

## L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en Amélioration des Plantes

Y. SAVIDAN

Office de la Recherche scientifique et technique d'Outre-Mer,  
Centre d'Adiopodoume, PB V 51 Abidjan,  
République de Côte d'Ivoire

### Résumé

L'apomixie gamétophytique est un mode de reproduction très fréquent chez les végétaux, et il présente l'avantage majeur d'associer la fixation indéfinie d'une vigueur hybride à la propagation par graines. Malgré cela, fort peu de recherches sont initiées aujourd'hui sur ce sujet : l'apomixie gamétophytique est généralement considérée comme un caractère à déterminisme génétique très complexe.

En fait, les graminées des zones tropicales et intertropicales qui constituent la sous-famille des Panicoïdées, semblent faire exception à cette règle. Dans tous les cas étudiés jusqu'ici, le déterminisme génétique de leur apomixie gamétophytique (aposporie) paraît très simple, de type mono- ou digénique.

*Panicum maximum* est présenté ici comme un exemple de ce qui peut être fait pour utiliser l'apomixie de ces plantes, chez lesquelles la sexualité n'est que très rarement observée (*Panicum* constitue ce qu'on appelle un complexe agamique). Des croisements successifs avec des apomictiques différents, utilisés comme parents mâles, conduisent à de nouvelles variétés, qui associent des qualités de leurs différents géniteurs. Un programme d'amélioration génétique similaire a été réalisé dans le genre *Cenchrus*, où l'apomixie est de nature obligatoire. Le fait que chez *Panicum* l'apomixie soit facultative n'est pas un obstacle à son utilisation car la grande majorité des hybrides apomictiques obtenus ont un taux de sexualité résiduelle nul ou quasiment nul.

Chez toutes les graminées sexuées qui possèdent des formes aposporiques dans leurs pools géniques primaire ou secondaire, l'utilisation de ce mode de reproduction paraît envisageable.

On doit maintenant reconsidérer la place des recherches visant à utiliser l'apomixie en amélioration des plantes.

L'amélioration des plantes fait souvent appel à des modifications de modes de reproduction : passage de l'autogamie à l'allogamie (en utilisant la stérilité mâle et pour exploiter l'hétérosis), et à l'inverse, de l'autoincompatibilité à l'auto-compatibilité (pour fabriquer des lignées et permettre une analyse génétique). Le passage de l'allogamie à l'apomixie permet d'associer la fixation indéfinie d'une vigueur hybride à la propagation par graines. Jusqu'ici cette voie n'a été que fort peu utilisée et l'exploitation du jeu de la sexualité et de l'apomixie reste encore une perspective d'avenir.

O. R. S. T. O. M. 2 DEC. 1978

Collection de référence

19 3495 BAPV

L'obstacle à l'utilisation de l'apomixie en amélioration des plantes n'est pas dans la rareté de ce mode de reproduction. De très nombreuses plantes utiles se reproduisent par voie de graines apomictiques. L'apomixie est généralement considérée comme un caractère à déterminisme génétique très complexe (STEBBINS, 1950). Plus que toute autre, cette affirmation constitue un frein non négligeable à l'initiation de nouvelles recherches.

Les complexes agamiques définis par BABCOCK et STEBBINS (1938) associent des types diploïdes sexués et des types polyploïdes apomictiques ayant conservé une parfaite intercompatibilité de fonctionnement : les croisements sexués  $\times$  apomictiques sont toujours réalisables et produisent des hybrides fertiles. Ces groupes constituent un matériel de choix pour une étude approfondie des relations entre ces deux modes de reproduction et des possibilités d'utilisation de l'apomixie.

### L'apomixie gamétophytique

Le terme apomixie a été longtemps utilisé pour décrire l'ensemble des modes de reproduction asexuée, multiplication végétative incluse (STEBBINS, 1950). Aujourd'hui on limite généralement l'apomixie aux modes de reproduction asexuée par voie de graines. Sauf dans les cas d'embryonie adventice, il y a passage par un stade gamétophytique non réduit. La figure 1, inspirée de GUSTAFFSON (1946) et STEBBINS (1950), présente les différents types d'apomixie gamétophytique.

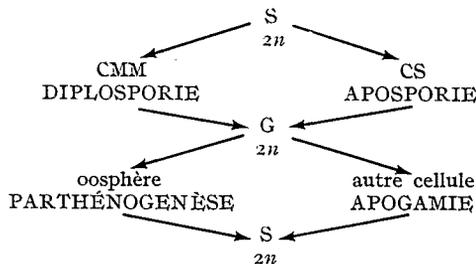


FIG. 1. — Les différents types d'apomixie gamétophytique, d'après GUSTAFFSON et STEBBINS.  
CMM : cellule mère de la mégaspore; CS : cellule somatique; S : sporophyte; G : gamétophyte (sac embryonnaire).

Chez les plantes aposporiques, le sac embryonnaire non réduit a pour origine une cellule somatique appartenant au nucelle ou au tégument interne de l'ovule. Il s'agit d'une cellule archésporiale issue d'une méiose si modifiée que la réduction chromatique n'a pas lieu dans les cas de diplosporie. C'est ensuite l'oosphère (parthénogenèse) ou une quelconque autre cellule du sac embryonnaire (apogamie) qui donne naissance à l'embryon sans fécondation. Le pollen peut toutefois jouer un rôle initiateur dans le développement de l'embryon et l'albumen est souvent triploïde, suite à la fécondation du ou des noyaux polaires (pseudogamie).

L'apomixie est dite obligatoire quand la descendance par graines est parfaitement homogène et de phénotype parental. Chez les apomictiques facultatifs subsiste une certaine sexualité résiduelle, ce qui se traduit dans les descendance par l'apparition de plantes d'un phénotype différent de celui de la plante mère, et qu'on appelle des hors-types.

## L'aposporie des graminées

Le type d'apomixie le plus fréquemment rencontré chez les Graminées est l'aposporie. C'est une caractéristique des Paniceae et des Andropogoneae. Dans les espèces de ces deux tribus (tabl. 1) les sacs embryonnaires aposporiques ont généralement quatre noyaux à maturité : une oosphère, deux synergides et un

TABLEAU I

Classification des Graminées d'après L. EMBERGER (1960).

Les points indiquent les genres dans lesquels des études sur l'hérédité de l'apomixie ont été réalisées ou sont en cours

Sous-familles	Tribus	Genres
1° <i>Bambusoidées</i>		<i>Bambusa</i>
2° <i>Festucoidées</i>	Hordées	<i>Lolium</i> <i>Agropyrum</i> <i>Secale</i> <i>Triticum</i> BLÉ <i>Hordeum</i>
	Avenées	<i>Avena</i>
	Festucées	● <i>Poa</i> <i>Dactylis</i> <i>Festuca</i> <i>Bromus</i>
	Agrostidées	<i>Stipa</i> <i>Phleum</i> <i>Agrostis</i>
3° <i>Panicoidées</i>	Panicées	<i>Brachiaria</i> <i>Melinis</i> ● <i>Panicum</i> ● <i>Paspalum</i> ● <i>Pennisetum</i> MIL. <i>Setaria</i>
	Andropogonées	<i>Andropogon</i> ● <i>Bothriochloa</i> ● <i>Dichanthium</i> <i>Heteropogon</i> <i>Saccharum</i> <i>Sorghum</i> SORGHO
	Maydées	<i>Coix</i> ● <i>Tripsacum</i> <i>Zea</i> MAIS
	Chloridées	<i>Chloris</i> <i>Cynodon</i> <i>Eleusine</i>
Tribu isolée	Eragrostées	● <i>Eragrostis</i>
	Oryzées	<i>Oryza</i> RIZ

unique noyau polaire (BROWN et EMERY, 1958). Chez les apomictiques facultatifs, les sacs embryonnaires sont alors de deux types (fig. 2), les sacs aposporiques ayant quatre noyaux et les sacs d'origine sexuée étant du type *Polygonum* classique, à huit noyaux (ou quelquefois plus lorsque les antipodes sont en nombre supérieur à trois).

Les apomictiques facultatifs possèdent ainsi généralement trois types d'ovules : des ovules à sac unique d'origine sexuée, des ovules à sac unique apomictique et des ovules à sacs multiples, plusieurs cellules somatiques pouvant se diviser simultanément et donner naissance à un gamétophyte non réduit.

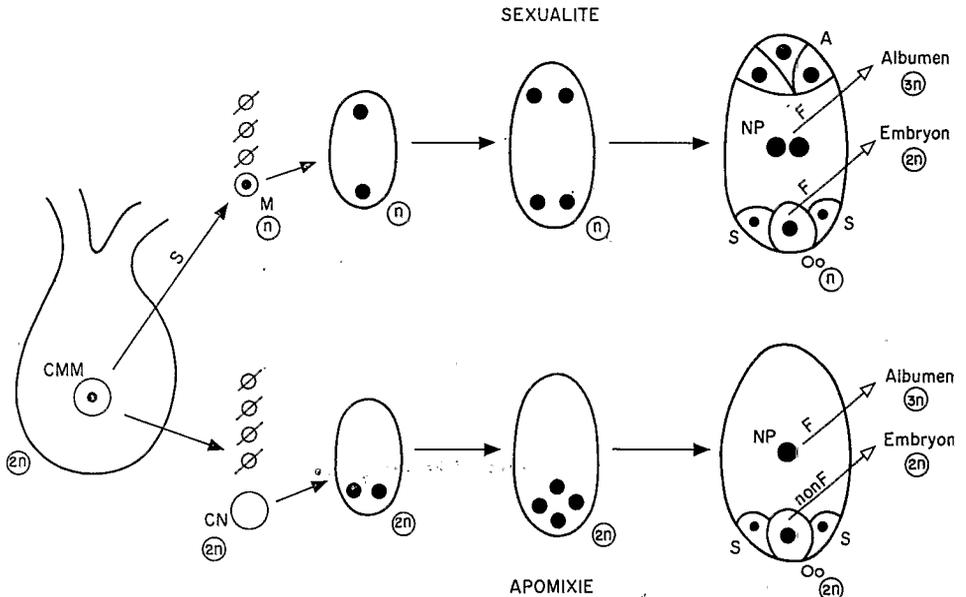


FIG. 2. — L'apomixie facultative chez une Panicoidée : *Panicum maximum*

A : antipodes, CMM : cellule mère de la mégaspore, CN : cellule du nucelle.  
M : mégaspore, NP : noyau polaire, Oo oosphère, S : synergides.

Chez les complexes agamiques dans lesquels les formes aposporiques sont de type obligatoire, l'observation d'un très petit nombre de sacs embryonnaires permet de déterminer la nature sexuée (sacs à 8) ou apomictique (sacs à 4) d'une plante considérée. Ce qui peut être confirmé par l'hétérogénéité ou l'homogénéité de la descendance.

Chez les complexes agamiques qui possèdent des formes apomictiques facultatives, une plante est apomictique si elle possède des sacs à 4 noyaux. Mais le taux de sexualité — taux de sacs à 8 — est important, en ce qu'il détermine le degré d'hétérogénéité de la descendance et donc les possibilités d'utilisation de la plante.

L'étude des apomictiques facultatifs suppose le choix d'un critère de sexualité. L'utilisation du dimorphisme gamétophytique est tentante, mais les techniques cytologiques classiques sont un facteur limitant. De plus le taux de sexualité indiqué par l'analyse des sacs embryonnaires ne correspond généralement pas avec la sexualité telle qu'on l'observe au champ, le taux de types aberrants ou hors-

types étant souvent très inférieur au taux d'ovules à sac embryonnaire sexué. Si notre choix se porte par contre sur l'utilisation de la sexualité au champ, c'est l'espace disponible qui devient très vite un facteur limitant.

Chez *Panicum maximum*, la mise au point d'une technique cytologique rapide (HERR, 1971; SAVIDAN, 1975) nous a conduit à utiliser préférentiellement le critère cytologique, en effectuant des contrôles réguliers sur les descendance. La différence entre le taux de sexualité cytologique et le taux de hors-types n'est pas un obstacle à l'usage de ce critère. Les hors-types résultent d'une autopolinisation (ou d'une pollinisation par une plante sœur voisine, génétiquement identique) chez une plante allogame lorsqu'elle fonctionne de manière sexuée. Ils subissent une contre-sélection sévère sur la vigueur, contre-sélection qui s'exprime à la germination, mais aussi et surtout au repiquage. Dans le cas de la variété « Common Guinea », le taux de sexualité cytologique étant de 22,6 p. cent, le taux de hors-types après germination en boîtes de Petri, repiquage en pots puis au champ, n'est que de 4,0 p. cent. Si les graines sont mises à germer directement en terre et que l'on observe le taux de hors-types à deux mois sans avoir procédé à aucun repiquage, celui-ci est alors de 15,5 p. cent (sur 478 plantes obtenues à partir de graines germant à 50 p. cent).

### Déterminisme génétique et manipulation du caractère

Le déterminisme génétique de l'apomixie est certainement complexe dans la plupart des cas. Selon STEBBINS (1950), on ne peut trouver de déterminisme simple que dans les cas d'embryonie adventice ou de multiplication végétative.

Les études réalisées depuis les années 60 sur quelques graminées : *Paspalum notatum* (BURTON et FORBES, 1960), le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* (HARLAN et al., 1964), *Cenchrus (Pennisetum) ciliaris* (TALIAFERRO et BASHAW, 1966; READ et BASHAW, 1969) et *Eragrostis curvula* (VOIGT et BASHAW, 1972), bien que souvent trop incomplètes pour prétendre préciser la nature exacte du déterminisme (mono-ou digénique) permettent du moins de reconsidérer les possibilités de l'utilisation pratique de l'apomixie de ces plantes.

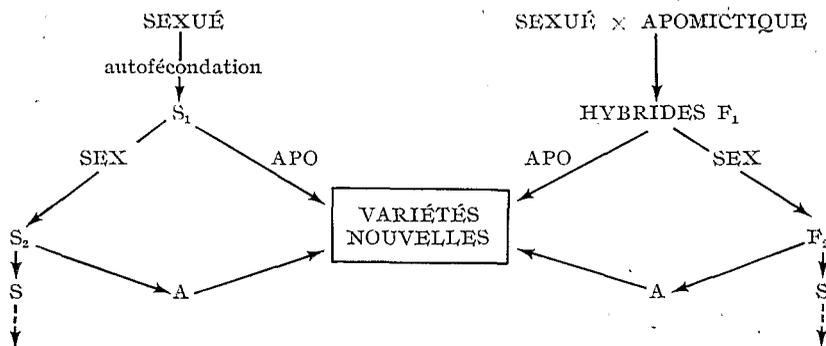


FIG. 3. — Schéma d'amélioration utilisé dans le genre *Cenchrus* par l'équipe de BASHAW (1975). Les types sexuels — hétérozygotes — peuvent donner des descendants apomictiques en autofécondation. Ces mêmes plantes, croisées par un apomictique (la méiose mâle est normale) donnent une descendance où les hybrides sexuels et les hybrides apomictiques ségrégent dans le rapport 1 : 1 (READ et BASHAW 1969).

Parmi toutes les plantes apomictiques étudiées jusqu'ici, les Panicoideae aposporiques constituent une exception aux conséquences pratiques importantes.

C'est dans le genre *Cenchrus* que le premier programme d'amélioration génétique semble avoir été mené à bien. Proposé par TALIAFERRO et BASHAW (1966), il a conduit à l'obtention et à la diffusion de la variété « Higgins » (fig. 3).

Si l'apomixie du *Cenchrus setigerus* est de nature obligatoire, l'apomixie du *Panicum maximum* est facultative, et d'après BASHAW (1974) de telles plantes n'ont qu'un potentiel commercial limité, ne pouvant donner dans leurs descendance les formes apomictiques obligatoires ou quasi-obligatoires que l'utilisateur attend.

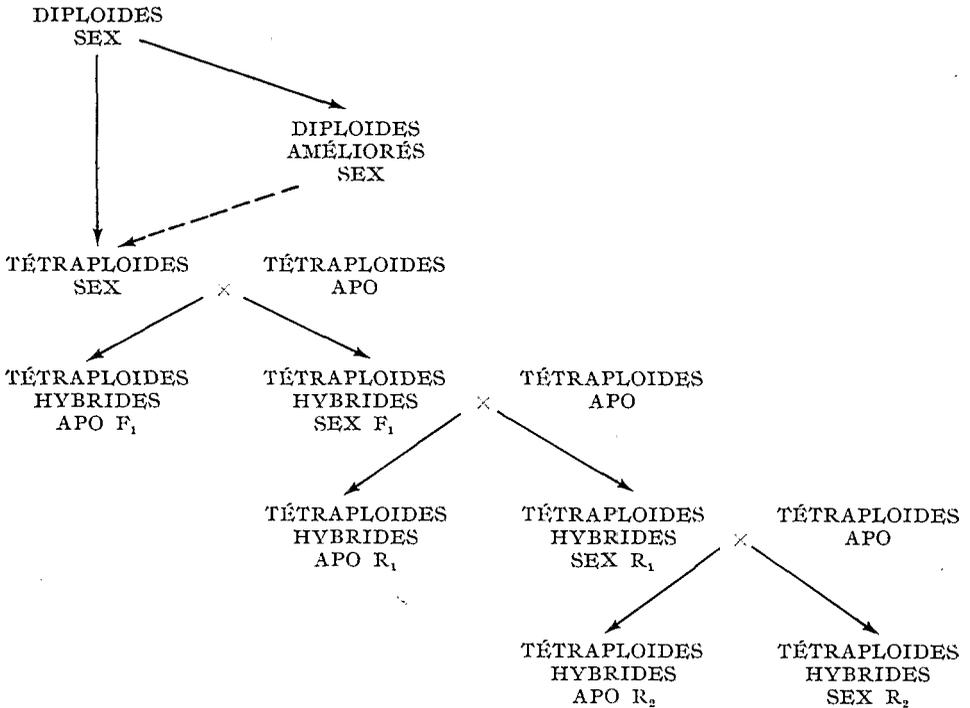


FIG. 4. — Schéma d'amélioration du *Panicum maximum* réalisé en Côte d'Ivoire. Des apomictiques F<sub>1</sub>, R<sub>1</sub> et R<sub>2</sub> ont été obtenus, dont certains sont des apomictiques obligatoires et présentent d'excellentes qualités fourragères.

En fait, apomixie (présence-absence) et taux de sexualité des apomictiques facultatifs sont deux caractères indépendants. Les premières descendance issues de croisements sexuels  $\times$  apomictiques ont confirmé la possibilité d'un déterminisme simple de l'apomixie chez *Panicum maximum* (SAVIDAN, 1975, 1978). Et les premières étapes du schéma d'amélioration proposé par PERNES *et al.* (1975) ont été réalisées (fig. 4). Des hybrides apomictiques très hauts producteurs ont été obtenus.

Le taux de sexualité des apomictiques facultatifs est un caractère à déterminisme génétique complexe, mais à chaque génération d'hybrides des apomictiques obligatoires ont été obtenus. Quand les apomictiques facultatifs sont installés en champ par semis, la faible vigueur des hors-types (conséquence probable

d'inbreeding) conduit à leur disparition par compétition. L'utilisation de la quasi-totalité des hybrides apomictiques de *Panicum* est donc possible, les types apomictiques à taux élevé de sexualité étant exceptionnels.

L'analyse de l'organisation et du fonctionnement du complexe agamique est le préalable indispensable à la manipulation des modes de reproduction aux fins d'amélioration. Dans le cas du *Panicum*, l'analyse montre que les deux modes de reproduction se trouvent, à l'intérieur d'un même pool génique, dans des compartiments incomplètement isolés. Les résultats de l'étude des processus permettant le passage d'un flux génique d'un compartiment à l'autre (tétraploïdisation, hybridation, haploïdisation) sont utilisés dans la construction et la réalisation du schéma d'amélioration.

Ce qui a été fait dans le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* ou chez *Panicum maximum* pourrait être repris avec de réelles chances de succès dans un grand nombre d'autres graminées fourragères. Une manipulation aisée du mode de reproduction apomictique semble être de fait envisageable dans les complexes agamiques de toutes les graminées aposporiques.

Chez les plantes allogames, où l'intérêt de l'apomixie est évident, un programme est actuellement en cours qui vise à transférer le ou les gènes d'apomixie de *Tripsacum dactyloides* chez le Maïs (travaux de l'équipe de PERROV en U.R.S.S.). Outre le fait que l'espèce sauvage utilisée est diplosporique, et qu'on ne sait rien du déterminisme génétique de son apomixie faute d'étude préliminaire, l'espèce donneuse et l'espèce receveuse appartiennent à des pools géniques suffisamment éloignés pour que les chances de succès soient limitées.

Entre les deux types de plantes décrits ci-dessus :

1. le cas des complexes agamiques, où sexualité et apomixie restent en contact permanent et sont donc aisément manipulables pour peu que les processus naturels qui créent ce contact aient été préalablement étudiés,

2. et le cas des espèces cultivées qui possèdent dans leurs pools secondaire ou tertiaire des espèces sauvages apomictiques,

il est possible de trouver d'autres situations, ce qu'illustre l'exemple du Sorgho. Chez cette plante autogame, l'intérêt de l'apomixie apparaît dès lors que les voies de l'amélioration passent par la création de variétés hybrides. La découverte de l'apomixie dans le genre Sorgho (RAO et NARAYANA, 1968; HANNA *et al.*, 1970) et le fait que dans ce genre les espèces sauvages et cultivées semblent largement interfertiles, permettent d'envisager le transfert du ou des gènes d'apomixie chez les formes cultivées.

L'affirmation de la nature complexe du déterminisme génétique de l'apomixie gamétophytique (STEBBINS, 1950) a créé un obstacle non négligeable aux recherches visant à l'utilisation de ce mode de reproduction. Ceci reposant essentiellement sur des travaux effectués chez des dicotylédones. L'aposporie des Panicoideae (Graminées), sous-famille qui contient un très grand nombre de plantes utiles — céréales et fourrages — fait de toute évidence exception à la règle. HARLAN (1965), BASHAW *et al.* (1970) l'ont déjà souligné : l'étude et l'utilisation de ce mode de reproduction devraient constituer l'une des grandes orientations actuelles de l'amélioration des plantes.

Reçu pour publication en septembre 1977.

## Summary

### *Gametophytic apomixis in the Gramineae and its use in plant breeding*

Gametophytic apomixis is a quite frequent mode of reproduction among plants, and presents the main advantage of both indefinite fixation of hybrid vigour and seed propagation. In spite of this, few researches are initiated to-day on that subject: gametophytic apomixis is generally considered as a character with a very complex genetic determinism.

In fact, Gramineae of tropical and subtropical areas, that constitute the Panicoideae sub-family, look like an exception to the rule. In every known cases, the genetic determinism of gametophytic apomixis (apospory) seems to be very simple, with no more than one or two concerned genes.

*Panicum maximum* is presented as an example of what can be done to use practically apomixis in these plants, where sexuality is rarely observed (*Panicum* constitutes what is called an agamic complex). Successive crosses with different apomicts, used as male parents, lead to create new varieties that associate qualities of their different genitors. A similar plant breeding programme was realized in genus *Cenchrus*, where apomixis is obligate. The facultative nature of apomixis in *Panicum* is not a barrier for plant breeding since the great majority of apomictic hybrids are obligate or nearly obligate.

In all sexual Gramineae that possess aposporic forms in their primary or secondary gene pool, it seems possible to use this mode of reproduction.

For apomixis in the Gramineae a new deal is needed.

## Références bibliographiques

- BABCOCK E. B. et STEBBINS G. L., 1938. The american species of *Crepis* : their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. *Carnegie Inst. Washington, publ.* n° 504 : 200 p.
- BASHAW E. C., 1974. The potential of apomictic mechanisms in grass breeding. *Proc. 12th intern. Grassl. Congr.*, 15-20.
- BASHAW E. C., 1975. Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses. in « *Tropical forages in livestock production systems* », *ASA special publ.*, n° 24, Madison, 23-30.
- BASHAW E. C., HOVIN A. W. et HOLT E. C., 1970. Apomixis, its evolutionary significance and utilisation in plant breeding. *Proc. 11th intern. Grassl. Congr.*, 245-248.
- BROWN W. V. et EMERY W. H. P., 1958. Apomixis in the Gramineae : Panicoideae. *Amer. J. Bot.*, **45**, 253-263.
- BURTON G. W. et FORBES I., 1960. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge). *Proc. 8th intern. Grassl. Congr.*, 66-71.
- EMBERGER L., 1960. *Traité de Botanique systématique*. TII : *Les végétaux vasculaires*, Masson, Paris, 1 539 p.
- GUSTAFSSON A., 1946. Apomixis in higher plants. Part I : the mechanism of apomixis. *Lunds Univ. Arsskr.*, **42**, 1-68.
- HANNA W. W., SCHERTZ K. F. et BASHAW E. C., 1970. Apospory in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Science*, **170**, 338-339.
- HARLAN J. R., 1965. The use of apomixis in the improvement of tropical and subtropical grasses. *Proc. 9th intern. Grassl. Congr.*, 191-193.
- HARLAN J. R., BROOKS M. H., BORGAONKAR D. S. et DE WET J. M. J., 1964. Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. *Bot. Gaz.*, **125**, 41-46.
- HERR J. M., 1971. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. *Amer. J. Bot.*, **58**, 785-790.
- PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J. et SAVIDAN Y., 1975. Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* **10** (2), 67-75.

- RAO N. G. P. et NARAYANA L. L., 1968. Apomixis in grain Sorghums. *Indian J. Genet., Plant Breed.*, **28**, 121-127.
- READ J. C. et BASHAW E. C., 1969. Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in Buffelgrass and Birdwoodgrass. *Crop Sci.*, **9**, 805-806.
- SAVIDAN Y., 1975. Hérité de l'apomixie. Contribution à l'étude de l'hérité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires). *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., **10** (2), 91-95.
- SAVIDAN Y., 1978. Analyse génétique des descendants de croisements sexués × apomictiques chez *Panicum maximum*. 2. Nombres chromosomiques et modes de reproduction (en russe), D. F. PETRON éd., Moscou.
- STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia Univ. Press, New-York, 643 p.
- TALIAFERRO C. M. et BASHAW E. C., 1966. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. *Crop Sci.*, **6**, 473-476.
- VOIGT P. W. et BASHAW E. C., 1972. Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*. *Crop Sci.*, **12**, 843-847.
-