Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 24 (1975-1976)

Heft: 1

Artikel: Panicum : structures génétiques du complexe des "Maximae" et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spécification

Autor: Pernès, J. / Savidan, Y. / Réné-Chaume, R.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895532

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 24.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Boissiera 24: 383-402. 1975.

Panicum: structures génétiques du complexe des "Maximae" et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation

J. PERNÈS, Y. SAVIDAN & R. RÉNÉ-CHAUME

RÉSUMÉ

L'analyse des structures de populations, par les méthodes de la taxonomie numérique, a été appliquée aux espèces suivantes, à savoir *Panicum maximum*, *P. infestum* et *P. trichocladum*, appartenant au groupe agamique des "*Maximae*". Il ne semble pas que, sous le couvert de l'apomixie, des différenciations majeures du génome se soient produites. Une présentation commentée de l'organisation des "pools géniques" est fournie en annexe.

SUMMARY

An analysis of population structures by means of numerical taxonomy has been carried out for the following species, belonging to the agamic complex called "*Maximae*": *Panicum maximum*, *P. infestum*, *P. trichocladum*. No major differentiation of the "*Maximae*" genomes has been found although apomixis is involved. A general discussion on the organization of gene-pools appears in an appendix.

Nous nous sommes donnés pour objectif de comprendre comment était organisé le système d'évolution des "*Maximae*". Ce groupe de graminées possède une diversité de formes considérables et s'est répandu dans tout le monde intertropical. Certains de ses représentants ont un taux de production de matière sèche parmi les plus élevés connus, dans des conditions de culture favorables. Comprendre ce système évolutif, c'est aussi pouvoir construire un programme d'amélioration efficace pour obtenir de nouvelles variétés, c'est-à-dire accroître les caractéristiques économiquement intéressantes et surtout amplifier la diversité génétique des formes utiles.

L'évolution coordonnée d'un ensemble de plantes (pool génique) met en jeu un réseau dynamique de filtres des flux géniques entre les différents compartiments (plantes, clones, populations) qui le constituent. La nature de ces filtres, ou barrières reproductives variées (modes de reproduction, isolements géographiques et migrations, niveaux de ploïdie, systèmes d'interstérilités et d'incompatibilités), leur diversité et leur niveau révèlent à la fois la logique du fonctionnement actuel du système évolutif et ses devenirs éventuels.

Nous avons reporté en annexe 2 (p. 399) une discussion concernant l'organisation des pools géniques et précisant la terminologie utilisée (filtres et compartiments). Le texte de la communication même sera essentiellement consacré à la présentation des

faits (structures de populations et expériences d'hybridation) et à l'identification des problèmes d'interprétation.

Nous nous interrogerons ici sur les différenciations génétiques qui ont pu être réalisées grâce à l'apomixie et masquées par elle. L'étude du complexe des "*Maximae*", et la possibilité de restaurer la sexualité, permettent de commencer l'analyse de l'impact de l'apomixie sur la structuration des génomes et la fragmentation des pools géniques.

Variabilité et biologie du groupe des "Maximae"

Les formes étudiées ici sont des plantes classées par le taxonomiste dans les espèces *Panicum maximum* Jacq., *Panicum infestum* Andersson et *Panicum trichocladum* Reichenb. ex Kunth. Elles sont toutes présentes de façon spontanée en Afrique intertropicale, et plusieurs formes de *Panicum maximum* ont été plus ou moins récemment introduites dans de très nombreux pays de la zone intertropicale du fait de leur intérêt comme plante fourragère. Le polymorphisme de ce groupe est étonnant.

Classification schématique d'après les phénotypes

D'après l'observation directe, et pour mettre un certain ordre empirique dans les collections, et afin de situer les plantes étudiées plus loin, on se repérera à l'aide de la classification sommaire suivante.

A. Formes hybrides et dérivées du type *Panicum infestum*:

Panicum infestum (K83, K195, T14),
Hybrides naturels "types C" (T19, C_1),
Panicum maximum voisins (K26, K20, K75).

Toutes les plantes appartenant au groupe A sont petites, à remontaison rapide et groupée, elles grainent facilement. Les épillets sont allongés et les enveloppes (glumes et glumelles) sont très anthocyanées.

B. Formes hybrides et dérivées du type *Panicum trichocladum*:

Panicum trichocladum (K138),
Hybrides naturels (K4),
Panicum maximum voisins.

Toutes ces plantes ont des feuilles courtes, une tendance très marquée à stoloner, des épillets plus globuleux.

C. Formes naines se rapprochant du type "*trichoglume*".

La plupart ont des glumes pileuses (280), elles ont des feuilles très fines et très souvent duveteuses. Les tiges sont menues et souples. Les épillets sont nettement différents des groupes A et B.

D. Formes à haut rendement brut de matière verte:

a) formes courtes à moyennes, limbe charnu de teinte vert bleue, souvent duveteux (K211);

b) formes de taille moyenne à feuilles longues et minces, à talles nombreuses (G17);

c) formes très grandes à feuilles larges; ensemble très vaste comprenant la plupart des formes sexuées diploïdes (T35, T34, K189, T40, T41) et les formes tétraploïdes les plus productives (K187, G3, G23, 304).

E. Formes glabres très remontantes, à nœuds très nombreux, feuilles minces et rigides.

Ces plantes sont issues d'une population poussant dans une zone inondée, certaines sont diploïdes sexuées (T26), d'autres tétraploïdes (T25).

Cette classification des formes de départ perd sa netteté à la suite des expérimentations génétiques qui permettent d'obtenir des hybrides bien équilibrés dans des croisements de type:

AxD, DxA, DxB, DxC, DxD, DxE et ExD et des hybrides plus complexes.

Mode de reproduction et biologie

Dans les populations naturelles, d'après leur mode de reproduction, les plantes récoltées appartiennent à deux catégories: d'une part des plantes diploïdes ($2n = 16$) à reproduction normalement sexuée, d'autre part, des plantes polyploïdes (très généralement tétraploïdes $2n = 32$, mais aussi pentaploïdes $2n = 40$ et hexaploïdes $2n = 48$, et quelques aneuploïdes $2n = 38$, $2n = 36$). La deuxième catégorie de plantes a pour mode de reproduction l'apomixie facultative, avec un taux de sexualité très faible de l'ordre de 3%. Il s'agit d'une apomixie par aposporie conduisant à la formation d'un embryon par développement sans fécondation d'une oosphère non réduite.

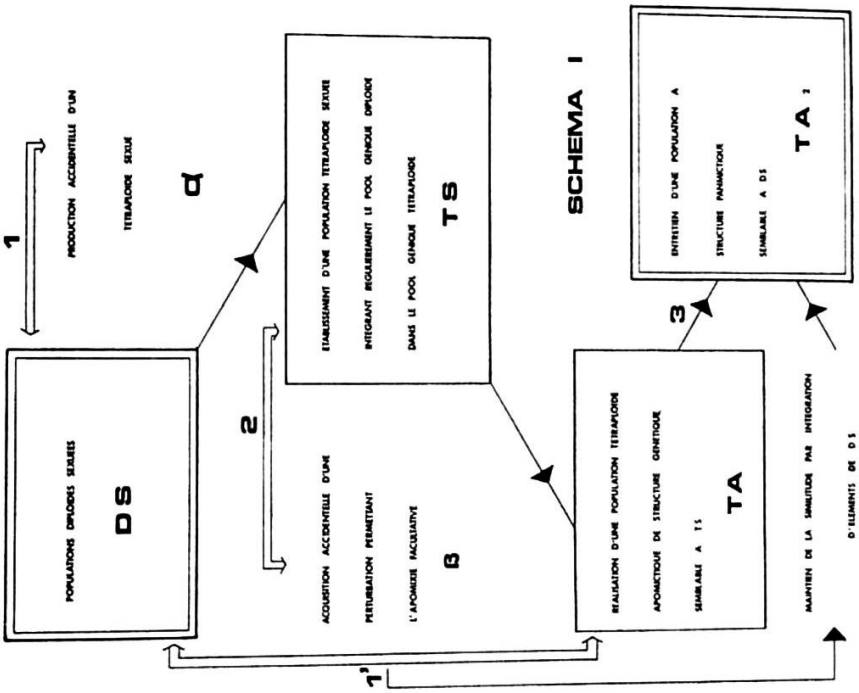
L'analyse du déterminisme génétique, au niveau tétraploïde, de la sexualité et de l'apomixie conduit à distinguer deux caractéristiques différentes de ce mode de reproduction:

a) L'aptitude à produire des sacs embryonnaires non réduits à 4 noyaux qui est probablement sans contrôle génétique de type oligogénique (Pernès & al., 1972; Pernès & Réné-Chaume, 1973; Hanna & al., 1973), cf. note annexe 1 (p. 398).

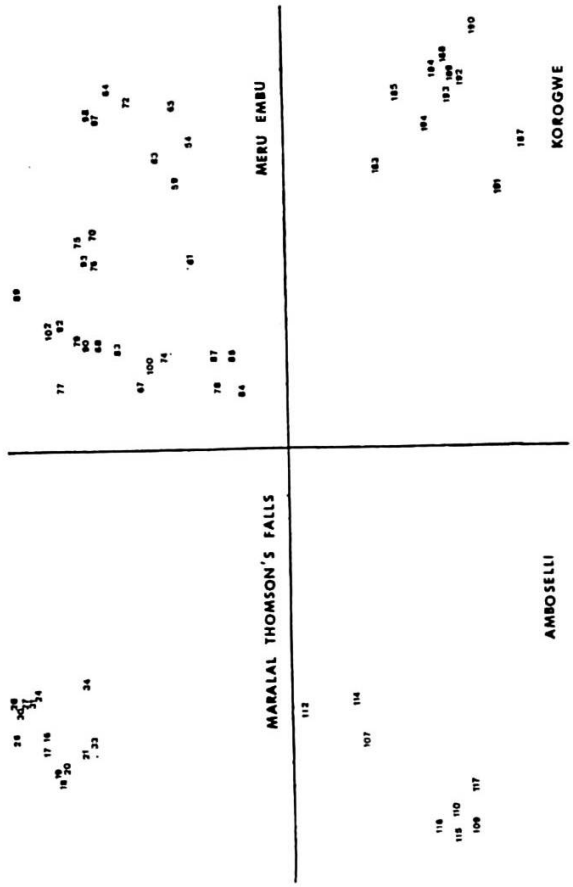
b) Le taux de sexualité (proportion de hors-types dans une descendance ou proportion de sacs réduits à 8 noyaux) d'une plante à apomixie facultative est aussi sous contrôle génétique mais de type plus polygénique et peut être fortement sensible aux conditions de milieu.

Il faut souligner les deux faits suivants: (1) comme chez les autres groupes de plantes apomictiques, l'alternative sexualité/apomixie est contrôlée de façon génétiquement simple; (2) bien que le taux de sexualité puisse être variable génétiquement, il s'est établi dans la nature à un niveau faible et assez remarquablement constant.

Comment ne pas se demander si ces faits ne révèlent pas le fonctionnement d'un processus évolutif efficace et cohérent? Pour résumer les données biologiques de façon facilement mémorisable, nous les présenterons dans un schéma évolutif hypothétique dont un certain nombre d'articulations non testables ont été validées par des modèles mathématiques (Pernès, 1971, 1972, MS). L'optimalité du taux de sexualité


SCHEMA I
1
PRODUCTION ACCIDENTELLE D'UN
TETRAPLOIDE SEXUE
α
POPULATIONS DIPLOIDES SEXUEES
DS
2
ACQUISITION ACCIDENTELLE D'UNE
PERTURBATION PERMETTANT
L'APOMIXIE FACULTATIVE
β
ETABLISSEMENT D'UNE POPULATION TETRAPLOIDE SEXUEE
INTEGRANT REGULIEREMENT LE POOL GENIQUE DIPLOIDE
DANS LE POOL GENIQUE TETRAPLOIDE
TS
REALISATION D'UNE POPULATION TETRAPLOIDE
APOMICTIQUE DE STRUCTURE GENETIQUE
SEMBLABLE A TS
TA
3
ENTRETIEN D'UNE POPULATION A
STRUCTURE PANMICTIQUE
SEMBLABLE A DS
TA 2
1'
MAINTIEN DE LA SIMILITUDE PAR INTEGRATION
D'ELEMENTS DE DS

1


MERU EMBU
KOROGWE
MARALAL THOMSON'S FALLS
AMBOSELLI

2

réalisé a été étudiée ailleurs (Pernès, MS) et ce ne sera pas notre présent propos que de discuter du système stationnaire qui résulterait de l'équilibre des évolutions intergroupe et intragroupe des régimes sexués et apomictiques.

Ce schéma évolutif, outre qu'il devrait faciliter l'assimilation des faits, permettra de poser les véritables interrogations de notre propos: quelle est l'ampleur des différenciations abritées par l'apomixie, comment l'analyse des structures de population et les expérimentations génétiques en permettront-elles la lecture?

Schéma d'évolution proposé pour rendre compte des différents faits d'observation

Le schéma (fig. 1) explicite le couplage que l'on peut imaginer entre les formes diploïdes sexuées et les populations tétraploïdes apomictiques voisines. La sexualité est protégée par le niveau de ploïdie; au niveau tétraploïde, elle est transitoire; l'apomixie au niveau diploïde imposerait la stérilité; l'apomixie facultative des tétraploïdes prépare les isolements ultérieurs et permet l'organisation des génomes cohérents dont l'indépendance se renforcera au cours des migrations. La ressemblance des structures diploïdes et tétraploïdes voisines pourrait être accentuée par des dihaploïdisations restauratrices de sexualité (cf. annexe 1).

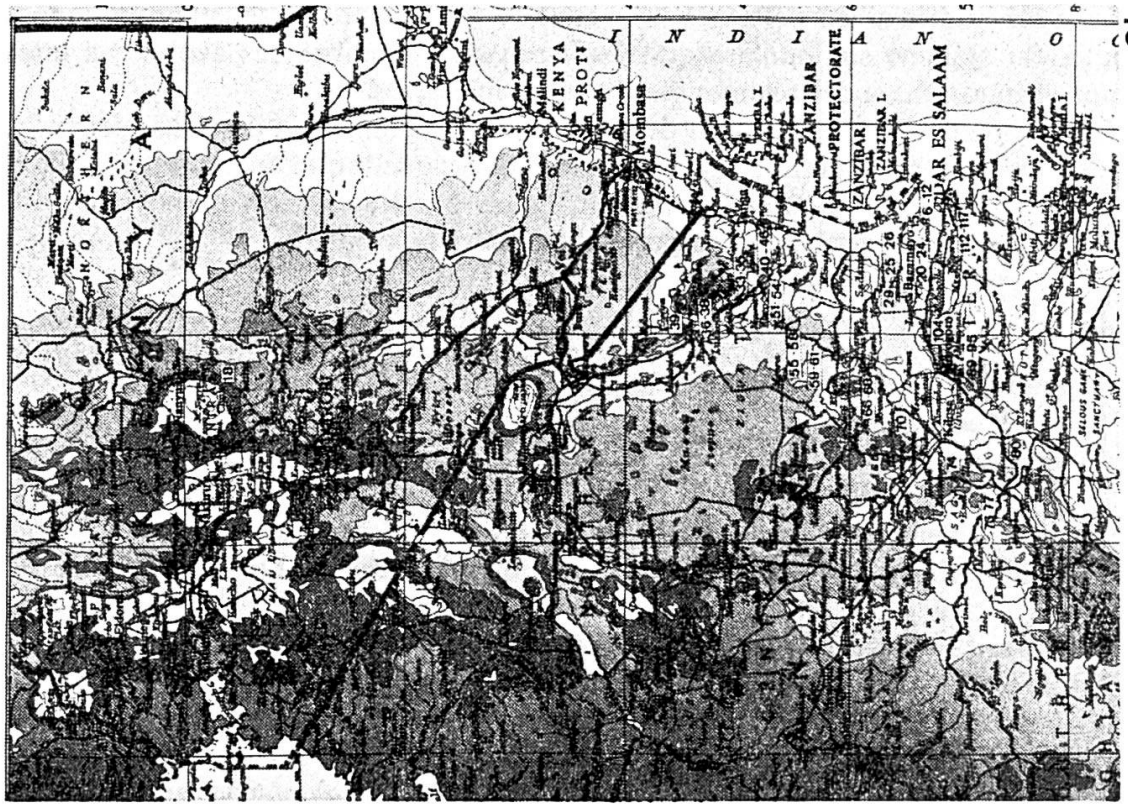
Ainsi, un flux génique très filtré pourrait maintenir une certaine cohérence des fonctionnements génétiques des pools géniques diploïdes et tétraploïdes. Les colonisations ultérieurement réalisées par les formes apomictiques vont par l'isolement géographique couper le flux génique d'origine diploïde. L'apomixie isole *sympatriquement* les uns des autres les clones obtenus par graines; l'hybridation occasionnelle, permise par le faible taux de sexualité peut conduire à des hors-types qui s'entretiennent asexuellement. La sélection et la dérive agissent très sévèrement et trient des phénotypes peu nombreux.

Quelle différenciation peut être réalisée à l'abri de ces systèmes d'isolement reproductifs? Quel degré d'irréversibilité la polyploïdie et l'apomixie ont-elles masqué dans les modifications sous-jacentes des génomes? Les transferts géniques sont-ils encore possibles entre deux formes quelconques du groupe des "*Maximae*"? Quel est l'horizon de la variabilité génétique accessible pour une variété donnée? Le groupe des "*Maximae*" est-il décomposé en unités dissociées, incompatibles? Cette décomposition serait-elle le résultat essentiel de l'apomixie?

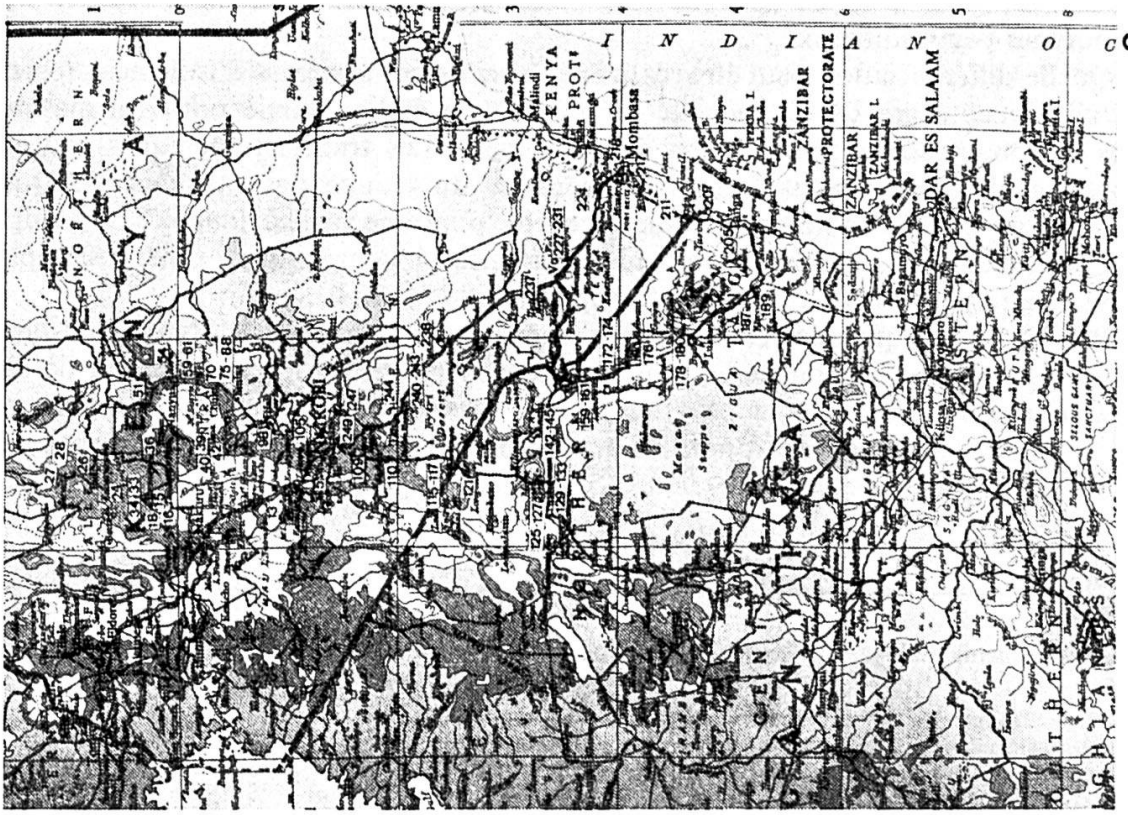
Pour apporter quelques éléments de réponse à ces questions, réponses indispensables à la compréhension de la logique de l'existence et du fonctionnement de ces systèmes évolutifs, étudions de plus près les structures de populations où sont confrontés les divers génomes et apportons les premières données de l'expérimentation génétique.

Fig. 1. — Schéma du transfert des structures génétiques du compartiment diploïde sexué au compartiment tétraploïde apomictique.

Fig. 2. — Image des phénotypes récoltés dans quatre zones différentes d'Afrique de l'Est, dans la représentation des deux premiers axes d'une analyse factorielle des correspondances (Réné-Chaume). Chacun des quatre graphiques est extrait de la même représentation globale et se superpose (mêmes axes, même échelle). Les numéros correspondent aux origines (cf. figure 3).


KENYA
PROT
Mombasa
Malindi
ZANZIBAR
PROTECTORATE
ZANZIBAR
DAR ES SALAAM
I N D I A N O

3b


KENYA
PROT
Mombasa
Malindi
ZANZIBAR
PROTECTORATE
ZANZIBAR
DAR ES SALAAM
I N D I A N O

3a

Structures des populations et différenciations génomiques réalisées à l'abri de l'apomixie

L'analyse des structures de populations est effectuée en utilisant différentes méthodes statistiques à plusieurs variables. La structure ne sera pas décrite par des fréquences allèliques ou génotypiques (l'échantillonnage n'a pas été fait dans ce but, et il faudrait le définir spécialement du fait de l'important "clonage dû à l'apomixie"). Nous essaierons d'évaluer si les génotypes distincts présents dans la population sont le fruit de recombinaisons récentes ou si au contraire ils constituent des entités isolées.

Tout algorithme de classification exprime une certaine structuration de l'ensemble étudié. Celle-ci est soit la révélation d'une organisation réelle soit un "artefact" de la technique statistique. L'absence d'organisation sera manifestée par la non-répétabilité des classifications obtenues en changeant les techniques et les caractéristiques d'observation. Les groupes constitués parmi l'ensemble des phénotypes ainsi étudiés ne seront pas séparés par des limites claires et distinctes, et l'appartenance à une classe d'un élément donné ne pouvant pas être établie, l'isolement de certaines formes relativement à d'autres ne saurait être défini. La répétabilité des classifications montrera au contraire l'accumulation, sans interchange, de nombreuses caractéristiques différentes dans des formes séparées. Le polymorphisme, coexistence de plusieurs formes dans une même population, ne sera pas alors le sous-produit de ségrégations récentes résultant d'hybridations et de disjonctions efficaces. Dans ce cas, l'échantillonnage des formes est presque exhaustif, pas dans le cas précédent. Dans la situation non répétable, l'évolution n'a pas encore trié, ni répété à un grand nombre d'exemplaires, quelques clones fondamentaux parmi l'immensité des recombinaisons.

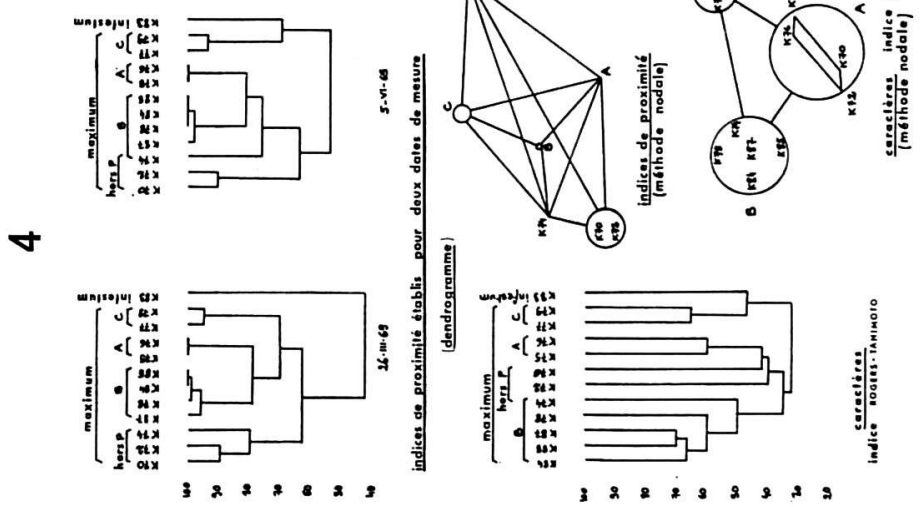
La réalisation de plusieurs séries de classifications a ainsi une deuxième signification plus particulière à notre propos; outre l'appréciation de la sécurité et de la validité d'une structure révélée par une méthode, nous cherchons ici à atteindre le paramètre biologique suivant: importance et proximité dans le temps de phases de recombinaison.

Deux situations types de l'organisation des variabilités

Nous extrairons d'une description globale de la variabilité utilisant la méthode de l'analyse des correspondances à partir d'une soixantaine de caractères distincts (cf. Réné-Chaume, 1975) deux situations parmi celles représentées dans la figure 2. Ces données résultent de l'observation en collection des multiplications clonales de 250 plantes récoltées au cours d'une prospection faite en Afrique de l'Est en 1967 par Combes et Pernès. La figure 3 situe géographiquement les lieux de prélèvement des différentes plantes. Chacun des quatre quadrants de la figure 2 correspond à une aire limitée dans la prospection, le graphique global de l'analyse des correspondances est obtenu par la superposition de ces quadrants, résultats de la représentation dans le plan des deux premiers axes (cf. Pernès, 1972).

Fig. 3a. — Carte des prospections en Afrique de l'Est de Combes et Pernès (1967).

Fig. 3b. — Carte des prospections en Afrique de l'Est de Combes et Pernès (1969).



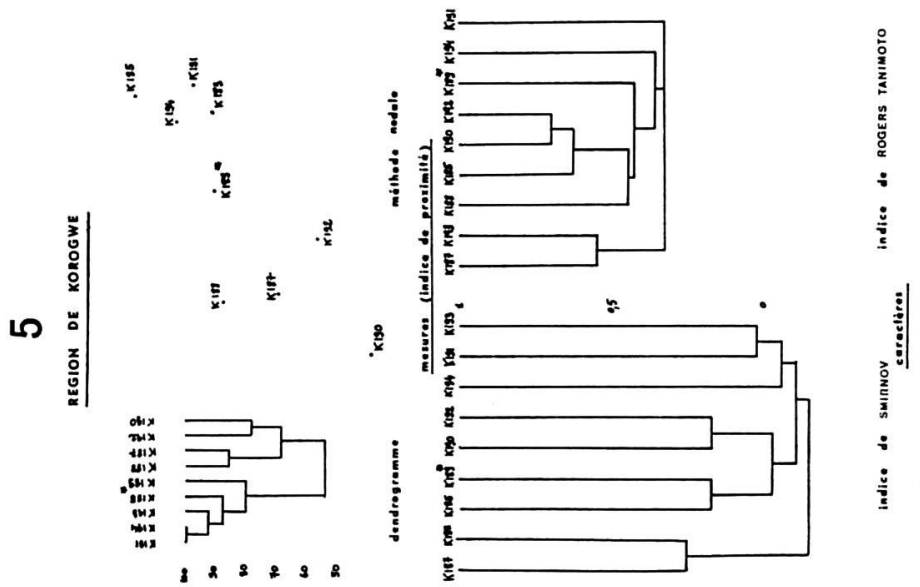


Fig. 4. — Différenciation des phénotypes prélevés dans les populations Meru-Embu, les groupes constitués ne dépendant ni des méthodes, ni des caractères.

Fig. 5. — Absence de structure stable lisible sur l'échantillonnage des phénotypes prélevés autour de la forme diploïde sexuée K189.

Nous étudierons l'ensemble des clones issus de la population de Meru-Embu d'une part et de Korogwe d'autre part. Dans la première, le numéro 83 correspond au phénotype *Panicum infestum*. Dans la seconde, 189 correspond à une plante diploïde sexuée (la seule rapportée au cours de cette prospection).

La variabilité présente dans la seule région de Meru-Embu couvre presque tout le polymorphisme global du groupe des "*Maximae*".

Macrohétérogénéité discontinue à types peu nombreux, classification répétable: Meru-Embu

La figure 4, sur divers caractères et avec plusieurs méthodes montre la stabilité de l'identification des groupes A, B, C et *P. infestum*. La forme C est en "résonance" dans son raccordement soit avec *P. infestum* soit avec les autres *P. maximum*. D'autres arguments (cf. Combes, 1975) nous ont conduits à penser que les formes C pourraient être des hybrides entre le type *P. infestum* et le type A.

Il est remarquable que cette éventuelle hybridation se présente comme un phénomène figé "fossilisé", car les différentes formes de Meru-Embu sont bien isolées et une collection plus complète faite en 1969 (Combes & Pernès) n'a pas montré de formes intermédiaires marquantes ni changé les groupes (fig. 3b).

Nous étudierons plus loin ce que signifient ces formes C en ce qui concerne la différenciation et l'isolement des génomes *P. maximum* et *P. infestum*.

Variabilité restreinte et recombinée, non encore séparée, classification non répétable: Korogwe

Toutes les plantes ici représentées, à l'exception de K189, sont tétraploïdes apomictiques. Aucune structure n'apparaît avec évidence, la forme diploïde sexuée n'est pas en marge, ni séparée (fig. 5).

La différence de niveau de ploïdie et de mode de reproduction n'a pas d'impact phénotypique majeur; la variabilité révélée chez les tétraploïdes apomictiques indique une mémoire tenace, ou la présence de phénomènes de recombinaison.

Nous reviendrons sur l'analyse de l'impact sur la différenciation des génomes de la sexualité et de la polyploïdie. Ici, à la sexualité diploïde est associé le non-isolement des formes apomictiques entre elles.

L'analyse des formes C et de leurs populations

Le groupe des formes C est en plusieurs lieux représenté en Afrique de l'Est et dans la zone de Dar es Salam (Tanzanie). Une certaine diversité quantitative a été identifiée, sans que cette diversité ne remette en cause l'appartenance au type qualitatif C (fig. 6).

A partir de hors-types de T19 (issu de cette population de Dar es Salam) la sexualité a pu être partiellement restaurée par augmentation, jusqu'à 70 %, du taux de sexualité de l'apomixie facultative. Ainsi l'analyse génétique du génome des types C devient possible. L'utilisation d'hybridations avec les tétraploïdes sexués de Korogwe complètera l'analyse génétique. Nous noterons les faits suivants.

a) Malgré la nature apparemment hybride des formes C, la sexualité se traduit par une variabilité qui conserve le type, il n'y a pas de disjonction sensible ni d'évolution marquée vers les parents présomptifs.

b) Aucune difficulté majeure n'apparaît au cours de méioses; ainsi tout se passe comme si les formes C étaient des allotétraploïdes réguliers obtenus par l'hybridation de types *infestum* et *maximum* bien isolés.

c) De nombreux dihaploïdes de type C ont été obtenus. Le taux de dihaploïdisation atteint 10 % chez T19, 36.5. Ils sont tous caractérisés par des méioses régulières (8 bivalents), des phénotypes C mais généralement peu vigoureux, une stérilité mâle totale et des sacs embryonnaires montrant une apomixie facultative potentielle. Si les génomes constitutifs *infestum* et *maximum* sont très différenciés, cela ne se manifeste absolument pas au niveau chromosomique. L'uniformité pour la stérilité et l'apomixie potentielle peut être expliquée par le déterminisme génétique de l'apomixie (cf. annexe 1). Chez *Botriochloa dichantium*, De Wet & Harlan (1970) ont trouvé que les dihaploïdes potentiellement apomictiques étaient seuls stériles, pas les dihaploïdes sexués et il est tout à fait possible que la stérilité observée ici ne soit pas une conséquence directe de l'haploïdie.

d) La pollinisation par *P. infestum* de tétraploïdes sexués (obtenus par traitement à la colchicine de diploïdes de Korogwe) ne nous a pas permis de resynthétiser des types C. Certains des hybrides avaient un développement insuffisant (non-floraison, existence de déficiences chlorophylliennes), d'autres à développement complet et normal ne ressemblaient nullement à des types C. Il faut bien reconnaître que les tétraploïdes sexués disponibles ne ressemblent guère au parent *P. maximum* présumé.

e) De nombreux hybrides entre types C et tétraploïdes sexués ont été réalisés. La plupart des hybrides obtenus sont normaux et certains sont très intéressants du point de vue agronomique. La proportion de plantes anormales (sublétales) dans les croisements (type C × tétraploïdes sexués) est de l'ordre de 20 %. L'analyse du déterminisme génétique de l'apomixie/sexualité montre des disjonctions semblables à celles lisibles dans l'ensemble des *P. maximum*. Il n'y a pas de difficultés à réincorporer dans des formes sexuées les génomes du type C.

Il manque encore les résultats d'analyses complémentaires de la variabilité et de la fertilité de ces hybrides et de leurs descendances. Cependant, contrairement aux impressions laissées par l'isolement des formes révélées dans les populations naturelles, et les observations a, b et c, les analyses d et e ne révèlent pas une séparation et une différenciation nette des génomes de *P. infestum* et du type C d'avec les génomes *P. maximum*. S'il existe une barrière reproductive s'exprimant par l'incompatibilité de développement des hybrides, elle est loin d'être totale et ne se manifeste pas dans la majorité des hybrides.

6

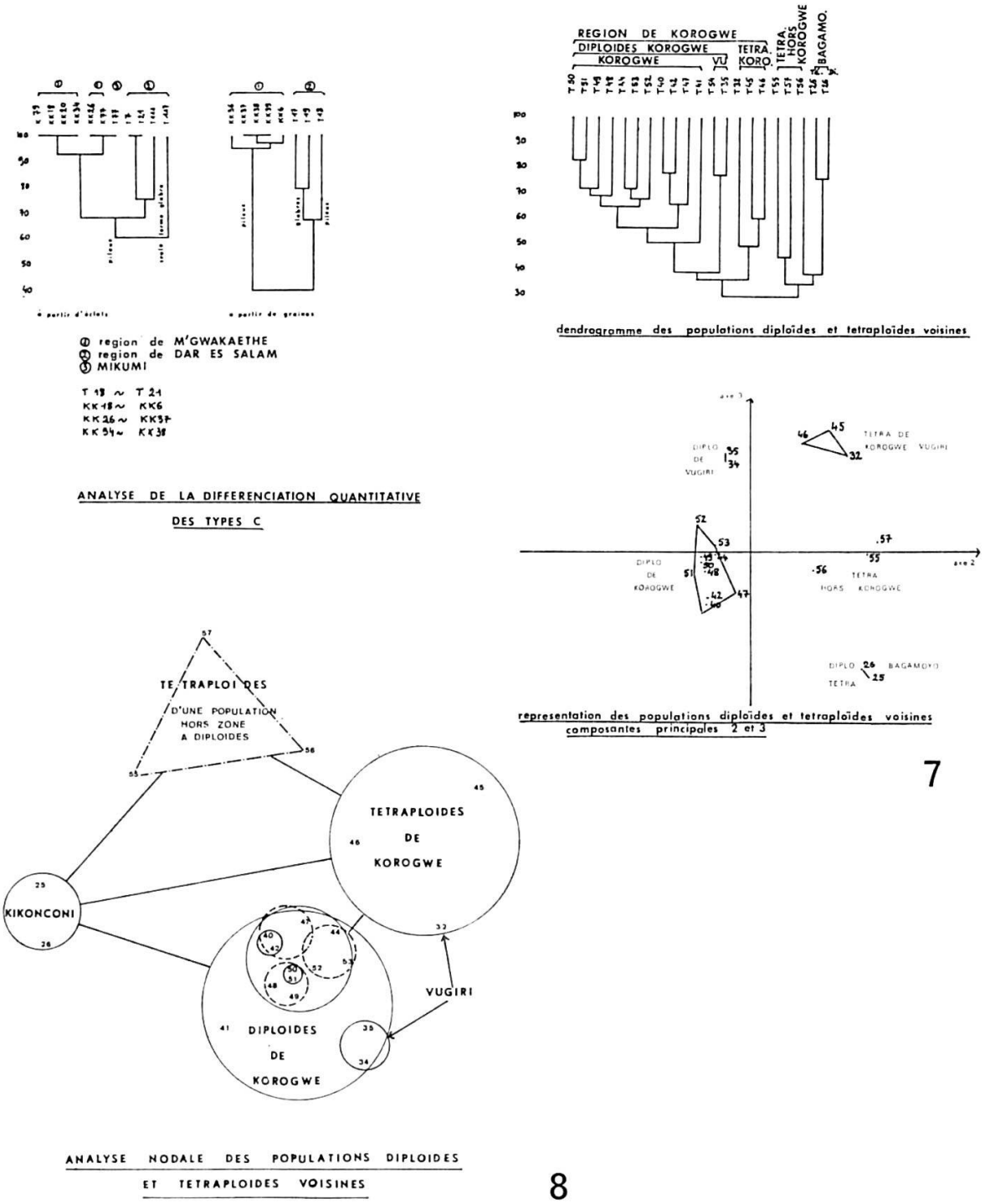


Fig. 6. — Variabilité d'ordre quantitatif des formes C de Dar es Salam. Différenciation à l'intérieur d'une forme qualitativement stable et définie.

Fig. 7. — Deux représentations différentes des diploïdes sexués et de leurs voisins tétraploïdes.

Fig. 8. — Autre représentation des mêmes plantes que dans la figure 7.

L'étude des structures sexuées diploïdes et tétraploïdes, et l'importance des différenciations génétiques des tétraploïdes apomictiques

La région de Korogwe, et d'autres, ont été reprospectées par Combes & Pernès (1969, cf. fig.3b) afin d'avoir une meilleure connaissance des formes sexuées et de leurs relations avec les tétraploïdes apomictiques.

Structure et variabilité des populations diploïdes sexuées et tétraploïdes voisines

L'échantillonnage plus important, et la plus grande richesse en représentants de diverses structures permettent de détailler plus nettement l'organisation, à une échelle plus fine, des phénotypes de la région de Korogwe.

Les figures 7 et 8 montrent la même structure, étudiée par le biais de trois représentations différentes.

Le groupe du Kikongoni comprend deux plantes phénotypiquement très semblables (T25 tétraploïde apomictique, T26 diploïde sexué) issues d'une population de marais proche de Bagamoyo (au nord de Dar es Salam, figure 3), et donc très distincte des populations de Korogwe.

Le groupe des diploïdes de Korogwe est constitué de plantes récoltées en différents sites, dans un rayon d'une cinquantaine de kilomètres. Les plantes T34 et T35 ont été récoltées dans les monts Usambara, et appartiennent à un milieu très marginal pour cette zone.

Le groupe des tétraploïdes de Korogwe est constitué par des plantes récoltées dans les mêmes populations que les diploïdes, T32 a été récolté dans les monts Usambara.

Enfin, les trois tétraploïdes récoltés un peu à l'extérieur de la zone à diploïdes sexués ne se regroupent pas et ne s'intègrent à aucun des groupes de phénotypes précédents.

Ainsi, le niveau de ploïdie ne sépare les phénotypes qu'à l'intérieur d'une même zone; la variabilité des diploïdes et des tétraploïdes est analogue pour la même zone et forme des ensembles bien intégrés, malgré des modes de reproduction différents. L'intégration du pool génique disparaît quand on s'éloigne de cette zone.

Ces classifications vont nous servir de point de repère pour analyser les différenciations génétiques de ces différentes structures sexuées.

Différenciation génétique de diploïdes sexués

Relation du T26 avec les autres diploïdes

Deux phénomènes apparaissent régulièrement dans les familles hybrides obtenues en croisant T26 et un autre diploïde sexué (T35, T40, T47, T49, et T52). D'une part, un certain nombre de plantes sont inviables ou très faibles, et leur développement

s'arrête précocement, d'autre part, parmi les plantes viables, certaines présentent des anomalies chlorophylliennes.

La proportion de plantes inviables ou faibles est de 33% (97 pour 291 plantes observées). Cette proportion est plus élevée dans les croisements (T26 × T35) 46% (46 plantes pour 99 observées) et (T26 × T41) 44% (23 plantes pour 52 observées).

Pour l'ensemble de tous les croisements, la proportion de plantes viables et vigoureuses présentant des déficiences chlorophylliennes est de 61% (118 plantes parmi 194 observées).

Pour l'ensemble de toutes les plantules observées dans les croisements de T26 avec les autres diploïdes sexuées, seules 26% (76 plantes parmi 291) ont une vigueur normale et sont sans déficience chlorophyllienne.

Les méioses de 235 plantes parmi les 291 montrent des méioses régulières à 8 bivalents (sauf 3 plantes, dont l'une manifestant un phénomène curieux d'hyperpolyploïdisation). La polyploïdisation spontanée observée a lieu ici à un taux de l'ordre de 1% (phénomène également noté par Combes sur d'autres descendances de T26).

Différenciations des diploïdes autres que T26

T35 et T41, qui se particularisent phénotypiquement dans le groupe des diploïdes de Korogwe sont ceux qui manifestent le plus de létalité avec T26.

Dans les croisements diallèles réalisés entre diploïdes sexués, ces deux géniteurs se révèlent encore comme les extrêmes de variabilité (Réné-Chaume, 1973). Les géniteurs les mieux séparés par la classification sont les plus différenciés dans leur descendance.

Les comportements des familles hybrides sont normaux et réguliers.

Les hybrides entre tétraploïdes sexués et apomictiques

8 tétraploïdes sexués ont été recroisés avec différents apomictiques couvrant l'ensemble des catégories de la classification préliminaire que nous avons donnée des "*Maximae*".

5 des tétraploïdes sexués sont issus directement du doublement des diploïdes suivants: T34, T35, T44, K189 et S2 (descendant issu de l'autofécondation de K189).

Les 3 autres tétraploïdes sexués sont des hybrides sexués issus des croisements respectifs suivants: K189T × G23 pour l'un et K189T × G3 pour les deux autres.

Les 8 tétraploïdes apomictiques sont K211 (D, a), G17 (D, b), K4 (B) hybride naturel supposé entre *P. trichocladum* et *P. infestum*, C_1 (A) hybride naturel supposé entre *P. infestum* et *P. maximum*, 280 (C), T25 (E), K26 (A), K20 (A). Entre parenthèses, après chaque numéro de variété, la rubrique de la classification préliminaire est indiquée. G23 et G3 appartiennent comme K189T et les autres tétraploïdes sexués à la catégorie D, c.

Les phénomènes d'inviabilité et de faiblesse hybride sont rares (entre 0 et 10%) sauf pour tous les croisements avec T35T, où la proportion d'hybrides faibles ou inviables est de 46% (70 plantes pour 152 observées). Le diploïde T35 donnait un taux d'inviabilité des hybrides du même ordre de grandeur avec T26. T34T ne manifeste pas ce phénomène (2 plantes seulement pour 95 hybrides observés).

Pour les parents apomictiques, et dans les croisements avec les tétraploïdes sexués réguliers (donc pas 35T) K4 et C_1 (les hybrides interspécifiques supposés) donnent plus souvent que les autres naissance à des hybrides de faible viabilité (de l'ordre de 30%).

Le phénomène d'inviabilité ou de faiblesse hybride semble pour l'essentiel spécifique de la rencontre avec T35T et les nombres de plantes observées ne permettent pas une analyse plus détaillée des géniteurs apomictiques.

T25, l'homologue tétraploïde de T26, ne présente guère le phénomène d'inviabilité dans ses hybrides (2 plantes pour 99 hybrides quand on exclut T35T). Par contre, sur 37 hybrides T35T × T25, 10 sont inviables ou très faibles.

Les phénomènes de déficience chlorophyllienne sont rares dans tous les croisements concernant les tétraploïdes, aucun ne concerne T25.

Aucun obstacle majeur au croisement ne semble ainsi s'être développé sous le couvert de l'apomixie. Les accidents au recroisement sont pour l'essentiel le fait de plantes sexuées particulières (T26, T35, T35T).

Discussion

Le report de ces résultats encore fragmentaires avait pour premier objectif de montrer comment l'étude des structures de population, et sa confrontation avec les données des expérimentations génétiques, permet d'aborder l'analyse de l'organisation évolutive d'un groupe de plantes.

L'apomixie empêche le fonctionnement des deux processus qui assurent normalement le maintien de la cohérence des pools géniques. En évitant la méiose, le filtre qui contrôle une certaine régularité structurale des chromosomes est supprimé. En entretenant les populations, de génération en génération, sans hybridation, le filtre qui contrôle la coordination des régulations en éprouvant la qualité du développement est lui aussi court-circuité.

Ainsi, les pools géniques paraissent émiettés en entités indépendantes et incontrôlées.

Pour l'expérimentateur, l'apomixie empêche de faire le bilan des différenciations réalisées, d'où l'interrogation traditionnelle du taxonomiste: que signifie le terme d'espèce appliqué à un complexe agamique?

Nous avons reporté en annexe 2 une discussion des notions de compartiments d'un pool génique et de filtre des flux géniques, et nous ferons ici le bilan des différenciations présentes dans le groupes des "*Maximae*".

Les structures de population montrent qu'en s'éloignant du centre de Korogwe, l'apomixie assure un isolement efficace des génotypes, pas d'introgression entre les diverses formes sympatriques (l'hybridation occasionnelle n'est pas prolongée) et finalement monomorphisme des populations marginales.

Cependant, cet isolement ne s'est pas accompagné de différenciations profondes des génomes:

1. pas de modifications structurales des chromosomes (pas d'anomalies méiotiques chroniques);

2. pas de rupture définitive entre les pools géniques diploïdes et tétraploïdes, la sexualité peut fonctionner partout normalement, l'hybridation des formes les plus éloignées par le relais des sexués synthétisés peut toujours conduire à des plantes au développement normal et bien équilibré.

L'apomixie et la tétraploïdie ont compartimenté le pool génique sans lui faire perdre sa cohérence génétique. Est-ce parce qu'il s'agit d'un phénomène récent ou d'un phénomène coordonné ?

Les différenciations phénotypiques lues dans les formes diploïdes montrent que, malgré la sexualité, les durées de séparation et les structures génétiques pouvaient permettre des différenciations profondes, T26 réduit à 26% son taux de réussite du développement de ses hybrides avec les autres diploïdes. T35 et T35T ont dans leur germeplasme l'ébauche d'incompatibilités importantes avec divers constituants du pool génique global. Ce sont des plantes plongées dans la recombinaison active qui développent ces différenciations génétiques; pourquoi pas alors chez les apomictiques ?

Ce ne serait donc pas faute de temps, mais parce que l'ensemble des "*Maximae*" est un système évolutif bien coordonné que ce pool génique garde sa cohérence. Plusieurs processus semblent être les artisans de cette coordination; nous avons repéré:

1. des polyploïdisations spontanées dans les croisements avec T26;
2. la conservation de la sexualité chez les tétraploïdes artificiels et l'efficacité des pollens des plantes apomictiques;
3. le maintien du rôle du pollen comme déclencheur du développement embryonnaire;
4. la perpétuation temporaire de la sexualité au cours des hybridations avec les apomictiques;
5. des réacquisitions transitoires de recombinaison par amplification du taux de sexualité et leur rôle effectif;
6. des haploïdisations spontanées à fréquences éventuellement très élevées (10% chez T19. 36-5; 5% chez un hexaploïde hybride);
7. absence d'effet phénotypique majeur induit par la polyploïdisation.

Ainsi l'apomixie et la polyploïdie fonctionnent comme des filtres qui compartimentent le pool génique des "*Maximae*" en dissociant largement dans le temps, dans l'espace et dans les structures génétiques les phases complémentaires et antagonistes de l'évolution, l'hybridation et la différenciation, en les enrobant dans des cycles superposés aux périodes longues et variées.

L'ébauche de nouveaux cycles, ou le résidu de cycles maintenant remplacés par d'autres systèmes plus efficaces, pourraient peut-être être lus dans les échecs partiels de l'hybridation manifestés par certaines formes sexuées.

Si ces interprétations sont valables, une tâche assez neuve s'ouvre alors aux analystes de l'évolution: comprendre la logique de la mise en place de ces systèmes, c'est-à-dire la dynamique de leur acquisition et leur optimalité.

Annexe 1

Proposition pour le contrôle génétique de l'aptitude à produire des sacs embryonnaires non réduits

Cette note se propose de rendre compte des différentes situations qui peuvent être rencontrées dans les ségrégations résultant soit de l'autofécondation de plantes sexuées, soit des croisements entre plantes sexuées et apomictiques, en supposant qu'un seul locus est en jeu dans une ségrégation tétraploïde.

Il n'y a pas de raison de supposer que les ségrégations sont de type diploïde (contrairement à l'hypothèse de Hanna & al., 1973), puisqu'il est bien établi que les *Panicum maximum* étudiés sont de bons autotétraploïdes, par synthèse même pour certains.

L'hypothèse mise à l'épreuve est la suivante:

Au niveau diploïde, les génotypes RR et Rr sont sexués, rr apomictiques potentiels stériles; au niveau tétraploïde, les génotypes Rrrr et rrrr sont apomictiques, tous les autres sont sexués.

Les pollens r sont stériles.

Les tétraploïdes sexués issus du doublement des diploïdes sexués peuvent être soit RRRR, soit RRrr. Le tableau 1 résume les différentes ségrégations possibles (ségrégation chromosomique, non-chromatidique), S signifie sexué, A apomictique.

Tétraploïde sexué	*Autofécondation*	*Croisements avec apomictique*		*Haploïdisation*
		Rrrr	*rrrr*	
RRRR	1S : OA	1S : OA	1S : OA	1S : OA
RRrr	3S : 1A (1RRRR : 8RRR : 18RR)	1S : 1A (1RRR : 5RR)	1S : 5A	5S : 1A (1RR : 4R)
RRRr	1S : OA	3S : 1A (1RRR : 2RR) R	1S : 1A (RR) R	1S : OA
Tétraploïde apomictique				
Rrrr	1S : 3A parmi les hors-types	1S : 3A parmi les hors-types	OS : 1A parmi les hors-types	1S : 1A
rrrr	OS : 1A parmi les hors-types	OS : 1A parmi les hors-types	OS : 1A parmi les hors-types	OS : A1 parmi les hors-

Tableau 1. — Différentes ségrégations sexué/apomictique avec un seul locus, deux allèles (cf. texte pp. 398-399)

Les plantes sexuées étudiées par Hanna & al., (1973) ne peuvent être que RRrr (hors-types issus d'apomictiques) et leur autofécondation devrait conduire à la ségrégation 3S: 1A, qui n'est pas refusée au seuil 1% par le test $\chi 2$ (observés 116/54; théoriques 129.5/40.5).

K189 serait Rr et K189T RRrr; G23 serait Rrrr.

P_2, plante sexuée issue du croisement K189T × G23 serait RRRr et 57 serait rrrr.

Le back-cross (K189T × G3) sex × G3 avec 45 pour 35A, est compatible avec rrrr pour G3.

T19, 36-5 par ses haploïdes serait rrrr; cette formule s'accorde avec la disjonction 5S: 4A du croisement avec P_2.

Un résultat ne s'accorde actuellement pas avec ces formules génotypiques; elle concerne l'hybridation K189T × G3 où la ségrégation est 14S: 14A.

La recherche de plantes sexuées de germeplasme très différent de celui du groupe des diploïdes sexués sera favorisée en étudiant les croisements des plantes apomictiques avec les plantes sexuées tétraploïdes témoins. Ainsi, le criblage pour la sexualité de hors-types sur T19 et 57 est une opération vaine; il peut être efficace sur G23.

Enfin, cette hypothèse renforcerait l'idée de l'indépendance du contrôle du taux de sexualité et du contrôle de l'aptitude à donner des sacs embryonnaires non réduits (T19, 36-5 à taux de sexualité élevé serait pourtant rrrr).

Des disjonctions analogues sont obtenues avec le modèle dual rrrr, Rrrr sexués, rr diploïdes sexués; tous les autres génotypes sont apomictiques (fertiles si tétraploïdes, stériles si diploïdes).

Il faudra encore plusieurs analyses de croisement avant d'être convaincu de la validité de cette hypothèse et rendre compte convenablement de la structure de G3. Le modèle diploïde à deux loci indépendants de Hanna & al. (1973) ne s'accorde pas avec nos données.

Annexe 2

Filtres des flux géniques et fragmentation des pools géniques en compartiments coordonnés

Les transformations génétiques qui jalonnent l'évolution sont, d'une part, des modifications des distributions des fréquences génotypiques (sélection, dérive), d'autre part, la constitution de nouvelles structures génotypiques (mutations, hybridation, recombinaison).

La sexualité a permis que la constitution de nouvelles structures génotypiques ait lieu autrement que par l'apparition de mutations de tous ordres. Cette amplification, par la recombinaison, de la phase créatrice de nouvelles structures a pour contrepartie un affaiblissement de la pérennité des génotypes constitués (limitée maintenant à une génération), et par suite, une modification plus lente et plus floue des distributions des fréquences (c'est-à-dire un ralentissement des différenciations génétiques).

L'acquisition de la sexualité s'est de ce fait accompagnée de multiples processus qui équilibrent et couplent ces deux phases et établissent le pas, ou la période, des cycles d'hybridation et de différenciation (en généralisant les situations décrites pour la domestication des végétaux cultivés par Harlan, 1970).

Nombre de ces processus sont constitués par des "barrières reproductives" qui n'ont généralement pas été considérées de ce point de vue. L'expression "filtre des flux géniques" devrait être plus adéquate. En effet, le terme de barrière met uniquement l'accent sur la fonction d'isolement alors que leur rôle est plutôt d'établir, à un certain taux, la fréquence des hybridations et des transferts génétiques. Le niveau optimum de ce taux pouvant être parfois très bas, les hybridations occasionnelles mais récurrentes ont été interprétées comme la rupture fortuite et indésirable, purement accidentelle d'une barrière. Par sa rareté, cette rupture est appréciée comme un accident

alors qu'il est optimum qu'elle soit rare. Les types de barrières susceptibles d'être retenus sont ceux dont la fréquence de rupture est la plus proche d'une certaine valeur qui dépend de la nature du pool génique qui s'organise.

Ainsi l'organisation évolutive des pools géniques résulte du fonctionnement de filtres du flux génique, dont la mise en place ou/et l'ajustement sont sous contrôle génétique. De façon un peu paradoxale on peut dire qu'une "barrière reproductive" est en fait le système de couplage de différents compartiments d'un pool génique. Il arrive que ces compartiments soient appelés "espèce", terme qui n'a aucun sens biologiquement stable et répétable, pas plus que certaines subdivisions proposées (cœnospecies, exospecies), qui confondent peut-être filtres et compartiments.

La compréhension de ce couplage par les filtres des flux géniques constitue à notre avis le nœud de la connaissance des systèmes évolutifs. L'importance de ces filtres est telle que l'observation détaillée de tout pool génique montre l'avidité des populations à transformer ou ajuster les transformations fortuites survenues dans l'environnement ou dans les structures génétiques en contrôles efficaces.

L'analyse des structures de populations a donc pour but de déceler les filtres réels et d'en comprendre le fonctionnement. L'étude du polymorphisme global, statique, d'un groupe de plantes susceptibles d'appartenir à un même pool génique étendu est la première investigation. Les structures génétiques des populations (polymorphisme et organisation reproductive) permettent de détecter les couplages efficaces entre diverses formes ou populations et d'apprécier l'actualité des filtres. Par l'expérimentation génétique (hybridation, sélection), on essaiera enfin d'évaluer la validité des filtres décelés, l'étendue des formes qu'ils connectent et leur souplesse évolutive.

L'ambiguïté de la notion de "barrière reproductive" justifie également que l'on introduise celle de "filtre des flux géniques". En effet, deux types d'obstacles à l'hybridation existent, ceux qui appartiennent à l'organisation évolutive même du pool génique et sont les moteurs de sa transformation (les "filtres" proprement dits) et ceux qui sont un sous-produit secondaire des différenciations réalisées, certains révélateurs d'un cul-de-sac ou du délestage complet d'un compartiment, d'autres, éléments éventuellement réexploitables dans des cycles évolutifs internes nouveaux. L'état taxonomique d'une forme végétale par rapport à une autre dépend de la nature de la barrière reproductive qui les relie; définir cet état suppose donc de connaître la logique du système évolutif auquel elles appartiennent, savoir en particulier si ce sont des restes d'une différenciation ancienne ou des éléments constitutifs partiellement isolés (compartiments) d'un même ensemble évolutif (pool génique) encore connecté.

Les différents compartiments d'un même pool génique peuvent être équivalents ou fonctionnellement très dissemblables comme dans le cas des formes sauvages (compartiments réservoirs) et des formes domestiquées (compartiments de colonisation) des végétaux cultivés.

Avant d'esquisser un catalogue des filtres du flux génique nous indiquerons quelques caractéristiques de leur fonctionnement et de la dynamique évolutive qu'ils entraînent.

Les filtres par leur aspect d'obstacle à l'hybridation ou à la recombinaison permettent la différenciation et la constitution de structures génétiques originales indépendantes. Par leur aspect d'acceptation occasionnelle de l'hybridation ou de la recombinaison, ils permettent de réunir des structures bien coordonnées et de cumuler

des organisations différentes qui ont été réalisées et expérimentées dans les pools restreints (compartiments).

Le niveau de fonctionnement du filtre (taux de rupture de la barrière) doit être ajusté de façon que la séparation des compartiments soit suffisamment étanche pour que l'isolement permette l'efficacité adaptative et que la communication soit assez fréquente pour que les formes différenciées n'aient pas entre elles perdu toute possibilité de compatibilité de fonctionnement.

Le niveau du filtre mesure indirectement la période des cycles différenciation-hybridation par la fréquence des recombinaisons. La période dépend aussi de la tolérance des génotypes susceptibles de se recombiner à pouvoir être régulés correctement dans les structures hybrides.

Des filtres très forts, à niveau très bas ne sont acceptables que pour des structures génétiques très tolérantes. Des différences de ploïdie entre compartiments, filtres de bas niveau, permettent aussi une souplesse de régulation très grande du fait de la conservation au cours de l'hybridation et des recombinaisons de génomes entiers cohérents.

Des filtres faibles tels que la restriction des recombinaisons sur des secteurs chromosomiques ne conduisent qu'à des compartiments restreints (linkats, supergènes, structures coadytées) où la différenciation met peu en cause la régulation.

Une conséquence de la nécessité de l'ajustement du niveau des filtres et de leur sélection est leur contrôle génétique simple. Les exemples de filtres du catalogue suivant le montreront.

A. Certains filtres paraissent indépendants pour leur contrôle des substrats génétiques: l'isolement géographique et la sélection humaine dirigée (domestication). Le premier est génétiquement ajusté par le contrôle des taux et des systèmes de migration, le deuxième par le regroupement ou la dispersion sur le génome des caractères domestiqués.

B. Les modes de reproduction et le taux de recombinaison eux-mêmes sont des filtres: l'autogamie, l'apomixie sont généralement sous contrôle génétique simple. Nombreux sont les systèmes génétiques de contrôle des taux de recombinaison.

C. Les échecs de l'hybridation, soit au niveau de la fécondation (locus G_as de *Zea mays mexicana*) ou du développement de l'embryon albumen (loci dupliqués du couplage *Oryza barthii — O. sativa)*, soit au niveau du développement de l'hybride (loci dupliqués contrôlant la faiblesse des F_1, les accidents chlorophylliens des *Oryza*, *Triticum*, des développements racinaires, des nécroses de certains tissus), soit au niveau de la stérilité F_1 (stérilité pollinique des *Oryza*), soit au niveau de l'inviabilité des descendances de la F_1 (rupture des structures hybrides), soit enfin au niveau de la stérilité des descendants de la F_1.

D. Les échecs de l'hybridation dus à des niveaux de polyploïdie différents: stérilité des triploïdes dans les croisements di × tétra.

Il faut noter l'extrême diversité des filtres, de leur contrôle et de leur déclenchement comme si tout pool génique (système évolutif) était prêt à adopter, ou à transformer en filtre, toute modification de fonctionnement qui apparaît lorsque deux groupes de plantes sont confrontés.

Le niveau des filtres est réalisé et contrôlé différemment suivant les catégories. Pour la catégorie A le niveau est établi par les capacités de migration (isolement géographique) ou de dispersion des gamètes et par le degré de compacité des caractéristiques cultivées (dispersion sur plusieurs secteurs chromosomiques).

Pour la catégorie B, le niveau est le taux d'autogamie, ou de sexualité de l'apomixie facultative, ou de recombinaison, et il peut être établi par sélection de modificateurs (Pernès, 1971, 1973 & MS) et établi de façon monomorphe dans certaines populations et même pour certains compartiments.

Pour la catégorie C, le niveau est établi par le polymorphisme des allèles aux différents loci dupliqués complémentaires, ou par leur mutabilité.

Pour la catégorie D, le niveau est celui du taux de développement sans réduction des sacs embryonnaires diploïdes pollinisés par un tétraploïde, ou du taux d'haploïdisation (développement sans fécondation d'une oosphère réduite), ou du taux d'élimination chromosomique et de tolérance aux méioses asymétriques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Combes, D. (1975) Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre Panicum (Graminées) en Afrique. *Mémoires ORSTOM* 76. (Thèse, Univ. Paris-Sud, Centre sci. Orsay, 1972.)

De Wet, J. M. S. & J. R. Harlan (1970) Apomixis, polyploidy, and speciation in Dichanthium. *Evolution* 24: 270-277.

Hanna, W. W., J. B. Powell, J. C. Millot & G. W. Burton (1973) Cytology of obligate sexual plants in Panicum maximum Jacq. and their use in controlled hybrids. *Crop Sci. (Madison)* 13: 695-697.

Harlan, J. R. (1970) Evolution of cultivated plants. In O. H. Frankel & E. Bennett (eds.), *Genetic resources in plants—their exploration and conservation:* 19-31. Blackwell, Oxford & Edinburgh.

Pernès, J. (1971) Etude du mode de reproduction: apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. *Travaux & Documents ORSTOM* 9. 66 pp.

— (1972) *Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique: la section des Maximae du genre Panicum (Graminées)*. Thèse. Univ. Paris-Sud, Centre sci. Orsay [publiée dans *Mémoires ORSTOM* 75, 1975].

— (1973) *Optimisation du taux de sexualité de l'apomixie facultative.* ORSTOM. Ronéo.

— (MS) Population genetic models of apomixis. (En préparation pour *Genetics.*)

— & R. Réné-Chaume (1973) Genetic analysis of sexual and apomict Panicum maximum. *Genetics* (special issue, 13th Congress of Genetics, Berkeley) 74/2/2: s210.

— D. Combes & R. Réné-Chaume (1972) *Système de reproduction et amélioration du Panicum maximum.* Communication au Colloque de la Société génétique de France (Strasbourg).

Réné-Chaume, R. (1973) *Analyse de la structure génétique des formes diploïdes sexuées de Panicum maximum Jacq.* (Rapport ORSTOM.)

— (1975) Les méthodes de taxonomie numérique. *Boissiera* 24: 369-381.