Biologie et populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq.

Jean PERNÈS
C.N.R.S. Laboratoire de Physiologie Pluricellulaire 91190 Gif-sur-Yvette (France)

Daniel COMBES
Unité de Génétique et de Biologie Végétale, Faculté des Sciences, Campus Universitaire, Tunis

Régine RÉNÉ-CHAUME, Yves SAVIDAN
Centre ORSTOM d'Adiopodoumé B.P. 20. Abidjan (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Cet article analyse l'hérédité de l'apomixie chez Panicum maximum *et les structures génétiques de certaines de ses populations. Les tétraploïdes naturels sont des apomictiques facultatifs (taux de sexualité d'environ 3%). De rares plantes diploïdes sexuées ont été trouvées dans des populations centrales. Les croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques donnent 1/2 hybrides sexués, 1/2 hybrides apomictiques. Le taux de sexualité, mesuré soit par le taux de hors-types soit par le taux de sacs embryonnaires réduits est partiellement sous contrôle génétique.*

Les populations naturelles des plantes apomictiques sont de structure très simple si elles sont marginales et très semblables à des populations de type allogame si elles sont dans la zone centrale. Les populations diploïdes et tétraploïdes apomictiques de la zone centrale montrent le même type de variabilité allogame continue.

L'analyse génétique des plantes diploïdes et des hybrides entre tétraploïdes sexués et apomictiques montre qu'il y a une continuité de génomes des plantes diploïdes sexuées aux plantes apomictiques tétraploïdes bien qu'il y ait une nette séparation entre sexués et apomictiques naturels de fait de la ploïdie.

En définitive on pose les questions suivantes : pourquoi les tétraploïdes sexués sont-ils dans les populations naturelles si rares qu'on n'en ait jamais découvert un seul? Pourquoi le taux de sexualité est-il si uniformément bas chez les apomictiques naturels? Pourquoi les populations centrales apomictiques et sexués se ressemblent-elles tant malgré des modes de reproduction si différents ?

ABSTRACT

This paper analysed the heredity of apomixis in Panicum maximum, *and the genetic structures of some of its populations. Naturel tetraploid plants were facultative apomict (sexual rate about 3%). Exceptional diploid sexual plants occured in central populations. Hybridizations between tetraploid sexual plants and tetraploid apomict plants gave 1/2 sexual hybrids and 1/2 apomict hybrids. The sexual rate measured either by the off type rate or by the reduced embryo sac rate is partialy under genetic control.*

The natural populations of apomict plants were of a very simple structure if they were marginal, and quite similar to populations of allogamous plants if they were in the central area. The populations of diploid plants and tetraploid apomict plants in the central area shew the same continuous and allogamous variability type.

The genetic analysis of diploid plants and of tetraploid hybrids between sexual tetraploid and apomict tetraploid plants demonstrated that there was a continuity of genoms from sexual diploid to apomict tetraploid plants although there was a clear cut separation between sexual and apomict natural plants because if the ploidy level.

Finaly the following questions are asked : why were sexual tetraploid in natural populations so rare that we never found one? Why were the sexual rate of natural apomict plants so low and so homogenous although it could be variable? Why looked the central apomict populations like the central sexual populations although the reproductive mode was so different?

Bien que le *Panicum maximum* ait pour nom « herbe de Guinée » son centre d'origine se situe probablement en Afrique de l'Est. Au Kenya et en Tanzanie nous avons trouvé d'autres espèces du groupe des « maximae ». Ce sont *Panicum infestum* et *Panicum trichocladum*. Certains phénotypes récoltés dans les populations naturelles ressemblent à des hybrides interspécifiques entre *P. maximum* et *P. infestum* ou *P. trichocladum* respectivement. Le complexe des « maximae » est un complexe agamique, les plantes ont généralement pour mode de reproduction l'apomixie facultative et leur nombre chromosomique est

2n = 32. Nous avons découvert des populations naturelles où des plantes avaient 2n = 16 chromosomes. chacune était entièrement sexuée (COMBES et PERNÈS, 1970). Le phénotypique de ces dernières plantes ne se distingue visuellement nullement des plantes voisines à 2n = 32.

Nous essaierons d'analyser ici les déterminismes génétiques de l'apomixie et les relations entre génomes sexués et apomictiques telles qu'elles apparaissent à travers les populations naturelles et les hybrides expérimentaux.

1. MODE DE REPRODUCTION

1.1. L'APOMIXIE FACULTATIVE CHEZ LES *Panicum maximum* NATURELS

Quelque soit leur nombre chromosomique (2n = 16 excepté) les *Panicum* naturels produisent leurs graines par apomixie facultative. Ce mode de reproduction peut être détecté soit par l'observation directe des descendants d'une plante, soit par l'analyse de la formation des sacs embryonnaires.

L'observation d'une descendance montre au vu des phénotypes deux sortes de plantes :

a) Celles qui ressemblent étroitement à la plante mère.

b) Les autres qui ne se ressemblent ni entre elles ni à la plante mère, et qu'on appelle « hors-types» (H.T. est la proportion de hors-types).

Le tableau I rapporte différentes valeurs de H.T. observées par WARMKE (1954), BOGDAN (1963) et nous-mêmes :

TABLEAU I

TAUX DE HORS-TYPES OBSERVÉS SUR DIFFÉRENTES VARIÉTÉS NATURELLES DE *PANICUM MAXIMUM*

Variété	*Auteurs*	*Nombre de descendants observés*	*H.T.*
Common guinea	WARMKE (1954)	1 365	4,7
Common guinea	WARMKE (1954)	1 106	2,6
Common guinea	PERNÈS-COMBES (1970)	551	4,0
Gramalote	WARMKE (1954)	1 103	1,3
Type II	PERNÈS-COMBES (1970)	291	3,1
309*	PERNÈS-COMBES (1970)	220	1,4
T 19**	COMBES (1972)	1 008	3,9
T 25	COMBES (1972)	103	5,0
Moyenne sur 9 variétés	BOGDAN (1963)	520	1,2

* 309 est voisin du type Gramalote et des variétés G3, G23, et 57 dont il sera question plus loin..

** T19 est un hybride interspécifique naturel présumé entre *P. maximum* et *P. infestum*.

L'étude des sacs embryonnaires et de leur formation montre qu'il existe chez les plantes apomictiques deux types de sac les uns à 8 noyaux, les autres à 4 noyaux (pas d'antipodes et un seul noyau polaire). WARMKE a pu compter 16 chromosomes pour les noyaux d'un sac ayant des antipodes et 32 chromosomes dans plusieurs sacs à 4 cellules. Il est généralement accepté que les sacs à 4 noyaux soient non réduits, par contre certains auteurs (WARMKE lui-même, JAVIER (1970)) doutent que les sacs à 8 noyaux soient tous réduits. Cette incertitude a pour origine l'absence de liaison directe, chez les apomictiques, naturels, entre le taux de hors-types et le taux d'ovaires à sac embryonnaire unique à 8 noyaux. Nous reviendrons plus loin sur la liaison possible entre ces deux taux. Néanmoins les plantes apomictiques sont caractérisées par la présence de sacs embryonnaires à 4 cellules, sans antipodes et très souvent par l'existence de plusieurs sacs (éventuellement de types différents) dans un même ovaire[1]. Les plantes diploïdes

TABLEAU II

FRÉQUENCE DES OVAIRES A SAC UNIQUE A 8 NOYAUX

Les observations de COMBES et WARMKE ont été faites par coupes, celles de SAVIDAN utilisent la technique de HERR (microscopie en contraste de phase sans coupe).

Variétés	*Auteurs*	*Nombre d'ovaires observés*	*S*
Common guinea	WARMKE	111	27,9
Common guinea	COMBES	40	25,0
Common guinea	SAVIDAN	155	22,6
Gramalote	WARMKE	57	0
G 3*	SAVIDAN	119	0,8+
G 23	SAVIDAN	133	4,5
K 85	COMBES	16	12,5
K 76	SAVIDAN	123	12,2
K 133	SAVIDAN	119	3,4
K 77**	SAVIDAN	145	7,6
P. infestum	SAVIDAN	116	2,6
K 211	SAVIDAN	112	1,8
G 41***	SAVIDAN	76	26,3
Moyenne sur 6 variétés	JAVIER	387	36,2

* Variétés proches du type Gramalote.

** Hybride interspécifique naturel présumé entre *P. maximum* et *P. infestum*.

*** Variétés « trichoglumes».

\+ Des sacs embryonnaires à 8 noyaux existent plus nombreux dans les ovaires à sacs multiples (28 sacs à 8 noyaux sur 221 sacs observés).

[1] Plusieurs analyses cytologiques sont possibles, WARMKE, COMBES et JAVIER utilisèrent des coupes ; des techniques par écrasement et par observation en contraste de phase, dérivées de HERR (1971) permettent des observations beaucoup plus rapides et plus sûres.

(2n = 16), sexuées (d'après les analyses génétiques, Cf. C. 11) ne possèdent toujours qu'un seul sac par ovaire et celui-ci est à 8 cellules (avec 2 noyaux polaires et des antipodes).

S′ est le taux d'ovaires à sac unique à 8 noyaux.

Le tableau II rapporte différents taux observés chez des apomictiques naturels. S′ est généralement très supérieur à H.T. (comparer au tableau I).

1.2. Les Panicum maximum sexués et leurs hybrides avec les plantes apomictiques

Les plantes diploïdes (2n = 16) sexuées, constituent des rares populations naturelles en Afrique de l'Est (Cf. paragraphe 2).

Par traitement à la colchicine soit de graines (plantes S_1T et S_2T à partir de graines du diploïde K189) soit de bourgeons (T35T, T44T, T34T, K189T) les plantes diploïdes obtenues ne possèdent que des ovaires à sacs embryonnaire unique à 8 noyaux. Leur descendance hétérogène confirme qu'elles sont entièrement sexuées.

L'utilisation du pollen fonctionnel des apomictiques permet d'étudier les hybrides entre plantes femelles tétraploïdes sexuées et parent mâle apomictique. Le tableau III donne le nombre de plantes hybrides apomictiques (existence de sacs à 4 noyaux) et sexuées (que des ovaires à sac unique à 8 noyaux).

Tableau III

NOMBRE D'HYBRIDES SEXUÉS ET APOMICTIQUES ISSUS DU CROISEMENT D'UN TÉTRAPLOIDE SEXUÉ PAR UN APOMICTIQUE.

Parent femelle sexué	*Parent mâle apomictique*	*Hybride apomictique plantes ayant des sacs à 4 noyaux*	*Hybride sexué plantes n'ayant jamais de sacs à 4 noyaux*
K 189.T	267	1	1
K 189.T	G 23	4	5
K 189.T	G 3	14	14
S_1.T	G 3	3	4
T 44.T	57 ~ G 3	3	3
P2 (hybride)	57	40	34
Parent ♂ apomictique T19, 36,5	Parent ♂ sexué hybride P2	5	4

Un hybride sexué (P2) issu du croisement K189T × G23 a été à son tour utilisé dans un tel croisement, (Cf. tabl. III). Il a été également utilisé comme parent mâle dans un croisement réciproque où le parent femelle T19, 36,5 était un apomictique sélectionné pour son taux élevé de hors-type (Cf. tabl. III).

Enfin, une plante hybride sexuée issue du croisement P2 × 57 a été librement pollinisée par ses plantes sœurs (dont la moitié était sexuée, l'autre moitié apomictique). Parmi les descendants observés 12 étaient apomictiques, 35 sexuées (soit 1/4, 3/4).

Tous ces résultats s'accordent avec une disjonction 1/2, 1/2 dans la descendance de croisements sexué x apomictique. Les résultats de la pollinisation libre peuvent s'interpréter en admettant que la moitié des pollens est issue de plantes sexuées et l'autre moitié de plantes apomictiques. Les pollens issus de plantes apomictiques seraient en disjonction 1/2 sexué; 1/2 apomictique; les pollens issus de plantes sexuées seraient tous porteurs du caractère sexué. Il ne semblerait pas qu'un hybride sexué garde un souvenir de son origine apomictique en ce qui concerne cette disjonction.

1.3 Variations de H.T. et S. chez les apomictiques

Le tableau I a montré la stabilité de H.T. (entre 1 et 5% chez les apomictiques naturels), et le tableau II des valeurs de S inférieures à 40%.

Ces résultats ne tiennent plus lorsqu'on considère des apomictiques, obtenus soit dans les hors-types des plantes apomictiques, soit comme hybrides apomictiques dans les croisements sexué x apomictique.

Le tableau IV donne diverses valeurs de H.T. ainsi obtenues :

Tableau IV

TAUX DE HORS-TYPES OBTENUS A PARTIR DE HORS-TYPES APOMICTIQUES OU D'HYBRIDES APOMICTIQUES, EN AUTOPOLLINISATION OU EN POLLINISATION LIBRE PAR DES PLANTES SŒURS.

Variétés		*Nombre de plantes observées*	*H.T. (%)*
Hors types hexaploïdes de Common guinéa	H 1	138	13,9
	H 8	238	19,6
Hors types de T 19	37,1	84	4,0
	35,9	98	19,0
	36,5	104	44,0
	36,10	90	38,0
Hors types T 19; 36,5	8,10	100	44,6
	7,8	100	46,8
	10,2	100	24,0
	5,10	100	13,0
Hors types de T 19, 36,5 8,10 et 7,8		160	40,6
Hybrides apomictiques issues du croisement K 189 T × G 23	P 3	140	29,3
	P 4	150	24,7
	P 6	206	37,1

Le taux de hors-type le plus élevé a été obtenu lorsque les descendances observées ont été issues de parcelles d'isolement où T19, 36,5 a été pollinisé par les tétraploïdes sexués (P2, K189T, S2T, T35T) d'un phénotype très différent. Les hors-types étaient alors de deux catégories ceux correspondant aux hors-types habituels observés après autopollinisation d'une part et des hors-types hybrides d'autre part. Ces résultats sont donnés dans le tableau V.

TABLEAU V

TAUX DE HORS-TYPE DE T 19 36,5 POLLINISÉ EN PARCELLES D'ISOLEMENT PAR 4 TÉTRAPLOIDES DIFFÉRENTS

Pollinisateur	*Nombre de plantes observées*	*Total H.T.*	*H.T. de même type*	*H.T. hybride*
K 189 T	216	56,9	30,1	26,8
P 2	101	66,3	25,7	40,6
T 35 T	176	61,4	37,5	23,9
S_2 T	206	54,4	25,7	28,6

Ainsi le taux de hors-types est sous contrôle génétique (accroissement et transmission à travers des générations successives de hors-types) et dépend des pollinisateurs. Il est relativement élevé (30%) chez les hybrides apomictiques de première génération.

Le taux de sacs à 8 noyaux (S) a été étudié chez différents hors-types et hybrides.

Ces valeurs sont résumées dans le tableau VI.

TABLEAU VI

TAUX D'OVAIRE A SACS UNIQUES A 8 NOYAUX (S)

Variétés	*Nombre d'ovaires observés*	S %
T 19 36,5	275	77,5
Hors-types hybrides apomictiques issus de T 19, 36,5 pollinisés par des sexués		
T 19, 36,5 × T 35 T	30	96,7
T 19, 36,5 × P 2 (1)	35	74,3
T 19, 36,5 × P 2 (2)	29	72,4
Hybrides apomictiques issus de croisements sexué x apomictique		
K 189 T × 267	14	28,6
K 189 T × G 3	224	23,2
P2 × 57 (hybride 3 voies)	744	16,4
(P2 × 57) × (P2 × 57) sexué apomictique	273	10,6

L'accroissement de H.T. chez T19, 36,5 est accompagné par un accroissement important de S. Chez les hors-types hybrides de T19 ; 36,5 S reste élevé et peut approcher 100%, la plante est encore apomictique facultative mais il faut une analyse importante pour le déceler. Par contre, chez les hybrides apomictiques la valeur S n'est pas supérieure à celle des apomictiques naturels, S semble décroître au fur et à mesure des croisements en retour sur le géniteur apomictique G 3 ou 57 (dernière partie du tableau VI).

Il semble qu'il y ait un lien entre H.T. et S, mais celui-ci pourrait être obscurci par le fait qu'un même S peut se traduire par des valeurs de H.T. différentes suivant l'aptitude de la plante-mère à donner des hors-types viables et équilibrés. Les plantes hors-types ou hybrides auraient une meilleure propension à exprimer leur taux de hors type potentiel qui serait proche de S.

2. STRUCTURES DES POPULATIONS NATURELLES

Les populations naturelles de *Panicum maximum* sont constituées soit de petits îlots de quelques 1 000 m², soit de bandes linéaires de plusieurs kilomètres en bords de routes ou de rivières, soit de véritables savanes très étendues. Dans les zones marginales de l'Afrique de l'Est, ou dans d'autres pays d'Afrique où les *Panicum* semblent plus récemment implantés, les populations paraissent constituées par un seul clone, ou parfois plusieurs clones bien distincts et peu nombreux. Par contre dans les zones centrales on a l'impression d'une variabilité plus confuse, construite par de nombreux phénotypes distincts mais peu définis. 275 plantes échantillonnées en Afrique de l'Est dans ces diverses zones étaient toutes tétraploïdes (2n = 32) et apomictiques (H.T. ≃ 3%), à l'exception d'une seule, K189 qui était diploïde et sexuée. Ainsi au même mode de reproduction étaient associées des structures de variabilité très diverses.

Pour schématiser objectivement ces différentes structures nous représenterons les diverses classifications qui peuvent être faites des plantes échantillonnées dans une zone donnée, en utilisant divers algorithmes de classification et diverses séries de caractères. Les mesures et observations sont faites toutes dans les mêmes conditions de milieu à partir des multiplications végétatives ou des descendances apomictiques des plantes échantillonnées. Si les différentes séries de classifications d'un même ensemble de plantes donnent des groupements identiques, c'est que les phénotypes observés correspondent à des entités bien définies et distinctes. Si par contre des groupes stables ne se définissent pas nettement c'est que les caractères peuvent être indifféremment distribués dans les divers phénotypes et que les associations de phénotypes dépendent des recombinaisons des différents caractères observés.

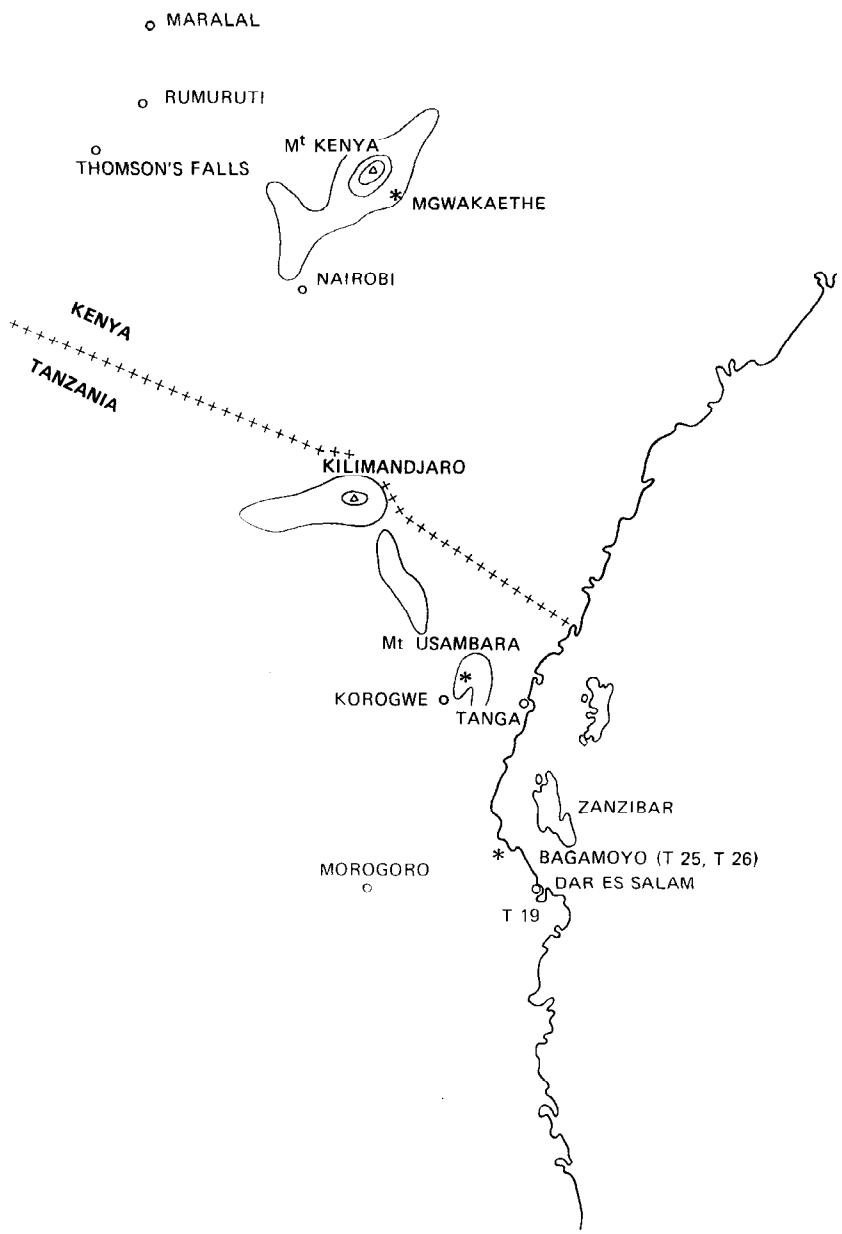

Fig. 1. — Carte d'Afrique de l'Est.

2.1. Homogénéité et discontinuité des populations marginales, hétérogénéité continue des populations centrales

L'exemple des populations de Maralal montre, fig. 1 et 2, une même structure lisible aussi bien à partir d'une série de mesures (12 caractères quantitatifs) fig. 1 que d'une série de 50 caractéristiques différentes. Thomson's Falls et Maralal sont deux deux régions bien séparées et les populations ont été échantillonnées entre ces deux points extrêmes.

Dans la région de Mgwakaethe une population polymorphe a été observée, avec seulement 4 ou 5 phénotypes bien distincts, dont l'un peut être classé comme *P. infestum* et un autre semble un hybride interspécifique entre cet *infestum* et les autres phénotypes *P. maximum*. Ces phénotypes sont appelés types C (analogues à T19). Les figures 3, 4 et 5 montrent les différentes classifications obtenues. Ce sont

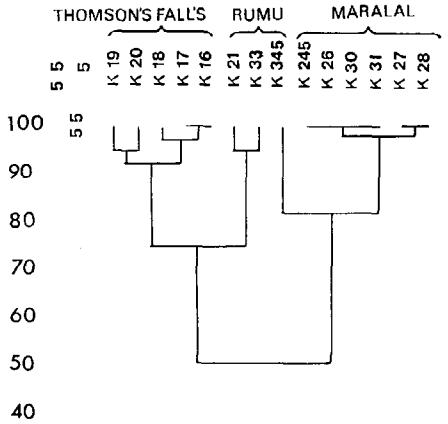

Fig. 2. — Caractères quantitatifs.

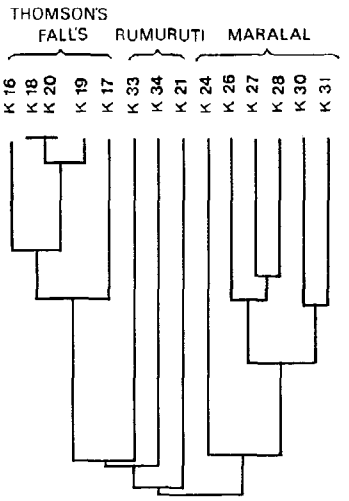

Fig. 3. — Caractères qualitatifs.

Dendrogramme des phénotypes de Maralal et Thomson's Falls.

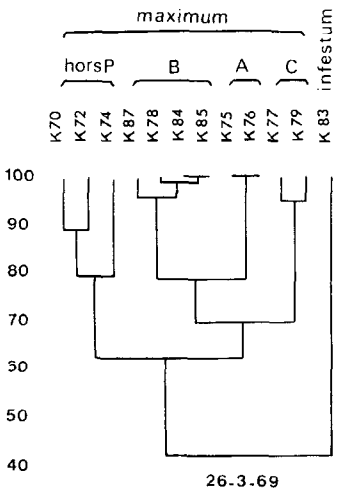

Fig. 4. — Caractères quantitatifs.

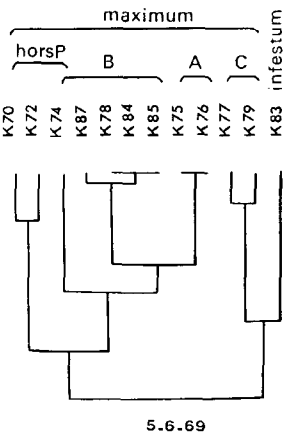

Fig. 5. — Caractères quantitatifs.

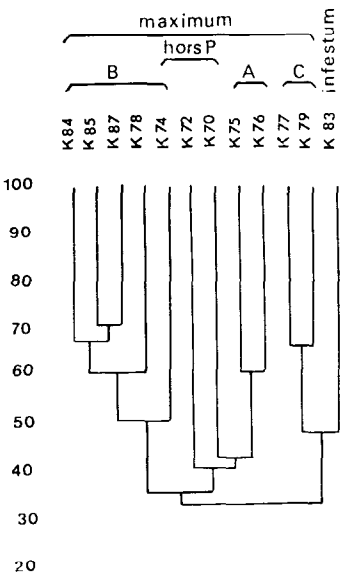

Fig. 6. — Caractères qualitatifs.

Analyse par dendrogramme de la population de Mgwakaethe.

hors P : plantes utilisées comme témoins pour d'autres comparaisons. Ils parviennent de populations voisines de Mgwakaethe.
A, B, C : indices des différentes catégories de phénotypes.

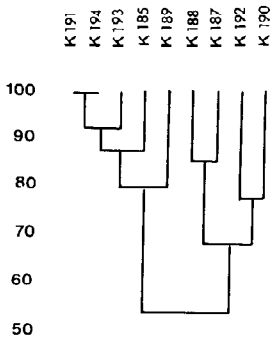

Fig. 7. — Caractères quantitatifs

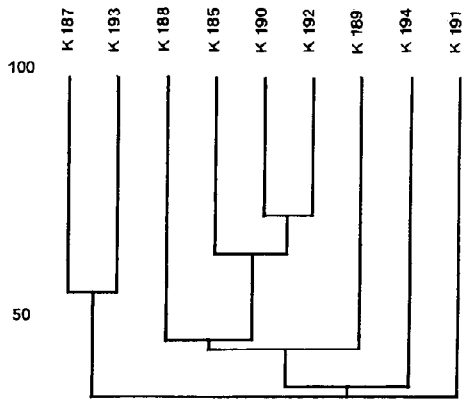

Fig. 8. — Caractères qualitatifs.

Région de Korogwe.

Aucun groupe fermé ne peut être constitué à partir de ces classifications qui diffèrent. Le diploïde K 189 n'est pas isolé.

les mêmes groupes qui sont identifiés dans chaque classification.

Dans la région de Korogwe, où le diploïde K189 a été fortuitement trouvé (rien dans son phénotype ne révèle sa nature diploïde) les classifications perdent toute netteté et toute répétabilité (fig. 6 et 7). Les méthodes permettent des fermetures de groupe (telle la méthode nodale de ROGERS et TANIMOTO) échouent à révéler une structure.

2.2. ORGANISATION DE LA VARIABILITÉ DIPLOIDE ET TÉTRAPLOIDE DES POPULATIONS CENTRALES

Une prospection plus approfondie a permis d'étudier la variabilité des diploïdes des populations centrales de Korogwe, par référence aux tétraploïdes soit situés dans les mêmes populations, soit situés un peu en dehors de cette zone. La figure 8, utilisant la méthode nodale de ROGERS et TANIMOTO (voir SOKAL et SNEATH 1959) permet de voir comment se situent les différentes variabilités. Les deux plantes T25 et T26 sont tirées d'une population éloignée de cette zone centrale où 2 phénotypes très voisins diploïde et tétraploïde étaient associés. Le tableau VII situe les positions respectives et les dimensions des différents groupes. C'est arbitrairement que dans ce tableau les 3 tétraploïdes situés hors de la zone de Korogwe ont été regroupés (groupe IV), en fait l'analyse nodale les laisse isolés les uns des autres.

TABLEAU VII

DISTANCES INTRA ET INTERGROUPES OBTENUES PAR L'ANALYSE NODALE

	I *diploïdes de Korogwe-Vugiri*	*II* *tétraploïdes de Korogwe-Vugiri*	*III* *Bagamoyo*	*IV* *Population hors Korogwe*
I	0,234	0,427	0,465	0,471
II		0,278	0,581	0,466
III			0,125	0,453
V				0,400

Les quatre groupes identifiés sont approximativement équidistants (Cf. fig. 9) :

I. L'ensemble des diploïdes de la région Korogwe-Vugiri (récoltés dans trois stations différentes).

II. L'ensemble des tétraploïdes de la même région (récoltés dans deux des trois stations précédentes).

III. Les deux plantes de Bagamoyo dont l'une est tétraploïde et l'autre diploïde.

IV. Les trois plantes d'une même population, apparemment très homogène quant au milieu, récoltées à quelques mètres les unes des autres dans une région peu éloignée de Korogwe, mais nettement en dehors de la zone à populations diploïdes.

Les distances intragroupes montrent :

1° L'extrême homogénéité des deux plantes de Bagamoyo, malgré la différence dans leur niveau de ploïdie. Elles appartiennent à un milieu de marais très particulier, inhabituel aux *Panicum maximum* d'Afrique de l'Est.

2° La variabilité comparable des diploïdes et tétraploïdes de Korogwe-Vugiri qui couvrent la même diversité géographique.

3° L'hétérogénéité du groupe IV qui est composé de trois phénotypes bien distincts sans réelle unité. Leur différenciation est bien plus grande que celle lue chez les diploïdes et tétraploïdes de Korogwe-Vugiri

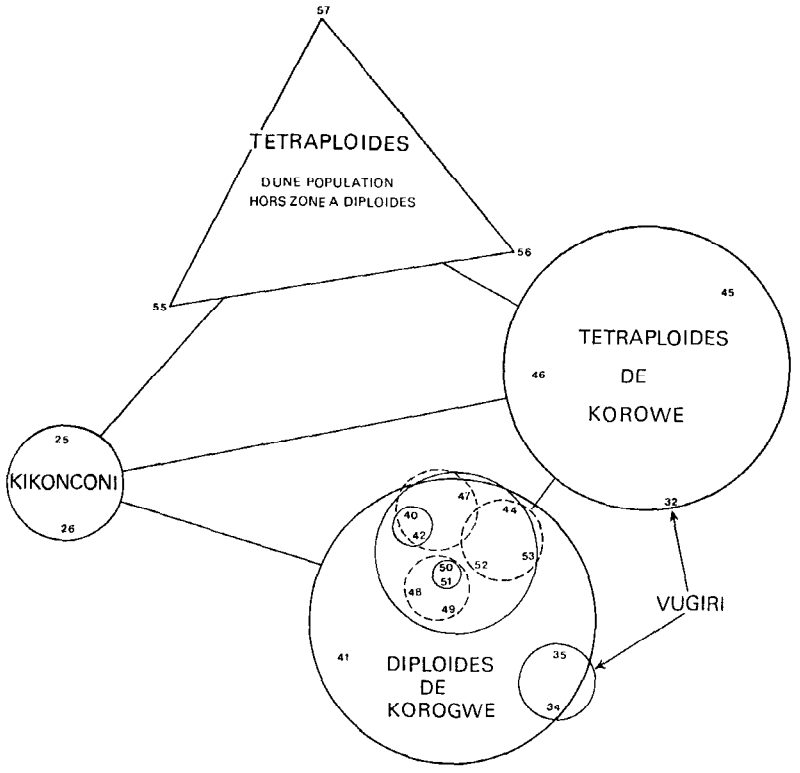

Fig. 9. — Analyse nodale des populations diploïdes et tétraploïdes de Korogwe.

qui couvrent cependant une aire géographique incomparablement plus étendue et diversifiée.

La classification des populations est précise, en accord avec leurs caractéristiques biologiques et géographiques.

Les points suivants sont à noter :

1° La variabilité des diploïdes sexués est nette mais à l'intérieur d'un type bien identifiable.

2° La variabilité des tétraploïdes de la même région est de la même stature et du même ordre de grandeur.

3° La population extérieure à la zone des diploïdes est composée des plantes extrêmement différentes.

La variabilité intégrée des diploïdes est celle que l'on peut attendre de populations sexuées dans un milieu varié. Celle des tétraploïdes associés, qui sont apomictiques facultatifs, est de même étendue.

Ainsi les tétraploïdes de Korogwe-Vugiri, diffèrent des diploïdes mais par simple déplacement, en conservant apparemment la même structure de la variabilité.

Par contre l'apomixie facultative fonctionne en dehors de cette zone sans souvenir apparent d'une ancienne structure allogame et manifeste un polymorphisme tout autre, à variabilité discontinue.

On comprend ainsi que les échantillons de la région de Korogwe correspondent à une pléiade de phénotypes tous individualisés, contrairement aux populations marginales. On trouvera dans PERNES (1972) et PERNÈS *et al.* (1970a, 1970b) une analyse beaucoup plus détaillée des structures des populations naturelles de *Panicum.*

Les analyses qui suivent ont pour but de préciser les caractéristiques génétiques qui peuvent expliquer les ressemblances d'organisation des variabilités des populations centrales diploïdes sexuées et tétraploïdes apomictiques.

3. ANALYSE GÉNÉTIQUE DES PLANTES SEXUÉES ET DES PLANTES APOMICTIQUES

3.1. L'EFFET DE LA TÉTRAPLOIDISATION SUR LES PHÉNOTYPES

Des multiplications végétatives de 5 diploïdes et de leurs tétraploïdes isogéniques ont permis d'étudier l'effet direct du doublement chromosomique. Les différents caractères mesurés conduisent au tableau d'analyse de variance (tabl. VIII) des effets dus à la polyploïdisation. Une représentation, utilisant l'ana-

TABLEAU VIII

ANALYSES DE VARIANCE DE L'EFFET DE LA TETRAPLOIDISATION

Caractères	*Carré moyen variété*	*Carré moyen polyploïdie*	*Interaction variété x polyploïdie*	*Carré moyen résiduel*
Série 1 :				
Degré de liberté	4	1	4	45
MV	7,773**	31,828**	9,224**	1,239
% MS	2,835	0,028	4,366*	1,446
MST	0,426**	1,542**	0,528**	0,064
Séries 2 (inflorescence) :				
Degré de liberté	4	1	4	360
L_i	1275,414**	3,780	259,056**	54,918
l_i	590,998**	22,080	40,695	21,969
F	985,824**	86,058	276,780**	97,732
l.l.	500,649**	189,343**	53,337	27,472
G	470,778**	26,124	29,610	18,833
L	3629,682**	637,812*	322,056**	149,140
n	58,842**	2,268	12,642**	3,343

** F significatif au seul 1%
* F significatif au seul 5%

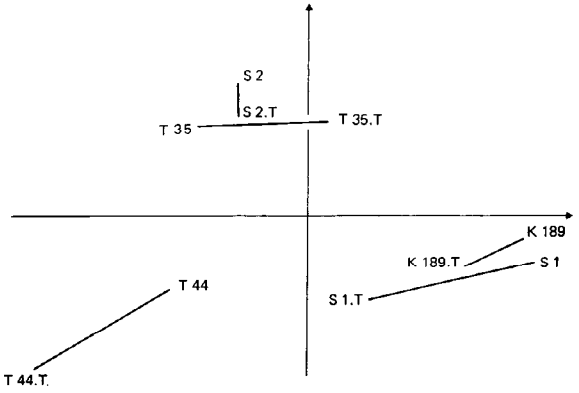

Fig. 10. - Graphique des deux premières composantes principales. Description des clones diploïdes et tétraploïdes sexués.

T après un numéro de variété indique la tétraploïdie.

Une ligne continue relie les variétés isogéniques (diploïde, tétraploïde).

Première composante : $\frac{3}{4}\left(n + F + L_i\right) + L + \frac{1}{25}$ II.

Deuxième composante : $\frac{1}{4}\,n + \frac{2}{5}\left(F - L_i\right) - \frac{1}{4}\,L + II.$

lyse des composantes principales pour les caractères montrant une interaction ploïdie × variété permet d'étudier les déplacements relatifs des lignées isogéniques sous l'effet du doublement (fig. 10) Il faut ajouter les deux caractères suivants observés sur une autre analyse : la floraison des tétraploïdes est plus tardive, les nombres de talles sont voisins.

On voit que dans l'ensemble la tétraploïdisation a des effets très modérés et ce n'est pas une adaptation secondaire au milieu qui rapproche globalement les phénotypes tétraploïdes et diploïdes.

3.2. VARIABILITÉ COMPARÉE DES DESCENDANCES D'HYBRIDES SEXUÉS ET DE HORS-TYPES D'HYBRIDES APOMICTIQUES

Le tableau IX montre qu'en moyenne la variance d'une descendance sexuée est supérieure à la variance entre hors-types, elle-même supérieure à la variance de la descendance strictement apomictique (les non hors-types). Cependant ce résultat général souffre des exceptions et souvent la variance due au milieu (lue parmi les non hors-types) est si forte que les variations d'ordre génétique ne se font plus sentir. La variabilité des hors-types hybrides issus du croisement de T19, 36,5 par les tétraploïdes sexués est particulièrement élevée. Il s'agit là d'une rencontre de génomes particulièrement éloignés. Les hybrides apomictiques qui ont un taux de hors-type particulièrement élevé (30% voir tabl. IV) peuvent ainsi continuer à libérer une variabilité non négligeable à travers leurs descendants hors-types.

3.3. ORGANISATION GÉNÉTIQUE DES DIPLOIDES

L'étude plus précise de la variabilité génétique des *Panicum* diploïdes est faite à l'aide de croisements

TABLEAU IX

VARIANCES MOYENNES DE DESCENDANCES SEXUEES ET APOMICTIQUES POUR TROIS CARACTÈRES G, MV ET I REPRÉSENTATIFS DES DIVERS DEGRÉS DE SENSIBLITÉ AUX VARIATIONS DU MILIEU

	Variance moyenne de descendances d'hybrides sexués	*Variance moyenne de descendances hors-types d'hybrides apomictiques*	*Variance moyenne des descendances non hors-types d'hybrides apomictiques*	*Variance moyenne des hors-type de T19. 36.5*	
				hybrides	*non hybrides*
Effectifs	300	108	380	20	20
G	30,19	20,41	10,00	31,05	68,36
I	82,26	41,74	38,66	72,07	204,03
MV	161,47	78,94	64,16	31,88	210,58

diallèles. Ainsi l'importance des aptitudes générales et spécifiques dans la détermination des différents caractères et des estimations d'héritabilité et des effets maternels peuvent être évalués pour différents caractères. Certains de ces résultats pourront être comparés aux données génétiques propres au niveau tétraploïde par le biais des hybrides entre plantes sexuées et apomictiques. Deux séries de croisements diallèles entre diploïdes ont été réalisés, l'un à 5 parents sans autofécondations ni croisements réciproques, l'autre à 4 parents mais complet avec autofécondations et croisements réciproques. Le dernier permet de déceler des effets maternels.

Il y a généralement une grande variabilité intra famille (entre full sibs), il existe donc vraisemblablement une forte hétérozygotie chez les diploïdes. Malgré cette haute variance génotypique résiduelle, des carrés moyens élevés pour les aptitudes à la combinaison montrent une forte héritabilité pour certains caractères (nombre de talles, dates de floraison, caractères foliaires (dimensions du limbe et de la graine), la sensibilité à une virose. La figure 9 montre les résultats d'une analyse en composantes principales de la matrice des carrés moyens intercroisements pour des caractères à forte héritabilité. Les parents T41, T35, T44 qui ont des aptitudes générales à la combinaison élevées déplacent de façon précise leurs hybrides vers des positions spécifiques sur le graphique. T35, T41 et T44 couvrent (fig. 9) l'ensemble de la variabilité phénotypique diploïde. Des effets maternels apparaissent significatifs pour le nombre de talles et la germination des graines. Les effets génétiques non maternels sont cependant beaucoup plus importants que les effets maternels. Ainsi les diploïdes sexués montrent une organisation génétique d'un type classique pour des plantes allogames, et une variabilité largement utilisable dans des buts d'amélioration des plantes.

3.4. ANALYSES GÉNÉTIQUES AU NIVEAU TÉTRAPLOIDE

Deux caractéristiques génétiques intéressantes ont été étudiées. D'abord la comparaison d'hybrides apomictiques et sexués d'une même famille a permis d'apprécier si l'apomixie ou la sexualité était chez ces hybrides associée à une baisse de vigueur. L'analyse des matières vertes produites par deux séries de descendances ne met en évidence aucune différence.

Ensuite, l'analyse de plusieurs familles ayant un même parent mâle apomictique (G3) et différents parents femelles sexués (K189T, S1T, S2T, T44T tétraploïdes digéniques et P2 hybride tétraploïde sexué) a permis de voir si la rencontre des génomes sexués et apomictiques ne manifestent aucune anomalie génétique et si les caractères fortement héritables au niveau diploïde le restaient au niveau tétraploïde. Chaque famille est représentée par six plantes choisies indépendamment a priori des caractères étudiés. Les multiplications végétatives de ces plantes permettent de faire une analyse de variance hiérarchique des variations inter familles et des variations intrafamilles

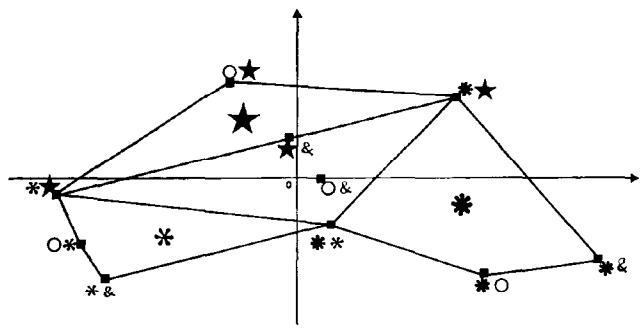

Fig. 11. - Graphique des deux premières composantes principales. Les points représentatifs des hybrides sont composés des symboles des 2 parents

✲ T35 ○ T40 * T41 ★ T44 & K189

les parents T35, T41, T44 (un seul symbole) sont situés au barycentre de leurs hybrides.

Première composante : $(II + G + F) + \frac{2}{3} d - t_I$.

Deuxième composante : $t + d - \frac{1}{4} F - \frac{2}{3} (G + II)$.

TABLEAU X

VARIATIONS INTRA ET INTERFAMILLES POUR 5 CARACTÈRES, DE FAMILLES HYBRIDES AYANT MÊME PARENT MALE APOMICTIQUE (G3).

Les parents tétraploides sexués sont K189T, S_1T, S_2T, P_2, T44T.
Les variations résiduelles sont obtenues à partir des multiplications végétatives de chaque plante.

Origine de la variation	*Degrés de liberté*	*Carré moyen pour chaque caractère*				
		G	*l.l*	*n*	l_i	*l*
Interfamille	4	1105,0	3,987	180,75**	1688,1*	745,8*
Intrafamille	25	472,9***	2,827***	29,14***	410,1***	268,8***
Résiduelle	870	15,6	0,102	0,95	20,1	11,0

* F à 4/25 d.d.l significatif à 5%
** F à 4/25 d.d.l significatif à 1%
*** F à 25/870 significatif à 1%

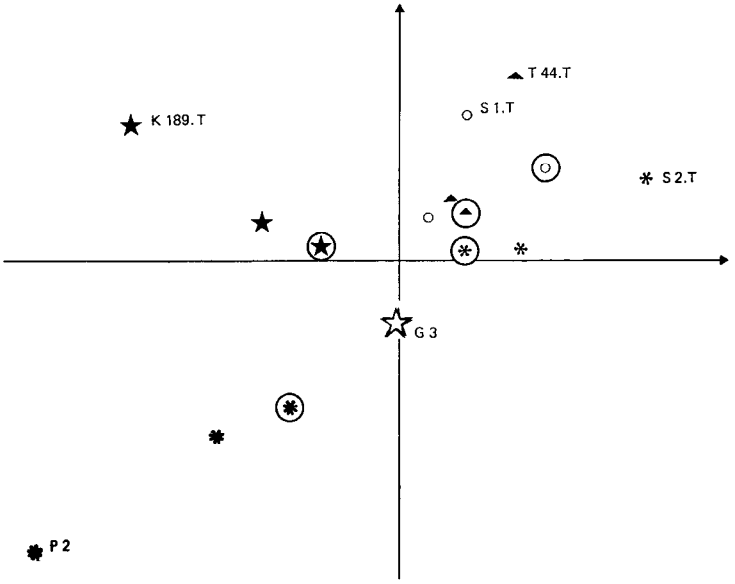

Fig. 12. — Représentation pour les composantes principales (5 caractères).
Moyenne des familles hybrides (entourée) et moyenne des parents (non entourée).
(5 plants mères tétraploïdes sexués et un parent mâle apomictique commun (G3)).

(tabl. X). Les variations intrafamilles sont beaucoup plus fortes que les variations interfamilles montrant ainsi que l'hétérozygotie des géniteurs est la source principale de variabilité. Les régressions parent femelle, moyenne des familles (régressions à parent constant) confirme les effets interfamilles (tabl. XI). Les variations interfamilles sont surtout dues au génotype sexué P2 (hybride entre K189T et l'apomictique G23). Ce qui montre l'apport du génotype apomictique qui n'appartient pas à la population de Korogwe. L'analyse simultanée sur plusieurs caractères par l'étude des composantes principales (fig. 10) situe la moyenne de chaque famille assez près de la moyenne des parents.

Ainsi aucun obstacle génétique ni d'amolie de fonctionnement n'apparaît au cours d'hybridations entre les tétraploïdes sexués et apomictiques. Il n'y a donc aucune barrière au flux de gènes, au niveau tétraploïde, qui soit imputable à des différences fondamentales de structure liées à l'apomixie.

TABLEAU XI

COEFFICIENTS DE CORRÉLATION ET DE RÉGRESSION, DE LA RÉGRESSION A PARENT CONSTANT
(moyenne de chaque famille en fonction du parent ♀)
POUR CHAQUE CARACTÈRE

Caractères	*Coefficient de corrélation*	*Coefficient de régression*
G	0,985	0,37
1.1.	0,770	0,28
n	0,970	0,65
L_1	0,998	0,46
1	0,989	0,42

DISCUSSION

L'apomixie peut paraître une source de discontinuité dans la nature, et l'observation des populations marginales de *Panicum maximum* tendait à confirmer cette opinion.

L'étude de l'hérédité de l'apomixie (aptitude à donner des sacs non réduits) par la disjonction nette 1/2, 1/2 semble elle aussi s'accorder avec cette discontinuité. Un mécanisme génétique simple de son contrôle pouvant être supposé ; même si avec d'autres parents apomictiques d'autres disjonctions sont éventuellement obtenus on peut s'attendre à ce que ce soit suivant des rapports simples. De tels déterminismes simples ont été rapportés chez d'autres apomictiques [2], la discontinuité paraît assurée également dans la nature par le niveau de ploïdie.

Cependant cette discontinuité disparaît lorsqu'une étude plus détaillée est faite. Le degré de sexualité (mesuré par le taux de hors-type H.T., ou le taux de sacs embryonnaires à 8 noyaux S) apparaît variable malgré la fixité des données des populations naturelles.

Ce taux de sexualité est génétiquement contrôlé, il dépend aussi des pollinisateurs, et il pourrait être sensible à des variations de milieu (travaux sur Andropogonées de KNOX et HESLOP-HARRISON). Ainsi le degré de l'apomixie peut varier de l'état quasi absolu jusqu'à des valeurs si faibles qu'une plante potentiellement apomictique ne se distingue guère, sur sa descendance, des plantes sexuées.

Cette discontinuité disparaît également au niveau des populations centrales où la variabilité est équivalente chez les diploïdes sexués et les tétraploïdes apomictiques. L'analyse des croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques montre qu'aucune réorganisation génétique fondamentalement différente ne sépare les deux groupes. Il n'existe aucune barrière à la libre intégration des gènes des apomictiques dans les tétraploïdes sexués ; les hybrides sexués ne sont nullement désavantagés par rapport aux apomictiques.

Ainsi il n'existe aucune rupture véritable entre l'état sexué et l'état apomictique, la sexualité n'est pas incompatible avec l'état tétraploïde bien que tous les tétraploïdes naturels soient en fait apomictiques.

Cette analyse biologique est utile pour programmer l'amélioration génétique des *Panicum*, PERNÈS *et al.* (1973), mais elle pose aussi un certain nombre de questions non résolues :

Comment se fait-il que les tétraploïdes naturels récoltés sont tous apomictiques ? Pourquoi les taux d'apomixie naturels sont-ils aussi régulièrement élevés ? Comment l'apomixie entretient-elle des polymorphismes aussi proches de ceux des populations diploïdes dans les zones centrales et des polymorphismes discontinus dans les zones marginales ?

Des réponses pourront être proposées en étudiant les implications évolutives de ce mode de reproduction particulier. C'est ce que nous tenterons dans un article associé (PERNÈS 1973).

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM le 18 avril 1975.

[2] (BURTON et FORBES 1960, HARLAN *et al.* 1964, READ et BASHAW 1968, TALINFERO et BASHAW 1966, VOIGT et BASHAW 1972).

BIBLIOGRAPHIE

BOGDAN (A.V.) – 1963 – A note on breeding behaviour of *Panicum maximum* in Kenya. *Trop. Agric.* 40, 313-314.

BURTON (G.W.), FORBES (I.), – 1960 – The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge), Proc. 8th Intern. Grassland congress 1, 66.

COMBES (D.) – 1972 – Mode de reproduction et polymorphisme d'un groupe agamique du genre *Panicum* (graminées) en Afrique. Es-science Doctoral Thesis Paris-Orsay (France). *Mémoires ORSTOM, n° 77, Paris, 1975*

COMBES (D.), PERNÈS (J.) – 1970 – Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. C.R. Acad. Sci. Paris, 270, 782-785.

HARLAN (J.R.), BROOKS (M.H.), BORGAOUNKAR (D.S.), DE WET (J.M.S.) – 1964 – Nature in Inheritance of apomixis in *Botriochloa dichantium. Bot. Gaz.* 125, 41.

HERR (J.M.) – 1971 – A newclearing squash technique for the study of ovule development in angiosperm. *Amer. J. Bot.*, vol 58 (8) : 785-790.

JAVIER (E.Q.) – 1970 – The flowering habits and mode of reproduction of guinen grass (*Panicum maximum* Jacq.) *Grass. Cong. Proc.* 11, 284-289.

KNOX (R.B.), HESLOP-HARRISON (J.) – Experimental control of aposporous apomixis in a grass of the Andropogonae Bot. *Notisher* 116, 127-141.

PERNÈS (J.) – 1972a – Organisation évolutive agamique du genre *Panicum* (graminées). Es-sciences Doctoral Thesis Paris-Orsay (France). *Mémoires ORSTOM, n° 75, Paris, 1975.*

PERNÈS (J.) – 1973 – Population genetics models of apomixis (in preparation).

PERNÈS (J.), COMBES (D.) – 1970 – Incidence des modes de reproduction sur la structure et la différenciation des populations naturelles de *Panicum maximum*, Jacq., en Côte d'Ivoire. *Cah. de l'ORSTOM.*, 14, 13-24.

PERNÈS (J.), COMBES (D.), RÉNÉ-CHAUME (R.) – 1970 – Différenciation des populations naturelles de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire, par acquisition de modifications non transmissibles par graines et autoentretenues par multiplication végétative, *C.R. Acad. Sc.* Paris, 270, 1992-1995.

PERNÈS (J.), RÉNÉ-CHAUME (R.), RÉNÉ (J.), SAVIDAN (Y.) – 1973 – Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum* (proposé aux annales de l'INRA).

READ (J.C.), BASHAW (E.C.) – The cytology and mode of reproduction of hybrias between sexual buffel grass and apomict birdwood-grass. *Agron. Abst. Madison* p. 19 (Abst.)

SOKAL (R.R.), SNEATH (P.H.A.) – 1959 – Principles of numerical taxonomy, Freeman.

TALIAFERRO (C.M.), BASHAW (E.C.) – 1966 – Inheritance and control of obligate apomixis in breeding buffel-grass, *Pennisetum ciliare. Crop. Sci.* 6, 473-476.

VOIGT (P.W.), BASHAW (E.C.) – 1972 – Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvulae*, *Crop. Sci.* 12, 843-847.

WARMKE (H.E.) – 1954 – Apomixis in *Panicum maximum. Amer. Bot. J.* 41, 5-11.