

Etude de la valeur agronomique des différentes sortes de variations héréditaires

Par A.-F. BILQUEZ

Laboratoire de Génétique. I. D. E. R. T. Bondy.



Polyploïdie

La polyploïdie constitue, sans aucun doute, un phénomène d'un grand intérêt agronomique. Beaucoup de plantes ayant une importance économique sont, en effet, des formes polyploïdes. Il faut toutefois faire une distinction entre l'autoploïdie et l'allo ou amphiploïdie.

D'un point de vue classique, on dit qu'un organisme polyploïde est un *autoploïde* si sa garniture chromosomique est constituée de génomes tous semblables. On dit qu'il est *allo* ou *amphiploïde* si sa garniture chromosomique est formée de plusieurs génomes dont certains diffèrent des autres.

Il est en réalité assez malaisé d'apprécier si deux génomes sont homologues ou non. On a tendance à juger de ce fait : d'une part d'après le degré de similitude morphologique existant entre les chromosomes de chaque génome, dans la mesure où cela peut être apprécié, d'autre part d'après l'aptitude qu'ont les chromosomes des différents génomes à s'apparier entre eux lors de la prophase réductionnelle.

Ni l'un ni l'autre de ces deux critères n'a malheureusement une valeur absolue. C'est pourquoi CLAUSEN, KECK et HIESEY (1945) ont proposé de baser la distinction entre autoploïdie et alloploïdie sur des principes évolutifs.

Selon ces auteurs, tous les organismes polyploïdes formés à partir d'un individu non hybride d'une espèce diploïde donnée, ou à partir d'un hybride résultant d'un croisement entre individus appartenant à un même *ecospecies*, doivent être considérés comme des autoploïdes. Tous les polyploïdes formés à partir d'un individu hybride provenant du croisement de deux individus appartenant à des populations séparées l'une de l'autre par une barrière entraînant un taux quelconque de stérilité, dans la descendance de leurs hybrides (croisements interécospécifiques ou intercenospécifiques), constituent des allo ou amphiploïdes.

SIGNIFICATION PRATIQUE DE L'AUTOPLOÏDIE

La constatation que la plupart des plantes cultivées et de grand intérêt économique ont un nombre chromosomique multiple de celui des

espèces sauvages, la constatation que des variants héréditaires, tels que *Oenothera Lamarckiana* var. *gigas* ou *Campanula persicifolia* var. *Telham beauty*, autopolloïdes naturels provenant de formes diploïdes connues, ont des dimensions et une robustesse supérieures à celles des formes diploïdes, avaient conduit à penser que l'autopolloïdie devait être un moyen extrêmement efficace pour obtenir des plantes de qualité supérieure. Aussi ne faut-il pas s'étonner si un très grand nombre de travaux sur l'autopolloïdie ont eu lieu au cours des vingt dernières années, après que BLAKESLEE (1937) et NEBEL et RUTTLE (1938) aient annoncé qu'il était relativement aisé de produire expérimentalement des plantes autopolloïdes par emploi de la colchicine.

Il n'est pas exagéré d'écrire que les travaux entrepris ont souvent abouti à des résultats qui furent une véritable déception pour leurs auteurs. Ces insuccès s'expliquent en grande partie par l'état d'ignorance dans lequel on se trouvait avant que l'étude des polyploïdes créés expérimentalement ne permit précisément d'étudier le phénomène d'autopolloïdie. On sait d'autre part, aujourd'hui, que si beaucoup de plantes cultivées ont en effet un nombre chromosomique multiple de celui des espèces sauvages, cette augmentation du nombre des chromosomes est, dans la plupart des cas, la conséquence d'un phénomène d'alloploïdie, non d'un phénomène d'autopolloïdie.

L'autopolloïdie produit deux sortes d'effets chez les organismes :

1° Une augmentation de la quantité de chromatine présente dans les noyaux du fait de la multiplication du nombre des chromosomes. D'où augmentation du volume des noyaux, et, par voie de conséquence, de celui des cellules méristématiques.

2° Une multiplication de chacun des gènes présents dans l'organisme parental diploïde.

On sait que la taille des cellules méristématiques influe sur le contenu des cellules en eau et en diverses substances, sur le rythme de la croissance, sur la forme et sur la taille des organes.

Les agronomes pensèrent que, puisque l'autopolloïdie avait comme effet de produire une augmentation de volume des cellules méristématiques, on devait donc aboutir logiquement, par autopolloïdie, à un enrichissement des cellules en certaines substances, en même temps qu'à une augmentation de la taille des organes. D'où la possibilité théorique d'obtenir, grâce à la production expérimentale d'autopolloïdes, des betteraves plus riches en sucre, des tomates plus riches en vitamine, des fruits plus gros, une masse fourragère plus abondante, une vigueur générale accrue, etc...

Leur erreur fut d'oublier que la plupart des caractères sont régis par des gènes, et que, dans le phénomène d'autopolloïdie, il n'y a pas seulement une augmentation du volume des cellules méristématiques, mais qu'il y a aussi une multiplication de chacun des gènes présents dans l'organisme parental.

Le rôle des gènes dans la valeur des autopolloïdes a été bien mis en évidence par NILSSON et ANDERSSON (1943) et par JULÉN (1944), qui ont analysé biométriquement, l'un et l'autre, plusieurs clones autotétraploïdes de luzerne obtenus expérimentalement à partir de souches diploïdes ayant des génotypes différents.

Leurs résultats indiquent très clairement que le caractère *gigas*, considéré par la plupart des auteurs comme l'une des caractéristiques essentielles de l'autopolloïdie, s'exprime en réalité de façon très inégale selon les génotypes. Les mensurations de la largeur des feuilles, faites

par JULEN, dans deux génotypes *a* et *b*, sont particulièrement démonstratives de ce fait : on constate, dans le cas du génotype *a*, que les autotétraploïdes ont des feuilles beaucoup plus larges que celles des diploïdes, la différence étant statistiquement significative, alors que dans le cas du génotype *b*, il n'existe aucune différence entre la largeur des feuilles des autotétraploïdes et celle des diploïdes.

Un autre bon exemple de l'influence des gènes sur la valeur des autopolloïdes a été fourni par RANDOLPH et HAND (1940) au cours de leurs recherches sur les relations qui existent entre la teneur en substances caroténoïdes et le nombre de gènes par cellules diploïdes et tétraploïdes chez le maïs. Les analyses faites par RANDOLPH et HAND ont montré que, dans le cas des maïs à grain blanc, il y avait 19 % de caroténoïdes en moins chez les autotétraploïdes que chez les diploïdes, alors que, dans le cas des maïs à grain jaune, il y avait au contraire 40 % de caroténoïdes de plus chez les autotétraploïdes que chez les diploïdes.

Cet exemple est intéressant, car on sait, depuis les travaux de MANGELSDORF et FRAPS (1931) et ceux de JOHNSON et MILLER (1938), que la richesse en caroténoïdes des grains de maïs est en corrélation étroite avec le nombre de gènes dominants « Y » régissant la coloration jaune du grain.

La différence de richesse en caroténoïdes des maïs tétraploïdes à grain jaune et à grain blanc peut être interprétée comme étant due aux taux différents de gènes « Y » à action cumulative possédés par l'un et l'autre. Comme il y a chez les maïs jaunes tétraploïdes une dose de gènes « Y » à action cumulative double de celle qui existe chez les maïs diploïdes, on aurait pu s'attendre à ce qu'il y ait au moins 2 fois plus de caroténoïdes chez les maïs tétraploïdes que chez les maïs diploïdes. L'expérience montre qu'il n'y a en réalité que 40 % de plus. La différence provient en grande partie de ce que les cellules de l'albumen, où sont localisés les caroténoïdes, subissent du fait de l'autoploidie une augmentation de volume égale à 3,6. D'où une concentration en gène par unité de volume inférieure, en réalité, chez les autotétraploïdes à celle qui existe chez les diploïdes.

L'augmentation de volume subie par les cellules des formes polyploïdes étant un phénomène indépendant de la nature des gènes possédés par la plante, on retrouve la même augmentation de volume des cellules de l'albumen chez les maïs tétraploïdes à grain blanc. Mais comme il n'y a pas, chez ceux-ci, présence de gènes dominants « Y », l'action cumulative de ces gènes n'existe pas. D'où diminution de la richesse en caroténoïdes chez les maïs à grain blanc, lorsqu'on passe de l'état diploïde à l'état tétraploïde.

Sans doute existe-t-il chez les plantes quelques rares caractères dont l'évolution se montre apparemment indépendante de la nature des gènes possédés par la plante. Il s'agit de caractères tels que la taille des grains de pollen, ou celle des cellules épidermiques, c'est-à-dire des caractères reliés chacun de façon simple et directe à la taille des cellules méristématiques. L'expérience prouve que la taille des organes floraux et l'épaisseur des tissus semblent pouvoir être classés également dans cette catégorie : les plantes autopolloïdes ayant, en règle générale, des fleurs plus grandes, des tiges et des feuilles plus épaisses que celles des variétés parentales diploïdes. Remarquons, toutefois, que même dans ces cas, la nature des gènes possédés par la plante n'est pas absolument indifférente. On peut très bien avoir, au sein d'une même espèce diploïde, des variétés ayant, par exemple, des fleurs de grosseur très différente. Les fleurs des autopolloïdes formés à partir des variétés diploï-

des à petite fleur seront sans doute plus grosses que ces dernières. Mais cette grosseur pourra très bien ne pas être supérieure, ou même être encore inférieure à la grosseur des fleurs des variétés diploïdes à grosse fleur.

C'est pourquoi l'on doit considérer que la valeur pratique des autopolloïdes est fonction avant toute chose de la nature des gènes présents initialement dans l'organisme parental diploïde. Méconnaître cette règle, lorsqu'on veut utiliser l'autopolloïdie comme moyen d'amélioration, c'est risquer d'aller au devant de grandes déceptions.

L'intérêt des agronomes pour le phénomène d'autopolloïdie semble en fait davantage orienté, actuellement, vers les particularités du mode d'évolution génétique des autopolloïdes que vers les possibilités d'obtenir des modifications du phénotype.

La ségrégation génique se produisant en effet de façon moins rapide chez les autopolloïdes que chez les diploïdes, il s'ensuit que certaines caractéristiques, telles que l'hétérosis ou l'uniformité du phénotype, pourront être conservés chez les plantes à fécondation croisée (maïs, betterave, seigle...) pendant un nombre successif de générations beaucoup plus grand chez les polyploïdes que chez les diploïdes.

SIGNIFICATION PRATIQUE DE L'ALLOPLOÏDIE

L'alloploïdie a pour effet primaire la duplication de chacun des chromosomes normalement présents dans l'hybride F₁ obtenu à partir de deux espèces (1) différentes.

Chaque chromosome a donc, chez un alloploïde, la possibilité de trouver un partenaire homologue avec lequel il peut s'apparier lors de la méiose.

La barrière biologique entre espèces diploïdes due à une absence d'homologie, et donc de conjugaison entre les chromosomes parentaux lors de la méiose, se trouve ainsi éliminée. Il y a, par la même occasion, grâce à l'alloploïdie, addition dans un même organisme de la variabilité génétique propre à plusieurs espèces. D'où, grâce au jeu des associations et des combinaisons entre les gènes apportés par chaque espèce parentale ou entre les actions de ces gènes, la possibilité d'aboutir à l'expression de nouveaux caractères ou de nouveaux ensembles de caractères.

On peut, en pratique, utiliser les alloploïdes de plusieurs manières.

L'utilisation la plus courante consiste à exploiter directement les alloploïdes, en tant que formes nouvelles. C'est ce que l'homme fit instinctivement à plusieurs moments de son histoire, lorsqu'il entreprit la culture des blés tendres, des cotonniers moyenne soie et longue soie, du tabac à fumer, de la canne à sucre, toutes plantes dont des études récentes ont montré que ce sont des alloploïdes, de même que le sont également la pomme de terre, l'arachide, la banane fruit, la luzerne, le caféier d'Arabie, les pommiers, les poiriers, et aussi quantité d'autres espèces végétales d'intérêt économique moindre : navets, traisiers, choux, dahlias, etc...

(1) Il s'agit ici d'espèces au sens biologiques du terme, c'est-à-dire d'entités séparées l'une de l'autre par une barrière de stérilité rendant impossible un interchange génique total entre elles, ce qui se traduit soit par une F₁ entièrement fertile, mais avec apparition d'individus non viables en F₂, soit par une F₁ plus ou moins stérile. L'espèce ainsi définie correspond à l'écospécies définie par CLAUSEN, KECK et HIESEY.

On conçoit parfaitement, étant donné le mode d'origine des allopoloïdes, que la valeur pratique immédiate de ceux-ci dépende, dans une grande mesure, de la nature des gènes présents initialement dans chacune des deux formes parentales. Les caractéristiques des allopoloïdes peuvent cependant être modifiées avec le temps du fait des mutations de gènes susceptibles de se produire au sein de chaque génome.

On constate effectivement que les allopoloïdes ont une variabilité génétique d'autant plus grande qu'ils sont d'origine plus ancienne. La primévère de Kew, par exemple, qui est un allopoloïde de date extrêmement récente, puisqu'il est apparu seulement depuis le début de ce siècle, offre une variabilité génétique insignifiante par comparaison à celle du blé tendre, dont l'origine remonte à la nuit des temps.

Un autre mode d'utilisation des allopoloïdes consiste à se servir d'eux comme intermédiaires pour effectuer le transfert de certaines gènes d'une espèce à une autre espèce. Une bonne illustration de ce mode d'emploi des allopoloïdes nous est fournie par le transfert à *Nicotiana tabacum* du gène de résistance à la nécrose de la mosaïque possédé par *Nicotiana glutinosa*. Ce résultat a été obtenu grâce à l'emploi, comme intermédiaire, de l'allopoloïde *N. tabacum* x *N. glutinosa*, connu sous le nom de *Nicotiana digluta* (HOLMES, 1938). Le transfert de la résistance de *N. glutinosa* à *N. tabacum* proviendrait du remplacement, au cours des croisements de l'hybride *N. digluta* x *N. tabacum* sur *N. tabacum*, d'une certaine paire de chromosomes de *N. tabacum* par une paire de chromosomes de *N. glutinosa*, fonctionnellement équivalente, et possédant le gène de résistance à la mosaïque (GERSTEL, 1943-1945).

Le transfert des gènes d'une espèce à une autre au moyen de l'allopoloïdie et grâce au remplacement d'une paire de chromosomes d'une espèce par une paire de chromosomes de l'autre espèce exige évidemment la réalisation d'un certain nombre de conditions : il faut qu'il y ait, chez les deux espèces considérées, des chromosomes fonctionnellement équivalents et que le gène responsable du caractère désiré soit précisément localisé sur ces chromosomes. Il faut, d'autre part, que le caractère à transmettre soit conditionné par un seul gène, et que celui-ci ait une action dominante ou épistatique de façon à ce que le caractère puisse être détecté facilement dans la descendance. Il faut enfin que l'allopoloïde puisse se croiser avec ses parents, et que les hybrides obtenus aient une fertilité convenable.

Le transfert de certains caractères d'une espèce à une autre espèce n'implique pas forcément qu'il y ait substitution d'une paire de chromosomes entre les deux espèces. Le même but peut également être atteint par simple adjonction, au génome de l'espèce à améliorer, des chromosomes porteurs du ou des gènes responsables du caractère souhaité, à condition, toutefois, que celui-ci se comporte de façon épistatique par rapport au caractère qu'on veut éliminer.

Citons, à titre d'exemple, les tentatives faites en vue de transférer au blé tendre le caractère de résistance à *Puccinia tritricina* possédé par *Aegilops umbellulata*. On sait qu'il existe chez les blés trois groupes taxinomiques : engrains, blés durs et blés tendres, qui ont respectivement 7, 14 et 21 paires de chromosomes. On sait également que cette série constitue une série allopoloïde, dans laquelle les 7 paires de chromosomes des engrains, additionnées à 7 autres paires de chromosomes constituent les 14 paires chromosomiques des blés durs, lesquelles, additionnées à 7 nouvelles paires de chromosomes, constituent les 21 paires de chromosomes des blés tendres. Les 3 génomes de chacun 7

paires de chromosomes existant chez les blés ont été désignés respectivement par A, B, C, les engrains ayant comme constitution AA, les blés durs AA BB et les blés tendres AA BB CC.

Le génome B proviendrait d'une espèce diploïde du genre *Agropyrum* qui pourrait être *A. triticeum* Gaertn. Le génome C proviendrait d'une espèce diploïde du genre *Aegilops*, selon toute vraisemblance *Ae. squarrosa* L. (M.C. FADDEN et SEARS, 1946).

Il apparaît évidemment logique d'imputer en grande partie au génome C les différences de comportement que l'on observe entre blés tendres et blés durs, comme, par exemple, la plus grande sensibilité manifestée par les blés tendres vis-à-vis des rouilles. L'étude du genre *Aegilops* a permis de se rendre compte que certaines espèces d'*Aegilops* possèdent des caractères qui seraient susceptibles d'améliorer considérablement la valeur des variétés de blé cultivées actuellement, si l'on parvenait à les substituer aux caractères défectueux apportés par l'espèce d'*aegilops* ayant contribué jadis à la synthèse des blés.

SEARS (1955) signale qu'en utilisant comme géniteur l'alloploïde expérimental : *Triticum dicoccoïdes* (n=14, AB) × *Aegilops umbellulata* (n=7, Cu), il lui a été possible d'obtenir, par croisement avec le blé tendre, une plante ayant les 21 paires de chromosomes du blé plus 1 chromosome d'*Aegilops umbellulata* et associant aux caractéristiques des blés tendres la résistance à *Puccinia triticina* possédée par *Ae. umbellulata*. Cette plante est évidemment cytologiquement instable et, telle quelle, de peu d'intérêt pratique immédiat.

Une deuxième phase de travail consiste à essayer de provoquer expérimentalement, grâce à une translocation appropriée, le passage, sur un chromosome de type blé du gène de résistance à *Puccinia triticina*, localisé sur le chromosome d'*Aegilops umbellulata*.

Des résultats très encourageants ont pu être obtenus.

Il n'est pas douteux que des travaux d'une semblable nature, basés sur l'emploi conjugué de l'alloploïdie expérimentale et de la production expérimentale des variations de structure chromosomique, et ayant pour but de faire passer, chez certaines espèces cultivées, des caractères économiques présents chez certaines espèces sauvages voisines, figure-ront à l'avenir de plus en plus dans les programmes des stations d'amélioration des plantes.

Pour que de tels travaux soient menés à bonne fin, il est évidemment nécessaire que — à défaut de pouvoir induire de façon précise la production d'un interchange déterminé — on sache produire expérimentalement des brisures de chromosomes, avec une fréquence suffisamment grande, et dans des conditions telles que l'interchange souhaité ait des chances raisonnables d'apparaître.

BIBLIOGRAPHIE

1. BLAKESLEE A.-F. 1937. — Dédoublément du nombre de chromosomes chez les plantes par traitement chimique. *C. R. Ac. Sci.* 265, 476-479.
2. CLAUSEN J., KECK D.-D., HIESEY W.-M. 1945. — Experimental studies on the nature of species, II : Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy with examples from the Madinae. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* N° 564.

3. GERSTEL D.-U. 1943. — Inheritance in *Nicotiana tabacum* XVII cytogenetical analysis of glutinosa type resistance to mosaic disease. *Genetics* 28 : 533-536.
4. HOLMES F.-O. 1938. — Inheritance of resistance to tobacco mosaic in tobacco. *Phytopathology*, 28 : 553-561.
5. JOHNSON I.-J. et MILLER E.-S. 1938. — Variation in carotinoïd pigment concentration among inbred and crossbred strains of corn. *Cereal Chem.* 15 : 345-350.
6. JULÉN G. 1944. — Investigations on diploïd, triploïd and tetraploïd lucerne. *Hereditas*, XXX : 567-582.
7. MAC FADDEN E.-S. et SEARS E.-R. 1947. — The genom approach in radical wheat breeding. *Jour. Amer. Soc. Agron.*, 39 : 1011-1026.
8. MANGELSDORF P.-C. et FRAPS G.-S. 1931. — A direct quantitative relationship between vitamin A in corn and the number of genes for yellow pigmentation. *Science*, 73 : 241-242.
9. NEBEL B. et RUTTLE M.-L. 1938. — The cytological and genetical significance of colchicine. *J. Hered*, 29 : 1-9.
10. NILSSON F. et ANDERSSON E. 1943. — Polyploïdy in the genus *medicago*. *Hereditas*, XXIX, 197-198 (Abstracts).
11. RANDOLPH L.-F. et HAND D.-B. 1940. — Relation between carotenoid content and number of genes per cell in diploid and tetraploid corn. *Jour. Agr. Res.*, 60 : 51-64.
12. SEARS E.-A. 1955. — An induced gene tranfer from *Aegilops* to *Triticum*. *Genetics*, 595 (Abstracts).
13. STEBBINS G.-L. 1950. — Variation and evolution in plants. *Columbia Univ. Press*. New-York 643 pp.



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER
47, bid des Invalides
PARIS VII°

COTE DE CLASSEMENT n°2963

GENETIQUE VEGETALE

ETUDE DE LA VALEUR AGRONOMIQUE DES DIFFERENTES SORTES
DE VARIATIONS HEREDITAIRES

par

A.BILQUEZ

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 28127

Cote : B

n° 2963

JOURN. AGRIC. TROP. & BOT. APP.
1956