentiellement les groupes 4, 52, 6 qui sont les plus nordiques et appartiennent déjà à la zone de savane.

La deuxième composante est approximativement :

$$y_2 = t + 2p - i + h$$

Elle est responsable d'environ 32% de la variation.

A elles deux, y_1 et y_2 rendent compte de 76% de la variation totale observée, elles apportent donc une bonne description de la structure de différenciation des types II de Côte-d'Ivoire. Les groupes dont les touffes ont beaucoup de talles mais peu d'inflorescences au moment de cette observation, et sont vigoureuses et élevées présentent de fortes valeurs de y_2 . Ainsi le groupe 4 manifeste en culture à Adiopodoumé une faible vigueur végétative, par contre 21 est la plus vigoureuse. Les populations de basse côte sont meilleures de ce point de vue que les variétés du Nord. Les constellations obtenues par les distances se trouvent à peu près convenablement situées dans cette représentation bidimensionnelle. y_2 isole surtout le groupe 21. Il faudrait probablement atteindre y_1 pour que 23 sorte de la constellation de basse côte.

La représentation des groupes selon les deux axes y_1 et y_2 coïncide approximativement avec la disposition géographique des prélèvements, tout du moins dans la limite

des constellations séparables statistiquement. La composante y_1 correspond à l'axe Sud-Nord et y_2 à Ouest-Est. Ainsi du Sud au Nord, la différenciation du *P. maximum* de type II se fait dans le sens d'une précocité plus grande et d'une réduction du format de chaque talle. Un gradient climatique très net Sud-Nord correspond à un raccourcissement de la saison des pluies et à une diminution de la pluviométrie. On conçoit assez aisément que la sélection naturelle a travaillé dans le sens d'une meilleure adaptation des divers écotypes par les modifications morphologiques et de croissance observées. De façon analogue, de Sassandra à la frontière du Ghana, l'humidité atmosphérique annuelle augmente, ainsi que la pluviométrie. Dans ces conditions, des écotypes aux touffes volumineuses peuvent se maintenir plus aisément vers l'Est.

V. DISCUSSION — HYPOTHÈSES INTERPRÉTATIVES

L'analyse des descendance par graines et l'observation des populations naturelles mettent toutes deux en évidence une caractéristique remarquable : l'*homogénéité*. Celle-ci n'est perturbée, dans le cas des descendance, que par l'apparition de plantes exceptionnelles. Parmi les populations naturelles, il existe également des exceptions (colonies de plantes isolées), mais en outre, à l'intérieur de l'homogénéité *qualitative* dominante, une différenciation *quantitative* orientée apparaît.

Quelles sont les hypothèses interprétatives cohérentes susceptibles de rendre compte de cet ensemble d'observations ?

A. Reproduction par graines.

Nous examinerons successivement diverses possibilités :

1° Situation d'une plante autogame subissant une légère allopollinisation.

L'homogénéité des 98% de la descendance et leur identité au parent peuvent faire penser à la descendance d'une plante autogame stricte. Les 2% de hors-types pourraient être dus soit à des accidents chromosomiques et des mutations, soit à des fécondations croisées accidentelles dont on ne voit pas comment elles auraient pu avoir lieu étant donné les précautions prises. L'interprétation des mutations au sens large¹ ne permet vraisemblablement pas de rendre compte d'un taux aussi élevé que 2%. Il faut encore faire appel à un autre processus biologique pour expliquer l'apparition constante des hors-types à 48 chromosomes.

2° Situation d'une descendance en majorité parthénogénétique.

Si le parent femelle possède un mécanisme parthénogénétique strict : méiose réductionnelle suivie d'un doublement chromosomique conduisant sans fécondation à la réalisation d'un embryon, il est possible d'expliquer les descendance observées comme suit :

- .. si parthénogenèse fréquente avec un faible taux (2%) de fécondation normale :
- . le parent femelle ayant au départ un taux élevé d'homozygotie, les 2% ne peuvent être le résultat d'une autofécondation qui serait génétiquement équivalente à la parthénogenèse. Il est cependant possible d'interpréter la présence des hors-types à 48 par la fécondation de l'oosphère réduite ayant subi un doublement avant la fécondation.

¹ Nous entendons, par là, tout remaniement de structure allant de la mutation ponctuelle jusqu'aux divers accidents chromosomiques.

. si le parent femelle était au départ hétérozygote, la descendance parthénogénétique devrait être variable.

.. si parthénogenèse rare avec un taux d'autogamie élevé, l'homogénéité des 98% des descendance serait semblable à celle d'une lignée pure à peu près fixée et les 2% des hors-types parthénogénétiques mettraient en évidence un résidu d'hétérozygotie cachée (système de létaux balancés). Les hors-types à 48 chromosomes sont interprétables comme dans la situation à parthénogenèse fréquente et devraient présenter une légère variabilité, du même ordre que les hors-types à $2n = 32$.

3° Situation d'une descendance en majorité apomictique (apomixie aposporée).

L'extraordinaire homogénéité des 98% des descendance (plus grande qu'à partir d'une multiplication végétative par éclats) et l'identité avec le parent femelle suggèrent aisément un mode de formation des grains sans réduction chromatique, ni fécondation. Les 2% de hors-types pourraient être dus à des mécanismes faisant intervenir soit une reproduction sexuée normale, soit une fécondation d'une oosphère non réduite. Dans ces deux derniers cas, les deux noyaux polliniques interviennent, l'un pour féconder l'oosphère (réduite ou non), l'autre s'unissant au noyau polaire (ou aux 2 dans le cas d'un sac sexué). Dans le cas de l'apomixie, seul le deuxième noyau pollinique intervient en s'unissant au noyau polaire pour donner l'albumen.

Les résultats de ces mécanismes sont résumés dans le tableau théorique ci-dessous. La case des plantes invariables ne peut correspondre à aucune observation ; elle résulte seulement du modèle d'apomixie aposporée.

Fécondation

		réussie +	échouée —
méiose ♀	réussie +	Hors-type sexué à $2n = 4 \quad x = 32$	Plante à 16 ou à 32 après parthénogenèse inviable
	échouée —	Hors-type à $32 + 16 = 48$ ↑ ↑ oosphère noyau mâle	Développement apomictique $2n = 32$ identique au parent

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 $2n = 32$.

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 sans embryon observées (0 à 2%) peuvent correspondre à la situation où la méiose réussit (réalisation d'un sac embryonnaire normal) et la fécondation de l'oosphère échoue. Celle des noyaux polaires ayant lieu normalement, conduit à la formation de l'albumen.

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, ce qui a été 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.

On peut estimer à l'aide des fréquences des plantes exceptionnelles dans les descendance, les probabilités de réalisation de chacun des deux événements méiose et fécondation en supposant que les deux phénomènes sont stochastiquement indépendants. Cette indépendance peut être mise en doute, la probabilité de réussite de la fécondation d'une oosphère réduite étant peut-être plus grande que celle d'une oosphère non réduite.

Les conclusions du calcul, dans le cas de l'indépendance, sont cependant intéressantes. Elles conduisent à estimer la fréquence des sacs embryonnaires réduits à 75%, et la fréquence d'échec de la fécondation à 99,5%.

La fréquence des hors-types sexués calculée à partir de ces deux valeurs serait : $0,5\% \times 75\% = 0,375\%$; celle des types apomictiques $99,5 \times 25\% = 23,9\%$; celle des hors-types à $48 : 25\% \times 0,5\% = 0,125\%$. La stérilité due à une fécondation qui ne se réaliserait pas (stérilité pollinique, soit génétique, soit due aux conditions du milieu lors de la pollinisation) correspondrait environ au triple de l'effectif des graines récoltables. Il s'y rajoute évidemment toutes les stérilités dues aux échecs du développement, soit intraovulaires, soit embryonnaires et postembryonnaires.

Notons que WARMKE (1954) a observé une fréquence de sacs embryonnaires réduits finalement assez élevée, du même ordre que la fréquence donnée, plus haut, au paragraphe III.A.1.b (10 sacs réduits pour 40 observés).

Les résultats de ce calcul rapide ont une grande importance du point de vue des hypothèses de travail. La possibilité du rôle prépondérant de la fécondation déplace le problème de l'analyse du processus de remplacement des cellules réduites à celui de l'analyse des conditions de la pollinisation, de la stérilité pollinique, des incompatibilités pollen-stigmates.

L'étude expérimentale est peut-être plus facile au niveau de la pollinisation qu'au niveau du sac embryonnaire difficile à atteindre.

4° Conclusions.

Deux hypothèses semblent assez compatibles avec les résultats de l'analyse des descendance :

- 1° Une parthénogenèse assez rare en situation d'autogamie presque absolue ;

2° Une apomixie aposporée liée à quelques réussites de la reproduction sexuée normale (apomixie facultative).

La deuxième hypothèse a le mérite de correspondre à des observations cytologiques nettes, alors que rien n'apporte d'argument plus particulièrement favorable à l'hypothèse 1.

B. Les populations naturelles.

Il convient de séparer deux niveaux d'observation, l'étude qualitative globale des populations naturelles d'une part, la différenciation quantitative intérieure au type dominant II, de l'autre.

1° *Etude globale* (détaillée dans PERNÈS et COMBES, 1968).

Celle-ci donne une description très proche de l'analyse des descendance. L'homogénéité qualitative des populations soit de type I, soit de type II, correspond très bien à l'homogénéité des descendance apomictiques ; les populations à $2n = 38, 40$ et 48 peuvent apparaître comme des descendance exceptionnelles, obtenues comme il a été dit plus haut.

Nous pouvons supposer que les deux types pourraient correspondre soit à 2 génotypes issus l'un de l'autre par reproduction sexuée accidentelle (fréquence 2%), soit, plus vraisemblablement, à deux introductions distinctes, de l'espèce, en Côte-d'Ivoire.

2° *Différenciation quantitative du type dominant, type II.*

La sélection naturelle semble avoir agi au niveau précédent en éliminant les plantes exceptionnelles défectueuses. Elle est probablement intervenue également pour structurer de façon aussi précise les phénotypes des populations de type II. Les sources de variation à partir desquelles la sélection naturelle a travaillé ces populations peuvent être :

1° Des mutations géniques (polygènes responsables de variations individuellement inobservables) ;

2° Des modifications du fonctionnement du génotype (on a montré l'existence d'une variation propre au mode de multiplication par éclat).

α) MODIFICATIONS DANS LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE.

Les analyses statistiques, particulièrement l'étude des composantes principales, ont montré que l'hétérogénéité quantitative à l'intérieur des populations de type II qualitativement homogènes, est assez précisément orientée suivant les gradients naturels de la Côte-d'Ivoire. L'essai expérimental étant réalisé dans le milieu Adiopodoumé, les groupes y étant préalablement soumis à plusieurs temps de culture et de repiquage, on peut penser que les différences phénotypiques observées reflètent une différenciation des génotypes.

L'espèce *P. maximum*, sous l'aspect du type dominant II, développe ainsi en Côte-d'Ivoire un système génétique qui conduit à une variabilité faible mais très précisément structurée par les conditions de milieu. Cette structure de population pourrait être la conséquence d'un mode de reproduction sexuée strictement autogame, les modifications progressives observables le long des gradients géographiques étant attribuables à des mutations rapidement sélectionnées du fait de l'autogamie. L'apomixie aposporée

permet également de rendre compte de cette structure de population. Il est vrai qu'auto-gamie et apomixie, tous deux systèmes de reproduction uniparentale, sont généralement considérés comme des mécanismes permettant à la sélection d'être très efficace, ce qui donne à l'espèce la possibilité d'installer, rapidement, dans chaque niche disponible, le clône le mieux adapté (l'apomixie étant cependant plus rapide). Il est possible que le choix entre autogamie et apomixie dépende des caractéristiques de variation temporelle du milieu. Un mécanisme permettant le maintien de l'hétérozygotie serait plus avantageux dans un milieu où se succèderaient régulièrement plusieurs niches, les plantes hétérozygotes possédant une plus grande homéostasie. Ceci pourrait être un argument en faveur de l'apomixie dans les conditions de milieu de Côte-d'Ivoire où périodiquement alternent saison sèche et saison humide, les génotypes manifestant une grande pérennité du fait de la facile multiplication végétative naturelle par marcottage ou bouturage.

A l'intérieur des populations de type I, beaucoup moins répandues que celles du type II, un essai analogue a été conduit ; quantitativement, toutes les touffes dont la descendance clonale a été comparée se sont révélées statistiquement identiques, sauf une qui se montrait légèrement plus précoce et appartenait à une population un peu plus isolée. La touffe issue de *Sassandra* ne présentait aucune particularité quantitative ce qui est en accord avec l'hypothèse d'une introduction humaine récente.

Il est possible que les populations de type I soient contrôlées par un même mécanisme de différenciation que pour le type II, mais celui-ci se manifestant à une échelle géographique beaucoup plus réduite, il n'a pu s'exprimer de façon notable.

β) MODIFICATIONS DU FONCTIONNEMENT DES GÈNES.

Que l'on envisage l'autogamie ou l'aposporie, on sous-entend nécessairement une modification au niveau du génome proprement dit. Néanmoins il est aussi pensable que ce dernier n'ait pas subi de transformation dans sa structure mais dans son fonctionnement.

De nombreux exemples cités dans R. NOZERAN (1968) montrent que : « Au fur et à mesure de la croissance de la plante à partir de la germination de la graine, on reconnaît, dans le fonctionnement des méristèmes, des modifications qui sont le fruit d'interactions à des niveaux divers et dont certaines aboutissent à des différenciations qui, une fois acquises, sont automaintenues ». De telles différenciations automaintenues pourraient être retenues par la sélection naturelle au cours de l'évolution des populations.

Au cours des multiplications végétatives répétées, par stolonnement ou éclatement, il y a eu « vieillissement » du système métabolique, modifiant le milieu intérieur de la plante (qui joue probablement un grand rôle dans la régulation génétique). L'expression génétique ainsi régulée a pu donner des formes mieux adaptées aux conditions locales, d'où une modification quantitative du phénotype, le génotype restant inchangé. Le passage par la graine pourrait alors, en « rajeunissant » le système, permettre au génome de retrouver toutes, ou partie de ses potentialités primitives d'adaptation à divers milieux. Les jeunes plantes obtenues présenteraient alors le même génotype quelle qu'ait été l'évolution antérieure des plantes au niveau de la multiplication végétative, c'est-à-dire quel que soit le point de récolte.

Un schéma analogue a été proposé par MATHER et SINKS (1958) pour *Aspergillus glaucus* ainsi que par BREESE, HAYWARD et THOMAS (1965) pour *Lolium perenne* ; chez cette espèce, ces auteurs ont pu réaliser une sélection somatique pour l'aptitude au tallage.

Il va de soi que, dans cette hypothèse, il est indispensable de refaire l'étude réalisée sur éclats de souche, en partant de graines. L'identité ou non des résultats obtenus, infirmera ou non cette hypothèse.

Celle-ci a, cependant, plusieurs arguments en sa faveur ;

1° Il est clair que, sur une touffe même jeune qui n'a subi, en fait de multiplication végétative, qu'un tallage important, toutes les talles ne sont pas équivalentes.

Il a pu être noté une décroissance régulière dans le nombre de nœuds, et dans les taux de production de thalles-filles avec l'âge des thalles. Les dimensions de ces dernières et celles des inflorescences qu'elles portent semblent également décroître.

Donc, le même génome, au bout d'un certain nombre de replications, et n'étant plus soumis aux mêmes influences d'origine exo- ou endogène ne fonctionne plus exactement de façon identique ;

2° Cependant, les graines récoltées en un endroit quelconque de la plante donneront naissance à de nouveaux pieds parfaitement identiques ;

3° Si l'on compare les plantes en place, des types I et II, il est clair que la reproduction végétative par marcottage ne joue un rôle de quelque importance, que dans le type II. Si l'on rapproche ceci de l'impossibilité de mettre en évidence une variabilité quelconque dans le type I, on peut donc penser que la rareté relative de la multiplication végétative (au sens strict), n'a pas permis au fonctionnement du génome d'évoluer de façon importante. Néanmoins, ceci est sans doute accentué du fait de la faible étendue de l'aire de répartition de ce type, ce qui se traduit par une homogénéité relativement grande dans cette aire.

CONCLUSIONS

L'étude fait converger les trois analyses suivantes : études cytologiques des nombres chromosomiques et des sacs embryonnaires, observation des descendances par graines autopollinisées et des multiplications par éclats de souche, analyse statistique de la différenciation des populations naturelles.

L'hypothèse de la formation des graines par apomixie facultative (de taux de sexualité faible, 2%) rend bien compte de l'homogénéité globale des descendances et des populations naturelles ivoiriennes ; l'observation d'une fréquence élevée de sacs embryonnaires non réduits permet d'étayer cette hypothèse et d'écarter la possibilité d'autogamie avec parthénogenèse. Les plantes ou populations exceptionnelles ont leur origine dans la fécondation des sacs sexués.

La multiplication par éclats de souche crée davantage de variabilité que la multiplication par graines apomictiques. Cette variabilité n'apparaît qu'au niveau de la variation quantitative à l'intérieur d'un même phénotype *qualitatif*.

Les populations ivoiriennes du phénotype qualitatif dominant II, cultivées de façon homogène à Adiopodoumé, montrent une différenciation *quantitative* finement structurée suivant les gradients géographiques naturels de la Côte-d'Ivoire. L'origine des populations et certaines de leurs caractéristiques quantitatives sont étroitement associées.

Cette structure des populations ivoiriennes est rendue possible par le mode de reproduction apomictique qui empêche l'apparition d'une forte variabilité qualitative. Ainsi la sélection naturelle peut seulement modifier graduellement le phénotype de base

soit à partir de mutations aboutissant à des microvariations quantitatives, soit à partir des modifications du fonctionnement du génotype au cours du marcottage naturel dans les populations.

REMERCIEMENTS

Ces recherches ont été entreprises sous la direction des Professeurs NOZERAN¹, DEMARLY¹, et KAMMACHER², que nous sommes heureux de remercier ici pour leurs nombreux conseil et encouragements.

Nous remercions également le Professeur G. MANGENOT qui a bien voulu revoir notre manuscrit.

Manuscrit reçu le 22 octobre 1969

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOGDAN (A.V.) — 1963 — A note on breeding behaviour of *Panicum maximum* in Kenya. *Trop. Agric.*, **40**, 313-314.
- BRESE (E.L.), HAYWARD (M. D.), THOMAS (A. C.) — 1965 — Somatic selection in Perennial ryegrass. *Heredity*, **20** (3), 367-379.
- BROWN (W. V.), EMERY (W. H. P.) — 1958 — Apomixis in the Gramineae : *Panicoideae*. *Amer. J. Bot.*, **45**, 253-263.
- GUILLAUMET (J. L.) — 1967 — Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire), 267 p. *Mémoire O.R.S.T.O.M.*, n° 20. Paris.
- MATHER (K.), JINKS (J. L.) — 1958 — Cytoplasm in sexual reproduction. *Nature*, **182**, 1188-1190.
- MOTTA (M. S.) — 1953 — *Panicum maximum*. *Empire J. exper. Agric.*, **21**, 81, 33-41.
- NOZERAN (R.) — 1968 — Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. hortic. suisse*, **41**, 247-258.
- PERNÈS (J.) — 1965 — Indications sur les méthodes et les hypothèses de travail pour l'étude de la structure et de la différenciation de l'espèce *Panicum maximum*. *Rapport O.R.S.T.O.M.* non publié.
- PERNÈS (J.), COMBES (D.) — 1968 — Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits. *Rapport O.R.S.T.O.M.* non publié.
- SNYDER (L. A.), HERNANDEZ (A. R.), WARMKE (H. E.) — 1955 — The mechanism of apomixis in *Pennisetum ciliare*. *Bot. Gaz.*, **116** : 209-221.
- TALIAFERRO (C. M.), BASHAW (E. C.) — 1966 — Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. *Trop. Sci.*, **6** (5), 473-476.
- WARMKE (H. E.) — 1951 — Cytotaxonomic investigations of some varieties of *Panicum maximum* and of *P. purpurascens* in Puerto Rico. *Agron. J.*, **43** : 143-149.
- WARMKE (H. E.) — 1954 — Apomixis in *Panicum maximum*. *Amer. Bot. J.*, **41** : 5-11.

¹ Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale de la Faculté des sciences d'Orsay (Essonne) France, associé au Centre national de la Recherche scientifique et, pour M. DEMARLY, Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Versailles.

² Laboratoire de botanique, faculté des Sciences d'Abidjan (R.C.I.).