

ARTICLES ORIGINAUX
ORIGINAL ARTICLES

OORSPRONKELIJKE ARTIKELS
ARTICULOS ORIGINALES

Apomixie, sexualité et amélioration des graminées tropicales

J. Gobbe, B. Longly, B.-P. Louant

Résumé

L'apomixie gamétophytique et la sexualité peuvent être exploitées conjointement pour améliorer les graminées tropicales. L'apomixie est recherchée pour faciliter la diffusion des cultivars. Dans le genre Brachiaria voisinent des espèces apomictiques et des espèces sexuées; des hybridations sont effectuées entre une forme tétraploïde obtenue après traitement à la colchicine de l'espèce sexuée B. ruziziensis Germain et Evrard, et les espèces naturelles tétraploïdes et apomictiques B. brizantha Stapf. et B. decumbens (Hochst) Stapf.

Summary

Gametophytic apomixis together with sexuality can be used for the improvement of tropical grasses. Apomixis is researched for providing an easy spreading of cultivars. Apomictic and sexual species are found in the genus Brachiaria; hybridizations are carried out between a tetraploid, colchicine induced form of the sexual species B. ruziziensis Germain et Evrard, and natural tetraploid apomicts, B. brizantha Stapf. and B. decumbens (Hochst) Stapf.

L'apomixie gamétophytique peut être définie comme mode de reproduction asexué par graines; la méiose et la fécondation n'y ont pas lieu, ce qui permet d'assimiler cette reproduction apomictique à une « multiplication clonale par semis ».

Depuis Gustafsson (6,7,8) de nombreux botanistes et généticiens se sont penchés sur les aspects fondamentaux de l'apomixie et une conception évolutionniste de ce mode de reproduction fit l'objet d'une revue de Stebbins (19,20). C'est surtout depuis une cinquantaine d'années que le point de vue agronomique attire l'attention des chercheurs; ceux-ci étudient notamment les possibilités de transfert du caractère apomictique aux espèces sexuées surtout lorsque apomixie et sexualité coexistent dans le même genre.

Dans ce cas, lorsque l'hybridation entre « type » sexué et « type » apomictique est possible et que la transmission du caractère apomictique est contrôlable, on peut tenter d'associer d'une part la sexualité nécessaire à l'amélioration génétique du matériel végétal et, d'autre part l'apomixie utile à l'isolement des cultivars sélectionnés au cours de leur diffusion. On peut aussi imaginer la possibilité de stabiliser l'effet vigueur dû à l'hétérosis chez certains hybrides F1, ceci remédierait aux difficultés rencontrées dans les régions du globe qui ne jouissent pas d'une infrastructure agricole suffisante pour assurer la production et la diffusion répétées de semences F1.

Enfin, certains niveaux de ploïdie instables ou même stériles (triploïdes, pentaploïdes, aneuploïdes...) pourraient être exploités.

L'agronome prolonge ainsi les résultats de la recherche fondamentale en considérant l'apomixie comme objet de recherche:

1. en amélioration des plantes, discipline qui établira les méthodologies à suivre pour la bonne exploitation du caractère;
2. en sélection où l'apomixie devient pour lui un critère de choix;
3. en phytotechnie où les techniques de diffusion du matériel végétal amélioré dans ce sens sont susceptibles d'aménagements importants.

Des recherches ont déjà été entreprises chez le sorgho (17), le blé (11), le maïs (15), la betterave sucrière (10) et la pomme de terre (9).

La coexistence presque générale de l'apomixie et de la sexualité dans les genres de la sous-famille des Panicoidées (Graminées) attire particulièrement l'attention; l'apomixie, caractère hautement polygénique dans d'autres familles, semble ici mono- ou bigénique ce qui facilite l'étude et l'utilisation de son hérédité. Les premiers programmes d'amélioration faisant intervenir l'apomixie ont été réalisés chez *Cenchrus ciliaris* L. (22, 1) et chez *Panicum maximum* J. (14,18), deux espèces fourragères des régions chaudes.

Le genre *Brachiaria* (tribu des Panicées) quant à lui comprend plusieurs espèces utilisées dans l'aménagement des pâturages en régions tropicales dont *B. ruziziensis* Germain et Evrard, diploïde et sexué, qui se prête aux procédés appliqués dans les schémas classiques de sélection des plantes allogames.

Comme, dans le genre, *B. ruziziensis* voisine avec des espèces polyploïdes apomictiques *B. decumbens* (Hochst) Stapf et *B. brizantha* Stapf, on souscrit aisément à l'idée d'y transférer, par croisement interspécifique, le caractère «reproduction apomictique». Plusieurs voies peuvent être imaginées pour l'obtention d'hybrides entre une espèce diploïde sexuée et une espèce tétraploïde apomictique :

1. Des croisements pourraient être effectués entre le diploïde sexué utilisé comme parent femelle et le tétraploïde apomictique utilisé comme parent mâle. L'hybride, triploïde, serait ensuite doublé à la colchicine pour restaurer la fertilité. Ferguson (3) tenta d'utiliser cette méthode en croisant *B. ruziziensis* (2n=18) sexué avec *B. decumbens* (4n=36) apomictique pour obtenir un hybride interspécifique triploïde (3X=27).

Les résultats furent décevants: les quelques plants produits, descendants de *B. ruziziensis*, furent issus d'autopollinisations ou de croisements intraspécifiques accidentels. Si un hybride avait été formé, son doublement à la colchicine aurait produit un amphiploïde (6X=54) avec 18 chromosomes de *B. ruziziensis* et 36 chromosomes de *B. decumbens*. Le mode de reproduction de cet hybride interspécifique aurait alors dû être défini.

2. Le faible taux de sexualité chez les espèces apomictiques pourrait être mis à profit. Les hybridations, toutes rares qu'elles soient, produi-

raient des plants pentaploïdes (5X=45) chez lesquels 36 chromosomes proviendraient de l'oosphère non réduite et 9 du gamète mâle réduit. La méiose de l'hybride serait sans doute irrégulière.

3. Une méthode, peut-être moins aléatoire, consisterait à faire accéder les plants sexués au niveau de ploïdie des espèces apomictiques; l'obtention d'un tétraploïde artificiel par doublement à la colchicine constituerait donc le point de départ essentiel. Nous avons appliqué cette méthode chez *B. ruziziensis* (21).

Divers traitements à la colchicine ont abouti à l'obtention de plants qui, en fécondation libre, ont fourni une descendance soit tétraploïde, soit diploïde. Pour départager tétraploïdes et plants non doublés, une série de critères discriminatoires simples a été proposée (4).

Ensuite, le mode de reproduction de ces plants autotétraploïdes a été étudié (5). Aucune trace d'apomixie n'y est décelée, ce qui confirme l'absence de relation de cause à effet entre polyploïdie et apomixie.

Dans la perspective de l'exploitation concomitante de la sexualité et de l'apomixie, on peut imaginer deux schémas d'amélioration; dans le premier, la sexualité servirait à introduire des caractères nouveaux chez l'espèce apomictique: c'est le cas présenté par Pernes et al. (14) chez *Panicum maximum* (fig. 1).

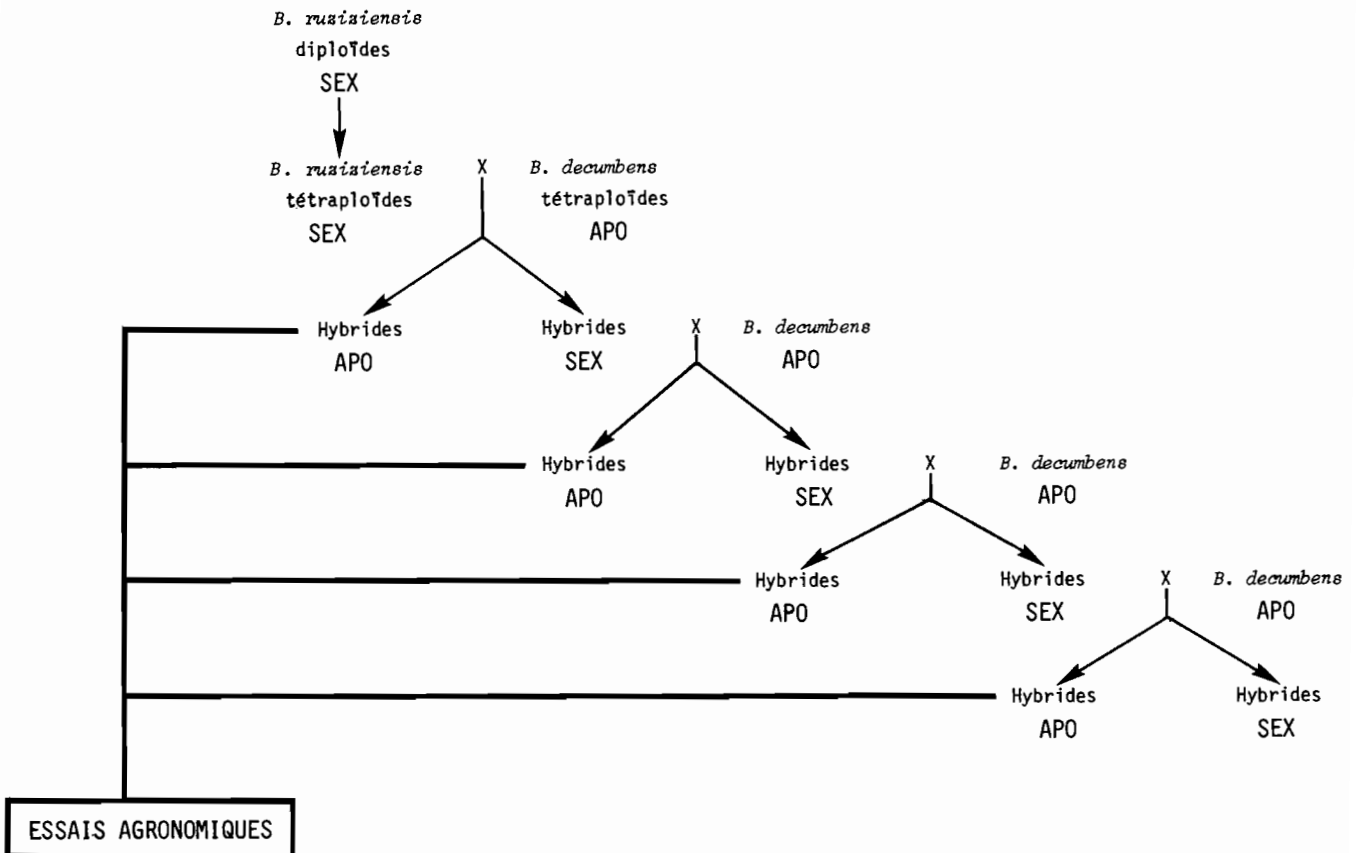


Figure 1 — Schéma d'amélioration de l'espace apomictique *Brachiaria decumbens* (Hochst.) Stapf. par hybridation interspécifique.

Dans le deuxième, l'apomixie viendrait fixer les caractères intéressants acquis par l'espèce sexuée (fig. 2).

La réalisation de ces schémas expérimentaux dépend notamment du déterminisme génique de l'apomixie qui serait oligogénique chez la plupart des Panicoidées étudiées. Par ailleurs, une définition précise de l'héritabilité des modes de reproductions sexuée et apomictique constitue le préalable indispensable à la présentation d'un plan de sélection. Nous la recherchons actuellement dans le genre *Brachiaria*. Pour ce faire, des hybridations entre la forme tétraploïde sexuée de *B. ruziziensis* et les espèces tétraploïdes apomictiques *B. brizantha* et *B. decumbens* sont réalisées dans des logettes d'isolement.

L'autoincompatibilité observée chez la forme diploïde naturelle de *B. ruziziensis* se retrouve chez l'autotétraploïde artificiel; la polyploïdisation ne lève donc pas ici les barrières d'incompatibilité comme c'est parfois le cas chez d'autres espèces. Cette constatation a une grande importance pratique puisqu'elle permet d'affirmer que l'émasculature, servitude coûteuse, devient un préalable inutile à l'hybridation.

Dans les conditions naturelles, la pollinisation est anémophile. Dans nos conditions expérimentales, elle doit être faite manuellement entre les plants sexués et les plants apomictiques, ces derniers servant exclusivement de parents mâles.

Les graines issues de ces croisements germent difficilement et une méthode de germination sur milieu artificiel a dû être adoptée. Il reste à déterminer le mode de reproduction des plants ainsi obtenus.

Dans ce but, une étude préalable des processus aboutissant à la formation d'embryons soit sexués, soit apomictiques, s'impose; leur parfaite connaissance permettra d'établir les meilleurs critères de distinction entre descendance sexuée et descendance apomictique. On sait en effet déjà qu'exception faite pour le genre *Paspalum*, le développement de gamétophytes femelles chez les Panicoidées aboutit à la formation de sacs embryonnaires de type sexué ou de type apomictique, se distinguant les uns des autres par le nombre de noyaux qu'ils contiennent (2). Ainsi, chez *Panicum maximum*, Pernes et al. (14) pratiquent, dans le contexte des impératifs utilitaires qui est le leur, une distinction rapide entre sacs embryonnaires mûrs à 8 noyaux, définis comme sexués, et sacs embryonnaires mûrs à 4 noyaux, définis comme apomictiques. Une telle distinction est également applicable pour le genre *Brachiaria* (16), mais un examen plus approfondi pourrait, de toute évidence, donner d'autres outils à l'agronome. Par ailleurs, les connaissances actuelles, qui permettent de lier dans une certaine mesure apomixie et polyploïdie chez les graminées, sont relativement réduites et doivent être complétées.

Dans le cadre de cette mise au point, nous avons procédé à une description dynamique des étapes du

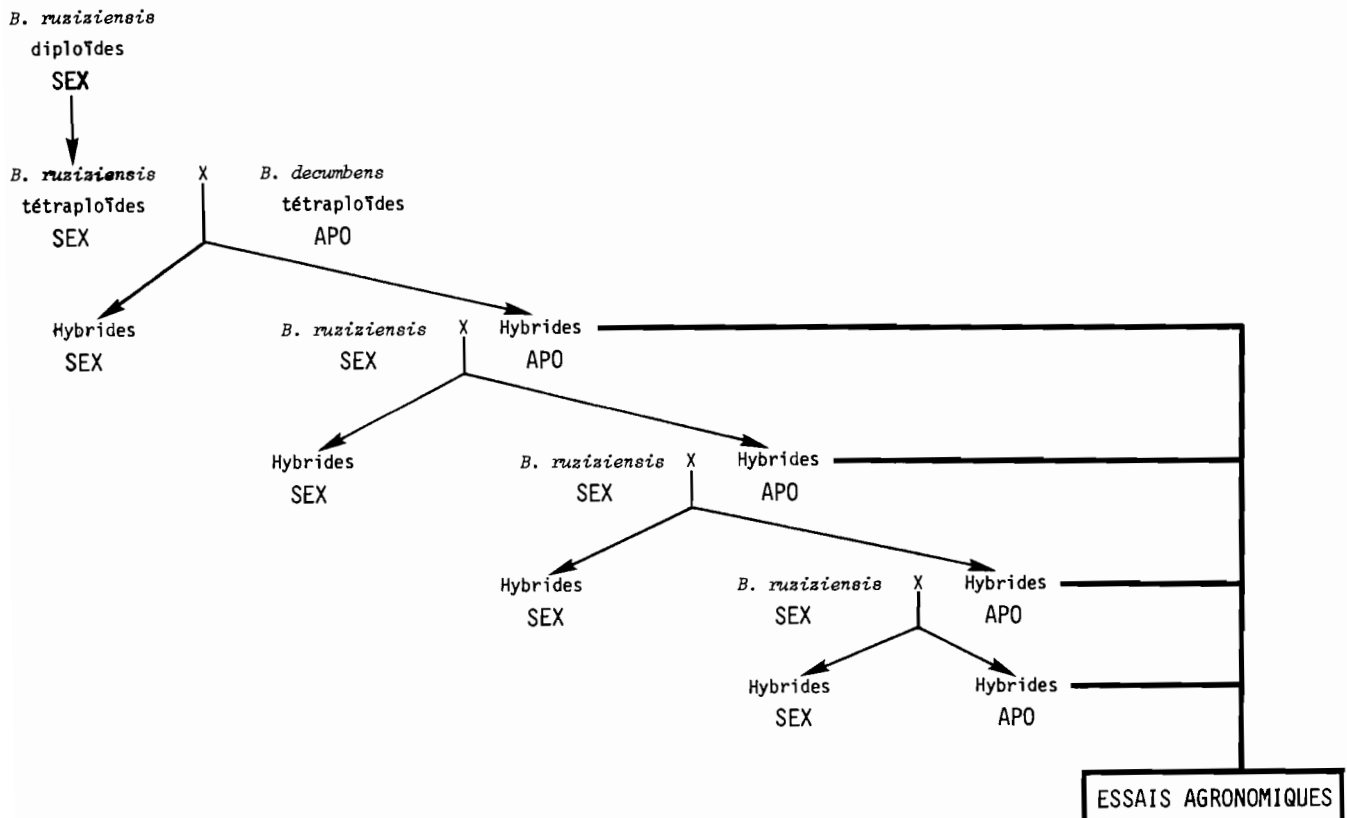


Figure 2 — Schéma d'amélioration de l'espèce sexuée *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard par hybridation interspécifique.

développement des gamétophytes femelles, en nous inspirant du « calendrier » établi à tout autre endroit par Longly & Louant (12). Ce calendrier, où la référence temporelle (temps réel) est supprimée, consiste en une mise en relation étroite des stades successifs de la gamétogénèse femelle avec ceux de la gamétogénèse mâle.

Ainsi, nous avons établi, dans un premier temps, des calendriers descriptifs précis des sporogénèses et gamétogénèses de l'espèce sexuée diploïde et de sa forme sexuée tétraploïde, et nous les avons comparés (5). Une autre comparaison devra maintenant être établie entre les processus précités et le déroulement des gamétogénèses observées chez les espèces

apomictiques tétraploïdes naturelles. Il en sera de même pour les embryogénèses, les résultats obtenus jusqu'à présent sont schématisés de la façon suivante (fig. 3).

D'autre part, les premières observations cytologiques effectuées sur les hybrides, nous permettent de confirmer l'obtention d'un hybride entre *B. ruziziensis* et *B. decumbens* qui se reproduit par voie apomictique. Le fait même de l'introduction du caractère « apomixie » dans l'espèce *B. ruziziensis* plaide quant à lui en faveur de l'existence d'un déterminisme génique simple de l'apomixie gamétophytique dans la sous-famille des Panicoïdées.

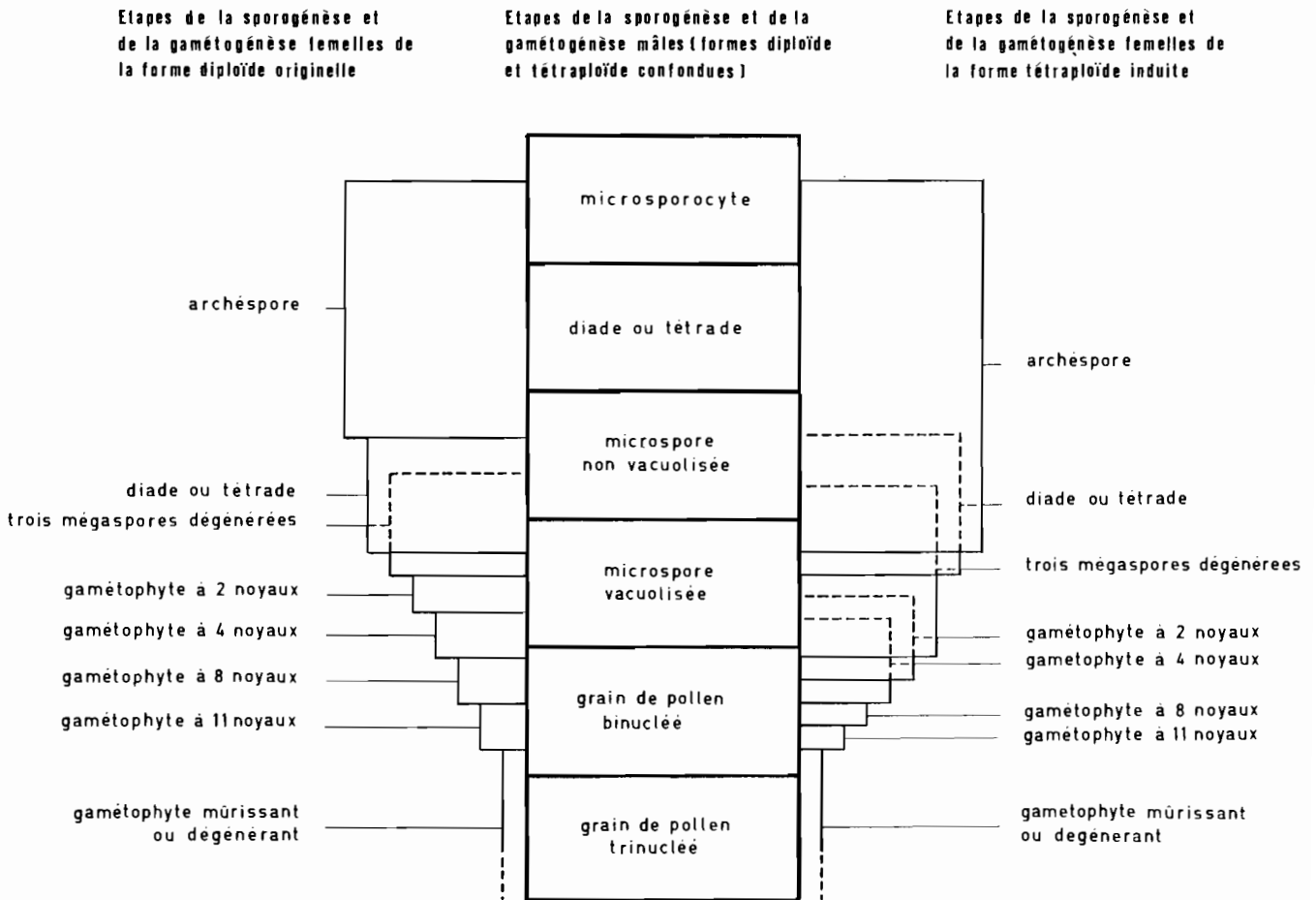


Figure 3 — Schéma des concomitances entre sporogénèses et gamétogénèses mâles et femelles chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard, diploïde original et tétraploïde induit. (5).

Bibliographie

1. 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.
2. Brown, W.V. et Emery, W.H.P., 1958. Apomixis in the Gramineae: Panicoideae. Amer. Journ. Bot., **45** (4): 253-263.
3. Ferguson J., 1974. Method of reproduction in *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard. Cornell Univ., Ph. D. thesis, 149 p.
4. Gobbe J., Swenne A. et Louant, B.-P., 1981. Diploïdes naturels et autotétraploïdes induits chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard critères d'identification. Agron. Trop. **36** (4): 339-346.
5. Gobbe, J., Longly, B., Louant, B.-P., 1982. Calendrier des sporogénèses et gamétogénèses femelles chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard (diploïde et tétraploïde induit). Canadian Journ. Bot., sous presse.
6. Gustafsson, A., 1946. Apomixis in higher plants. Part I the mechanism of apomixis. Lunds Univ. Årsskr., **42** : 1-68.

7. Gustafsson, Å., 1947a. Apomixis in higher plants. Part II. the causal aspect of apomixis. Lunds univ. Årsskr., **43**: 71-178.
8. Gustafsson, Å., 1947b. Apomixis in higher plants. Part. III. biotype and species formation, Lunds Univ. Årsskr., **43**: 183-370.
9. Hermsen, J.G.T., 1980. Breeding for apomixis in potato: pursuing a utopian scheme? Euphytica, **29**: 595-607.
10. Jassem, B., 1976. Embryology and genetics of apomixis in the section *Corollinae* of the genus *Beta*. Acta Biol. Crac., Ser. Bot., **19**: 149-172.
11. Kruse, A., 1969. Intergeneric hybrids between *Triticum aestivum* L. (v. Koga II, 2n = 42) and *Avena sativa* L. (v. Stål, 2n = 42) with pseudogamous seed formation. K. Vet.- og Landbohøjsk. Årsskr., 183-200.
12. Longly, B., et Louant B.-P., 1982. Cytochronologie de la mégagamétogénèse chez *Cichorium intybus* L. Ann. Sc. Univ. Reims et A.R.E.R.S., **18**: 17-20.
13. Louant, B.-P. et Longly, B., 1981. Correspondances chronologiques entre les sporogénèses et gamétogénèses mâles et femelles chez *Cichorium intybus* L. (chicorée de bruxelles). Rev. Cytol. Biol. Végét., Bot., **4**: 187-201.
14. Pernes, J., René-Chaume, R., René, J. et Savidan, Y., 1975. Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. Cah. Orstom., sér. Biol., **10** (2): 67-75.
15. Petrov, D.F., Belousova, Laikova, L.I. et Yatsenko, R.M., 1973. First case of transmitting an element of apomixis from *Tripsacum* to corn. Dokl. Akad. Nauk, SSSR, **208**: 222-224.
16. Pritchard, A.J., 1967. Apomixis in *Brachiaria decumbens* (Stapf.). J. Aust., Inst. Agric. Sci., **33**: 264-265.
17. Rao, N.G.P. et Narayana, L.L., 1968. Apomixis in grain sorghums. Ind. Journ. Genet. and Breeding, Pl., **28** (2): 121-127.
18. Savidan, Y., 1978. L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en amélioration des plantes. Ann. Amélior. Plantes, **28** (1): 1-9.
19. Stebbins, G.L., 1941. Apomixis in the Angiosperms. Bot. Rev., **7**: 507-542.
20. Stebbins, G.L., 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press. New York, 643 p.
21. Swenne, A., Louant, B.-P. et Dujardin, M., 1981. Induction par la colchicine de formes autotétraploïdes chez *Brachiaria ruziziensis* Germain et Evrard (Graminée). Agron. Trop., **36** (2); 134-141.
22. Taliaferro, C.M. et Bashaw, E.C., 1966. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. Crop Sci., **6**: 473-476.

Jean Gobbe, belge, Ingénieur Agronome UCL — Assistant au laboratoire de Phytotechnie tropicale et subtropicale (F.S.A.) UCL.

Béatrice Longly, belge, licenciée en sciences botaniques UCL. Attachée IRSIA du centre d'étude de la reproduction végétale — Phytotechnie tropicale et subtropicale (F.S.A.) UCL.

Benoît-Pascal Louant, belge, Ingénieur Agronome UCL. Docteur en sciences agronomiques Gembloux — Chef de travaux — laboratoire de Phytotechnie tropicale et subtropicale (F.S.A.) UCL.