



**COMPLEXES D'ESPECES,
FLUX DE GÈNES
ET
RESSOURCES
GÉNÉTIQUES DES
PLANTES**

COLLOQUE INTERNATIONAL
en hommage à Jean Pers
Professeur à l'Université d'Orsay PARIS XI

BRG

**COMPLEXES D'ESPÈCES,
FLUX DE GÈNES
ET RESSOURCES GÉNÉTIQUES
DES PLANTES**

Hommage à Jean Pernès

Professeur à l'Université de Paris-XI (Orsay)

Colloque international, Paris, 8-10 janvier 1992

Publications du Bureau des Ressources Génétiques
57, rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05

COMPLEXES D'ESPÈCES,
FLUX DE GÈNES
ET RESSOURCES GÉNÉTIQUES
DES PLANTES

Hommage à Jean Perrin
-Professeur à l'Université de Paris-XI (Orsay)
Colloque international, Paris, 8-10 janvier 1992

Publications du Bureau des Ressources Génétiques
27, rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 02

COMPLEXES D'ESPÈCES, FLUX DE GÈNES ET RESSOURCES GÉNÉTIQUES DES PLANTES

Actes du colloque international, Pâris 8-10 janvier 1992
organisé en hommage à Jean **Pernès**
Professeur à l'Université de Paris-XI

1992

Diffuseur :

Lavoisier - Technique et Documentation
14, rue de **Provigny**, F-94236 Cachan Cedex



COMITÉ DE PATRONAGE

Hubert Curien, Ministre de La Recherche et de la Technologie
André Cauderon, Membre de l'Académie des Sciences, Secrétaire perpétuel de l'Académie d'Agriculture
François Gros, Membre de l'Académie des Sciences
Jack Harlan, Professor Emeritus, New Orleans, USA
François Jacob, Membre de l'Académie des Sciences
Bakary Tio-Touré, Recteur de l'Université d'Abidjan, Côte d'Ivoire
Georges Valdeyron, Professeur Honoraire

COMITÉ D'ORGANISATION

Robert All Brac de la Perrière, URZA, Algérie
André Charrier, BRG et ENSAM
Michel Chauvet, BRG
André Gallais, INA-PG
Jean Guerdoux, Université Paris VI
Serge Hamon, ORSTOM
Georges Métaillé, CNRS, MNHN
Jean-Claude Mounolou, UPS Paris XI
Elizabeth Nguyen-Van, CNRS et BRG
Aboubakry Sarr, Université Paris VI
Jacques Schwendiman, CIRAD

Patronné par : ACCT, **BRG**, CIRAD, CNRS, IFS, INRA, ORSTOM, UNESCO, les Universités Paris-VI et Paris-XI, les Ministères des Affaires Étrangères, de la Coopération et du Développement, de la Recherche et de la Technologie.

COMITE DE PATRON

Hubert Curien, Ministre
André Merle
de l'Académie d'Agriculture
François Gros, Membre
Jack
Professeur
François Jacob, Membre
Bakary Thi-Touré, Re
Georges Vaidyanathan, I

COMITE D'ORDRE

Robert de la
André Chazotte, BR
Michel
André Gallais, N
Jean Guerdoux, Univer
Serge Hamon, ORSTOM
Georges Métailié, CNRS
Jean-Claude Monod
Elizabeth

J

Gene Schwedman

TABLE DES MATIÈRES

Préface	XV
Jean PERNÈS. Jean Claude MOUNOLOU et Aboubakry SARR ...	XVII
Bibliographie de Jean PERNÈS	XIX
Allocution du professeur Jack R. HARLAN : Composite cross II of barley	XXV
Les chercheurs et le traitement des problèmes de diversité biologique André CAUDERON	XXIX

COMMUNICATIONS ORALES

Contributions scientifiques de Jean Pernès au développement de concepts et de recherches en génétique végétale

Quatorze ans de GPDP : un bilan des recherches impulsées et dirigées par Jean Pernès. Michel SANDMEIER	5
La sexualité chez le <i>Panicum maximum</i> . Daniel COMBES	15
La domestication du mil (<i>Pennisetum typhoides</i> Stapf et Hubb). Modèle d'étude de l'évolution des complexes d'espèces. Aboubakry SARR <i>et al.</i>	19
Lignes directrices du programme ORSTOM sur la génétique des riz André CHARRIER et Gérard SECOND	37

Les ressources génétiques, contributions de l'école Jean Pernès

Sélections gamétophytiques et modulation des flux de gènes au sein du complexe d'espèces des mils (<i>Pennisetum typhoides</i>) : un modèle théorique à deux loci. Thierry ROBERT, Françoise LAMY et Aboubakry SARR	49
Etude de la région Adh du mil (<i>Pennisetum typhoides</i>) par utilisation des techniques RFLP. Sophie PILATE-ANDRÉ, Françoise LAMY et Aboubakry SARR	
Evaluation et utilisation des ressources génétiques des mils et des sorghos. Collecte et valorisation des formes sauvages. Marboua BEN INGA	

- Organisation du pool génique de *Setaria italica* (L. P. Beauv.) et exploitation des ressources génétiques d'espèces spontanées. Roger ZANGRÉ, Elizabéth NGUYEN-VAN, Bouchra RHERISSI et Irène TILL-BOTTRAUD **87**
- Etude électrophorétique des variétés d'orge cultivées en Tunisie. Farhat CHIBANI, Nejib TRIGUI, Aly RAIES et Mohamed MARRAKCHI **99**
- Contribution au développement et à l'utilisation des cartes génétiques moléculaires en génétique des riz. Gérard SECOND, Alain GHESQUIERE, Mathilde CAUSSE et Olivier PANAUD **109**
- Gestion d'une banque de gènes : l'exemple du Service des Ressources Phytogénétiques du Canada. Bradley FRALEIGH **123**
- Organisation de la variabilité et utilisation des ressources génétiques du dattier (*Phoenix dactylifera* L.) des palmeraies algériennes. Robert-Ali BRAC DE LA PERRIÈRE **125**
- Système de reproduction et organisation de la diversité génétique dans le genre *Citrus*. Patrick OLLITRAULT et Xavier FAURE **135**
- Eléments sur la biologie reproductive d'*Acacia albida* (syn. *Faidherbia albida*) : implications quant à l'organisation de la diversité génétique Hélène JOLY **153**
- Structuration génétique dans le complexe des chênes blancs européens Rémy PETIT, Antoine KREMER, Roberto BACILIERI, Alexis DUCOUSSO et Anne ZANETTO **155**
- Structure génétique et flux géniques dans des peuplements artificiels et naturels de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Daniel PRAT **165**
- La domestication de l'igname (*Dioscorea* sp.) : Conséquences pour la conservation des ressources génétiques. Perla HAMON, Jeanne ZOUNDJIHEKPON, R. DUMONT et Bakary TIO-TOURE **175**
- Les cultivars de manioc au Congo. Jean-Marcel MINGUI, V. BAMA et J. MABANZA **185**
- Un nouvel outil pour l'évaluation des ressources génétiques : l'hybridation *in situ* appliquée au complexe des *Allium*. Agnès RICROCH **193**

Approche moléculaire et cellulaire du génome

- Phylogeny of adenylyl and guanylyl cyclases. Antoine DANCHIN ... **203**
- Cartographie génomique chez les végétaux supérieurs. Fernand VEDEL **215**
- Etude des séquences d'ADN répétées spécifiques des différents génomes de riz. Michel DELSENY, S.A. REDDY, F. CORDESSE, M.C. KIEFER-MEYER, Alexandre DE KOCHKO et Gérard SECOND **225**
- Restriction fragment length polymorphism in pearl millet, *Pennisetum glaucum*. Chunji LIU, John R. WITCOMBE, T.S. PITTAWAY, M. NASH, C. Tom HASH, and Mike D. GALE **223**

Polymorphismes neutres, polymorphismes non neutres. Dominique DE VIENNE	243
Evolution du génome au sein des complexes d'espèces : intérêt de l'approche cytogénétique. Robert LESPINASSE, Sonja SILJAK-YAKOVLEV, Nadra KHALFALLAH, LE THI Kinh, Marie-Thérèse PEIGNÉ et Aboubakry SARR	245
Quelques aspects du transfert de gènes chez les végétaux. Alain et Hélène DAVID	253
Transformation génétique et amélioration du colza (<i>Brassica napus</i> L.) Philippe GUERCHÉ, Catherine PRIMARD, Nicole BECHTOLD et Georges PELLETIER	261
Fusion de protoplastes et variabilité génétique. Evelyne TEOULÉ ...	269

Organisation reproductive et structure des populations

Pollen, fécondation et (in)compatibilités sexuelles. Christian DUMAS	281
Apomixie et complexes agamiques : de la théorie à la pratique. Yves SAVIDAN	291
Contraintes imposées à l'amélioration des plantes par la diversité des modes de reproduction au sein des complexes d'espèces. Michel NOIROT et Serge HAMON	301
Approche écologique des ressources génétiques. Philippe VERNET ..	313
Evolution des métapopulations et biodiversité. Isabelle OLIVIERI et Pierre Henri GOUYON	329
Méthode de gestion dynamique de la variabilité génétique. Exemple d'un réseau expérimental de populations composites de blé tendre Jacques DAVID, Yvan SAVY, Maxime TROTTE et Maurice PICHON	337
Structuration de la variabilité génétique du pin maritime dans l'ensemble de son aire naturelle. Hypothèses explicatrices . Nasser BAHRMAN, Philippe BARADAT et Rémy PETIT	351

Ecosystèmes et biodiversité

Biodiversité et changements globaux. Bernard SAUGIER	371
Des forêts et des hommes : ressources végétales connues et méconnues en Amazonie. Jean-Louis GUILLAUMET et Maurice LOURD ...	385
Coévolution en agriculture chez les espèces sauvages. Jacques GASQUEZ	397

Ressources génétiques et société

Genetic resources and society : preservation of genetic resources. A tribute to Jean Pernès. Arthur-Hugues BUNTING	413
--	-----

Banques de gènes : leur organisation au niveau national et européen André CHARRIER	425
Les nouvelles méthodes de conservation <i>ex situ</i> . Florent ENGELMANN	435
Ethnobotanique et ressources génétiques : approches complémentaires du monde végétal. Georges MÉTAILLÉ	447
La conservation <i>in situ</i> de la diversité des espèces végétales. Louis OLIVIER et Michel CHAUVET	455
Les biotechnologies : dangers nouveaux pour notre environnement végétal, ou outils supplémentaires pour l'amélioration des plantes cultivées ? Bruno DESPREZ et Michel CABOCHE	467
Un exemple de gestion des ressources génétiques en vue de la sélection André GALLAIS, Henri DUVAL, Pauline GARNIER et Alain CHARCOSSET	477
Ressources génétiques et création variétale . Jean-Noël PLAGES	491
L'importance de la double domestication pour l'amélioration du haricot commun (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.). Hubert BANNEROT et Daniel DEBOUCK	495
Ressources génétiques et biotechnologie dans les pays en voie de développement : exemple de la Tunisie. Mohamed MARRAKCHI, Abbés ABDELKEFI et Mohamed BOUSSAID	507
La circulation des ressources génétiques végétales. Marie-Angèle HERMITTE	517
L'analyse économique de la conservation du patrimoine génétique : les leçons du passé et les modèles pour l'avenir. Pierre-Benoît JOLY et Michel TROMMETER	527
Pour une diversité des approches. Christine NOUAILLE	541

POSTERS

Approche moléculaire et cellulaire du génome

Approche chimométrique du complexe <i>sativa</i> au sein du genre <i>Oryza</i> . Chantal BOYET <i>et al.</i>	549
Development of RFLP markers in rubber tree (<i>Hevea brasiliensis</i>) Pascale BESSE <i>et al.</i>	550
Construction d'une carte RFLP saturée du génome du riz grâce à l'utilisation d'hybrides interspécifiques . Mathilde CAUSSE <i>et al.</i> ...	551
Diversité par RFLP des sorghos cultivés (<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench) au moyen de sondes génomiques de maïs. Monique DEU <i>et al.</i> ...	552
Construction of a genetic map of the genome of the banana (<i>Musa</i> <i>acuminata</i>). Sabine FAURE <i>et al.</i>	553

Genus <i>Dactylis</i> : chromosome image analysis system (CHIAS). Gaetan GUIGNARD	554
Recombinaison génétique et ultrastructure des chromosomes au cours de la prophase I de la méiose chez <i>Petunia hybrida</i> . Mona DARMENCY <i>et al.</i>	555
Approche cytogénétique de la domestication du mil. Nadra KHALFALLAH <i>et al.</i>	556
Restriction fragment length polymorphism in pearl millet (<i>Pennisetum glaucum</i>). Chunji LIU <i>et al.</i>	557
Genetic studies of cocoa (<i>Theobroma cacao</i> L.) : Usefulness of RAPD Jeanne N'GORAN KOHI <i>et al.</i>	558
RFLP study of cytoplasmic diversity of cocoa (<i>Theobroma cacao</i> L.). Valérie LAURENT <i>et al.</i>	559
Diversité du genre <i>Ananas</i> par étude des RFLP. Jean-Louis NOYER <i>et al.</i>	560
Application des marqueurs moléculaires à l'étude des introgressions interspécifiques chez le riz : recherche de marqueurs spécifiques chez <i>O. longistaminata</i> et <i>O. sativa</i> . Olivier LEBLANC <i>et al.</i>	561
Amélioration du riz par la transgénie : résistance contre le « Rice Tungro » au moyen de la « Coat Protein Mediated Resistance Strategy ». Rongda QU <i>et al.</i>	562
Chimiotaxonomie du genre <i>Zygophyllum</i> L. (espèces d'Algérie). Fatma GRIM <i>et al.</i>	563
Variabilité intra-cultivar du palmier dattier décelée par électrophorèse Malika BENNACEUR <i>et al.</i>	565
Les glycosides flavoniques , marqueurs infra-spécifiques du palmier dattier, <i>Phoenix dactylifera</i> L. Saida OUAFI <i>et al.</i>	567

Organisation reproductive et structure des populations

Analyse préliminaire de quatre systèmes enzymatiques (leucine amino peptidase, glutamine oxaloacétate transaminase, aryl-estérase et xanthine déshydrogénase) chez des populations d'espèces annuelles de <i>Medicago</i> . Zohra FYAD-LAMECHE	571
Diversity, polyploidy and evolution in the genus <i>Bromus</i> L. sect <i>Bromus</i> Sm. (<i>Poaceae</i>). Malika AINOUCHE <i>et al.</i>	572
Utilisation de la cytométrie en flux pour l'identification rapide du niveau de ploïdie au sein de <i>Dioscorea cayenensis-rotundata</i> . Jeanne ZOUNDJIHEKPON <i>et al.</i>	573
Dispersion d'un gène cytoplasmique de résistance à l' atrazine à partir d'une culture de millet (<i>Setaria italica</i>) résistant. Xavier REBOUD <i>et al.</i>	575

Déterminisme, plasticité et structuration géographique de la variabilité pour le cycle de vie chez les betteraves sauvages (<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>). Pierre BOUDRY <i>et al.</i>	576
Analyse de la variabilité génétique des écotypes marocains du genre <i>Medicago</i> . Ahmed BIROUK <i>et al.</i>	577
Analyse du polymorphisme enzymatique et protéique des cultivars marocains du palmier dattier (<i>Phoenix dactylifera</i> L.). Said FAKIR <i>et al.</i>	578
Analyse biométrique de la variabilité quantitative de caractères morphologiques de 21 populations du complexe d'espèce <i>Hedysarum spinosissimum</i> L. dans quatre pays du bassin méditerranéen occidental. Hedi BAATOUT <i>et al.</i>	579
Divergence génétique et polymorphisme enzymatique de 21 populations appartenant à quatre taxons du genre <i>Hedysarum</i> . Hedi BAATOUT <i>et al.</i>	580
Variabilité morphologique et polymorphisme enzymatique chez trois espèces du genre <i>Lathyrus</i> L. Nedja BEN BRA HIM <i>et al.</i>	582
Analyse de la variabilité morphologique chez <i>Hedysarum flexuosum</i> L. Mohamed BOUSSAID <i>et al.</i>	583
Les orges tunisiennes : prospection et évaluation. Farhat CHIBANI <i>et al.</i>	584
Variabilité génétique chez les bryophytes. Marie-Catherine BOISSELIER <i>et al.</i>	585
The organization of variation in <i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd. Xavier VEKEMANS <i>et al.</i>	586
Analyse de la diversité génétique chez <i>Hevea brasiliensis</i> . Patricia LÉBRUN <i>et al.</i>	587
Ribosomal RNA nuclear genes change during androgenesis and male gametogenesis in <i>Nicotiana glauca</i> . Hervé LEVESQUE <i>et al.</i>	588
Biodiversity in California live oaks. Richard DODD <i>et al.</i>	589
Variabilité morphologique d' <i>Hedysarum aculeolatum</i> Munby en relation avec le sol. Ramda KHEFFACHE <i>et al.</i>	590
Les populations de semences dans les écosystèmes steppiques : variabilité morphologique, caryologique et démographique. Nadir HANIFI	591
Etude morphologique et biochimique de deux espèces de <i>Catharanthus</i> et de leurs hybrides : caractérisation par analyse du contenu alcaloïdique. Marie SEVESTRE-RIGOUZZO <i>et al.</i>	592

Ecosystème et biodiversité

Relations mutualistes pollen/pollinisateurs : le cas des <i>Malpighiaceae</i> . Danièle LOBREAU-CALLEN <i>et al.</i>	597
--	-----

Distribution et caractéristiques des types biomorphologiques des groupements herbacés soudaniens du Nord-Bénin. Brice SINSIN	599
Les ressources génétiques des plantes spontanées du Sahara : organisation des programmes de recherche en Algérie. Nicole BOUNAGA et al.	600
Evolution de la végétation au cours des 40 dernières années dans la région de Béni-Abbès . Salima BENHOUHOU	602
Variabilité des populations naturelles du genre <i>Lupinus</i> en Algérie Abdelkader AINOUCHE et al.	603
Ressources génétiques et société	
Une politique nationale de conservation des ressources génétiques forestières. Michel ARBEZ et al.	607
Deux exemples de conservation <i>in situ</i> d'espèces forestières sociales : le sapin pectiné (<i>Abies alba</i> Mill.) et le hêtre (<i>Fagus sylvatica</i> L.). Patrick PASTUSZKA et al.	608
Conservation <i>ex situ</i> des arbres forestiers : le cas de l'orme champêtre Isabelle BILGER et al.	609
Conservation des ressources génétiques de <i>Populus nigra</i> . François LEFEVRE et al.	610
Complexe d'espèces et définition du risque lié aux essais en champs de plantes transgéniques. Philippe et Yolande JACOT	612
Ressources génétiques du genre <i>Mangera</i> à Bornéo et en Malaisie péninsulaire. Jean-Claude BOMPARD	613
Introgression au départ de formes sauvages et apparentées chez quelques espèces américaines. Implications pour la conservation. Daniel DÉBOUCK	614
Escape of engineered genes from rapeseed to wild <i>Brassicaceae</i> . Eric LEFOL et al.	616
Une contribution à la conservation des ressources génétiques : la revalorisation des légumes oubliés. Jean-Yves PERON et al.	617
Une gestion informatisée des ressources génétiques du genre <i>Musa</i> : The Central Germplasm Information System (CGIS). Hugues TEZENAS DU MONTCEL	618
Elaboration d'une base de données pour la conservation et l'utilisation des ressources génétiques du palmier dattier (<i>Phoenix dactylifera</i> L.). Abderrahmane BENKHALIFA et al.	619
Ressources génétiques du palmier dattier : Prospection, inventaire et structure des palmeraies algériennes. Abderrahmane BENKHALIFA et al.	620
The Seed Bank of the Royal Botanic Gardens, Kew. Hew PRENDERGAST	621

Caractérisation de la dureté des graines chez quelques espèces spontanées de trois genres de légumineuses en Algérie. Mahfoud M'HAMMEDI BOUZINA <i>et al.</i>	622
Pollen storage for corn (<i>Zea mays</i> L.). A tool for hybridization. Cordelia PREMKUMAR <i>et al.</i>	623
Echantillonnage d'une «collection-noyau» de populations françaises de ray grass anglais (<i>Lolium perenne</i> L.). Gilles CHARMET <i>et al.</i>	625
Une banque de gènes pour les céréales à paille. Annick LE BLANC <i>et al.</i>	626
ERGE : un programme de gestion des ressources génétiques sur microordinateur. Annick LE BLANC <i>et al.</i>	627
Prospection et inventaire des espèces spontanées du genre <i>Medicago</i> L. en Tunisie. Abbas ABDELKEFI <i>et al.</i>	628
Les cultivars de niébé (<i>Vigna unguiculata</i>) du Cameroun. Rémy PASQUET	629
Inventaire des plantes médicinales de trois régions d'Algérie. Khadra MAIZA, <i>et al.</i>	631
Les ressources génétiques du palmier dattier. Organisation des programmes de recherche en Algérie. Nicole BOUNAGA <i>et al.</i>	632
Lutte contre la fusariose du dattier par l'utilisation d'une diversité génétique entretenue. Nicole BOUNAGA <i>et al.</i>	634
Le polymorphisme des palmiers mâles (<i>Phoenix dactylifera</i> L.). Souad BABAHANI <i>et al.</i>	635
Premières études sur un « haricot » saharien, le tadelaght (<i>Vigna unguiculata</i> cg. <i>bora</i>). Claudine RAABA <i>et al.</i> ..	637
Index des mots-clés	639
Index des auteurs	643

Préface

La reconnaissance de la diversité des individus et des espèces a de tout temps suscité l'intérêt et nourrit la réflexion métaphysique et scientifique. L'homme a d'abord superficiellement puisé dans ce patrimoine génétique pour survivre, il en a ensuite pris possession et entrepris la domestication. Aux processus qui, au fil des millions d'années avaient conduit le vivant à la diversité que nous enregistrons, s'est ajoutée de manière très forte la pression anthropique. La croissance accélérée, qui va s'amplifier dans les années qui viennent, menace l'existence même de la diversité. L'érosion génétique, déjà mesurable, est devenue l'objet d'un enjeu de société. Au « plaisir » intellectuel de la connaissance s'ajoute aujourd'hui une nécessité vitale pour motiver des recherches et des réflexions visant à comprendre les mécanismes de l'évolution et prévoir les conséquences de l'intervention humaine sur les ressources génétiques.

Il y a quelque vingt cinq ans, alors que la communauté française n'avait pas encore porté une grande attention à ces questions, Jean **Pernès** avait apprécié leur intérêt fondamental et l'ampleur du défi. Sans relâche jusqu'à ses derniers jours, par la recherche, l'enseignement, la communication avec l'ensemble de la société, il a fait progresser la connaissance et suscité l'intérêt pour les ressources génétiques végétales. Autour de lui une école française s'est constituée dont la contribution essentielle a été de montrer que, dans un nombre toujours accru de situations, la diversité génétique résulte largement de la force des échanges de gènes entre individus de la même espèce et appartenant au cortège des espèces apparentées.

Le colloque « Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes » a été organisé à l'initiative de MM. A. **Cauderon** et A. **Sarr** et du Bureau des Ressources Génétiques. Son objectif était de rendre hommage à Jean **Pernès**, à l'homme, à son action et à ses contributions, et de donner à la communauté l'occasion de rassembler, diffuser ses connaissances, et de réfléchir à l'avenir. Les travaux du colloque ont ainsi porté successivement sur les contributions scientifiques de Jean **Pernès** au développement de concepts et de recherche en génétique végétale, les ressources génétiques et les contributions de l'école de Jean **Pernès**, l'approche moléculaire et cellulaire du génome, l'organisation reproductive et la structure des populations, les écosystèmes et la **biodiversité**, les ressources génétiques et la société.

Nous espérons que ce colloque aura permis de renforcer l'adhésion de la communauté scientifique partageant les convictions de Jean **Pernès** sur la nécessité d'une approche multi-niveaux et intégrative pour appréhender le défi de la sauvegarde et de la valorisation des ressources génétiques.

« Gérer les ressources génétiques, c'est assurer un avenir à l'humanité, c'est donc un pari incertain que force nous est de tenir » (Jean **Pernès**, 1984).

J.C. MOUNOLOU

Jean Pernès (1939-1989)

Notre collègue Jean **Pernès** est décédé en juillet 1989. Il entrait juste dans sa cinquantième année, nous savions cependant qu'il avait déjà dû prendre du recul par rapport à l'activité professionnelle.

Dès sa sortie de l'Institut National Agronomique de Paris en 1962, il part en Afrique au titre du Service National puis de **FORSTOM**. Il y effectue la première période de sa carrière. Il est marqué par l'extraordinaire diversité du monde vivant en milieu tropical et la richesse des stratégies adaptatives et évolutives bien plus grande que dans les régions tempérées d'Europe. Il est aussi marqué par l'importance biologique de l'intervention du paysan depuis des siècles et par la place modeste et effacée que la société lui reconnaît bien qu'elle lui doive son existence.

En 1973 Jean **Pernès** est nommé professeur à l'Université de Paris-Sud. Il avait en effet poursuivi des études universitaires tout en accomplissant sur le terrain son métier d'**améliorateur** de plantes et avait entretenu des rapports étroits avec l'ensemble des collègues qui ont créé à Orsay la Génétique, la Biologie Végétale, l'Amélioration des Plantes. Amenant dans la vallée une perspective et une compétence originale, Jean **Pernès** est invité à créer au CNRS à Gif-sur-Yvette le laboratoire de Génétique et Physiologie des Plantes. Cette structure intimement associée à notre université permettra la formation à la recherche d'un nombre important de jeunes. Jean **Pernès** attirait les étudiants parce qu'il leur proposait une réflexion théorique et une démarche expérimentale originales pour comprendre l'évolution des espèces végétales et les voies utilisées par l'homme pour leur domestication.

Sollicité par les instances internationales (FAO par exemple) pour animer de nombreux cours à l'étranger, Jean **Pernès** a eu un rayonnement important. Ses élèves constituent aujourd'hui une école. La pertinence de leurs idées et de leurs réflexions est attestée par leurs résultats et leurs obtentions. Ils ont aujourd'hui des positions de responsabilité en agronomie, à l'université, dans la recherche en Afrique du Nord, en Afrique tropicale, en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. Ils sont aussi présents et développent leurs idées dans les institutions françaises publiques et privées (**ORSTOM**, **CIRAD**, Universités, etc...).

Les deux contributions intellectuelles majeures de Jean **Pernès** concernent l'évolution des espèces végétales et la domestication. Ayant constaté que des espèces voisines pouvaient échanger (certes fort rarement) des gènes, Jean **Pernès** a montré combien ce flux horizontal pèse sur l'évolution des pools génétiques et a proposé que soient identifiés dans le monde vivant des ensembles évolutifs appelés complexes d'espèces. A l'intérieur de ces complexes les relations entre individus se font à deux niveaux : au niveau des **interac-**

tions entre leurs activités et au niveau des échanges entre leurs génomes. L'homme peut être un acteur résolu dans ces relations, pesant sur les flux géniques, il fait émerger des complexes d'espèces les structures **génotypiques** qui l'intéressent. Ayant pris conscience très tôt de ce rôle, Jean Pernès fut un des premiers dans notre pays à mettre en garde contre les conséquences de l'uniformisation et l'industrialisation à courte vue des activités agronomiques. Pendant des années il a tenté de sensibiliser notre société à la nécessité de connaître, de préserver et d'enrichir la diversité biologique. Dans les années 80 ses appels ont été entendus : il a participé à la constitution du Bureau des Ressources Génétiques au Ministère de la Recherche et de la Technologie, puis il a créé une option « Ressources Génétiques » dans le cadre du DEA d'Amélioration des Plantes de Paris-Sud, et enfin avec André Gallais le DEA de Ressources Génétiques. Aujourd'hui la société française et ses institutions scientifiques et politiques mettent au premier rang de leurs préoccupations la connaissance, la maîtrise conservatoire et l'enrichissement du patrimoine génétique du vivant. La tâche n'est pas achevée cependant. Dès 1982 Jean Pernès mettait la communauté en garde en écrivant : « De nombreux propos tendent à faire croire qu'il faut ramasser et stocker de toute urgence le plus possible d'échantillons car il y a sûrement un trésor caché dedans. Si nous sommes bien persuadés que " trésor il y a " ce n'est justement pas pour s'asseoir sur un tas d'or, mais bien au contraire pour travailler et prendre la peine de montrer comment **biologiquement** sont constituées ces ressources (faites de la diversité et de l'action continue de l'homme depuis des millénaires), comment leur étude peut suggérer des utilisations nouvelles, une gestion dynamique et créatrice ».

Jean Pernès portait sur le monde vivant et sur la société des hommes un regard aigu et original. Il n'avait pas son pareil pour repérer au milieu des milliers de plants d'un champ de mil le pied, appelé hors-type, qui était le fruit d'un de ces rares événements hétérodoxes d'échange génétique entre plantes d'espèces différentes. Il savait de la même manière reconnaître et valoriser la différence entre les hommes. Cela a même constitué le message au second degré que ses élèves ont trouvé dans son enseignement. Bien sûr une telle personnalité rencontre des obstacles dans la vie sociale (et Jean Pernès a eu son lot d'obstacles que ce soit à Paris au tout début des années 60, en Afrique ou à l'université et au CNRS). Il n'en avait pas gardé d'amertume fondamentale mais avait régulièrement essayé de comprendre.

Pour rencontrer les paysans et leur parler il avait appris l'arabe, les langues africaines. Et quand le temps a commencé à lui manquer, quand l'expérimentation telle que nous la conduisons n'était plus possible, la musique, le grec ancien et l'araméen l'ont aidé à mener une réflexion mystique.

J.C. MOUNOLOU et A. SARR

Bibliographie de Jean Pernès

- PERNÈS J., 1965 — Indications sur les méthodes et les hypothèses de travail pour l'étude de la structure et de la différenciation de l'espèce *Panicum maximum*. **ORSTOM**, non publié.
- PERNÈS J. et COMBES D., 1968 — Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits. **ORSTOM**, non publié.
- RENE-CHAUME R., PERNÈS J. et COMBES D., 1969 — Analyse des populations d'Afrique de l'Est du *Panicum maximum*. **ORSTOM**, non publié.
- PERNÈS J., 1970 — Etude du mode reproduction : apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. *Travaux et documents ORSTOM*, **14**, 66 p.
- PERNÈS J., COMBES D. et RENE-CHAUME R., 1970 — Différenciation des populations naturelles de l'espèce *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire, par acquisition de modifications non transmissibles par graines et auto-entretenues par multiplication végétative. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **270** : 1992-1995.
- PERNÈS J. et COMBES D., 1970 Incidence des modes de reproduction sur la structure et la différenciation des populations naturelles de *Panicum maximum* Jacq., en Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM, Sér. Biol.*, **14** : 13-34.
- NETSCHER C. et PERNÈS J., 1971 — Etude concernant l'influence de la constitution génétique sur la longueur des larves d'*Heterodera oryzae*. *Nematologia*, **17** : 336-346.
- PERNÈS J., 1971 — Problèmes posés par l'amélioration d'une graminée fourragère tropicale, *Panicum maximum*, com. Colloque Ibadan.
- PERNÈS J., 1972 — Polymorphismes des populations à reproduction uniparentale prédominante (autogamie, apomixie), sous presse.
- PERNÈS J., COMBES D. et RENE-CHAUME R., 1972 — Données concernant la génétique des formes sexuées du *Panicum maximum* Jacq. **ORSTOM**, non publié.
- PERNÈS J. and RENE-CHAUME R., 1973 — Genetic analysis of sexual and apomict *Panicum maximum*. *Genetics*, Suppl. vol. **74**, 210 p. **Abstr.** (Communication au XIIIème Congr. Int. Genet. Berkeley, USA, août 1973).
- PERNÈS J., 1975 Optimisation du taux de sexualité de l'apomixie facultative. (*in* : *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. **X**, n° 2 : 109-116).
- PERNÈS J., 1975 Polymorphismes des populations à reproduction uniparentale prédominante (autogamie et apomixie). (*in* : *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. **X**, ri 2 : 117-126).
- PERNÈS J., 1975 — Modèles génétiques des populations apomictiques. (*in* : *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, Vol. **X**, n° 2 : 97-108).
- PERNÈS J., COMBES D., RENE-CHAUME R., et SAVIDAN Y., 1975 — Biologie des populations naturelles de *Panicum-maximum* Jacq. (*in* : *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. **X**, n° 2 : 77-90).

- PERNÈS J., RENE J., RENE-CHAUME R., LETENNEUR L., ROBERGE G. et MESSAGER J.L., 1975 — *Panicum maximum* (Jacq.) et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. (in : *Rev. Elev. Med. Vétér. Pays Trop.*, vol. 28, n° 2 : 239-264).
- PERNÈS J., RENE J., RENE-CHAUME R., SAVIDAN Y., et SOUCIET J.L., 1975 — Problèmes posés par la multiplication par graines des *Panicum maximum*. (in : *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., vol. X, n° 2 : 127-134).
- PERNÈS J., RENE-CHAUME R., RENE J., et SAVIDAN Y., 1975 — Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. (in : *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., vol. X, n° 2 : 67-76).
- PERNÈS J., SAVIDAN Y. et RENE-CHAUME R., 1975 *Panicum*: structures génétiques du complexe des « *Maximae* » et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. (in : *Boissiera*, vol. 24 : 383-402).
- PERNÈS J., 1975 — Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Graminées). Paris, ORSTOM, — 108 p., 49 fig. (Mém. ORSTOM n° 75). (Thèse Sci. nat., Paris-Sud, 1972).
- BELLIARD J. et PERNÈS J., 1977 — Etude de l'organisation génétique et physiologique d'une barrière reproductive particulière chez le Mil : contrôle photopériodique de la floraison. *Physiologie Végétale*, 15, n° 3 : 551-565.
- DE PAEPE R., NITSCH C., GODARD M. et PERNÈS J., 1977 — Potential from haploid and possible use in agriculture. In : *Plant Tissue Culture and its Biotechnological application*. W. Barz, (ed) Springer Verlag Berlin : 341-353.
- PERNÈS J., 1977 Communication au Workshop « Rice germplasm collect, conservation and evaluation ». Publication IRRI, Philippines, déc. 1977.
- PERNÈS J., 1977 Exposé d'introduction et synthèse au Meeting on African Rice Species. Colloque international de Paris.
- DE PAEPE R. et PERNÈS J., 1978 — Exemples de variations à hérédité mendélienne induites au cours de développement des plantes (Texte de conférence présenté lors de la réunion de la Société de Physiologie Végétale du 19 novembre 1977 à Paris). *Physiologie Végétale*, 16, n° 2 : 105-207.
- PERNÈS J. et BELLIARD J., 1979 Communication au Colloque International sur la Physiologie de la floraison : mise en évidence d'un point d'articulation important dans le contrôle photopériodique de la floraison du Mil. In : *Elaboration et justification des modèles, Applications en Biologie* (Colloque) : 313-322.
- PERNÈS J., BELLIARD J. et SANDMEIER M., 1979 — Analyse génétique de l'induction de la floraison chez le Mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) : Approche génétique utilisée, recherche de marqueurs précoces de l'état floral. *Physiologie Végétale*, 17, n° 2 : 387-397.
- PERNÈS J., BELLIARD J. et METAILIE G., 1979 — Mission agronomique française en Chine « Ressources Génétiques », juillet-août 1979. Rapport.
- BELLIARD J. and PERNÈS J., 1980 — Genetic systems involved in the flowering process : Analysing a gene which controls one flowering step : 228-232. In : *Physiologie de la floraison*, Col. Int. C.N.R.S. n° 285.
- BELLIARD J., NGUYEN VAN E. et PERNÈS J., 1980 Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle. I. Etude des parents et des hybrides de première génération (F1) entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et différentes formes cultivées de *Pennisetum americanum* (L.) Leeke. *Annales Amélioration des Plantes*, 30, 3 : 229-251.
- EN COLLABORATION avec IRRI, IBPGR, 1980 — Descriptors for rice *Oryza sativa* L.
- PERNÈS J., 1980 — Genetic systems involved in the flowering process : Genetical approach. to flowering : 211, Conclusion : 240-241. In : *Physiologie de la floraison*, Col. Int. CNRS n° 285.

- PERNÈS J., 1980 — Polycopié provisoire de Ressources Génétiques.
- PERNÈS J., 1980 — Ressources Génétiques des Plantes et Biologie Moléculaire. In 2^e Ecole franco-africaine de Biologie Moléculaire, Monastir : 131-134.
- PERNÈS J., NGUYEN VAN E., BENINGA M. et BELLIARD J., 1980 — Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle *Pennisetum americanum* (L.) Leeke, *P. mollissimum* Hoscht). II. Etudes des F₂. *Ann. Amélior. Plantes*, **30** (3) : 253-269.
- BRABANT P., BELLIARD J., METAILIE G., NGUYEN VAN E., POIRIER S., POIRIER B. et PERNÈS J., 1981 — Données préliminaires pour la réintroduction et la culture du millet *Setaria* en France. *Journ. d'Agric. Trad. et de Bot. Appl.*, **28** (3-4) : 310-328.
- EN COLLABORATION avec IBPGR, 1981 — Descriptor for Pearl Millet.
- PERNÈS J., 1981 — Ressources Génétiques des plantes et Biologie moléculaire. *Le Sélectionneur Français*, **29** : 63-66.
- SANDMEIER M., BENINGA M. et PERNÈS J., 1981 — Analyse des relations entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelles. III. Etude de l'hérédité des estérases et des peroxydases anodiques. *Agronomie*, **1** : 487-494.
- BUI DANG HA D. et PERNÈS J., 1982 — Androgenesis in Pearl Millet. I. Analysis of plants obtained from microspore culture. *Z. Pflanzenphysiol.*, **108**: 317-327.
- BUI DANG HA D. et PERNÈS J., 1982 — Pearl millet microspore culture : potentialities and regeneration of whole plants. In : *Biol. of the Cell*, **45**, abstract 165.
- KHEYR POUR A., BUI DANG HA D. et PERNÈS J., 1982 — Genetics and morphology of true homozygous self-incompatible genotypes regenerated from individual microspores in *N. alata*. In : *Pollen : Biology and implications for plant breeding*. Proc. of Symposium on Pollen, Italie, Juin 1982. David L. Mulcahy and Ercole Ottaviano (eds), Elsevier Biomedical New York : 303-309.
- PERNÈS J., 1982 — Les populations des formes spontanées, système adaptateur des variétés traditionnelles aux écosystèmes cultivés. Importance pour les ressources génétiques des plantes. Conférence aux « Journées Scientifiques Ecologie et Développement » du 19 et 20 septembre 1979. In : *Ressources Génétiques des Plantes*: 341-347.
- PERNÈS J., 1982 — Méioses dévoyées et pollinisations trompeuses. In : *Meribel 82*, Séminaire du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes. INRA : 135-139.
- SANDMEIER M., SARR A. et PERNÈS J., 1982 — Recherche de marqueurs enzymatiques chez le Mil (*Pennisetum americanum*). Colloque « Electrophorèse » Paris 1982. Spectra 79.
- SAVIDAN Y. et PERNÈS J., 1982 — Diploïd-tetraploïd-dihaploïd cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. *Evolution*, **36** (3) : 596-600.
- LABROCHE P., POIRIER-HAMON S. et PERNÈS J., 1983 — Inheritance and linkage group between genes coding for peroxydases and S incompatibility locus in *N. alata* and *N. lamsdorffii*. *T.A.G.*, **65**: 163-170.
- LEBLANC J.M. et PERNÈS J., 1983 — Enzyme polymorphism of *Pennisetum americanum* in the Ivory Coast. *Jap. J. Gen.*, **58** : 121-131.
- PERNÈS J., 1983 — Les domestications du Mil ou la maîtrise des flux de gènes, étude génétique du trio : Paysan africain, Variété cultivée, Population spontanée. Communication, Réunion Annuelle du Groupe de Génétique et Biologie des Populations, Lyon, 17 septembre 1983.
- PERNÈS J., 1983 — Points de vue génétique sur la domestication des céréales. *La Recherche*, juillet-août 1983, n° **146**: 910-919.

- BELLIARD J. et PERNÈS J., 1984 — Flowering of Pearl Millet *Pennisetum americanum*. In: C.R.C. Handbook on Flowering. Vol. IV, A.H. Halevy (ed): 22-37.
- DARMENCY H., JUSUF M., NGUYEN VAN E., POIRIER-HAMON S., BARRENECHE T. et PERNÈS J., 1984 — Relations génétiques dans le complexe *Setaria Italica*. Septième Colloque International sur l'Écologie, la Biologie et la Systématique des Mauvaises Herbes. Paris, oct. 1984.
- LI X.Q., PRAT D., PAEPE R. et PERNÈS J., 1984 — Variability induced in *Nicotiana sylvestris* by two successive cycles of protoplast culture. Int. Symposium on Genetic Manipulation in Crops. Beijing, China, oct. 22-26.
- PERNÈS J. et al., 1984 — Manuel de Ressources Génétiques. Agence pour la Coopération culturelle et Technique (ed) Tome I : Monographies. Tome II: Manuel. 657 p.
- PERNÈS J., 1984 — Données nouvelles de l'histoire des plantes cultivées. *Bulletin de la Société Botanique du Nord de la France*, 37 (1-2) : 41-45.
- PERNÈS J., 1984 — L'alcool déshydrogénase dans tous ses états : les céréales Maïs, Mil et Millet, de bonnes plantes pour un voyage aller et retour de la génétique évolutive à la génétique moléculaire via la génétique du développement. Quatrième Ecole franco-africaine de Biologie Moléculaire, Djerba, avril 1984
- CHERISEY H. (de), BARRENECHE M.T., JUSUF M., OUIN C. and PERNÈS J., 1985 Inheritance of some marker genes in *Setaria italica* (L.) O. Beauv. *Theor. Appl. Genet.*, 71 : 57-60.
- DARMENCY H. et PERNÈS J., 1985 — The use of wild *Setaria viridis* (L.) Beauv. to improve triazine resistance in cultivated *S. italica* (L.) Beauv. after hybridization. *Weed Research*, 25 : 175-179.
- JUSUF M. and PERNÈS J., 1985 — Genetic variability of foxtail millet (*Setaria italica* P. Beauv.) Electrophoretic study of five isoenzyme systems. *Theor. Appl. Genet.*, 71 : 385-391.
- KHEYR-POUR A. and PERNÈS J., 1985 — New S-allele, s-specific proteins and other data in favour of the oppositional model in the gametophytic system of *Nicotiana glauca*. *Incompatibility Newsletter*, 17 : 70-76.
- MARCHAIS L. et PERNÈS J., 1985 — Création de plantes mâles stériles cytoplasmiques à partir d'hybrides sauvages x cultivés de mil. *Z. Pflanzenphysiol.*, 95 : 103-102.
- NGUYEN VAN E. et PERNÈS J., 1985 Genetic Diversity of Foxtail Millet (*Setaria italica*). Population Biology of Plants, Port Camargue, juin 1984. In : *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*, P. Jacquard et al. (eds), Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- PERNÈS J., 1985 — Evolution des plantes cultivées : L'exemple des céréales. *La vie des Sciences*, Tome 2, 5: 429-447.
- PERNÈS J., CHERISEY H. (de), POIRIER B., NGUYEN VAN E. et BRABANT Ph., 1985 — Les ressources génétiques du millet *Setaria* dans les Landes, 27-29 novembre 1981. La Grande Lande, CNRS (ed) : 593-604.
- BUI DANG HA D. and PERNÈS J., 1986 Pearl Millet (*Pennisetum americanum*, L.). Biotechnology in Agriculture and Forestry (vol. 2). Bajaj (ed.) Springer-Verlag Berlin : 234-249.
- LAREDO C. et PERNÈS J., 1986 Modèles déterministes et stochastiques de la domestication des céréales. Colloque National du CNRS. «Biologie des populations», Lyon, 4-6 septembre 1986, 84-89.
- PERNÈS J., 1986 Incidences du mode de reproduction (Autogamie, Allogamie) sur la domestication des céréales. Présenté au Colloque National du CNRS. « Biologie des populations », Lyon, 4-6 septembre 1986.

- PERNÈS J., 1986 — L'allogamie et la domestication des céréales : l'exemple du maïs (*Zea mays* L.) et du Mil (*Pennisetum americanum* L.) K. Schum. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133. Actual. Bot. (1) : 27-34.
- PERNÈS J., 1986 — La renaissance du Millet. *Le Nouvel Agriculteur*, **6**: 24.
- PERNÈS J., 1986 — Recherches sur le millet *Setaria italica*. *Cour. Agr. Fr.*, **1**: 17-22.
- PILATE-ANDRE S., SANDMEIER M., TOURE A. et PERNÈS J., 1986 — Evaluation du polymorphisme enzymatique des mils penicillaires (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.) de l'Afrique de l'Ouest. Présenté au Colloque National du CNRS « Biologie des Populations », Lyon, 4-6 septembre 1986.
- POIRIER-HAMON S. et PERNÈS J., 1986 — Possibilités d'échanges génétiques entre *Setaria italica* (P. Beauv.) et *Setaria verticillata*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 302, Série **III** n° 9, 26 : 319-324.
- SALANOUBAT M. and PERNÈS J., 1986 — Enzyme polymorphisms within and between european maize populations. *Maydica*, **XXXI** : 269-278.
- SANDMEIER M., PILATE-ANDRE S. et PERNÈS J., 1986 — Relations génétiques entre les populations de Mils sauvages et cultivés : Résultats d'une enquête au Mali. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.*, **XXXIII** : 69-89.
- TRIGUI N., SANDMEIER M., SALANOUBAT M. et PERNÈS J., 1986 — Utilisation des données enzymatiques et morphologiques pour l'étude des populations et de la domestication des plantes : I. Séparation et identification génétique d'isozymes chez le Mil (*Pennisetum typhoides*). *Agronomie*, **6** (9) : 779-788.
- DARMENCY H. and PERNÈS J., 1987 — An inheritance study of domestication in Foxtail Millet using an interspecific cross. *Plant Breeding*, **99** : 30-33.
- DARMENCY H., OUIN C. and PERNÈS J., 1987 — Breeding foxtail millet (*Setaria italica*) for quantitative traits after interspecific hybridization and polyploidization. *Genome*, **29** : 453-456.
- DARMENCY H., ZANGRE R. and PERNÈS J., 1987 — The wild-weed-crop complex in *Setaria* : a hybridization study. *Genetica*, **75** : 103-107.
- RICROCH A., MOUSSEAU M., DARMENCY H. and PERNÈS J., 1987 — Photosynthesis of a triazine-resistant type of millet. *Plant. Physiol. Biochem.*, **25** (1) : 29-34.
- CHERKAOUI J., SANDMEIER M. et PERNÈS J., 1988 — Mise en évidence par électrophorèse d'une structuration du polymorphisme entre différentes formes du mil penicillaire en conditions naturelles. 6e école franco-africaine de biologie moléculaire, Jerba Tunisie.
- LAREDO C. and PERNÈS J., 1988 — Models for Pearl Millet Domestication as an example of cereal domestication. I-A. One locus asymmetrical model. *J. Theor. Biol.*, **131** (3) : 289-305.
- SARR A. et PERNÈS J., 1988 — Analyses multivariées de descendance de rétrocroisements et mise en évidence de distorsions de ségrégation de caractères quantitatifs chez le mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf et Hubb.). *Genome*, **30** : 411-422.
- SARR A., SANDMEIER M. and PERNÈS J., 1988 — Gametophytic competition in pearl millet *Pennisetum typhoides* (Stapf and Hubb.). *Genome*, **30** : 924-929.
- ROBERT T., SARR A. et PERNÈS J., 1989 — Sélections sur la phase haploïde chez le Mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf et Hubb.) Effet de la température. *Genome*, **32** : 946-952.
- ROBERT T., LESPINASSE R., PERNÈS J. et SARR A., 1991 — Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated form of Pearl Millet. *Genome*, **34** : 195-200.

and PERKINS to
be made in 1908
and PERKINS
and PERKINS
and PERKINS
and PERKINS

Allocution du professeur Jack R. HARLAN *

Composite cross II of barley

I met Jean **Pernès** in Africa a quarter century ago, and we conserved a long-term friendship (without cold chambers) for these many years. We are met at a symposium in his honor, and I am pleased and honored to be invited.

This is a scientific symposium and, in large part, is devoted to population dynamics. I would like, therefore, to direct your attention to a study started by my father in 1928. The study is still continuing. In 1928, my father selected very carefully 28 parents in an attempt to represent the barley crop. He had at that time about 6 000 entries in his world collection, and 28 is obviously not enough. But, the 28 were very carefully chosen. I do not know how my father went about it, but it is evident that at least two criteria were important : taxonomy and geography. In taxonomy, all the major classes were represented : 2-row and 6-row ; naked and covered ; smooth and rough awned ; white, blue, red and black grains ; **deficiencies** ; hooded ; long, lax ears and short, dense ears, etc. In geography, all the regions of major barley production were represented. There were either one or two parents from : Japan, China, Tibet, Nepal, Pakistan, Ethiopia, Turkey, Russia, Algeria, Germany, Sweden.

In 1928, the 28 chosen parents were crossed in all possible combinations for a total of 378 crosses. Seed of the F2 generation was mixed and sent to several experiment stations in USA with the request that the population be grown year after year without any deliberate selection and on a **sufficient** scale to eliminate genetic drift. The term « genetic drift » had not been coined at that time, but the problem was known. Only two stations continued the study for an extended period : Davis, California and Bozeman, Montana. The most complete study was done at Davis where the population has now grown for some 62 generations. The Bozeman experiment was less complete, but highly significant. The population was named Composite Cross II (CCII).

At Davis, the population was studied intensively. Seed from the different generations was conserved, so it was possible to monitor changes over the years. In early generations, morphological traits were monitored. Then, disease reactions were included, such as resistance or susceptibility to races of stem rust, leaf rust, smut, etc. There were some analyses using chroma-

* Professor Emeritus, Plants Genetics, University of Illinois

tography. When the technique for **isozyme** analysis with electrophoreses became available, many genes and their alleles could be monitored and located on the seven chromosomes. Recently, restriction DNA fragmentation techniques have come into fashion, and the possibilities are limited only by the budget. After the human population, **CCII** may be one of the most intensively studied populations in the world.

What has happened after more than 60 generations of planting and harvesting without deliberate selection ? First of all, the population is still highly variable. After over 60 generations of **selfing** there is still a great deal of **heterozygosity**. Yields have increased at first rapidly, then move slowly, but increase in yield as a **reflexion** of fitness continues. In fact, the increase in yield over the 60 year span has been at the rate of 95 % of the best that plant breeders could do in the same time range, and at far less cost. Perhaps we do not need plant breeders, only highly variable populations and time. The population has, in fact, been a valuable resource. It has been sent to several countries where local breeders have selected cultivars from it. It has been the source of over 50 cultivars world wide and has been released for production as feed grain for livestock in California.

Gene analysis indicate that all loci with discrete effects, **wether** governing morphological traits, disease reaction loci, **isozyme** loci or restriction fragment loci had large effects on fitness as measured by reproduction capacity, i.e. grains per plant, ear weight, ear number per plant, yield, etc. There has been a shift toward a high frequency of certain combinations of alleles regardless of linkage. There is a marked linkage **disequilibrium** in the population. The allele combinations at Davis are different from those at Bozeman.

Disease resistance usually came at some cost in yield in the absence of the disease and sometimes even in its presence. While barley is strongly **autogamous** there is a low frequency of **outcrossing**. Most of the **heterozygosity** in the population after 60 years of **selfing**, however, is probably due to selection for favourable allele combinations.

The experiment has been very instructive with respect to understanding the nature of **landraces**. The Davis population is moving in the direction of a **landrace** adapted to the Mediterranean climate of Davis, and the Bozeman population has moved toward a **landrace** adapted to the continental climate of that location. Fitness to the environment not only includes fitness to the climate, but to local diseases and pests and to cultural practices imposed. The Davis population has moved toward an **ideotype** with short, dense ears and a large number of seeds per plant. Increase in yield has been largely through increase in seeds per plant and not through larger seeds.

It is evident, then, that the cycle of sowing, reaping, sowing, reaping, etc, is plant breeding and populations are continuously adjusting to local conditions. Increase in fitness of **landraces** is an integrated part of farming. The question has been repeatedly raised : how can one properly conserve a **landrace** ? If it is collected and put in a seed bank, the evolutionary process is frozen. *In situ* conservation has often been recommended, but how can it be done ? If a farmer wishes to exchange his traditional **landrace** for a modern, high yielding cultivar, he has every right to do so. Various strategies including subsidies have been proposed, but, to date, little or nothing has been put into practise. Seed bank collections of major crops are now large

but little used by plant breeders. There are many problems in genetic conservation yet to be resolved.

Finally, I wish to address a few words to you young people who conduct experiments in hours, or days, or weeks. I suggest you might consider a longer view of research. The **CCII** study has gone on over 60 years and it is still continuing. It has provided and shall provide a vast amount of information about the nature of populations but it does require at least a little patience.

Les chercheurs et le traitement des problèmes de diversité biologique

André CAUDERON *

L'opinion publique commence à savoir que la diversité biologique est un facteur essentiel des équilibres de la biosphère et de la qualité de l'environnement, en même temps qu'un élément capital pour l'efficacité de l'agriculture ; elle sait également que l'accélération de l'expansion humaine entraîne de plus en plus fréquemment la déstabilisation d'écosystèmes ainsi que la disparition d'espèces, d'écotypes ou de variétés, et elle comprend plus ou moins clairement qu'une telle érosion représente une menace pour l'humanité.

Cette prise de conscience ne touche pas tous les citoyens. Ceux-là même qui sont sensibilisés estiment souvent qu'ils sont incapables d'évaluer la gravité et la proximité du danger, et plus encore de situer celui-ci parmi les risques multiples qui leur sont signalés dans le désordre : ils peuvent penser que le problème relève de cercles d'experts auxquels il revient de faire le nécessaire.

Or, le sujet est trop important pour être ainsi traité de façon confidentielle et apparemment indolore. Laisser une place et une autonomie suffisantes aux autres espèces, cela suppose un réexamen du développement, puis des changements qui toucheront directement tous les hommes et affecteront leur façon de vivre. Il s'agit vraiment d'authentiques choix de société, et qui plus est à l'échelle mondiale. Les décideurs, les experts et le public ont leur rôle à jouer et rien de satisfaisant ne pourra être réalisé sans la compréhension et l'engagement de l'opinion.

L'affaire est complexe, et chacun doit évaluer ses propres devoirs avant de se pencher sur ceux des autres. Les experts, et singulièrement les **chercheurs** qui ont contribué à la prise de conscience des risques d'érosion de la diversité biologique, ont à se poser une question : que peuvent-ils faire pour que la société traite un peu mieux et un peu plus rapidement ces problèmes ?

La situation des formes domestiques

L'érosion biologique se manifeste aussi bien dans les communautés naturelles que chez les formes domestiques. Le cas de ces dernières est relativement simple : au cours de quelques millénaires, une agriculture arti-

* Membre de l'Académie des **Sciences**, Secrétaire perpétuel de l'Académie d'Agriculture

sanale a été développée à partir d'un assez grand nombre d'espèces sauvages, dont quelques-unes ont été largement diffusées et se sont considérablement diversifiées en variétés ou races « de pays ». Ce modelage s'est réalisé dans chaque village, sans beaucoup de bases scientifiques, en fonction des spécificités locales : milieu, techniques, besoins, préférences. La diversité des espèces et des variétés « de pays » maintenues par les paysans contribuait à la diversité culturelle d'un monde parcellisé, très étroitement lié à l'agriculture.

L'expansion scientifique, technique, industrielle et commerciale réalisée à partir de cette richesse paysanne est récente ; elle a conduit d'une part à spécialiser régions, producteurs, et sélectionneurs, d'autre part à généraliser quelques systèmes agricoles et alimentaires dominants, qui sont souvent efficaces — mais pas toujours, ni partout. Même les différences du milieu physique ne permettent pas forcément d'échapper à cette normalisation autour de quelques espèces : blé, riz, maïs, mais aussi autour d'un nombre réduit de variétés homogènes créées par des laboratoires. Ainsi, en utilisant judicieusement quelques gènes de réaction à la photopériode, on peut créer, à partir d'une même variété reconnue supérieure, une série de variétés-soeurs qui, avec un même fond génétique, couvrent une large gamme de latitude. Les variétés hybrides FI donnent d'autres possibilités d'une certaine normalisation autour d'un génotype remarquable ; certaines lignées de maïs ou de tournesol ont une utilisation réellement mondiale.

La diminution de diversité génétique qui a accompagné le progrès agricole apparaît directement liée à l'atténuation des particularismes économiques et culturels des sociétés humaines.

Les réactions des experts

Les experts — biologistes, agronomes, sélectionneurs, producteurs, industriels — ont pris quelques mesures qui limitent les risques de cette uniformisation, en organisant une nouvelle répartition de la diversité sur le terrain : ils ont constitué des banques de gènes, ils ont créé des matériels génétiques d'une extrême diversité pour servir de base à des sélections futures, ils ont élaboré des stratégies de distribution des variétés dans le temps et dans l'espace, etc.

Dans l'immédiat, l'abandon des variétés locales par les agriculteurs n'a nullement bridé la sélection des principales espèces : il est honnête de dire que jamais les créateurs de nouvelles variétés n'ont eu réellement à leur disposition une diversité aussi grande que celle dont ils disposent aujourd'hui ! D'ailleurs, les progrès de l'hybridation **interspécifique** et du génie génétique viennent d'élargir considérablement les possibilités de transfert de gènes entre espèces. Est-ce à dire que tout va pour le mieux dans le meilleur des mondes ? Certainement pas. A long terme, la gestion de la diversité des formes cultivées représente une très lourde responsabilité nouvelle : sa mise en oeuvre pose des problèmes d'autant plus inquiétants que notre connaissance des mécanismes biologiques en jeu est très insuffisante. Il revient aux milieux scientifiques de promouvoir un effort coordonné de recherches afin de préparer des bases solides pour l'action à long terme.

Mais cela ne suffit pas. Il se trouve en effet que les logiques propres à la recherche et à l'économie poussent à concentrer les efforts scientifiques et

techniques sur un nombre de plus en plus réduit d'espèces. D'une part, les entreprises d'application (sélection, machinisme, protection des cultures, transformation des produits) consacrent très normalement leurs moyens à des espèces dont les marchés sont larges et rémunérateurs. D'autre part, les laboratoires (généralement publics) à orientation fondamentale sont eux-mêmes soumis à une concurrence d'une autre nature mais tout aussi vive. Justement soucieux de rester à la pointe de la notoriété internationale et de trouver des partenariats intellectuels et financiers, ils focalisent leurs programmes sur un petit nombre d'espèces-modèles ; ces dernières sont choisies parce qu'elles constituent un matériel biologique adéquat, mais souvent aussi parce qu'elles sont également étudiées par d'autres disciplines fondamentales et par des entreprises d'application, ce qui assure un grand retentissement à tout résultat original. Ce mouvement de concentration se renforce de lui-même : un petit nombre d'espèces cultivées importantes sont de mieux en mieux connues au plan fondamental, de mieux en mieux valorisées économiquement grâce à des techniques performantes, et de plus en plus attractives pour les chercheurs. **Ecartées** de ce mouvement de renforcement réciproque entre théorie et pratique, les autres espèces domestiques sont progressivement dépassées et délaissées. L'expérience montre qu'elles ne bénéficient guère de ce qui a été réalisé par ailleurs sur les « modèles ». En réalité, une activité permanente de recherche est indispensable au maintien d'une espèce en culture ; actuellement, l'assortiment, déjà bien limité, continue à se réduire, alors que la science donne les moyens de l'élargir en domestiquant, plus facilement que par le passé, de nouveaux êtres vivants ! C'est au monde scientifique de prendre conscience de ses responsabilités dans ce domaine : organismes de recherche, banques de gènes, entreprises d'application et agences de développement doivent lutter contre cette érosion, dans les pays tempérés mais plus encore dans les zones tropicales où de très nombreuses espèces sont en voie d'abandon. Voilà sans doute un bon thème de coopération Nord-Sud.

Enfin, les chercheurs ont à participer à l'information honnête des décideurs et du public ; il est de leur devoir d'exposer la complexité des problèmes et leurs propres incertitudes, même si cette approche solide et modeste paraît un peu terne. Ils doivent prendre leur part au débat sans aucune arrogance, en évitant également ces proclamations légères, alarmistes et sensationnelles dont les médias et l'opinion sont naturellement friands, et dont quelques experts estiment à tort qu'elles pourraient malgré tout servir une bonne cause — alors qu'elles contribuent simplement à renforcer un sentiment anti-scientifique alimenté par les bavures du développement.

Les réactions du public

Les changements dans la diversité des formes cultivées ont des conséquences perceptibles dans divers domaines, notamment l'environnement ; je parlerai surtout de l'alimentation, et seulement dans le cas de pays développés. Bien entendu, les facteurs génétiques ne jouent pas isolément. Ce que le consommateur perçoit, ce sont les résultats d'un système impliquant l'ensemble des techniques et des structures agricoles, industrielles et commerciales. Pour la grande majorité de la population des pays développés, le système actuel a globalement apporté l'abondance, l'innocuité et la simplicité

d'emploi des aliments. Le temps des famines est bien oublié, et même celui des restrictions sévères dont quelques décennies seulement nous séparent : on méconnaît donc les aspects confortables du changement, mais on en souligne les inconvénients, singulièrement une certaine banalisation qualitative. Tout en faisant la part de l'idéalisation du passé, comment expliquer ce dernier résultat, alors que le développement des échanges et le perfectionnement des techniques a évidemment ouvert des possibilités d'originalité et de qualité ? En fait, les consommateurs étaient autrefois réduits aux seules ressources de la région et de la saison, et ils étaient bridés par leur pauvreté ; ils n'avaient pas grand choix, mais ils exerçaient ce peu de liberté avec compétence dans un domaine qui leur était familier. Aujourd'hui, ils peuvent largement choisir... alors précisément que leur capacité à le faire a beaucoup diminué : parce qu'ils sont plus éloignés des plantes, de leur culture, de leur préparation culinaire ; parce qu'ils sont confrontés à des produits exotiques, à des préparations inédites, à des techniques de conservation nouvelles, parce qu'ils sont soumis à des rythmes d'existence inhabituels, etc.

En somme, un bon exercice d'un choix désormais plus large impliquerait une compétence et une vigilance supérieures, au moment où ces dernières ont diminué ! Dans ces conditions, le consommateur se détermine uniquement d'après le prix, et il pousse ainsi l'agriculture à intensifier sans précautions qualitatives ni écologiques, ou d'après des caractères secondaires de présentation, ou bien il suit aveuglément les choix faits par le maillon fort des filières alimentaires actuelles : la grande distribution, qui a jusqu'à présent joué surtout la normalisation. Dans un contexte d'abondance et d'écrasement des prix, les producteurs ne gardent quelque liberté de diversification que si le public reconnaît leurs efforts pour l'originalité. La pauvreté matérielle gênait autrefois le consommateur ; aujourd'hui, un appauvrissement culturel l'empêche souvent de profiter pleinement de l'efficacité accrue des techniques, et de bénéficier régulièrement de la qualité et de la diversité que les filières alimentaires sont capables d'assurer à ceux qui savent identifier, apprécier et rémunérer les travaux correspondants. Les produits, tel le vin, pour lesquels qualité et originalité ont été préservées ou accrues grâce au progrès technique, illustrent cette dernière affirmation.

En conclusion, il est essentiel que les consommateurs perçoivent mieux quelques réalités : ils sont les premiers responsables de la qualité de leur alimentation, ils doivent agir pour la mise en place d'une éducation alimentaire à des fins d'agrément et de santé, ils sont les mieux placés pour orienter l'agriculture vers une plus grande diversité biologique et pour l'aider à promouvoir des systèmes techniques plus respectueux de l'environnement. Les experts, et singulièrement les chercheurs, ont un grand rôle à jouer dans cette prise de conscience.

La situation des formes sauvages

L'érosion se manifeste de façon plus dramatique et plus variée dans les communautés vivantes sauvages que chez les formes domestiques. Destruction directe d'écosystèmes forestiers, modification profonde de zones humides par le drainage, mise en culture totale de vastes zones de plaine, dégradations

consécutives à une exploitation excessive de pâturages, effets spectaculaires de pollutions à caractère brutal, déviations lentes liées à des pollutions insidieuses, etc. : tout cela entraîne des changements profonds dans l'environnement, avec disparition à un rythme croissant d'écosystèmes, d'espèces ou d'écotypes, accompagnée souvent de l'exploitation de formes précédemment marginales ; mais le bilan est un appauvrissement. Certes, le monde vivant n'a jamais connu la stabilité ; mais le mouvement a été accéléré par l'expansion de l'espèce humaine au point de perturber l'évolution, alors qu'il est essentiel de laisser l'évolution se poursuivre à son rythme qui n'est pas celui de l'économie.

Des mesures ont été prises pour limiter les effets les plus spectaculaires de cette déstabilisation. Dans un premier temps, depuis environ un siècle, on a cherché à conserver des sanctuaires bien choisis, zones protégées, réserves ou parcs naturels, et on a établi artificiellement des collections de semences ou de plantes maintenues sous surveillance : jardins botaniques, arboretums, etc. Ces actions hautement souhaitables ne règlent pas le problème de fond : les zones où les hommes vivent et travaillent doivent elles-mêmes abriter un ensemble assez divers d'autres espèces évoluant avec une autonomie suffisante. On a donc pris quelques mesures pour réduire les perturbations consécutives aux actions humaines. De plus, les grands projets d'aménagement, d'implantation d'usines, d'urbanisation, etc., font l'objet d'études préalables ; consultations, concertations, prévisions d'impact, deviennent courantes. Des règlements sont élaborés. Dans les pays riches, le système fonctionne et trouve des limites : poids des habitudes et des systèmes en place, incertitude dans les prévisions, coût des mesures de sauvegarde, difficultés d'arbitrage entre court terme et long terme, mais aussi entre soucis écologiques et préoccupations socio-économiques, le tout dans un contexte de guerre commerciale régionale et internationale. La situation n'est pas satisfaisante. Mais que dire de ce qui se passe dans les pays pauvres, où incapacités, contradictions et pressions intérieures ou extérieures sont incomparablement plus graves ? En fait, il s'agit d'ajuster le nombre des hommes et leur façon de vivre aux capacités de la biosphère tout en réduisant les inégalités actuelles. Limiter l'expansion démographique, les dégradations du milieu et des communautés vivantes liées à beaucoup de formes de production, les gaspillages dans la consommation, et tout cela en aidant au développement des pays et régions en retard : voilà d'immenses problèmes que beaucoup considèrent comme hors de portée tant leur solution suppose une prise de conscience, une imagination, une générosité et une coopération sans précédent pour mieux gérer la planète et ses ressources. Tout cela est pourtant indispensable afin que la richesse biologique ne soit plus mise en coupe réglée ni dégradée par négligence ; il faut surveiller, ménager et défendre la diversité afin de continuer à en bénéficier.

C'est une authentique révolution culturelle. Quant à l'action correspondante, elle requiert notamment :

— l'acquisition par les scientifiques d'une meilleure connaissance de la diversité et des mécanismes qui en régissent l'évolution et la répartition sur le terrain. Non seulement la science n'est pas responsable des erreurs des hommes, mais elle leur est indispensable pour corriger ces dernières, en ouvrant sur des solutions techniquement plus efficaces et humainement plus acceptables que celles que nous pouvons imaginer dans notre état actuel d'ignorance ;

– l'acceptation par les citoyens d'efforts de solidarité si intenses, et en même temps si imprécis, qu'ils supposent d'abord une assez bonne compréhension des situations, ensuite la foi et l'enthousiasme indispensables pour soulever les montagnes ; la complexité et les incertitudes dans la réalisation sont en effet incomparablement plus graves que dans les opérations d'optimisation **coûts/bénéfices** auxquelles les hommes sont habitués.

a) Le premier point relève d'abord des milieux scientifiques. Remplissent-ils au mieux ce qui est leur mission essentielle ? Il est bon qu'ils se posent eux-mêmes la question avant de réclamer des moyens supplémentaires. J'évoquerai seulement quelques **difficultés** de coopération entre disciplines. Le dynamisme et la capacité d'entraînement d'une discipline varient dans le temps. Celles que l'on appelait les sciences de la nature ont ainsi joué un rôle essentiel au dix-neuvième siècle, avant de connaître quelque **essoufflement**. La biochimie et la biologie moléculaire sont à la base des extraordinaires avancées qui ont marqué la deuxième moitié du vingtième siècle. Ces disciplines qui sont actuellement en pointe apportent aux autres la possibilité d'un renouvellement... mais à condition de ne pas étouffer ces dernières en s'appropriant leurs moyens : crédits, postes de chercheurs, chaires d'enseignement. Or, dans la compétition financière impitoyable qui s'est généralisée depuis quelques décennies, botanistes, zoologistes, microbiologistes — et même les écologistes, qui auraient au moins pu bénéficier de la mode — **ont** été fort mal traités ; alors que la vitalité de leurs équipes est évidemment indispensable à la solidité de l'ensemble des enseignements et des recherches dont l'équilibre assure la solidité du « front de la science » et facilite le développement des applications. Il revient aux organismes scientifiques de mettre un terme à ces excès dans les querelles d'anciens et de modernes et de réintégrer les « sciences de la nature » dans l'avant-garde prestigieuse et attirante de l'enseignement et de la recherche. On mobilisera ainsi des compétences et des bonnes volontés, on encouragera l'ouverture dont les travaux récents montrent combien elle est précieuse pour progresser dans l'inventaire du monde vivant et dans l'étude à tous les niveaux — aussi bien l'écosystème que la cellule — des mécanismes qui conditionnent sa diversité. On dégagera ainsi plus rapidement de nouvelles voies d'action sur le terrain, qui permettront de traiter des problèmes actuellement sans solution réaliste. De même, les coopérations entre biologie et sciences du milieu physico-chimique doivent être développées : les modifications rapides de l'environnement altèrent les équilibres de façon trop brutale pour que les espèces vivantes puissent se déplacer ou s'adapter sans dommage. A la fois victime et indicateur des altérations du milieu, la diversité biologique doit être plus largement prise en compte dans les grands programmes consacrés à l'environnement, qui devraient aboutir à la mise en place d'une surveillance écologique de la biosphère.

b) Une plus grande participation des chercheurs, aux côtés des enseignants, à la formation de l'opinion est hautement souhaitable, bien que ce ne soit pas dans leurs missions principales. Informer, expliquer, alerter, proposer : les scientifiques ne sont guère jugés là-dessus par leurs pairs et leurs patrons, bien que ces actions soient essentielles pour l'élaboration et la diffusion d'une culture générale sur l'insertion de l'homme dans la biosphère et singulièrement sa place dans le monde vivant : maître et possesseur de la nature, dans la tradition cartésienne, ou frère de l'aigle et du sapin selon la formule d'un chef amérindien ? Sans aller jusque-là, un

minimum d'information du public sur l'état actuel de la planète et sur les perspectives d'évolution de ses équilibres est indispensable à la préparation de décisions collectives particulièrement difficiles — et le rôle culturel des milieux scientifiques est évident. On doit donc regretter tout particulièrement les difficultés de dialogue entre ces milieux et les cercles militants qui, sous les bannières d'une écologie qui n'est pas celle des scientifiques, se mobilisent pour la protection de l'environnement et la défense de la diversité. Par rapport à leurs collègues des pays anglo-saxons, les biologistes français sont trop facilement traumatisés par les approximations et les affirmations gratuites dont le militantisme s'accommode ; la discussion est moins facile et moins ouverte que dans des pays voisins. Le message scientifique n'est peut-être pas simple à faire passer, mais comment y parvenir sans ce dialogue ? Et comment pourrait-on progresser, dans une prise de conscience collective si difficile, sans la participation des milieux qui sont déjà sensibilisés sur le fond — même si leur argumentation n'est pas toujours très solide ? Cette dualité — le scepticisme scientifique dans l'étude et la réflexion, la foi dans l'action — chacun la porte en lui-même. Les milieux scientifiques doivent mieux établir le dialogue avec les milieux de l'écologie.

En conclusion, le rôle des chercheurs en matière de diversité biologique est essentiel dans divers domaines : l'avancement des connaissances, dont ils ont la responsabilité principale ; le perfectionnement des techniques, en liaison avec les secteurs d'application ; enfin, auprès de l'opinion publique, une participation au dialogue ouvert qui facilitera l'insertion de la science dans la culture — et réciproquement — condition première du traitement des grands problèmes collectifs, et singulièrement les problèmes d'environnement.

WXXA'

non.

•

COMMUNICATIONS ORALES

COMMUNICATIONS ORALES

**Contributions scientifiques
de Jean Pernès
au développement de concepts et
de recherches en génétique végétale**

Quatorze ans de GPDP : un bilan des recherches impulsées et dirigées par Jean Pernès

Michel SANDMEIER *

Résumé : Le laboratoire de génétique et physiologie du développement des plantes (GPDP) est né de la restructuration d'une équipe de physiologie végétale ; cette réorganisation, proposée par J. Pernès au CNRS, avait pour but de combiner les approches génétiques et physiologiques dans l'étude des végétaux.

Les contributions scientifiques et techniques peuvent se résumer dans les domaines suivants :

1. La biologie de la reproduction : analyse génétique de l'induction florale, de la biologie de la reproduction et des sélections gamétophytiques (mil) et du système d'incompatibilité (tabac).

2. Les ressources génétiques : étude de la variabilité génétique, des complexes d'espèces, dynamique des flux de gènes entre compartiments biologiques ; apports méthodologiques.

3. La domestication : analyse génétique et morphologique, utilisation comme modèle évolutif.

4. Culture *in vitro*: perturbations et variabilité induites par l'androgénèse, analyse au niveau génétique, caryologique et biochimique.

5. Recherche appliquée : contacts constants avec le secteur productif dans le but d'apporter des bases théoriques à l'amélioration des plantes.

Mots-clefs : ressources génétiques, mode de reproduction, évolution, domestication, flux de gènes, variabilité.

Abstract : The laboratory of physiology and genetics of plant development (GPDP) was born from the reshaping of a team of plant physiology ; this reorganization, proposed to the CNRS by J. Pernès, aimed to combine genetics and physiology for the study of plants.

The scientific and technical contributions can be summed up as follows :

1. Reproductive biology : genetic analysis of floral induction reproductive biology and gamatophytic selections (on Pearl Millet) and incompatibility mechanisms (on Tobacco).

2. Genetic resources : studies on the genetic variability, gene pools, dynamics of gene flows between biological compartments, methodological contributions.

3. Plant domestication : genetic and morphological analysis, patterns of evolution.

4. In vitro growth : perturbations and variability induced by androgenesis, analysis at genetic, caryological and biochemical levels.
5. Applied research work : constant contacts with the producers in order to provide theoretical data to plant breeders.

Key-words: evolution, genetic ressources, reproductive systems, domestication, gene flow, variability.

Création du GPD

Le laboratoire de Génétique et de Physiologie du Développement des Plantes, laboratoire propre du CNRS, a été créé le 1^{er} mars 1976 et a été supprimé le 31 décembre 1987. Il a donc fonctionné, administrativement, pendant 11 ans et 9 mois ; de fait, le GPD a fonctionné de 1975 à 1988. Jean Pernès a donc travaillé à Gif pendant près de 14 ans.

Ce laboratoire est né de la restructuration de l'équipe de Physiologie Pluricellulaire créée en 1968 par J-P. Nitsch, autre « agro » trop tôt disparu. Lorsque H. Harada, successeur de J-P. Nitsch, est reparti au Japon, A. Berkaloff, Directeur Scientifique du secteur des sciences de la vie, a demandé à J. Guern de procéder à l'inventaire du « fond de commerce » de cette équipe ; ce dernier a recommandé son maintien, à condition de la restructurer et de l'orienter vers la génétique. Le CNRS a demandé à J. Pernès, récemment nommé professeur à l'université de Paris-Sud, d'établir un projet scientifique tenant compte de ces impératifs et lui a confié la direction du laboratoire.

Les orientations génétiques proposées par Jean reprenaient le « savoir-faire » et des connaissances de l'ancienne équipe, notamment dans les domaines de la culture *in vitro* et de l'androgenèse. De plus, le CNRS souhaitait vivement que le phytotron, en tant qu'outil, soit utilisé et rentabilisé par un effort de recherche dans le domaine de l'influence des facteurs de l'environnement sur la biologie florale.

Les premiers axes de recherches proposés (rapport d'activité 1976) reflètent ces orientations et furent les suivants :

1. « Etude des événements situés entre un signal et la mise en évidence d'un changement d'orientation du développement » ; il s'agit de l'expression de la floraison suivant sa sensibilité à la photopériode et des phénomènes d'autoincompatibilité chez les *Nicotiana*.
2. « Etude des mitoses comme expression et moyen des changements d'organisation » ; induction des mitoses dans les cultures cellulaires, organisation des territoires morphogénétiques.
3. « Images des états de développement vues au niveau d'activités enzymatiques spécifiques », biosynthèse de certains acides aminés dans les cultures *in vitro* et le contrôle *ante* et *post* méiotique de l'activité de certains loci (ADH en particulier).

L'objectif de J. Pernès était d'avoir une démarche « montante » ou « descendante » suivant les cas : partant du moléculaire, de remonter à l'organisme afin d'aboutir à la population.

Essai de synthèse des orientations scientifiques développées par J. Pernès

L'approche **multiniveaux** et pluridisciplinaire que préconisait Jean dans les nombreuses recherches qu'il a impulsées et dirigées au cours de ces 14 années est **difficile** à résumer ; cependant, on peut les classer en deux grands chapitres qui, cependant, ne sont pas indépendants :

A. Recherches sur les systèmes de reproduction et la génétique du développement,

B. Recherches et réflexions sur les ressources génétiques.

Les systèmes de reproduction

Le système d'incompatibilité **gamétophytique** a été abordé chez *Nicotiana glauca* : contrôle génétique par le locus S de l'incompatibilité (Labroche *et al.*, 1983), et de son analyse moléculaire par la mise en évidence de deux glycoprotéines majeures associées aux allèles S_{mil} et S, (Kheyr Pour et Pernès, 1985 ; rapport d'activité 1987). Chez le mil, Barbier (1976), a étudié les perturbations provoquées par les cytoplasmes mâles stériles A1, A2 et A3.

Les études sur le pollen ont fait progresser les connaissances dans les domaines de sa conservation et de sa fertilité (Fraleigh, 1985), des interactions pollen-pistil : réceptivité et compétitions **gamétophytiques** (Sarr 1987 ; Robert *et al.*, 1989).

L'organisation reproductive des mils a été très étudiée, notamment par l'étude :

- des effets des paramètres de l'environnement sur les stratégies reproductives, sur l'hérédité de la **protogynie**,
- des paramètres de la biologie florale (Sarr *et al.*, 1988 ; Robert *et al.*, 1989),
- de l'**overlapping** (Le Thi, 1990).

Un travail intéressant a été réalisé sur les effets pervers provoqués par des croisements **interspécifiques** entre *N. glauca* et *N. glauca* sur l'expression génétique de la morphogénèse (Nouaille, 1979).

Les perturbations provoquées par l'androgénèse

L'**androgénèse** sur le mil (Bui, 1982), et le tabac (De Paepe et son groupe) a fait l'objet de nombreuses études et publications ; nous allons suivre le cheminement des recherches effectuées sur *N. glauca* car il reflète bien ce que fut le **GDPD**.

Les recherches effectuées sur les descendances de plantes haploïdes doublées de tabac sont exemplaires, car elles partent du matériel végétal et des techniques héritées de l'équipe de physiologie pluricellulaire, alors que l'analyse génétique est due à l'arrivée de Jean. La conjonction de ces 3 paramètres amène des développements très intéressants ; les connaissances sur ce sujet ne cessent d'évoluer encore aujourd'hui sous l'impulsion de R. De Paepe.

En partant de lignées pures de *N. sylvestris*, on obtient par la culture de microspores des embryons haploïdes dont le stock chromosomique se double spontanément. On obtient ainsi des lignées homozygotes dénommées HD (haploïdes doublés, rapport d'activité 1976). Certains HD ont des feuilles fripées alors que d'autres sont normaux. Des croisements réciproques entre ces HD et des plantes témoins montrent que ce caractère est héritable et récessif. De plus, à part quelques cas de réversion, cette anomalie est fixée dans la descendance (De Paepe et Pernès, 1977). Après plusieurs cycles successifs d'androgénèse, d'autres perturbations sont signalées : floraison précoce et réduction de la taille des pièces florales (De Paepe et al., 1981). Ces perturbations sont sous le contrôle d'un petit nombre de gènes nucléaires.

L'analyse se poursuit au niveau moléculaire. De Paepe et son équipe constatent que la structure de l'ADN nucléaire est modifiée, en particulier au niveau de la répartition des séquences répétées. Parallèlement, le phénotype des plantes est perturbé et chaque nouveau cycle d'androgénèse entraîne une diminution de vigueur de la descendance (De Paepe et al., 1982). La caractérisation de séquences répétées d'ADN nucléaire a été entreprise, et 2 000 clones ont été testés. Des renseignements intéressants ont été obtenus concernant les cistrons ribosomiaux, dont Levesque (1991) a pu montrer que la répartition des différentes classes de longueur est systématiquement modifiée par l'androgénèse.

Ces résultats montrent que l'androgénèse ne fournit pas toujours des copies conformes de la plante mère.

Bui Dang Ha (1982), sur le mil, a également démontré l'existence de perturbations dues à l'androgénèse.

Les ressources génétiques

C'est dans ce domaine que la contribution de Jean a été la plus importante, elle s'est traduite par :

- des recherches suscitées au GPDP,
- l'enseignement et la formation,
- des collaborations diverses.

Les recherches effectuées au GPDP

L'analyse de la diversité génétique a été réalisée chez diverses espèces, mil, millet, maïs.

Une gestion dynamique des ressources génétiques exige des connaissances approfondies dans le domaine de la biologie de la reproduction. Dans ce but, des études sur la dynamique des flux de gènes entre les compartiments sauvages et cultivés d'une espèce ou dans les complexes d'espèces ont été réalisés. On peut citer les travaux effectués chez une allogame, le mil (Pernès et al., 1980), ou chez une espèce autogame, le millet (Rherissi, 1988). L'introduction de gènes de résistance aux herbicides et ses conséquences a également été abordée (Darmency et Pernès, 1983).

Des travaux très importants concernant la domestication ont été réalisés. Jean a utilisé la domestication des céréales comme outil pour étudier l'évolution (Pernès, 1983). L'analyse génétique a permis de montrer, chez le mil, que les gènes impliqués étaient groupés sur un même segment chro-

mosomique (Rey-Herme, 1982) et que dans certains cas ils étaient dupliqués (Joly, 1984).

D'autres travaux ont été réalisés sur :

—L'analyse de la diversité génétique du complexe d'espèces des *Setaria* (Jusuf, 1983 ; Poirier-Hamon et Pernès, 1986) et des *Allium* (Ricroch, 1990).

—Sur la différenciation infra-spécifique du génome des *sétaires* en relation avec l'histoire de leur domestication (Croullebois, 1987).

—L'analyse génétique de la floraison du mil et la création de lignées *isogéniques* ne variant que pour le caractère de la sensibilité à la photo-période (Belliard et Pernès, 1985).

—L'évaluation morphologique et agronomique de diverses collections : millet, maïs, mil (Brabant *et al.*, 1981 ; Bareneche, 1983 ; De Chérisey, 1983 ; Salanoubat, 1986).

—Les bases génétiques de l'adaptation (rapport d'activité 1987).

En dehors des outils classiques de l'analyse de la diversité génétique, J. Pernès a introduit les analyses moléculaires RFLP (Lamy, Pilate-André, rapport d'activité 1987), la taxonomie numérique et la réalisation de bases de données (Nguyen-Van, rapport d'activité 1981).

La représentation mathématique des processus à la base de la structuration et de l'évolution des populations est nécessaire pour avoir une approche conceptuelle dans ce domaine, cependant elle doit être couplée avec un support expérimental. Cette orientation a été également abordée par J. Pernès, notamment en proposant des modèles sur :

—le déclenchement des processus de floraison chez le mil (Verdier, 1983)

—la domestication et les échanges de gènes entre les différents compartiments biologiques (Laredo et Pernès, 1986).

L'analyse de la diversité génétique du mil a mobilisé beaucoup d'énergie au sein du GPDF (14 DEA). Voici quelques résultats intéressants qui sont, en partie, tirés d'un travail de thèse qui doit être soutenue prochainement (Pilate-André).

Le polymorphisme enzymatique du mil, 48 locus, dont 42 sont polymorphes (Trigui *et al.*, 1986), a été étudié sur de nombreuses populations de mil.

Les mils d'Afrique se divisent en 2 groupes. Le premier comprend ceux de l'Afrique de l'Ouest et du Centre, le second est composé des populations de l'Afrique de l'Est, à l'exception des mils de l'Ouganda, qui se retrouvent dans l'autre groupe. Le groupe de l'Ouest peut se diviser en 2 parties, l'une à dominante Afrique de l'Ouest et sub-équatoriale, l'autre Afrique Centrale. La différenciation génétique relative pour chaque pays (*Gsr*) varie de 0,092 pour la Mauritanie (minimum) à 0,342 pour le Cameroun (maximum).

Les populations spontanées ne forment pas un groupe particulier homogène, elles sont souvent proches des populations cultivées avec lesquelles elles vivent en *sympatrie*.

On obtient donc une bonne différenciation géographique, alors que la différenciation biologique est plus aléatoire.

Un autre exemple est donné dans la figure 1, où l'on voit la répartition des allèles A₁, A₂ et A₃, du locus A de l'ADH, en fonction de la latitude et de la longitude du lieu de collecte des populations ; cette étude porte sur

195 populations sauvages et cultivées représentant 21 pays. On peut constater qu'il existe un gradient de répartition en fonction de ces deux paramètres ; les coefficients de corrélation sont les suivants :

Allèle	Latitude	Longitude
A ₁	0,102	0,219
A ₂	0,585**	0,578**
A ₃	0,610**	0,521**

** : p > 0,01

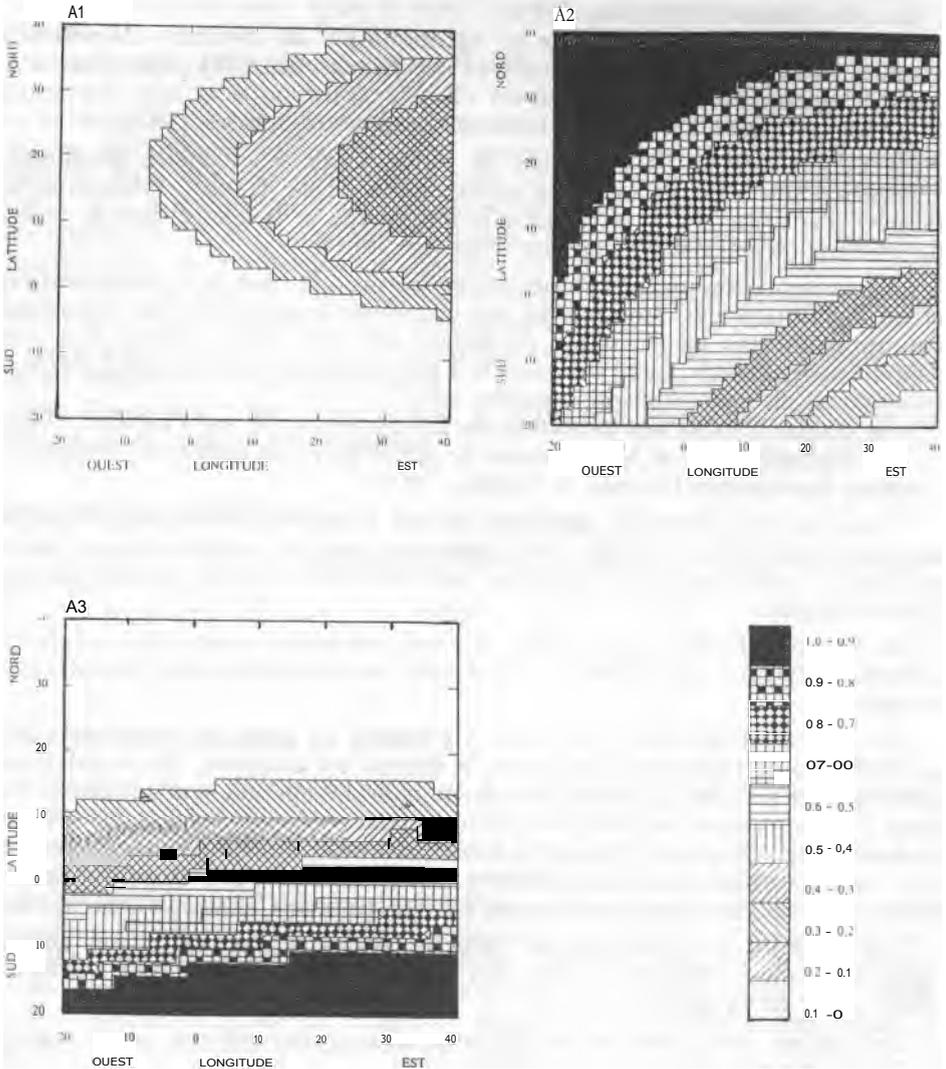


Fig. 1. — Fréquences des allèles A₁ (en haut, à gauche), A₂ (en haut, à droite) et A₃ (en bas, à gauche) du locus A de l'ADH chez 195 populations de mil africain issues de 21 pays. Echelle de fréquence : en bas, à droite.

L'allèle A_3 est surtout présent à l'Est et au Sud ; A_1 , se rencontre dans la partie centrale de l'Afrique et bien que sa répartition ne recouvre pas la totalité du continent, elle n'est corrélée ni à la longitude ni à la latitude ; quant à A_2 , l'allèle le plus fréquent, il présente un cline Ouest-Est et Nord-Sud, ses zones de force étant en Afrique du Nord, au Mali et au Sénégal.

L'enseignement

J. Pernès a formé de nombreux chercheurs dans le domaine des ressources génétiques, venant de France ou de l'étranger, notamment du Tiers-Monde, là où les ressources vivantes sont les plus diverses mais aussi le plus menacées. Il a écrit un manuel en 2 volumes sur ce sujet (Pernès, 1984). Le premier volume est consacré à des monographies sur quelques espèces de grande importance agronomique. Le second volume donne les bases théoriques et pratiques de la collecte, de l'analyse, de l'utilisation et de la conservation des ressources génétiques.

Avec d'autres collègues, J. Pernès a créé le DEA de ressources génétiques et amélioration des plantes, dans lequel le GPDP a été fortement impliqué.

Les collaborations nationales et internationales

J. Pernès a noué des collaborations avec des collègues du secteur privé et public, qui ont permis de faire avancer la prise de conscience sur la conservation des ressources génétiques.

Il a réalisé de nombreuses missions de conseil et d'évaluation, surtout en Asie et en Afrique. En France, il a collaboré avec les groupes semenciers, l'INRA, l'ORSTOM, les parcs régionaux ou les cultivateurs, je pense surtout aux paysans du Maine-et-Loire qui sont les derniers cultivateurs de millet en France.

Conclusions

Les collaborateurs qui ont entouré Jean pendant sa période giffoise ont été nombreux. En effet, 127 personnes ont fréquenté le laboratoire pendant au moins 6 mois ; ce chiffre se décompose en 14 chercheurs, dont 8 CNRS, 7 enseignants-chercheurs, 7 stagiaires de longue durée, 76 étudiants de thèses et/ou de DEA et 23 techniciens. Huit personnes ont eu la chance de vivre l'ensemble de cette aventure. Dans le rapport de 1976, on comptabilisait 27 personnes, ce nombre s'est élevé au maximum à 44 en 1983.

On peut noter, à travers ces chiffres, l'importance extrême donnée par Jean à l'enseignement et à la formation. Un nombre important de ses anciens élèves est présent à ce colloque, ce qui démontre qu'il a profondément marqué ses collaborateurs qui restent fidèles à sa mémoire.

Je terminerai ce bref aperçu de ces 12 années de vie du GPDP par un bilan chiffré de la production scientifique (Fig. 2). Au total, 37 thèses, 67 DEA et 147 publications ont été produites, soit une moyenne de 21 contributions scientifiques par an.

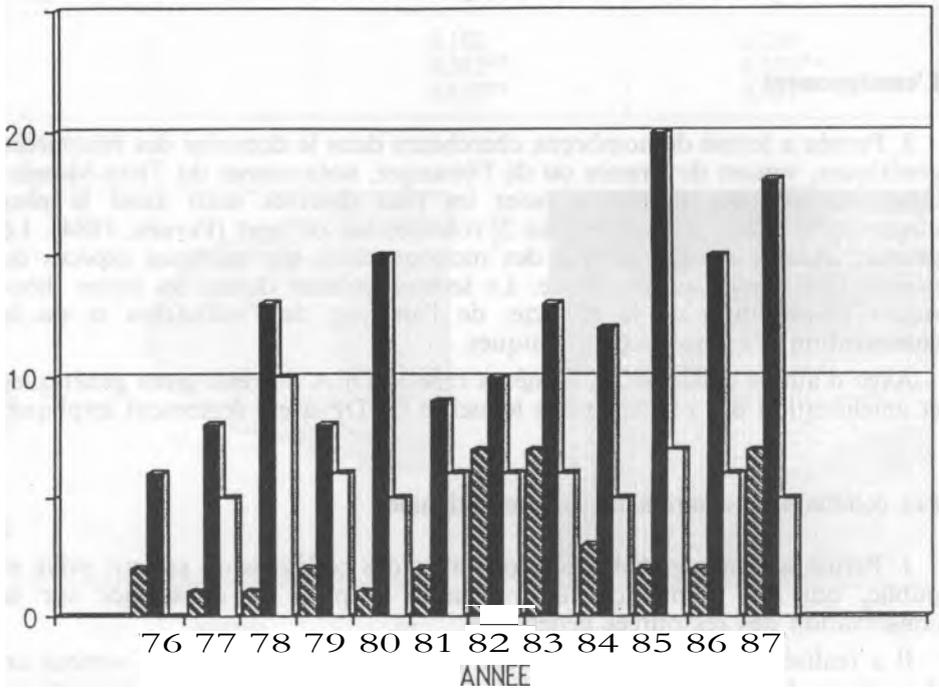


Fig. 2. — Documents scientifiques produits par le GPDP.

Barres grisées : thèses.

Barres pleines : publications et communications à des colloques.

Barres blanches : DEA.

Bibliographie

- BARBIER H., 1976 — Etude de la morphogenèse pollinique chez le mil. Comparaison de deux souches mâle fertile et mâle stérile. *Thèse*, Université de Paris-Sud.
- BARENECHE T., 1983 — Contribution à l'évaluation des ressources génétiques du millet *Setaria italica* (L.) P.B.: Organisation reproductive. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- BELLIARD J. et PERNÈS J., 1985 — Flowering of Pearl Millet *Pennisetum americanum*. In : *C.R.C. Handbook of flowering*. A-H. Halevy ed. 6 : 22-37.
- BRABANT P., BELLIARD J., METAULIE G., NGUYEN-VAN E., POIRIER S., POIRIER B. et PERNÈS J., 1981 — Données préliminaires pour la réintroduction de la culture du millet *Setaria* en France. *JATBA*. **23** : 309-328.
- BUI DANG HA D. et PERNÈS J., 1982 — Androgenesis in Pearl Millet. Analysis of plants obtained from microspore culture. *Z. Pflanzenphysiol.* **108** : 317-327.

- CROULLEBOIS M.-L., 1987 — Bases chromosomiques et génétiques des anomalies observées dans les croisements **intraspécifiques** chez le millet : *Setaria italica* (L.) P. B. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- DARMENCY H. et PERNÈS J., 1985 — The use of wild *Setaria viridis* (L. Beauv.) to improve triazine resistance in cultivated *Setaria italica* (L.) by hybridisation. *Weed Res.* 25: 175-179.
- DE CHERISEY H., 1983 — Contribution à l'évaluation des ressources génétiques du millet *Setaria italica* (L.) P.B.: variabilité de caractères quantitatifs. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- DE PAEPE R. et PERNÈS J., 1977 — Exemple de variations à hérédité mendélienne induites au cours du développement des plantes. *Physiol. Veg.* 16: 195-204.
- DE PAEPE R., BLETON D. et GNANGBE F., 1981 — Basis and extend of genetic variability among doubled haploid plants obtained by pollen culture in *Nicotiana sylvestris*. *Theor. Appl. Genet.* 59: 177-184.
- DE PAEPE R., PRAT D. et HUGUET T., 1982 — Heritable nuclear DNA changes in doubled haploid plants obtained by pollen culture in *Nicotiana sylvestris*. *Plant Sci. Letters.* 28 : 11-28.
- FRALEIGH B., 1985 — Contribution à l'étude de la fertilité du pollen de mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf et Hubb.). *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- JOLY-ICHENHAUSER H., 1984 — Hérédité du syndrome de domestication chez le mil *Pennisetum typhoides* : étude comparée de descendances F2 et **rétrocroisements** issues du croisement entre plusieurs géniteurs cultivés et spontanés. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- JUSUF M. et PERNÈS J., 1985 — Genetic variability of foxtail millet (*Setaria italica* P. Beauv.). **Electrophoretic** study of five **isozyme** systems. *Theor. Appl. Genet.* 71 : 385-391.
- KHEYR POUR A. et PERNÈS J., 1985 — New S-allele, s-specific proteins and other data in favour of the oppositional model in the **gametophytic** system of *Nicotiana glauca*. *Plant Cell. Incompatibility Newsletter.* 17 : 70-76.
- LABROCHE P., POIRIER-HAMON S. et PERNÈS J., 1983 — Inheritance and linkage group between genes coding for peroxydase and S incompatibility locus in *N. glauca* and *N. langsdorffii*. *Theor. Appl. Genet.* 65 : 163-170.
- LAREDO C. et PERNÈS J., 1986 — Modèles déterministes et stochastiques de la domestication des céréales. *Coll. Nat. CNRS, biologie des populations*, Lyon : 84-89.
- LE THI K., 1990 — Génétique du gaméophyte mâle du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.): relations entre l'**overlapping** et l'organisation de la variabilité génétique des plantes haploïdes doublées (HD) issues de culture d'anthers. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- LEVESQUE H., 1991 — Caractérisation des gènes **ribosomiques** de l'ADN nucléaire de *N. sylvestris* Spegaz. et Comes. Recherche de différences entre plantes haploïdes doublées (**androgenèse**) et leur lignée d'origine. *Thèse*, Université de Paris-Sud.
- NOUAILLE C., 1979 — Etude de quelques irrégularités génétiques dans la descendance d'un hybride *N. glauca* x *N. langsdorffii*. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- PERNÈS J., 1983 — La génétique de la domestication des céréales. *La Recherche*, 146.
- PERNÈS J., 1984 — Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 1 : Monographies. Tome 2 : Manuel. Edit.: *Agence de coopération culturelle et technique*, Paris.

- PERNÈS J., NGUYEN-VAN E., BENINGA M. et BELLIARD J., 1980 — Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelles (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke, *P. mollissimum* Hochst.). 2. Etude de 3 familles F₂ issues d'hybrides entre une plante d'un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst. et 3 lignées cultivées. *Ann. Amélio. Pl.* **30** : 253-269.
- POIRIER-HAMON S. et PERNÈS J., 1986 — Possibilités d'échanges génétiques entre *Setaria italica* (P. Beauv.) et *Setaria verticillata*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 26 : 319-324.
- Rapport d'activité du laboratoire de génétique et physiologie du développement des plantes, 1976, 1981, 1987.
- REY-HERME C., 1982 — Les relations génétiques entre les formes spontanées et cultivées chez le mil (*Pennisetum sp.*). *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- RHERISSI B., 1988 — Structuration du complexe des *sétaires* tempérés (*Setaria sp.*) : approche de l'étude par la variabilité génétique, des flux de gènes et de la compétition interspécifique des formes sauvages et différents pools géniques. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- RICROCH A., 1990 — Evaluation des ressources génétiques de populations locales d'*Allium cepa* L. et analyse de la bulbification en conditions naturelles et contrôlées. *Thèse*, université de Paris-Sud, Orsay.
- ROBERT T., SARR A. et PERNÈS J., 1989 — Sélections sur la phase haploïde chez le mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf et Hubb.) : effet de la température. *Genome*, 32 : 946-952.
- SALANOUBAT M. et PERNÈS J., 1986 — Enzyme polymorphism within and between european maize populations. *Maydica*, **31** : 269-278.
- SARR A., 1987 — Analyse génétique de l'organisation reproductive du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.). Implications pour son amélioration et la gestion des ressources génétiques. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.
- SARR A., SANDMEIER M. et PERNÈS J., 1988 — Gametophytic competition in Pearl Millet *Pennisetum typhoides* (Stapf and Hubb.). *Genome*, 30 : 924-929.
- TRIGUI N., SANDMEIER M., SALANOUBAT M. et PERNÈS J., 1986 — Utilisation des données enzymatiques et morphologiques pour l'étude des populations et de la domestication des plantes : 1. Séparation et identification génétique d'isozymes chez le mil (*Pennisetum typhoides*). *Agronomie*, 6: 779-788.
- VERDIER F., 1983 — Modélisation du déterminisme photopériodique de la floraison du mil. *Thèse*, Université de Paris-Sud, Orsay.

La sexualité chez le *Panicum maximum*

Daniel COMBES *

Résumé : L'« herbe de Guinée », *Panicum maximum* Jacq, graminée pantropicale à vocation fourragère était réputée apomictique : graines formées en régime aposporique ou multiplication végétative simple. Des analyses de descendance par graines réalisées sur de nombreuses accessions de provenances très diverses ont révélé : premièrement, la production d'un petit nombre de plantes formées par voie sexuée, la majorité de la progéniture étant effectivement d'origine aposporique ; deuxièmement, l'existence d'une explosion de la diversité morphologique en Afrique orientale. Deux prospections dans cette région (Kenya, Tanzanie) y ont confirmé l'existence d'un centre de diversité. En particulier, des plantes diploïdes ($2n = 16$) et à reproduction sexuée exclusive ont été découvertes, possibles reliques des ancêtres du complexe maintenant essentiellement tétraploïde ($2n = 4x = 32$) et aposporique.

L'origine de la passion de Jean Pernès pour les ressources génétiques se trouve là. Y est née aussi sa notion de complexe d'espèces : quel sens biologique attribuer à l'« espèce » chez des plantes où les populations sont constituées de clones représentant chacun un isolat du point de vue reproductif ?

Mots-clés : apomixie, aposporie, complexe d'espèces, *Panicum maximum*.

Abstract : Guinea grass, *Panicum maximum* Jacq, a pantropical forage grass was known to be an apomict : seeds being produced in an aposporic regime or simple vegetative multiplication. Analyses of progenies by seeds practised on numerous accessions from very diverse origins have shown : first, production of a small number of plants from sexual origin ; second, the existence of morphological diversity explosion in East Africa. Two prospections in this region (Kenya, Tanzania) have asserted the existence of a diversity center there. Particularly, diploid plants ($2n = 16$), with an exclusive sexual reproduction have been discovered, that are eventual relicts of the complex ancestors, this complex being now essentially tetraploid ($2n = 4x = 32$) and aposporic.

The origin of Jean Pernès' passion for genetic resources is to be found there. There, is also born his notion of species complex : what biological meaning is to be assigned to the concept of « species » in plants the populations of which are constituted by clones, each representing an isolate from a reproductive point of view ?

Key words : apomixis, apospory, species complex, *Panicum maximum*.

* Laboratoire d'Ecologie Moléculaire, IBEAS, Av. de l'Université, 64000 Pau, France.

Panicum maximum, une plante qualifiée de miracle par le quotidien abidjanais « Fraternité Matin » en 1968, est sans doute excellente graminée fourragère pantropicale, mais aussi l'une des premières mauvaises herbes de la planète.

Ce paradoxe qui ne choque plus aujourd'hui, cadre tout à fait avec les idées de Jean Pernès sur la domestication des plantes. Elle cadre aussi avec cette notion qu'il a beaucoup contribué à rendre évidente chez les évolutionnistes et les sélectionneurs : la dynamique coévolutive des plantes cultivées et de leurs formes spontanées, ces dernières se comportant comme adventices des précédentes.

Ce goût du paradoxe que Jean Pernès cultivait est évident dès le choix du matériel sur lequel nous avons commencé à travailler ensemble en 1963 : une plante dont la seule reproduction connue était l'apomixie (graines produites pour 97 % d'entre elles en régime aposporique et multiplication végétative), paraissait hors de portée des méthodes classiques de la génétique, les croisements étant irréalisables. G. Camus, Directeur de l'ORSTOM à l'époque, a d'ailleurs reconnu lors de notre soutenance de thèse en 1972, que pendant des années, ce programme de recherches lui avait paru voué à l'échec. Il a reconnu dans la foulée qu'il s'était trompé !

Les choses avaient donc bien changé! Comment? *Panicum maximum* est une plante très répandue dans le sud de la Côte d'Ivoire. Nos premiers travaux ont porté sur ces populations ivoiriennes, avec quelques petits écarts sur des clones d'origine assez variée bien que douteuse, et en nombre très limité (environ 12). Très vite, il nous est apparu que deux phénotypes prédominaient largement en Côte d'Ivoire, que nous baptisâmes : types I et II, le second étant d'ailleurs très majoritaire. Le goût de J. Pernès pour les mathématiques est bien connu : il rappelle dans ses remerciements de thèse la réflexion de notre maître G. Rizet que ce n'était « pas forcément une tare ». Ce goût l'avait amené à envisager une étude biométrique très rigoureuse des populations de *P. maximum* ivoiriennes, l'effort étant mis sur le type II le plus répandu, donc poussant dans les conditions biologiques les plus variées. Il a été émouvant pour moi de relire les comptes rendus annuels d'activité de Jean Pernès, de l'époque (1965) où il réclamait deux machines à calculer électriques (électromécaniques) pour réaliser ses analyses statistiques. Je me rappelle le travail de forçat que représentait à l'époque une analyse statistique multivariée, type d'analyse que Jean Pernès a utilisé avec le succès que l'on a constaté sur une plante rebelle alors à tout croisement, donc à toute analyse génétique classique. La moindre inversion de matrice prenait plusieurs jours avec ce genre d'appareil qui fonctionnait en faisant un bruit de mitrailleuse. Mais Jean Pernès ne se complaisait pas dans une unique activité mathématique et théorique. Il a toujours eu à coeur de se confronter à la réalité concrète du matériel qu'il étudiait. Nous avions la chance de disposer à Adiopodoumé d'un vaste terrain expérimental. Je ne pense pas que Jean Pernès ait passé un seul jour sans y faire ne serait-ce qu'une brève visite. Ceci n'était pourtant pas toujours une partie de plaisir étant donné la chaleur moite qui régnait au milieu des hautes herbes que constituaient ces champs de *Panicum*. Là aussi, on peut retrouver ce que certains considéreront comme un paradoxe, mais qui correspondait à toute une philosophie : l'esprit du scientifique avec une recherche théorique de haut niveau, associé à ce qu'il appelait lui-même avec infiniment de respect l'esprit « paysan ». Il craignait à tort d'en manquer, de cet esprit « paysan »,

et ceci apparaît à nouveau dans les remerciements de sa thèse qu'il adresse à nos collaborateurs africains, préparateurs et manoeuvres. C'est ce respect du mode de pensée de la tradition de la terre qui a fait depuis l'objet de toute une partie de sa réflexion sur les ressources génétiques des plantes. Il considérait comme quelque chose de fondamental de tenir compte, lors des prospections, des enquêtes faites auprès des cultivateurs et des références que ces derniers faisaient à la tradition.

Pour en revenir à la sexualité du *Panicum*, disons que c'est incontestablement cette dualité (théorique et concrète) de la méthode d'attaque que Jean PERNÈS a faite du problème qui nous a permis de mener à bien les prospections en Afrique de l'Est, centre d'origine et de diversification du *Panicum* où nous découvrîmes en 1967 les premières formes sexuées (et diploïdes) ainsi que les autres membres du complexe d'espèces (*P. infestum* et *P. trichoeladum*) des *maximae*. Cette découverte a peut-être été un peu le fait du hasard, mais on connaît la citation célèbre de Pasteur : Le hasard ne favorise que les esprits préparés. Je pense que cette préparation est en grande partie l'oeuvre de Jean PERNÈS, et je lui en garde une profonde reconnaissance ainsi, cela va sans dire, qu'une admiration sans borne pour sa pensée et sa culture qui s'étendaient bien au-delà de la biologie et des mathématiques.

Bibliographie

PERNÈS J., 1972 — Organisation évolutive d'un groupe préférentiellement agamique : la section des *maximae*, ou du genre *Panicum*. Thèse de Doctorat sciences, Faculté d'Orsay, Paris. Mémoires ORSTOM, n° 75.

La domestication du mil **(*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb).** **Modèle d'étude de l'évolution des complexes d'espèces**

Aboubakry SA RR, Thierry ROBERT, Sophie PILATE-ANDRÉ,
Françoise LAMY, Michel SANDMEIER, Marie- Thérèse PEIGNE,
Madeleine HEUGAS, Agnès RICROCH, Nadra KHALFALLAH,
Sonja YAKOVLEV, Mohamed CHERKAOUI, Latifa BENDAOU,
Lina TAZI, Robert LESPINASSE, LE THI Kinh *

Résumé: Les biologistes ont reconnu depuis longtemps la domestication comme exemple de sélection descriptive (Darwin, De Candolle, Vavilov). Elle peut donc être considérée comme un modèle adapté à l'étude des effets des pressions de sélection humaines (passées et actuelles) et naturelles sur la structure de la diversité génétique des pools géniques des plantes cultivées. La domestication du mil a été étudiée par une approche pluridisciplinaire et **multiniveaux**, comportant l'étude génétique du syndrome de domestication, l'étude des facteurs de contrôle des flux de gènes entre les formes sauvages et cultivées (compétitions **intergamétophytiques**), l'analyse de la diversité génétique à l'aide de marqueurs moléculaires (**isozymes** et **RFLP**) et des caractères phénotypiques. Ces études ont permis de bien comprendre l'évolution du pool génique primaire du mil et ainsi d'établir de nouvelles stratégies pour une meilleure utilisation des ressources génétiques, en particulier des parents sauvages de plantes cultivées.

Mots-clés : domestication, flux de gènes, diversité génétique, organisation reproductive, mil, sélections **gamétophytiques**.

Abstract: Domestication has been recognized very soon by biologists as a case of accelerated evolution (Darwin, De Candolle, Vavilov). It can thus be regarded as a nice model for studying the effects of both man made (past and present) and natural selection pressures on the genetic diversity structure within gene pools of crop plants. The domestication of pearl millet has been assessed through a multidisciplinary approach involving genetic dissection of domestication syndrome, studies on factors monitoring gene flow between wild and cultivated forms (**intergametophytic** competitions), analysis of genetic diversity using molecular markers (**isozymes** and **RFLP**), and phenotypic characters. These studies yielded good understanding of the evolution within primary gene pool of pearl millet and thus helped in the establishment of new strategies for the enhancement of genetic resources specifically for better use of genes from wild relatives.

Introduction

Le passage des activités de chasse et de cueillette à l'agro-pastoralisme a constitué probablement l'une des mutations les plus fondamentales des sociétés humaines depuis la maîtrise du feu. La domestication a été l'élément central de cette révolution. La connaissance des processus de domestication et de leurs impacts sur l'organisation de la diversité génétique a de ce fait passionné les scientifiques intéressés par l'évolution du monde végétal (De Candolle, 1882 ; Darwin, 1859 ; Vavilov, 1926). Quatre questions fondamentales peuvent être posées dans ce cadre :

- Origine géographique des plantes cultivées ?
- Période de domestication ?
- Forme(s) sauvage(s) à l'origine de la plante domestiquée ?
- Evolution et dispersion de la plante cultivée domestiquée ? Organisation et paramètres de gestion de la diversité ?

Les réponses à ces questions découlent nécessairement d'une approche pluridisciplinaire et multi-niveaux, impliquant des méthodologies biogéographiques, ethnobotaniques, archéologiques, systématiques, génétiques et écologiques (au sens large) (Darlington, 1973 ; De Wet et Harlan, 1975 ; Harlan, 1975 ; Harris, 1984 ; Hawkes, 1969, 1989 ; Heiser, 1989 ; Ladizinsky, 1989 ; Pickersgill, 1989 ; Pernès, 1986).

L'étude de la domestication des plantes a mis en évidence la nécessité d'une nouvelle approche taxonomique permettant de prendre en compte les degrés variables d'échange de gènes entre « espèces ». En effet, surtout dans le cas des céréales, les différences phénotypiques affichées par les formes sauvages et les formes cultivées sont tellement spectaculaires que l'identification de la ou des formes sauvages ancêtres a souvent été entachée d'erreur. Le concept de « pool génique » proposé par Harlan et De Wet (1971) a permis de cerner le rôle des relations d'hybridabilité dans l'évolution des ensembles sauvages-cultivés.

L'un des apports scientifiques majeurs de J. Pernès se situe dans ce cadre. Il a notamment contribué à l'extension du concept de complexes d'espèces (pools géniques de Harlan). L'accès au réservoir de diversité génétique que représentent ces complexes et leurs compartiments dépend du niveau de compréhension des mécanismes de contrôle des flux de gènes qui reflètent à la fois l'effet des diverses pressions de sélection (environnementales et anthropiques) et des paramètres =de gestion de la recombinaison.

La prise de conscience de l'érosion génétique de la plupart des espèces végétales économiquement importantes a engendré un intérêt accru pour la collecte et la conservation des formes sauvages apparentées susceptibles d'être des sources de « diversité génétique utilisable ». Le concept de ressources génétiques et la discipline qui lui correspond découlent de ce constat. Il a été beaucoup influencé par les réponses aux questions fondamentales sur la domestication, l'organisation des complexes d'espèces, l'évolution des génomes auxquelles Jean Pernès a apporté des contributions déterminantes.

Il a initié et dirigé dans le cadre du laboratoire GPDP des recherches sur la domestication du mil. Ce modèle est d'autant plus favorable que l'on trouve encore dans certaines zones d'Afrique sahélienne des formes sauvages et cultivées en situation de sympatrie. L'approche multiniveaux et intégrative

quant aux outils et aux concepts a donc été suivie sur le mil au travers des études portant sur :

- La structure de la diversité génétique au sein du pool primaire (polymorphisme des marqueurs moléculaires : **isoenzymes**, **RFLP**).
- L'organisation reproductive (gestion de l'**allogamie**, génétique du gamétophyte mâle, compétitions **intergamétophytiques**, contrôle des flux de gènes entre formes sauvages et cultivées).
- L'approche cytogénétique de la recombinaison.
- La réponse aux différents génomes de mil aux stress de l'environnement.
- La formalisation théorique de l'évolution des complexes d'espèces des mils par l'élaboration de modèles mathématiques intégrant les résultats des point précités.

Nous présenterons dans cette communication quelques résultats relatifs à ces axes de recherches et discuterons de l'extension de ce canevas d'étude à l'évaluation des ressources génétiques d'autres espèces.

Génétique du syndrome de domestication du mil

Contrôle héréditaire des différences entre formes sauvages et formes cultivées pour la structure de l'épi

L'étude des descendances F2 et BC de l'hybride Massue (forme cultivée) x *Mollissimum* (forme sauvage) a mis en évidence un groupe de linkage associant les contrôles héréditaires de la caducité, des ornements et des enveloppes des épillets (**Beninga**, 1981 ; **Niangado**, 1981 ; **Rey-Herme**, 1982). L'étude de descendances issues d'un dispositif de croisement plus large (**Joly**, 1984) entre différents génotypes a permis de dégager des éléments de généralisation de cette structure :

Un même groupe de linkage est très précisément en cause (**répétabilité** très remarquable des distances de recombinaison), celui-ci est dupliqué (duplication compatible avec les données cytogénétiques du mil) mais suivant les croisements étudiés, soit une seule soit les deux duplications sont exprimées (Figure 1).

Cette duplication d'expression semble plus fréquente lorsque la forme spontanée utilisée en croisement est l'adventice *P. violaceum*. L'expression de cette duplication tend à accroître la fréquence des « phénotypes spontanés » dans les descendances F2 et BC de ces hybrides. On peut imaginer que la mise en service de cette duplication constitue une protection des formes sauvages vis-à-vis des populations cultivées, avec lesquelles elles sont souvent en situation **sympatrique**.

Le renforcement de l'entité épi sauvage ou épi cultivé résulte aussi de fortes distorsions de ségrégation mises en évidence dans les **rétrocroisements**.

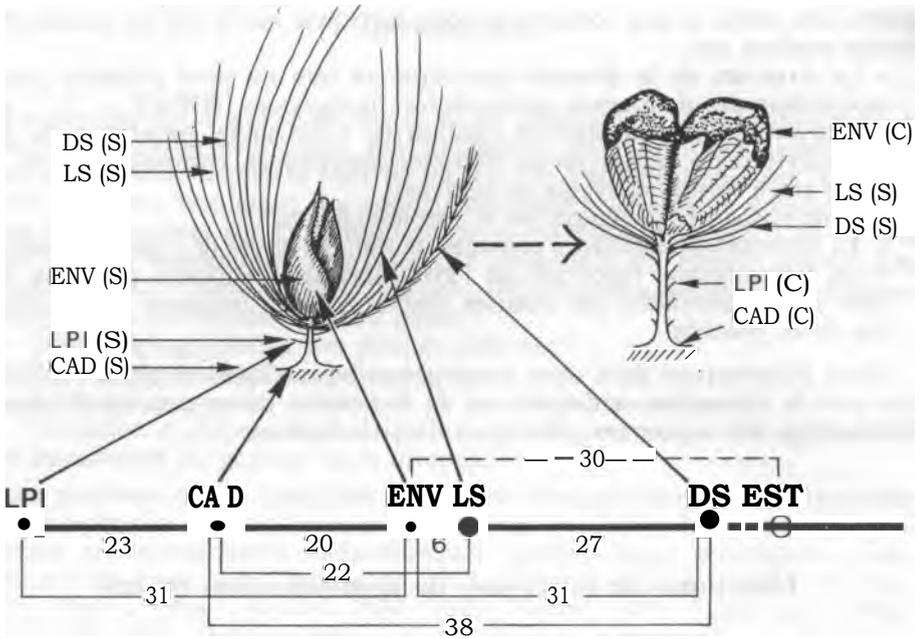


Fig. I. — Différences morphologiques et fonctionnelles (caducité) entre les épillets des formes sauvages (S) et cultivées (C) du mil *Pennisetum*. Aux différences observées correspondent les états alléliques représentés sur la carte chromosomique. EST (estérase) est un repère génétique Bon directement concerné par la domestication. Les allèles S sont dominants sur les allèles C. LPI : pédicelle de l'involucre. CAD: caducité de l'épillet à maturité. ENV : enveloppement de la graine. LS : soies. DS : soies. Les nombres correspondent aux distances de recombinaison entre les gènes (Pernès, 1985).

Polymorphisme génétique du complexe des mils

Polymorphisme isozymique

L'utilisation de marqueurs enzymatiques chez le mil a permis d'aborder plusieurs aspects de la génétique ou de la physiologie de cette plante. En effet, on a pu grâce à cette technique, étudier la variabilité génétique des populations, déterminer les flux géniques entre populations sympatriques, les perturbations génétiques provoquées par l'androgenèse (Bui Dang Ha, 1986), les phénomènes de compétition pollinique ou d'efficacité pollinique en fonction des facteurs physiques de l'environnement (Sarr, 1988). Les études de diversité génétique synthétisées dans le cadre des travaux de S. Pilate sont présentées par Sandmeier dans cette session.

Il faut noter la structuration régionale mise en évidence qui reflète (pour les locis étudiés) une bonne proximité génétique entre formes sauvages et cultivées dans une même région. Les différences morphologiques importantes entre formes sauvages et cultivées ne se reflétant pas au niveau de leur éloignement génétique (marqueurs neutres), on peut suggérer l'existence de mécanismes de « protection » associés aux gènes gouvernant les caractères

du syndrome de domestication. Ces inférences sont en cours de vérification par des études systématiques du système de reproduction des formes sauvages et surtout des expériences de simulation en conditions naturelles (Burkina Faso, Mali) de l'évolution en **sympatrie** de couples (sauvage-cultivé).

Polymorphisme au niveau de l'ADN — Analyse des RFLP

Etude des **RFLP** au voisinage du gène **ADH**, chez le mil et le maïs avec les sondes **PZML 973 (ADH1)** et **PZML 841 (ADH2)** du maïs, et plus récemment avec des sondes **rDNA**. Ce travail fait partie de la thèse de S. Pilate. Il révèle un important polymorphisme des fragments de restriction au sein de génotypes de mil **monomorphes** pour un allèle **ADH**. Cette étude se poursuit actuellement avec des sondes **génomiques** produites par le J. Ines Institute (voir article de Liu *et al.*). Nous sommes en particulier en train de vérifier la cartographie des gènes du syndrome de domestication par l'étude des co-ségrégations des caractères morphologiques qui différencient les formes sauvages des formes cultivées, et des marqueurs **RFLP**. Cet outil est également utilisé dans la définition de **stratégies** optimales d'**introgression** du génome des formes sauvages dans celui des formes cultivées.

Etude de l'organisation reproductive

Paramètres du système de reproduction

Des précisions sur les principaux effets génétiques impliqués dans la détermination des caractéristiques **inflorescencielles** ont été obtenues par des systèmes de croisement **diallele**. L'indice de quantification de la **protogynie** que nous avons proposé (**IPG**) traduit une probabilité de coïncidence des floraisons mâles et femelles et sur le même épi.

Nous avons également mis en évidence au niveau des interactions pollen-pistil, des aptitudes à l'association que nous avons intitulée : **réceptivité différentielle**. Ces phénomènes ne sont pas systématiquement en défaveur de l'**autopollen** (Sarr, 1987).

La génétique du gamétophyte mâle

Le **microgamétophyte** considéré comme un organisme à part entière constitue un système végétal original sur lequel de nombreuses questions abordées couramment au niveau du sporophyte peuvent être traitées (analyse de ségrégation, biologie du développement, structure génétique des populations...). Nous discuterons de nos contributions sur les sélections **gamétophytiques** et leur rôle sur la structuration du complexe d'espèce des mils, après une synthèse générale des résultats et concepts afférents à la génétique du gamétophyte mâle.

Contexte général

A travers les différentes investigations menées sur le gamétophyte quelques concepts principaux se dégagent. Il s'agit notamment de :

La transcription et la traduction postméiotique de gènes dans le gamétophyte. Ces événements concernent tout un ensemble de gènes impliqués dans les diverses fonctions métaboliques du pollen (fertilité, germination, vitesse de croissance des tubes polliniques), gènes qui, en outre ne seraient pas neutres vis-à-vis des différentes pressions de sélections (**pistillaires** et environnementales). En conséquence chaque gamétophyte peut être caractérisé par une *valeur sélective* dont la composante essentielle semble être la vitesse de croissance du tube pollinique (**Ottaviano et al.**, 1982). Les rencontres **gamétiques** sont dans ces conditions le reflet des compétitions polliniques (processus de sélection). Ce qui peut se traduire par un biais dans la transmission des gènes, par rapport aux hypothèses mendéliennes.

L'existence d'une correspondance entre les gènes qui s'expriment au niveau du sporophyte et du gamétophyte. C'est la notion d'« *overlapping* » définie par Mulcahy en 1974. Nous distinguons, à notre niveau, deux catégories d'« *overlapping* » :

—Un « *overlapping* » structural, qui traduit l'importance du recouvrement des domaines génétiques polliniques et **sporophytiques** sans préjuger de leur fonction.

—Un « *overlapping* » fonctionnel (adaptatif). Ce concept établit une correspondance entre la vigueur du gamétophyte et celle du sporophyte.

Le corollaire fondamental de ces différents concepts est l'intervention possible de processus de sélection sur le gamétophyte pendant sa phase de vie libre, et lors de son contact avec un pistil. C'est précisément à ce niveau que se situe la question des compétitions polliniques. Dans l'acceptation du pollen comme vecteur **gamétique** passif, des compétitions polliniques sont tout à fait envisageables, mais il s'agirait plutôt de phénomènes d'encombrement qui n'engendrent pas forcément des distorsions systématiques. Par contre, l'expression différentielle de gènes impliqués dans l'aptitude du pollen à assurer sa germination, et l'allongement du tube pollinique, peut induire des distorsions en fonction du «génotype» des gamétophytes et des sporophytes paternels en concurrence sur un pistil.

«Overlapping» structural. Expression **postméiotique**

Ce phénomène a été mis en évidence sur l'ADH du maïs (Schwartz, 1971). Une démonstration plus complète a été apportée chez la tomate sur 9 systèmes enzymatiques (**ADH, PGM, PGI, APS, GOT, EST, PRX, TPI, SKDH**), par **Tanksley et al.** (1981).

Il ressort de cette étude que 60 % des gènes étudiés s'expriment à la fois au niveau **gamétophytique** et **sporophytique**, avec toutefois des domaines de spécificité : un domaine **gamétophytique**, un domaine **sporophytique** et un domaine de chevauchement (*overlapping*).

Le polymorphisme **isozymique** constitue un échantillonnage très limité du génome, aussi de ces résultats faut-il retenir davantage le modèle qu'ils suggèrent que leur valeur absolue.

Compte tenu des diverses interactions entre les tissus **sporophytiques**, et les **microgamétophytes**, plusieurs interprétations peuvent rendre compte de l'expression des gènes au niveau pollinique. Il s'agirait :

—soit d'une transcription **postméiotique**,

—soit d'une **traduction d'ARN messenger d'origine sporophytique** dans le gamétophyte,

—ou d'un **placage de produits entièrement synthétisés par le sporophyte**.

Ces différentes alternatives ont été testées par la voie **électrophorétique** (Zamir, 1981 ; Mulcahy, 1971 ; Sari Gorla et al., 1982, 1986) et par des méthodes de biologie moléculaire (Frankis et Mascarenhas, 1980 ; Mascarenhas et al., 1984, 1986 ; Willing et al., 1984).

L'existence de ces trois domaines et surtout de la transcription post-méiotique des gènes codant pour des **isozymes** dans le gamétophyte a été prouvée chez de nombreuses autres espèces : Gastony et Gottlieb (1982), chez les mousses, O'Malley et al. (1979), chez un pin (*Pinus ponderosa*), Weeden (1986), chez le pommier.

Les méthodes de biologie moléculaire ont permis de mieux préciser le mode d'expression des gènes au niveau **gamétophytique**. Le pollen mûr contient un stock d'ARN messagers (ARNm) **présynthétisés** (Mascarenhas et al., 1986). Des expériences de synthèse *in vitro* ont montré que ces ARN codaient pour des protéines similaires à celles qui sont produites au cours de la germination du pollen et du développement du tube pollinique.

Des expériences d'hybridations homologues et hétérologues de **cDNA** fabriqués à partir de ces ARN ont montré (Willing et al., 1984) chez *Tradescantia paludosa*, qu'ils étaient le produit d'environ 20 000 gènes différents. Par ailleurs, une large fraction, supérieure à 60 %, des gènes exprimés au niveau du pollen est également traduite au niveau des tissus végétatifs.

Mascarenhas et al. (1986), ont constitué des banques de **cDNA** complémentaires d'ARNm du pollen de *Tradescantia* et de maïs. Leur étude apporte deux réponses intéressantes :

—Les séquences spécifiques du pollen (domaine **gamétophytique**) sont représentées dans le génome par des gènes simples ou des familles de gènes très peu nombreuses. Ce qui corrobore les résultats des études basées sur les **isozymes**.

—La transcription de l'**ADH** du maïs se situe immédiatement après la méiose, comme en témoigne sa cinétique d'apparition et son taux d'accumulation qui devient maximum au stade pollen mûr. La synthèse de la **β -galactosidase** chez une variété de *Brassica campestris* (Sing et al., 1985) suit la même cinétique.

La chronologie de la synthèse des **ARNm** n'est pas pour autant connue pour tous les gènes de ces matériels, encore moins pour beaucoup de végétaux, aussi le développement de ces techniques jouera-t-il un rôle important dans la connaissance des gènes exprimés au niveau du gamétophyte et de leurs processus de régulation.

Ces études corroborent des analyses génétiques antérieures qui avaient mis en évidence le rôle de certains gènes, exprimés au niveau du pollen dans la transmission différentielle des caractères (Dvorak, 1980 ; Bianchi et Lorenzini, 1975). L'idée nouvelle qui se dégage de ces études est la suivante :

La contribution d'un gamétophyte à la formation des descendance dépendrait d'un répertoire large de gènes (polygénique) transcrits à son niveau. S'agissant d'un caractère polygénique, cette aptitude peut être influencée par des paramètres biologiques et physiques de l'environnement. Cette assertion, qui semble se vérifier pour de nombreuses expériences de compétition pollinique, est d'autant plus concevable que l'on considère la dimension adaptative des compétitions polliniques.

En ce qui concerne les paramètres biologiques, le plus important est le *pistil*. Diverses études ont montré que la compétitivité des pollens varie en fonction de la plante réceptrice femelle (Pfahler, 1967 ; Ottaviano *et al.*, 1986 ; Mulcahy, 1975 ; Sari Gorla et Rovida, 1980, Johnson *et al.*, 1978). Ces derniers auteurs ont montré que l'aptitude à la compétition de l'auto-pollen chez le maïs était un caractère susceptible d'être amélioré au cours des générations de consanguinité ce qui entraîne à terme une meilleure compétitivité de cet *autopollen* quel que soit l'*allopollen* qui lui est confronté. L'explication se situe dans l'instauration de processus sélectifs au niveau du pistil qui retiennent au cours de la phase de consanguinité les « génotypes » *gamétophytiques* présentant la meilleure efficacité.

Au niveau des paramètres physiques, on peut citer la température : Zamir (1982) sur la tomate a démontré une interaction entre l'aptitude du pollen à féconder et divers régimes de températures. Le support de ces résultats pourrait être une réaction différentielle des gamétophytes matérialisée par la production d'une large famille de protéines de choc (*hsp's*) dans le pollen (Frova *et al.*, 1986).

L'intégration des preuves indirectes et directes de l'*overlapping* structural permet d'expliquer les transmissions différentielles de certains gènes. Cette théorie pourrait a priori paraître antagoniste des lois de transmissions mendéliennes, tout au moins en ce qui concerne l'*équiprobabilité* et la nature aléatoire des rencontres *gamétiques*. Cependant une ségrégation conforme aux principes mendéliens est admissible dans le cadre de cette théorie dans deux cas de figures au moins :

- le gène étudié est indépendant du ou des gènes déterminant une aptitude différentielle à la fécondation,
- les gamétophytes ne sont pas en ségrégation pour ce ou ces gènes.

« Overlapping » fonctionnel. Applications à l'amélioration des plantes

Ce concept qui suppose l'existence de l'*overlapping* structural établit en outre, une corrélation entre la vigueur des gamétophytes et celles des sporophytes qui en sont issus.

Les études citées par Evans *et al.* (1988) indiquent l'existence d'un tel phénomène chez diverses plantes : *Gossypium hirsutum*, *Vigna sinensis*, *Triticum aestivum*, *Lycopersicon esculentum* et *Zea mays*. Chez le maïs, on a trouvé une corrélation positive significative entre la vitesse de croissance des tubes polliniques et le poids du caryopse. Le même résultat se retrouve chez *Dianthus chinensis*, avec en outre la mise en évidence d'une correspondance de l'intensité de la compétition pollinique, avec des moyennes élevées et des variances faibles pour certains caractères.

Les bases génétiques de ce concept ne sont pas encore complètement élucidées, par contre il fait déjà l'objet d'applications pratiques, chez les espèces qui en manifestent les effets. Nous citerons deux exemples :

Dans le genre *Lycopersicon*, une espèce sauvage *L. hirsutum* originaire des Andes péruviennes et poussant à très haute altitude (3200 m), manifeste des caractéristiques de résistance aux basses températures (Zamir et al., 1981), contrairement à la forme cultivée. Des compétitions polliniques artificielles réalisées par la technique des mélanges de pollen de *L. hirsutum* et *L. esculentum*, montrent une prépondérance nette des hybrides issus d'*hirsutum* à 12/6 °C, alors que la tendance est inversée à 24/19 °C.

A partir de cette observation qui traduit un « overlapping adaptatif », les mêmes auteurs (Zamir et al., 1983) ont constitué des familles FI et back-cross entre ces deux espèces. L'analyse des ségrégations de 9 systèmes enzymatiques dont la localisation chromosomique est connue montre une dissymétrie très nette des fréquences alléliques en fonction des températures d'étude. Ainsi la fréquence des plantes back-cross portant l'allèle PGI, de *L. hirsutum* passe de 37 % pour 24/19 °C à 74 % pour 12/6 °C. Ceci indiquerait que le segment de chromosome porteur de l'allèle en question est impliqué dans les processus adaptatifs, en conférant notamment une meilleure aptitude à la compétition à basse température aux gamétophytes qui le reçoivent. Ces résultats ont été confirmés en étudiant une autre espèce sauvage de tomate.

Le second exemple concerne le maïs. Sur un épi de maïs, la longueur des soies (stigmates, style) augmente du sommet vers la base.

Cette caractéristique permet d'étudier les compétitions polliniques par un modèle de régression en fonction des secteurs de l'épi. Les grains de la base de l'épi proviennent des pollens les plus compétitifs, par contre dans la zone apicale, l'intensité des compétitions est relativement faible ; les premiers pollens qui germent assurent en général la fécondation. A partir de ces observations Ottaviano et al. (1980, 1986) ont initié un schéma de sélection, en constituant à partir d'une population de maïs deux sous-populations : population « base des épis », populations « apex des épis ». Ces populations sont entretenues par autofécondation (4 générations). L'aptitude à la compétition des pollens produits par les plantes de la population « base » s'avère meilleure que celle du pollen de la population « apex ».

Par ailleurs, le test de familles « half sib », révèle une supériorité des hybrides issus de la population « base ». Cette supériorité se manifeste pour des caractères comme le poids moyen des caryopses, le taux de matière sèche des plantules et la vitesse de croissance racinaire.

Ce type d'expériences basées sur le concept d'*overlapping* se multiplie pour divers objectifs en amélioration des plantes : résistance à des toxines, à la sécheresse, etc., gestion efficace de la variabilité génétique.

Au-delà de ces considérations pratiques, l'accumulation de faits expérimentaux dans le domaine des compétitions polliniques et leur support génétique permet d'accéder à une meilleure connaissance de l'expression du génome des plantes. C'est dans cette optique et dans le cadre de l'étude de domestication que l'analyse des compétitions polliniques et des phénomènes associés a été entreprise sur le mil (Sarr, 1987 ; Robert, 1989).

Compétitions intergamétophytiques — Structure des populations chez le mil

L'analyse des compétitions polliniques, conduites pour la première fois, chez le mil, en utilisant des marqueurs électrophorétiques, fournit des résultats suggérant une hérédité quantitative pour l'aptitude à la compétition

des gamétophytes (Sarr, 1988). Par ailleurs, la tendance de certains génotypes à l'autogamie est confirmée par cette approche.

A la lumière des résultats sur les compétitions polliniques, le modèle suivant a été proposé, pour expliquer la structuration du complexe des mils en « races » dont la répartition géographique est bien précise (Hutchinson et Daziel, 1931 ; Portères, 1976) :

L'évolution **allopatrique** se traduirait par l'installation d'un système « d'incompatibilité **intraspécifique** » polygénique. Ce système fonctionnerait selon le *modèle de complémentarité*. Ceci implique qu'il n'y a pas de *mécanisme oppositionnel au niveau du carpelle*. Le succès d'un pollen dépend du dosage des gènes qui se traduit par une aptitude plus ou moins grande à générer les processus métaboliques nécessaires à la croissance du tube pollinique (stimuli, réactions enzymatiques...).

Ce modèle se traduirait par des lois de compétitions précises. Chaque groupe ayant sélectionné les gènes déterminant des interactions pollen-pistil optimales, la compétition de pollens issus de génotypes appartenant aux formes *Nigritarum* et *Gibbosum* par exemple, sur une femelle *Nigritarum* se traduirait toujours par une meilleure *efficacité* du pollen *Nigritarum* et réciproquement.

Ce modèle a été testé dans le cadre de l'étude des flux de gènes entre les mils cultivés et les formes sauvages apparentées (voir article de Robert *et al.*). Il n'existe en effet aucune barrière reproductive apparente entre ces deux groupes qui préservent cependant leur « identité », malgré leur coexistence dans le système d'agriculture pratiqué dans les grandes zones de culture du mil. La principale conséquence des compétitions polliniques se situant au niveau des taux de transmission différentiels des gènes, les associations préférentielles de caractères détectées dans les croisements entre formes sauvages et cultivées (Rey-Herme, 1982 ; Niangado, 1981 ; Joly et Sarr, 1985) pourraient en partie s'expliquer par ces phénomènes. *Sur des back-cross et F2 entre deux génotypes cultivés, ce type de distorsion a été mis en évidence (Sarr, 1988a) et un modèle explicatif intégrant à la fois les sélections gamétiques et gamétophytiques a été proposé. La validité de ce modèle en relation avec les particularités caryotypiques est en cours d'étude.*

Le rôle des compétitions polliniques dans l'organisation de la structure génétique des populations a été également suggéré par Bianchi et Lorenzoni en 1975. Ces auteurs ont trouvé des fréquences anormalement élevées de gènes *Ga* (facteurs **gamétophytiques**) dans les régions où cohabitent le maïs et le téosinte. Ainsi 43 % des variétés du Guatemala et 52 % de celles du Mexique renferment ces gènes, que l'on trouve par ailleurs à des fréquences très faibles dans les populations des autres régions.

Nos prochaines investigations porteront sur la mise à l'épreuve de ces modèles. En l'occurrence *les résultats sur l'aptitude à la compétition de l'autopollen demandent à être confirmés*, d'autant qu'ils semblent éclairer d'autres données faisant apparaître le mil comme une plante **allogame** chez laquelle le taux d'autogamie peut s'avérer important. Le corollaire peut se situer au niveau de la résistance, aux effets délétères de l'**inbreeding**, manifestée par certains génotypes.

D'un point de vue fondamental, l'interprétation des mécanismes sous-jacents à ce phénomène en terme de **d'overlapping** (recouvrement génétique entre gamétophyte et sporophyte) ouvre des pistes d'investigation impor-

tantes. Nous avons montré (Le Thi et al., 1991) que chez le mil, on retrouvait un domaine d'overlapping génétique gaméto-sporophytique de 60 % concernant des gènes codant pour des isozymes.

Gestion de l'allogamie chez le mil

L'analyse des effets de l'inbreeding révèle quelques particularités, par exemple :

Certaines lignées (F6, F8) issues du croisement (Massue x Tio) ne manifestent pas de dépression d'inbreeding, pour 80 % des caractères étudiés ; elles réalisent au contraire des performances moyennes supérieures à celles de la F1 pour certains caractères de vigueur au stade adulte. Les dépressions de vigueur observées sur ce matériel concernent des paramètres végétatifs caractérisant la phase juvénile du développement (élongation, biomasse).

Des analyses d'interaction génotype/environnement basées sur des méthodes de régression ont permis de confirmer la stabilité de cette tendance à travers des milieux différents pour les combinaisons (température photopériode) au Phytotron. L'impact de ces deux paramètres sur les stratégies de développement a également pu être précisée par ces expériences.

Nous avons trouvé dans les descendance d'une famille F5 (23DB x Ma) des mutants (plantes présentant une absence totale d'androcée = Sand). La dissection génétique de ce phénomène et la stabilisation des mutants sont en cours. Ce type de mutants n'a jamais été signalé dans la littérature.

Ces différents résultats montrent que l'allogamie du mil est moins prédominante et prioritaire qu'il n'est tacitement admis par bon nombre de sélectionneurs. La prise en compte de ces particularités permettrait d'imaginer des schémas de sélection plus appropriés. Les réactions particulières de résistance aux effets délétères de l'inbreeding seraient le corollaire de ce type d'organisation.

Un certain nombre d'inférences se dégagent de ce modèle. En l'occurrence, le seuil de « tolérance » du mil à l'inbreeding serait tout simplement plus élevé que celui des allogames comme le maïs, chez lesquels, la mixité du système de reproduction se caractérise par une allogamie prédominantes eu égard à la faible opportunité de coïncidence entre floraisons mâle et femelle sur le même individu. Sous cette hypothèse les perturbations (stérilité) observées dans les descendance inbreeds du mil pourraient être des manifestations d'effet de consanguinité au delà du seuil de tolérance.

La détermination de ce seuil et l'étude des conséquences sur l'expression du génome (mutabilité) en fonction de divers modes de reproduction sera un des axes de prolongement de ce travail.

Une sélection gamétique différentielle en fonction de la température et des génomes en confrontation a été mise en évidence sur des gènes codant pour des marqueurs enzymatiques (EST, PGI, PGM, ADH) (Robert et al., 1990).

Des distorsions de ségrégation de ces gènes (PGM et PGI notamment) ont été observées dans le croisement entre une forme cultivée et une forme sauvage *P. mollissimum*, non inféodée aux cultures. Ces distorsions ne se retrouvent pas dans les croisements avec la forme anthropo-nitrophile (*Violaceum*). Les génotypes découlant de ces études seront soumis à des analyses moléculaires (RFLP), hybridation *in situ*.

Une réflexion sur une méthodologie de conservation dynamique des ressources génétiques tenant compte de ces différents acquis est envisagée.

La structure chromosomique et l'impact de l'**hétérochromatine** sur la gestion des **introgressions** ont été analysés sur des formes sauvages et cultivées et sur les descendances BC, F2, F3, F4 de leurs hybrides.

La coloration différentielle met en évidence des bandes **télomériques** et **centromériques**. Le pouvoir discriminant de cette technique est encore **insuffisant**, aussi un effort de diversification des méthodes de marquage est entrepris. Une variabilité au niveau de la paire porteuse de l'organisateur nucléaire a également été mise en évidence (constriction **secondaire/satellite**). Des phénomènes relativement fréquents de translocation du fragment terminal du chromosome à constriction secondaire ont été observés.

La présence de chromosomes surnuméraires (chez les formes sauvages), a permis le démarrage d'une analyse sur leur transmission et les relations éventuelles entre leur présence et les résultats de la confrontation entre les génomes des formes sauvages et cultivées.

Des phénomènes d'association mitotique entre chromosomes ont été mis en évidence chez certaines lignées. Des hypothèses sur l'implication de ces anomalies, et d'autres concernant le blocage des recombinaisons sur les distorsions de ségrégation évoquées précédemment, ont été émises.

Les bases génétiques de l'adaptation

Un travail considérable de screening, portant sur des populations de mil cultivé provenant d'Afrique du Nord, a été accompli. Il en résulte un classement en 6 groupes d'**adaptativité** variable. Les populations les plus adaptées proviennent de la région du Cap Bon en Tunisie et du Maroc.

Les études entreprises portent sur la détermination des composantes génétiques des paramètres impliqués dans l'adaptation (réussite du « programme génétique » de la plante, à travers la réalisation d'un développement satisfaisant, dans des conditions inhabituelles de culture). Ce travail a fait l'objet de trois thèses (Cherkaoui, 1989 ; Bendaoud, 1991 ; Tazi, 1991).

Conclusions et perspectives

Nos recherches sur la domestication du mil se poursuivent dans les directions suivantes :

- Analyse de la diversité par les marqueurs **RFLP**.
- Cartographie des gènes du syndrome de domestication avec les marqueurs moléculaires (**isozymes**, **RFLP**) et cytogénétiques (hybridation *in situ*).
- Caractérisation de l'**introgression** des génomes sauvages et cultivés, création de populations recombinantes permettant de valoriser plus massivement les gènes des formes sauvages.
- Impact des sélections **gamétophytiques** sur les flux de gènes (approche moléculaire et modélisation théorique).

Ces recherches devraient aboutir à la définition des stratégies de conservation dynamique des ressources génétiques du mil et à la création de variétés-populations (en relation avec les sélectionneurs de mil) dont l'évolution et les performances par rapport aux divers environnements seront suivies à l'aide de critères multiples (QTL, recombinaisons, flux de gènes). L'approche décrite dans cette communication constitue un modèle général d'étude des complexes d'espèces.

Cet article fait la synthèse des travaux réalisés sur la domestication du mil sous la direction de Jean PERNÈS dans le cadre du laboratoire GPDP et des recherches que nous menons actuellement dans l'équipe de Génétique et Evolution des Plantes Cultivées au sein du laboratoire ESV de l'URA 121 à Orsay.

Bibliographie

- BELLIARD J., 1982 — *Analyse génétique et physiologique du système de contrôle photopériodique de la floraison chez le mil africain (Pennisetum typhoides (Burm.) Stapf et Hubb.)*. Thèse d'état. Univ. Paris-Sud, Orsay, France.
- BEMIS W.P., 1959 — Selective fertilization in Lima Beans. *Genetics*, 44 : 555-562.
- BENDAOUD L., 1991 — *Impact du génome des formes sauvages dans les potentialités adaptatives des mils cultivés au climat tempéré : conséquences pour la gestion des ressources génétiques*. Thèse doctorat en sciences, Université Paris VII, 104 p.
- BENINGA M.B., 1981 — *Structure génétique du complexe des mils penicillaires analyse des descendance issues d'hybrides entre formes cultivées et formes spontanées*. Thèse 3^e cycle. Amélioration des Plantes. Univ. Paris-Sud. Orsay. 76 p.
- BUIDANG HA D., MEQUINION M.J. and PERNÈS J., 1986 — *Changements génétiques après androgenèse chez le mil Pennisetum americanum. Etude des descendance issues des cultures de pollen d'une plante hybride FI (Massue x Ligui)*. Colloque International sur les techniques nucléaires et la culture *in vitro* appliquées à l'amélioration des plantes. Vienne, Autriche, Août 1985. I.A.E.A. (Autriche) (eds) : 195-205.
- CHERKAOUI M., 1989 — *Analyse de l'organisation génétique de la descendance hybride de croisements entre mils tropicaux et adaptés au climat tempéré. Bases génétiques de l'adaptation*. Thèse doctorat en sciences, Université Paris VII, 133 p.
- DARLINGTON C.D., 1973 — *Chromosome botany and the origin of cultivated plants*. London, Allen et Unwin.
- DARWIN G., 1859 — *On the origin of species by mean of natural selection*. London, J. Murray ed.
- DARWIN G., 1868 — *The variation of animals and plants under domestication*. London, J. Murray ed.
- De CANDOLLE A., 1882 — *L'origine des plantes cultivées*. G. Baillères, Paris.
- De WET J.M. and HARLAN J.R., 1975 — Weeds and domesticates : evolution in the man made habitat. *Economic Botany*, 29: 99-107.
- DUDLEY J.W., 1982 — Theory for transfer of alleles. *Crop. Sci.*, 22: 631-637.
- EVANS D.E., ROTHNIE N.E., SANG J.P., PALMER M.V., MULCAHY D.L., SINGH M.B. and KNOX R.B., 1988 — Correlations between gametophytic

- (pollen) and sporophytic (seed) generations for polyunsaturated fatty acids in oilseed rape *Brassica napus* L. *Theor. Appl. Genet.*, 76 : 411-419.
- FRANKIS R. and MASCARENHAS J.P., 1980 — Messenger RNA in the ungerminated pollen grain : a direct demonstration of its presence. *Ann. Bot.*, 45 : 595-599.
- FREELING M., 1984 — Plant transposable elements and insertion sequences. *Rev. Plant. Physiol.*, 35 : 277-298.
- FROVA C., BINELLI G. and OTTAVIANO E., 1986 — Male Gametophyte Response to high Temperature in Maize. In : *Biotechnol and ecology of pollen*. Mulcahy and Ottaviano (eds), Springer-Verlag.
- GASTONY G.J. and GOTTLIEB L.R., 1982 — Evidence for genetic heterozygosity in a homosporous fern. *Amer. J. Bot.*, 69 : 634-637.
- HAMRIK J.L., 1982 — Plant population genetics and evolution. *Amer. J. Bot.*, 69 (10) : 1685-1693
- HARLAN J.R. and De WET J.M., 1971 — Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, 20 (4) : 509-517.
- HARRIS D.R., 1984 — Ethnobotanical evidence for the exploitation of wild grasses and forbs : its scope and archeological implications. In W. Van Zeist and Casparic (eds), *Plants and ancient man : studies in paleobotany*, 63-69, Rotterdam, Balkema.
- HAWKES J.G., 1969 — The ecological background to plant domestication. In Ucho P.J. and Dimbley G.W. (eds), *Domestication and exploitation of plants and animals*, 17-29, London, Duckworth.
- HAWKES J.G., 1989 — The domestication of roots and tubers in the american tropico. In Harris D.R. and Hillman G.C. (eds), *Foraging and farming : the evolution of plant exploitation*. 481-503, London Unwin and Hyman.
- HEISER C.B., 1989 — Domestication of cucurbitaceae : *Cucurbita* and *Lagenaria*. in Harris D.R. and Hillman G.C. (eds.), *Foraging and farming: the evolution of plant exploitation*. 471-483, London Unwin and Hyman.
- HESS D., 1981 — Attempts to transfer Kanamycin resistance of bacterial plasmid origin in *Petunia hybrida* using pollen as vectors. *Biochem. Physiol. Pflanzen.*, 176 : 322-328.
- JAUHAR P.P., 1981 — *Cytogenetics and breeding of pearl millet and related species*. Alan R. Liss, (eds) I.N.C. New-York, 289 p.
- JOHNSON C.M., MULCAHY D.L., 1978 — Male gametophyte in Maize : II. Pollen vigor in inbred plants. *Theor. Appl. Genet.*, 51: 211-215.
- JOLY H. and SARR A., 1985 — Preferential associations among characters in crosses between pearl millet (*P. Typhoides*) and its wild relatives. In *Genetic differentiation and dispersal in plants*. Jacquard et al. (editors) Springer Verlag : 95-111.
- JOLY-ICHENHAUSER H., 1984 — Hérité du syndrome de domestication chez le mil *Pennisetum typhoides* : Etude comparée de descendances (F2 et RC) issues de croisements entre plusieurs géniteurs cultivés et spontanés. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris-Sud, Orsay, 121 p.
- JONES D.F., 1928 — *Selective fertilization*. Chicago : University of Chicago press.
- KHALFALLAH N., SARR A., BARGHI N. and YAKOVLEV S., 1988 — Evidence of karyotypic particularities in pearl millet (*Pennisetum typhoides* Stapf and Hubb) and their incidence on chromosomal behaviour. XVIIth International Congress of Genetics. August 20-27/1988, Toronto, Canada.
- LADIZINSKY G., 1989 — Origin and domestication of South-West Asian grain legumes. In Harris D.R. and Hillman G.C. (eds), *Foraging and farming the evolution of plant exploitation*. 374-389, London Unwin and Hyman.

- LAREDO C. and PERNÈS, J., 1988 — Models for Pearl Millet Domestication as an example of cereal domestication. I-A. One locus **asymmetrical** model. *J. Theor. Biol.*, **131** (3) : 289-305.
- LE THI K., 1990 — *Génétique du gamétophyte mâle du mil (P. typhoides). Relations entre l'overlapping et l'organisation de la variabilité génétique des plantes haploïdes doublées issues de cultures d'anthers.* Thèse doctorat en sciences, Université Paris XI, 130 p.
- MASCARENHAS J.P., STINSON J.S., WILLING R.P. and PE'M. ENRICO, 1886 — Genes and their expression in the male **gametophyte** of flowering plants. In : *Biotechnology and Ecology of Pollen.* Edited by D.L. Mulcahy and E. Ottaviano, Springer-Verlag, pp. 39-43.
- MASCARENHAS N.T., BASHE D., EISENBERG A., WILLING R.P., XIAO C.M., MASCARENHAS J.P., 1984 — Messener RNAs in corn pollen and protein synthesis during germination and pollen tube- growth. *Theor. Appl. Genet.*, **68** : 323-326.
- MINOCHA J.L., GILL B.S. and SIDHU J.S., 1980 — Inheritance and linkage studies in pearl millet. In : *Trends in Genet. Res., Pennisetum.* Ed. V.P. Gupta and J.L. Minocha. Punjab. Agric. Univ., Ludhiana.
- MULCAHY D.L., 1971 — Correlation between **gametophytic and sporophytic** characteristics in *Zea mays*. *Science*, **171** : 1155-1156.
- MULCAHY D.L., 1974 — Correlation between speed of pollen tube growth and seedling height in *Zea mays* L. *Nature*, **249**: 491-492.
- NEVO E., BEILES A. and BEN SALOMO R., 1984 — The evolutionary significance of genetic adversity. Ecological demographic and life history correlates. Lecture notes in **Biomathematics**.
- NIANGADO O., 1981 — *Utilisation des rétrocroisements chez le mil (P. americanum).* Thèse 3^e cycle amélioration des plantes. Université Paris XI-Orsay.
- O'MALLEY D.M., ALLENDORF F.W. and BLAKE G.M., 1979 — Inheritance of isozyme variation and heterozygosity in *Pinus Ponderosa*. *Biochem. Genet.*, **4**: 297-320.
- OTTAVIANO E., SARI GORLA M., PE E., 1982 — Male **gametophytic** selection in maize. *Theor. Appl. Genet.*, **63** : 249-254.
- OTTAVIANO E., SARI-GORLA M. and MULCAHY D.L., 1980 — Pollen tube growth rates in *Zea mays*: implications for genetic improvement of crops. *Science*, **210** : 437-438.
- OTTAVIANO E., SIDOTIS P. and VILLA M., 1986 — Pollen competitive ability in maize selection and single gene analysis. In : *Biotechnology and Ecology of pollen.* Edited by Mulcahy and Ottaviano. pp. 21-26.
- PATTERSON E.B., 1982 — The mapping of genes by the use of chromosomal aberrations and multiple marker stocks. In : *maize for biological research.* Edited by W.F. Sheridan. U. North Dakota Press. 85-88.
- PERNÈS J., 1985 — Evolution des plantes cultivées : l'exemple des céréales. *C. R. Acad. Sci.*, tome 2 : 429-447.
- PERNÈS J., 1986 — L'**allogamie** et la domestication des céréales : l'exemple du maïs (*Zea mays* L.) et du mil (*Pennisetum americanum* L.) K. Schum. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133. *Actual Bot. (1)* : 27-34.
- PFAHLER P.L., 1975 — Factors affecting male transmission in maize. In *Gamete competition in plants and animals.* Mulcahy DL (editors) North Holland, Am. Elsevier, pp. 115-123.
- PFAHLER P.L., LINSKENS H.F. and MULCAHY D.L., 1981 — Effect of pollen ultraviolet radiation in the abortion frequency and segregation patterns at various endosperm mutant loci in Maize. *Environmental and Exp. Biol.*, **21** : 5-13.

- PICKERSGILL B., 1989 — Cytological and genetical evidence for the domestication and diffusion of crops within the America. In Harris D.R. and Hillman G.C. (eds), *Foraging and farming : the evolution of plant exploitation*. 426-439, London Unwin and Hyman.
- PILATE-ANDRE S., SANDMEIER M., TOURE A. et PERNÈS J., 1986 — Evaluation du polymorphisme enzymatique des mils penicillaires (*Pennisetum typhoides* stapf Hubb) de l'Afrique de l'Ouest. Colloque de biologie des populations, Lyon, pp. 352-356.
- PORTERES R., 1976 — African cereals : Eleusine, Fonio, Black Fonio Teff *Brachiara*, *Paspalum*, *Pennisetum* and African rice. In *Origins of African plant domestication*. Harlan J. R et al. (editor) 409-452.
- REY-HERME C., 1982 — *Les relations génétiques entre les formes spontanées et cultivées chez le mil (Pennisetum sp.)*. Thèse 3^e cycle. Université Paris XI-Orsay, 112 p.
- ROBERT T., LESPINASSE R., PERNÈS J. et SARR A., 1991 — Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated form of pearl millet. *Genome*, 34 (2) : 195-200.
- ROBERT T., SARR A. et PERNÈS J., 1989 — Sélection sur la phase haploïde chez le mil (*P. typhoides*) (Burm) Stapf et Hubb). Effet de la température. *Genome*, 32 : 946-952.
- SARI GORLA M. and ROVIDA E., 1980 — Competitive ability of Maize pollen. Intergametophytic effects. *Theor. Appl. Genet.*, 57 : 37-41.
- SARI GORLA M., FROVA C., OTTAVIANO E. and SOAVE C., 1982 — *Gene expression at the gametophytic phase in maize*. In : D. L. Mulcahy and E. Ottaviano (eds). Elsevier Biomedical.
- SARI GORLA M., FROVA C., REDAELLI E., 1986 — Extent of gene expression at the gametophytic phase in Maize. In : *Biotechnology and ecology of pollen*. D.L. Mulcahy and E. Ottaviano (eds) Springer-Verlag. pp 27-32.
- SARR A., 1987 — *Analyse génétique de l'organisation reproductive du mil (Pennisetum typhoides Stapf et Hubb). Implications pour son amélioration des ressources génétiques*. Thèse. Univ. Paris Sud.
- SARR A., SANDMEIER M. and PERNÈS J., 1988 — Gametophytic competition in pearl millet *Pennisetum typhoides* (stapf and Hubb). accepté. *Genome*, Vol. 30 de Décembre.
- SCHWARTZ D., 1971 — Genetic control of ADH(a). Competition model for regulation of gene action. *Genetics*, 67 : 411-425.
- SING M.B., O'NEILL P., KNOX R.B., 1985 — Initiation of postmeiotic B-galactosidase synthesis during microsporogenesis in oilseed rape. *Plant. physiol.*, 77 : 225-228.
- TANKSLEY S.D., ZAMIR N. and RICK C.M., 1981 — Evidence for extensive overlap of sporophytic and gametophytic gene expression in *Lycopersicon esculentum*. *Science*, 213: 433-455.
- TRIGUI N., SANDMEIER M., SALANOUBAT M. et PERNÈS J., 1986 — Utilisation des données enzymatiques et morphologiques pour l'étude des populations et de la domestication des plantes : I. Séparation et identification génétique d'isozymes chez le mil (*Pennisetum typhoides* Burm. Stapf et Hubb.). *Agronomie*, 6 (9): 779-788.
- VALLEJOS C.E., TANSKLEY S.D. and BERNATSKY R., 1986 — Localisation in the tomato genome of DNA restriction fragments containing sequences homologous to rDNA (45s), the major chlorophyll a/b binding polypeptide and the rubulose biphosphate carboxylase genes. *Genetics*, 112: 93-105.
- VAVILOV N.I., 1926 — *Studies in the origin of cultivated plants*. Institut de botanique appliquée et d'amélioration des plantes, Léninegrad.

- WEEDEN N.F., 1986 — Identification of duplicate loci and evidence for post meiotic gene expression in pollen. In : *Biotechnology and ecology of pollen*. D.L. Mulcahy and E. Ottaviano. Springer-Verlag.
- WILLING R.P. and MASCARENHAS J.P., 1984 — Analysis of the complexity and diversity of RNAs from pollen and shoots of *Tradescantia*. *Plant. Physiol.*, 75: 865-868.
- ZAMIR D., 1982 — Pollen gene selection : applications in plant breeding. In : *Isozymes in plant genetics and breeding*. Part A. Tanksley S. D. and Orton T.J. (eds). Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, pp. 313-330.
- ZAMIR D., 1983 — Pollen gene selection : applications in plant breeding. In : *Isozymes in plant genetics and breeding*. Part A. Tanksley S. D. and Orton T. J. (ed). Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam pp. 313-330.
- ZAMIR D., TANSKLEY S.D., JONES R.A., 1981 — Low temperature effect on selective fertilization by pollen mixtures of wild and cultivated tomato species. *Theor. Appl. Genet.*, 59 : 35-238.

Lignes directrices du programme **ORSTOM** sur la génétique des riz

André CHARRIER * et Gérard SECOND **

Résumé : Après sa première expérience de recherche en Afrique, Jean **Pernès** a initié et soutenu nombre de travaux sur les ressources **phytogénétiques** de ce continent. En particulier, il a convaincu la Direction Générale de l'**ORSTOM** de l'importance de ce thème et jeté les bases d'une Unité de recherche développant son approche conceptuelle des ressources génétiques. C'est de cette volonté qu'est né, au cours des années 70, un programme **ORSTOM** d'étude des riz africains réalisé en collaboration avec différents instituts nationaux et internationaux.

L'approche de Jean **Pernès** se fonde sur deux avantages de l'amélioration des plantes en milieu tropical : 1) l'importance du réservoir génétique ; 2) la création possible de types cultivés originaux. Au travers de l'exemple des riz, nous mettons en exergue les stratégies et les méthodologies mises en oeuvre.

Mots-clés : Afrique, riz, ressources génétiques, diversité génétique.

Abstract : After his first experience of research in Africa, Jean **Pernès** initiated and sustained a number of projects concerned with plant genetic resources on this continent. In particular he has succeeded in convincing the Directors of **ORSTOM** of the importance of this area and has set up a research unit to develop his conceptual approach to Genetic Resources. One branch of this research was the development in the seventies of an **ORSTOM** research project carried out in collaboration with different national and international institutes on strains of African rice.

Jean **Pernès'** approach exploits the ease with which plant breeding is possible in a tropical environment because of: 1) the availability of genetic resources ; 2) the fact that it is possible to breed novel cultivars. Taking rice as an example, we focus on the strategies and methodologies employed.

Key words : Africa, rice, genetic resources, genetic diversity, breeding strategies.

* **ORSTOM**, UR3A, BP 5045, 911 ay. Agropolis, 34032 Montpellier cedex 01, France.

** **IRRI**, Plant Breeding and **Molecular** Genetics, PO Box 933, Manila, Philippines.

Introduction

Au début des années 70, après une dizaine d'années d'activité en Afrique, Jean *Pernès* s'était forgé une vision originale de l'amélioration des plantes en milieu tropical. Par rapport aux régions tempérées à agriculture intensive, les grands traits de cette différenciation sont résumés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Fondements et orientations de l'amélioration des plantes

	Régions tropicales et méditerranéennes	Régions tempérées
Evolution des plantes	Expansion à partir des zones refuges du Pléistocène	Colonisation progressive soumise à de fortes pressions sélectives
Diversité biologique	Réservoir génétique des formes primitives peu différenciées	Pauvreté spécifique
Domestication	Zones d'origine et de diversification	Diversification secondaire
Objectifs de l'amélioration	Rusticité, adaptation et tolérance aux stress	Spécialisation et amélioration qualitative
Types variétaux	Cultivars diversifiés à structure génétique large	Cultivars typés à base génétique étroite
Stratégies	Exploitation globale de la variabilité (prospections, hybridations larges)	Améliorations ponctuelles (back-cross, transformation génétique)

La polarisation de l'amélioration des plantes entre ces deux voies n'est bien entendu pas aussi schématique. Ainsi, toute source de variation est utilisable partout mais sous différentes modalités ; de même, les théories de la sélection végétale ont une valeur générale mais les stratégies développées sont très diversifiées.

Pour Jean *Pernès*, l'amélioration des plantes en Afrique devait donc privilégier :

- 1) le rassemblement au cours des collectes de la variabilité des cultivars locaux, des formes adventices et des espèces spontanées apparentées ;
- 2) l'exploitation extensive de cette variabilité après étude de la diversité génétique et des hybridations entre les différentes formes ;
- 3) les changements de programmation génétique entretenus par multiplication végétative.

Ainsi, Jean *Pernès* a mis en avant l'exploitation des ressources **phytogénétiques** à une époque où cette problématique était surtout développée dans les centres internationaux de recherche agronomique et où fut créé le Conseil international des ressources **phytogénétiques** (IBPGR). Son principal mérite a été :

1) de convaincre les directions des organismes français de recherche dans les pays tropicaux (ORSTOM et Instituts spécialisés de l'ex-GERDAT) de l'importance de ce thème ;

2) de créer une école de pensée originale et francophone sur les ressources génétiques végétales grâce à l'enseignement dispensé à l'Université de Paris XI et aux recherches conduites au CNRS.

Aujourd'hui, les chercheurs de l'ORSTOM rendent hommage à Jean Pernès qui avait créé le laboratoire de Génétique d'Adiopodoumé en Côte d'Ivoire. Son approche conceptuelle des ressources génétiques y a été développée par ses élèves et ses disciples ; elle demeure le point focal de l'Unité de recherche ORSTOM « Bases biologiques de l'amélioration des plantes tropicales » créée en 1984.

Parmi les programmes réalisés en Afrique, l'étude génétique des riz touchait directement les thèmes de réflexion de Jean Pernès sur la domestication, l'organisation de la diversité génétique, les rapports « cultivé x spontané » au sein des complexes d'espèces des céréales. Nous rappellerons ici les principales orientations de ce programme tel qu'il les avait définies en 1974 et quelques-uns des résultats originaux obtenus.

Le programme riz défini par Jean Pernès

Son intitulé initial était : « Structure de l'espèce *Oryza glaberrima* (riz africain) et ses relations avec les espèces sauvages et le riz cultivé asiatique *O. sativa* ».

L'orientation de ce programme répondait aux principaux centres d'intérêt suivants :

1) Focaliser la recherche sur les riz africains car à cette époque, l'essentiel des efforts internationaux étaient consacrés au riz en Asie (création de l'IRRI en 1964). Certes, l'Afrique ne représente que 2 % de la production mondiale, mais c'est le continent où la consommation se développe le plus, en rapport avec l'urbanisation. En outre, il y a urgence à rassembler les ressources génétiques des riz africains car les variétés traditionnelles disparaissent et les milieux se transforment rapidement.

2) Comprendre l'organisation évolutive du complexe multispécifique des riz en Afrique. Il est constitué de 4 espèces diploïdes ($2n = 24$) du genre *Oryza* appartenant au groupe *Sativa* (génome commun A) :

—une espèce autogame cultivée et domestiquée localement, *O. glaberrima* Steud. ;

—une autre espèce autogame cultivée, introduite en Afrique à l'époque historique, *O. sativa* L., où l'on distingue habituellement les sous-espèces *indica* et *japonica* ;

—une espèce annuelle autogame spontanée *O. barthii* = *O. breviligulata* A. Chev. et Roehr. caractéristique des mares temporaires des savanes soudano-sahéliennes et du « bush » d'Afrique australe ;

—la seule espèce pérenne allogame spontanée *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. fréquente dans les zones inondées, les mares temporaires et les vallées des grands fleuves africains.

3) **Etudier** la situation particulière d'*O. glaberrima* associée à :

- sa domestication locale et son couplage avec l'espèce spontanée parente,
- sa disparition au profit des cultivars du riz asiatique,
- la coexistence dans de nombreux champs des deux espèces cultivées.

4) Aborder le rôle du compartiment *O. longistaminata*, le seul représentant africain des formes spontanées pérennes correspondant à l'espèce *O. rufipogon* Griff. en Asie et en Australie.

Pour atteindre ces objectifs, Jean **Pernès** a donné d'emblée la priorité :

- au choix des pools géniques à explorer et à collecter en Afrique,
- à la nature des échantillonnages et aux équipes de collecteurs,
- à l'analyse de la diversité génétique des populations cultivées et spontanées par les marqueurs enzymatiques,
- à l'importance et la signification des formes adventices et sauvages récoltées,
- à l'étude de l'adaptation et des caractères agronomiques originaux évalués au champ (riz pluvial) et en rizière (riz aquatique),
- à l'élaboration de stratégies d'utilisation des ressources génétiques calquant les processus évolutifs observés *in situ* par l'analyse des populations.

Les prospections

Pour Jean **Pernès**, deux écueils devaient être évités : l'approche du botaniste à la recherche de la variabilité exprimée *in situ* ; celle du sélectionneur avide de cultivars d'intérêt immédiat. Ces deux attitudes réductrices ne prennent pas en compte l'essentiel de la variabilité cachée dans un pool génique bien intégré, réservoir des diversités de toutes origines, source des compatibilités avec les formes différenciées des zones marginales. Ainsi la prospection des riz cultivés, adventices et spontanés d'Afrique a été conçue de façon extensive, sans *a priori*, en couvrant la diversité **ethno-écogéographique**. Les équipes de collecte ont associé botaniste, généticien et sélectionneur.

Quatorze prospections ont été réalisées depuis 1974 dans onze pays d'Afrique, à Madagascar mais aussi en Inde et en Australie. L'ORSTOM ne pouvait supporter seul de telles missions ; elles ont bénéficié du double soutien :

- de chercheurs extérieurs (IRAT et centres nationaux de recherche agronomique),
- de financements français (CIRAD, CNRS, ORSTOM) et internationaux (IBPGR).

De l'ordre de 4 000 échantillons ont été collectés et représentent (Tableau 2)

- les variétés traditionnelles locales d'*O. sativa* (2 800) et *O. glaberrima* (770),
- les espèces sauvages et formes adventices (500).

Tableau 2 : Nombre total d'échantillons de riz collectés en Afrique

<i>O. sativa</i>	2816
<i>O. glaberrima</i>	771
<i>O. breviligulata</i>	324
<i>O. longistaminata</i>	173
Autres	36

Ce matériel végétal couvre la variabilité de l'ensemble du groupe *Sativa* en Afrique. Il a été largement diffusé :

- aux banques de gènes désignées par l'IBPGR pour assurer la conservation internationale des riz (IRRI/ITA/WARDA),
- aux collections de travail des centres -africains de recherche agronomique,
- aux conservatoires de l'IRAT et de l'ORSTOM (France).

La domestication des riz

Selon Nayar (1973), il y aurait eu une seule domestication du riz en Inde dans la province de Jeypore il y a 10 000 ans ; le riz cultivé se serait ensuite diversifié en Asie dans les formes *indica* (Inde et Asie du Sud-Est) et *japonica* (centre et nord de la Chine, Corée et Japon) ; il aurait été introduit en Afrique il y a 3 000 ans au cours des migrations humaines, pour donner naissance à *O. glaberrima*. Cette vision a été modifiée par Oka (1974) et Chang (1976) en deux domestications indépendantes du riz, l'une en Afrique, l'autre en Asie avec différenciation en deux ou trois sous-espèces.

Les premiers travaux des généticiens ORSTOM ont apporté un éclairage nouveau à ce débat :

- par l'emploi de marqueurs moléculaires de la structure du génome : mise au point de l'électrophorèse d'enzymes (Second et Trouslot, 1980).
- par l'élargissement du marquage moléculaire à l'ensemble des espèces du genre *Oryza* ; outre l'étude approfondie des espèces africaines, une collection représentative de la diversité mondiale des riz a été étudiée en faisant appel, en particulier pour *O. sativa*, aux origines asiatiques.

Ainsi, l'analyse de la variabilité enzymatique pour 40 loci d'une soixantaine de souches de riz présentée sur la figure 1 permet de mettre en évidence une structuration en trois groupes distincts :

- l'espèce cultivée africaine *O. glaberrima* est peu variable (types flottant et non flottant) ; elle est indistinguable enzymatiquement de son ancêtre spontané *O. breviligulata* plus variable. Portères (1950) avait le premier avancé cette filiation.
- l'espèce cultivée asiatique *O. sativa* est beaucoup plus variable ; sa diversité allélique est principalement liée à sa différenciation en deux sous-espèces, *indica* et *japonica*, bien qu'avec certains intermédiaires.

Cette structuration en trois groupes équidistants (distances génétiques) a été interprétée par Second (1982) comme le résultat de trois domestications indépendantes. Les quelques formes intermédiaires d'*O. sativa* et les formes

adventices s'expliqueraient par les recombinaisons entre types *indica* et *japonica*, et par les **introgressions** à partir des riz sauvages *O. rufipogon* en Asie et des différentes espèces en Afrique.

Un modèle de la domestication des riz était proposé, selon le processus suivant :

—une domestication « primaire » des formes *indica*, *japonica* et *glaberrima* respectivement, en Chine, Asie du Sud et Afrique de l'Ouest. Ces formes domestiquées ont une diversité limitée.

—une domestication « secondaire » continue *d'O. sativa* à partir des **introgressions** réciproques entre formes *indica* et *japonica* (l'hybridation entraîne un retour à des formes **égrenantes** et **aristées** proches des riz sauvages. Le retour à la fertilité des hybrides s'effectue spontanément par croisement en retour sur l'une des formes parentales. La diversité génétique est créée par recombinaison, et probablement aussi par une augmentation des taux de mutation, occasionnée par l'hybridation entre formes éloignées. Le succès de la forme domestiquée entraîne sa confrontation génétique avec de nouvelles formes sauvages.

Ce nouveau modèle de domestication a d'abord été combattu par les généticiens qui avaient formulé des hypothèses contradictoires, et par la plupart des sélectionneurs qui avaient généralement observé que les hybrides *indica/japonica* ne produisent pas de combinaisons favorables, mais aussi par ceux qui n'acceptaient pas que l'on puisse transposer à l'Asie un modèle africain.

L'accumulation des données **isozymiques** sur une collection plus importante *d'O. sativa* d'Afrique (Kochko, 1987) et la collection mondiale IRRI (Glaszmann, 1987) n'a pas remis en cause les premières données rappelées ci-dessus. Elle est en accord avec une limitation des flux géniques entre les deux sous-espèces *d'O. sativa* (Pham, 1990) avec des distorsions de ségrégation.

Afin de mieux comprendre les relations phylogénétiques des riz et répondre aux critiques, nous avons alors étendu notre domaine d'étude aux riz sauvages et cultivés dans le monde, ainsi qu'à l'ensemble de la tribu des **Oryzées**, tout en tirant parti de l'évolution des techniques de détection des marqueurs moléculaires et des nouvelles prospections, de formes sauvages en particulier. Ces activités ont pu être développées grâce aux relations tissées avec des laboratoires de biologie moléculaire (Dr Delseny et Tanksley) et les centres de recherche impliqués dans la génétique des riz (NIG, IRRI).

Des marqueurs, cartographiés ou non, sont maintenant disponibles en nombre illimité : RFLP pour copies uniques ou répétées ; RAPD.

Wang et Tanksley (1989) ont publié une étude au niveau RFLP en utilisant 10 sondes et 5 enzymes de restriction pour analyser 70 variétés *d'O. sativa* : 62 variétés sont identifiées et il y a une corrélation claire avec la variabilité **isozymique** organisée en groupes de I à VI selon Glaszmann (1987). L'Analyse en Composantes Principales montre que les variétés des groupes I et VI sont les plus distantes alors que les variétés des groupes II, III, IV et V sont intermédiaires en termes de distances génétiques. Les groupes I et VI correspondent clairement à la distinction *indica* et *japonica*.

Des analyses non publiées du même matériel, plus 8 variétés d'*O. glaberrima*, ont porté le nombre de sondes utilisées à 57, avec un seul enzyme de restriction, *EcoRI*. L'analyse des résultats par ACP nous indique que :

—la différenciation *indica/japonica* représente un continuum, mais toutes les variétés classées groupes I et VI se trouvent aux extrêmes de la distribution (elles représentent l'immense majorité des variétés de riz dans le monde). Noter que les groupes « satellites » III et IV, variétés flottantes, font partie de ce continuum.

—Les groupes I et VI et *O. glaberrima* apparaissent par l'examen des distances calculées comme remarquablement équidistants.

En outre, l'utilisation de marqueurs cartographiés devrait en fournir une preuve directe, en montrant que dans une variété à dominante « *indica* », les marqueurs « *japonica* » ne sont pas distribués au hasard sur tous les chromosomes, et réciproquement.

Les résultats préliminaires **RAPD** donnent aussi une distinction *indica-japonica* parmi les riz *O. sativa*. Enfin l'examen de la diversité au niveau de l'ADN chloroplastique a également conforté l'hypothèse d'une domestication des sous-espèces *indica* et *japonica* à partir de riz sauvages pré-différenciés ainsi que l'existence des hybridations, avec échange cytoplasmique, entre *indica* et *japonica* (Second, 1991).

A ce propos, la multiplicité des formes intermédiaires et adventices a été recherchée dans les **introgressions** entre les espèces cultivées et les riz sauvages. L'étude des riz en Afrique apporte des informations originales. Un premier exemple est fourni par le couple d'espèces annuelles **autogames** *O. glaberrima* (cultivé) *O. breviligulata* (spontané). Au Mali, cette dernière occupe de petites mares temporaires isolées à la périphérie des zones inondables de culture d'*O. glaberrima*. Ces 2 espèces qui ne manifestent pas de barrières reproductives rentrent en contact grâce à la dispersion des graines fortement aristées d'*O. breviligulata* à l'occasion des déplacements des troupeaux. Il en résulte un continuum de types intermédiaires très fréquents sous forme d'adventices dans les zones de rizières mal entretenues (Bezançon et al., 1989).

Un deuxième exemple de phénomènes **introgressifs** naturels a été mis en évidence entre *O. sativa* et l'espèce sauvage *O. longistaminata* (Ghesquière, 1988). Celle-ci se caractérise par sa pérennité (rhizomes) et un mode de reproduction **allogame**. Il existe entre ces 2 espèces une barrière reproductrice **efficace** à déterminisme génétique simple qui entraîne l'avortement des albumens hybrides. Néanmoins, quelques cas d'**introgressions** ont été détectés par les marqueurs enzymatiques aussi bien chez les cultivars locaux d'*O. sativa* que dans les populations d'*O. longistaminata*. Ces échanges génétiques sont très clairs chez des plantes spontanées particulières appelées « **Obake** », caractérisées par l'absence de rhizome et une **autocompatibilité** partielle.

Stratégies d'utilisation des ressources génétiques

Elles sont fondées sur les relations évolutives et l'organisation génétique des ressources génétiques évaluées. Dans le complexe *Sativa* du genre *Oryza*, nous présenterons deux exemples de stratégies de l'amélioration génétique des riz cultivés fondées sur les ressources génétiques.

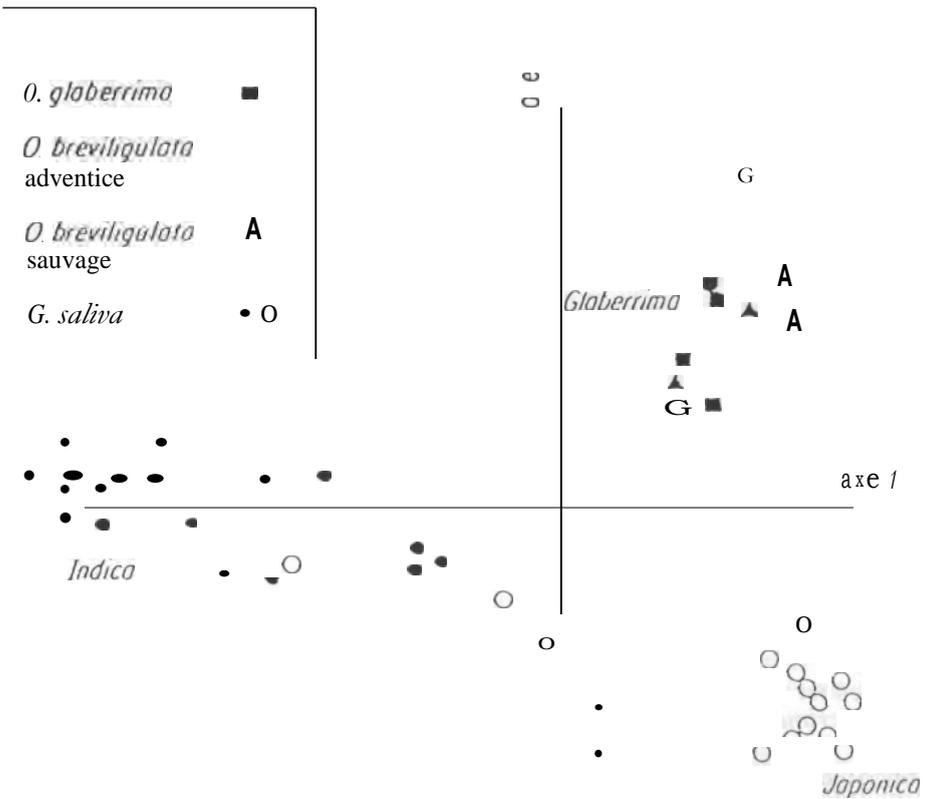


Fig. 1. — Distribution, dans le premier plan d'une analyse factorielle des correspondances, de 60 lignées décrites par 32 locus polymorphes considérés comme autant de caractères avec différents états selon l'électrothermomorphe (Second, 1982).

Le premier se rapporte à la différenciation au sein d'*O. saliva*: expérimentalement, le nombre de croisements *indica/japonica* est étudié (Clément et Poisson, 1984 ; Pham, 1990). Une diversité énorme est généralement observée parmi les lignées fixées obtenues par haploïdie ou autofécondation, avec de nombreux exemples de transgressions déjà décrits par Arraudeau (1975). Ce n'est donc pas un manque de recombinaison (comme le prouve la carte génétique) qui rend l'utilisation des croisements *indica/japonica* délicate ! Il faut considérer ces croisements comme « semi-éloignés » et utiliser les **rétrocroisements** en exploitant des effectifs importants.

Les croisements *indica/japonica* ayant conduit à des variétés importantes ne sont pas rares :

1) **Mashuri** est la variété probablement la plus cultivée en Asie du Sud. Elle fut obtenue à la suite d'un **rétrocroisement** *indica/japonica*.

2) Les variétés coréennes **Tongil** sont considérées comme les records de rendement en riz dans le monde. Elles furent obtenues à partir de croisements *indica/japonica* (variétés japonaises/variétés de l'IRRI).

3) Les variétés les plus connues de l'IRRI sont considérées comme des *indica* ; elles ont toutes dans leur pedigree des variétés américaines, elles-mêmes sélectionnées à partir de variétés philippines dont l'origine *japonica* n'est pas reconnue par tous.

Si tel est le cas, l'examen de la structure génétique des variétés modernes devrait mettre en évidence au niveau de nombreux marqueurs un positionnement intermédiaire dans la différenciation *indica/japonica*.

Le second exemple concerne l'utilisation des ressources génétiques d'*O. longistaminata* : elle nécessite le transfert de sa variabilité sous forme de populations-sources proches des riz cultivés. Les modalités d'exploitation de la diversité générée par ce type de croisement ont été étudiées (Causse, 1989). L'existence de l'*allogamie* permet la construction de formes *introgressées* et l'augmentation des recombinaisons entre les types *indica* et *japonica* d'*O. sativa*. L'évolution de la fertilité entraîne rapidement une réduction des taux d'*intercroisement* et un retour rapide vers le phénotype cultivé.

Bibliographie

- ARRAUDEAU M., 1975 — Réflexions sur le choix des géiteurs et sur certaines voies d'obtention de variétés nouvelles chez le riz (*O. sativa* L.). *Agronomie Tropicale*, XXX-1 : 8-17.
- BEZANÇON G., CAUSSE M., GHESQUIERE A., DE KOCHKO A., PHAM J.L. et SECOND G., 1989 — Les riz en Afrique : diversité génétique, relations interspécifiques et évolution. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 136, Actual. Bot., 251-262.
- CAUSSE M., 1989 — Evolution de la diversité et de l'*allogamie* dans une population artificielle entre le riz cultivé *Oryza sativa* L. et l'espèce sauvage *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. *Thèse ès Sciences, Univ. Paris XI, Orsay*. 242 p.
- CHANG T.T., 1976 — Rice. In *Evolution of Plants*. N. W. Simmonds (ed) Univ. of California, Berkeley Press. 98-104.
- CLEMENT G. et POISSON C., 1984 Analyse de croisements intra et intergroupes chez *O. sativa* L. Applications à la sélection du riz pluvial en Côte d'Ivoire. *Mémoires et Travaux de l'IRAT*. n° 8, 78 p.
- GHESQUIERE A., 1988 — Diversité génétique de l'espèce sauvage de riz *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr., et dynamique des flux géniques au sein du groupe *Saliva* en Afrique. *Thèse Etat, Univ. Paris XI, Orsay*. 228 p.
- GLASZMANN J.C., 1987 — Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.*, 74, 21-30.
- KOCHKO (De) A., 1987 — Isozymic variability of traditionnal rice *Oryza sativa* L. in Africa. *Theor. Appl. Genet.*, 73, 675-682.
- NAYAR N.M., 1973 — Origin and cytogenetics of rice. *Adv. Genet.*, 17, 153-292.
- OKA H. I., 1974 — Experimental studies on the origin of cultivated rice. *Genetics*, 78, 153-292.
- PHAM J.L., 1990 — Genetic diversity and intervarietal relationships in rice (*Oryza sativa* L.) in Africa. *Communication au 2nd Rice Genetics Symposium, IRRI, Philippines*.
- PORTERES R., 1950 — Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centre d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVIème siècle. *Agronomie Tropicale*, V, 489-507.

- SECOND G., 1982 — Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza spp.*), study of the polymorphism scored at 40 **isozyme** loci. *Jap. J. Genet.*, **57**, 25-57.
- SECOND G., 1986 — La domestication en régime **autogame** : exemple des Riz (*Oryza spp.*). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, Actual. bot., (1) : 35-44.
- SECOND G., 1990 — Molecular markers in rice systematics and the evaluation of genetic resources. in *Rice*. Series Biotechnology in agriculture and forestry, **14**. Bajaj Y.P.S. (Ed). Springer Verlag. New York.
- SECOND G. et TROUSLOT P., 1980 — **Electrophorèse** d'enzymes de riz (*Oryza spp.*) *Tray. et Doc. ORSTOM*, n° **120**, ORSTOM, Paris, 88 p.
- WANG Z.Y. et TANKSLEY S.D., 1989 — Restriction fragment length polymorphism in *Oryza sativa*. *Genome*, **32**.

**Les ressources génétiques,
contributions de l'école Jean Pernès**

Sélections **gamétophytiques** et modulation des flux de gènes au sein du complexe d'espèces des mils (*Pennisetum typhoides*) : un modèle théorique à deux loci

Thierry ROBERT, Françoise LAMY et **Aboubakry SARR** *

Résumé : Des sélections **gamétophytiques** dues à des compétitions polliniques favorisant les fécondations par **homogamie** se produisent chez le mil, notamment lors de confrontations entre pollens de mils sauvages et de mils cultivés sur un même stigmate. Un modèle théorique à deux loci, simulant un champ cultivé de mil et une population sauvage en situation de **sympatrie** et soumis à une sélection disruptive, a été construit en tenant compte de l'existence des compétitions polliniques afin d'évaluer leur effet sur les flux de gènes entre les deux formes et sur le maintien de leur intégrité phénotypique pour le syndrome de domestication. Il est montré que les compétitions polliniques favorisant les fécondations par **homogamie** peuvent établir un isolement reproductif entre les deux formes du mil en situation de **sympatrie**. Le pourcentage de plantes de phénotype intermédiaire dans le champ cultivé et dans la population sauvage est alors fortement réduit. Les compétitions polliniques sont donc un paramètre pouvant expliquer le succès de la domestication de cette céréale préférentiellement **allogame**.

Abstract : **Gametophytic** selection due to pollen competition promotes **homogametic** fertilization, especially in the case of confrontation between pollen from wild and cultivated plants on a stigma. A two-loci model simulating a pearl millet field and a population of wild relatives in a **sympatric** situation has been **developped**, taking into account the disruptive selection acting on these two populations and pollen competition. It is shown that pollen competition can promote the settlement of a reproductive isolation between the two forms of pearl millet in **sympatric** situation through **assortative** mating. The percentage of plants with intermediate phenotypes in the field and in the wild population are then strongly reduced. Pollen competition could therefore be a parameter that contributes to the success of the domestication of this **outcrossing** crop.

* Génétique et évolution des plantes cultivées, Laboratoire d'**Evolution** et Systématique des Végétaux, Bâtiment 362, URA 121, Université Paris-Sud, 91405 Orsay cedex, France.

Introduction

La domestication des plantes et des animaux a nourri les réflexions des scientifiques s'intéressant à l'évolution, depuis Lamarck et Darwin. Elle est en effet un remarquable modèle d'étude de l'évolution puisqu'elle constitue une expérimentation répétée dont on peut observer le déroulement dans les systèmes d'agriculture traditionnelle où les couplages formes cultivées/formes sauvages existent encore, et que la cible de la sélection, exercée par l'homme est, en partie, parfaitement identifiée (non caducité et taille des graines, tallage synchronisé...).

Jean Pernès s'était à son tour intéressé à la domestication, particulièrement celle des céréales. Ses réflexions, enrichies de sa dimension de généticien, se sont notamment portées sur l'analyse comparée des organisations génétiques sélectionnées au cours des processus de domestication des céréales autogames et allogames comme modèle d'étude du rôle de la biologie de la reproduction sur l'évolution des plantes cultivées.

Ses recherches centrées sur le mil et le millet (Darmency and Pernès, 1987 ; Pernès, 1986-a), se sont aussi intéressées aux résultats obtenus sur les riz, *Panicum maximum* (Pernès, 1984) et le maïs (Pernès, 1986-b). Une partie de ses travaux a consisté en une approche théorique par la modélisation du processus de domestication intégrant les résultats obtenus par l'expérimentation génétique, sa connaissance des pratiques agricoles dans le Sahel et des résultats d'enquêtes ethnobotaniques. L'objectif de cette modélisation était d'apporter des éléments de réponse à certaines énigmes concernant la domestication des céréales.

Il est ainsi couramment admis que la domestication des céréales autogames a été beaucoup plus facile que celle des allogames puisque l'autofécondation permet un isolement reproductif entre plantes cultivées et formes spontanées en situation de sympatrie. La domestication des allogames dans des situations où les formes sauvages abondent pose à l'inverse le problème de la stabilité du phénotype « cultivé ».

Les résultats de Laredo et Pernès (1988 et résultats non publiés) montrent que:

1) La domestication a pu être réalisée dans des délais courts (quelques générations seulement pour stabiliser les populations cultivées dès que le paysan sélectionne consciemment le phénotype « cultivé » pour les caractères du syndrome de domestication).

2) Le taux de migration pollinique est un facteur prépondérant sur la fréquence des plantes de phénotype « non cultivé » dans les champs cultivés alors que les « efforts du paysan pour détecter le plus tôt possible les hybrides et les arracher avant leur floraison n'influent que modérément sur ces fréquences » (Pernès, 1985). L'isolement du champ cultivé de par sa distance géographique avec les formes sauvages peut donc être une mesure efficace pour « réussir » la domestication.

3) L'allogamie permettrait une introgression, beaucoup plus rapide que l'autogamie, de gènes impliqués dans les processus d'adaptation (gène de résistance à des pathogènes par exemple) dans les variétés cultivées à partir des formes sauvages, et donc une adaptation plus rapide aux changements de l'environnement que chez les céréales autogames.

D'autres points restent cependant à éclaircir. Notamment, Sarr *et al.* (1988) ont montré l'existence de compétitions entre pollens au moment de la reproduction chez le mil et que l'aptitude du pollen à la compétition a une hérédité polygénique. Ces compétitions favorisent les fécondations homogamétiques (Sarr, 1987), notamment lors des confrontations entre pollens issus de mils sauvages et cultivés (Robert *et al.*, 1991). Elles pourraient donc moduler les flux géniques entre les deux formes du mil et ainsi influencer le déroulement du processus de domestication.

Cet article rapporte une étude, par la modélisation, de l'influence des compétitions polliniques sur les flux de gènes entre mils sauvages et cultivés.

Description du modèle

Ce modèle simule une situation de **sympatrie** entre un champ de mil cultivé et une population sauvage. Il prend en compte la sélection disruptive qui s'exerce sur les deux formes du mil par l'intermédiaire de la sélection naturelle et des pratiques agricoles traditionnelles du paysan. Cinq hypothèses principales ont été formulées.

1) Un seul locus **biallélique** (allèles C et S) permet d'expliquer la variation existant pour le phénotype cultivé ou sauvage dans les deux populations. Ce locus sera nommé « locus de domestication ». Les plantes CC ont le phénotype cultivé, les SS le phénotype sauvage. Les plantes CS ont un phénotype intermédiaire. Elles seront désignées par leur nom en langue oulof, **N'douls**.

2) La semence est récoltée chaque année seulement sur les plantes de phénotype cultivé. Nous avons supposé que les fermiers ne pouvaient reconnaître ou n'éliminaient pas les **N'douls** dans leur champ, tout au moins avant que la période de floraison ne soit achevée. Ce modèle suppose aussi l'existence d'une sélection contre les phénotypes cultivés et intermédiaires dans la population sauvage. Les résultats présentés dans cet article ont été obtenus avec les **coefficients** de sélection contre les génotypes CC et CS dans la population sauvage égaux respectivement à 1 et 0,5. Nous avons supposé que tous les génotypes produisaient la même quantité de pollen.

3) Des migrations de pollen se produisent à chaque génération entre les deux populations, de façon réciproque. La distribution du pollen sur chacune des deux populations simulées est homogène. Il n'y a pas de migration de graines. Seules les plantes semées par le paysan chaque année sont présentes dans le champ. Les deux populations sont de très grande taille de telle sorte que les effets de dérive génétique ont été négligés ici.

4) Le système de reproduction est mixte allogamie-autogamie. Les deux populations présentent le même taux **d'allogamie**.

5) Des compétitions polliniques se produisent dans les deux populations. Ce modèle suppose l'existence d'un polymorphisme à un seul locus (avec deux allèles A et B) parmi l'ensemble des gènes contrôlant l'aptitude du pollen à la compétition. Des interactions pollen-pistil favorisent les fécondations homogamétiques : le pollen A est plus compétitif que le pollen B

sur les plantes réceptrices AA, la situation étant inversée sur les plantes BB. Les pollens A et B ont la même aptitude à la compétition sur les femelles AB. Ce locus sera dénommé « locus d'homogamie ». Les valeurs sélectives relatives des pollens A et B dans les styles des plantes AA sont respectivement 1 et $1-s$, où s est le coefficient de sélection pollinique. Elles sont égales à $1-s$ et 1 dans les styles BB. Ainsi les compétitions polliniques sont-elles symétriques. Les mêmes valeurs de s ont été utilisées dans les deux populations. Ces valeurs ont été estimées à partir des résultats expérimentaux de compétitions entre pollens de mils sauvages et cultivés (Robert *et al.*, 1991). Ces estimations variaient entre 0,3 et 0,7.

Les autres paramètres du modèle sont :

- r : taux de recombinaison génétique entre le « locus de domestication » et le « locus d'homogamie ».
- m_s : taux de migration pollinique de la population sauvage vers le champ cultivé.
- m_c : taux de migration pollinique du champ vers la population sauvage.
- t : taux d'allogamie dans les deux populations.

Les simulations ont été réalisées sur un micro-ordinateur à l'aide d'un programme en Basic. Le champ et la population sauvage n'étaient constitués respectivement que de phénotypes cultivé et sauvage à la génération 0.

Résultats

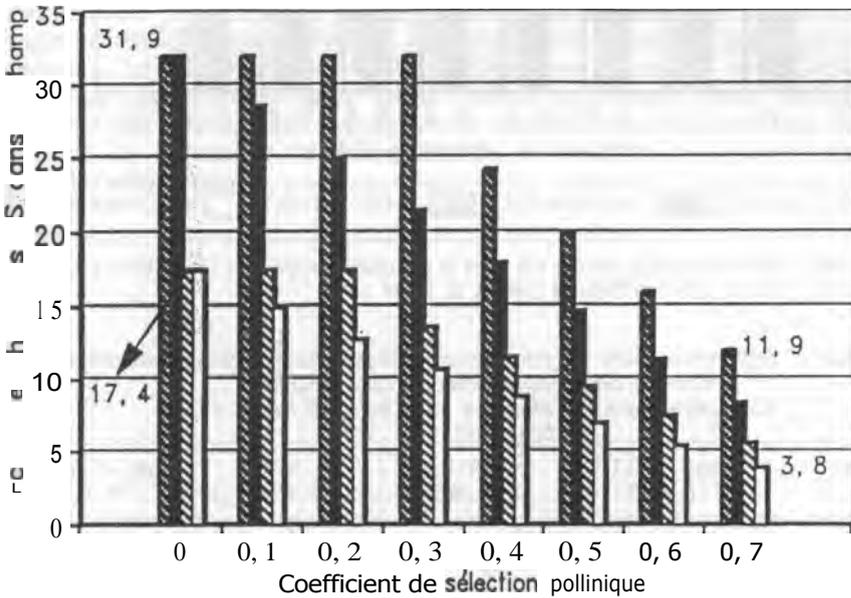
Dans ce modèle, l'homogamie est susceptible de se produire pour tous les individus des deux populations. Moore (1979) a montré que dans ces conditions deux états d'équilibre sont possibles au locus déterminant l'homogamie selon les fréquences génotypiques et alléliques initiales, tous les paramètres étant égaux par ailleurs. Nous ne discutons, dans cet article, qu'une partie des simulations réalisées. Les résultats présentés ici ont été obtenus avec des fréquences initiales de l'allèle A égales à 0,6 et 0,4 dans le champ cultivé et la population sauvage respectivement.

Les compétitions polliniques peuvent favoriser l'établissement d'une limite reproductrice en situation de **sym** patrie chez les céréales **allogames** ($t = 1$)

Les valeurs de la différence des fréquences alléliques au « locus d'homogamie » entre les deux populations à l'équilibre sont données dans le tableau 1. Dans la majorité des simulations présentées ici, les différences dans ces fréquences alléliques persistent à l'équilibre malgré les flux polliniques entre les deux populations. Plus le coefficient de sélection pollinique (s) est fort, plus le niveau de divergence est élevé. Lorsque $r = 0,5$ et s faible, les deux populations ne divergent pas à l'équilibre quant à leurs fréquences au « locus d'homogamie ». L'interaction entre les paramètres r et s contribue donc à déterminer l'état d'équilibre. Lorsque les deux populations divergent à l'équilibre, un isolement reproductif entre les deux populations est établi par

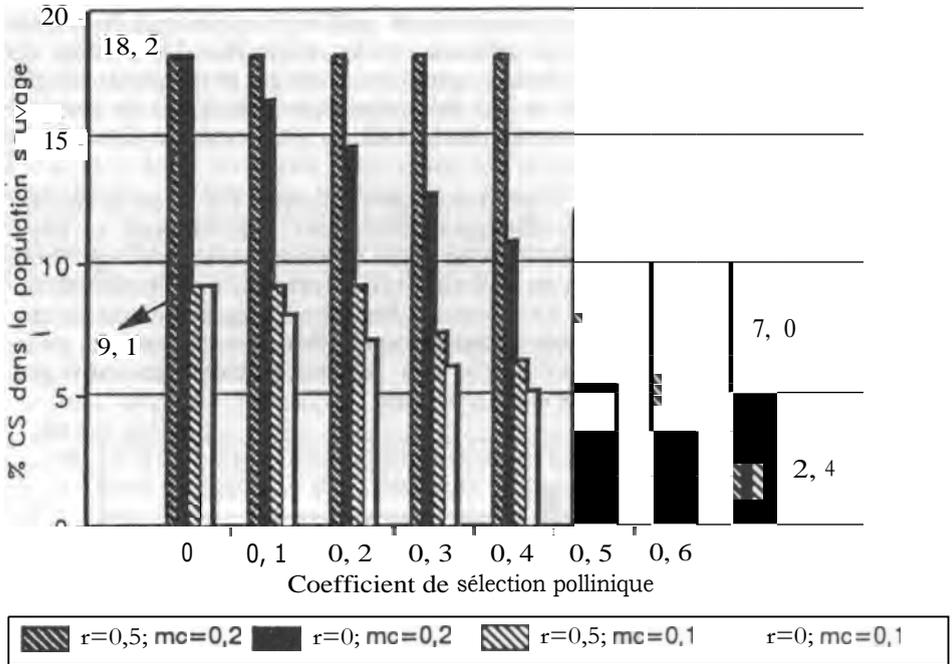
l'effet de l'**homogamie** due aux compétitions polliniques puisque le pollen de la population cultivée est plus efficace sur les stigmates des plantes de cette population que les pollens de la population sauvage, et réciproquement. Quelle est donc la conséquence de cet isolement reproductif sur la composition phénotypique des deux populations pour le syndrome de domestication ?

L'histogramme 1 montre que le pourcentage de plantes CS dans le champ diminue lorsque les sélections polliniques deviennent plus intenses (**s** augmente). Le même phénomène est obtenu dans la population sauvage (histogramme 2). Cette diminution n'est pas observée lorsque les deux populations divergent pour leurs fréquences au « locus **d'homogamie** », ce qui est le cas lorsque $r = 0,5$ et **s** est faible. Les compétitions polliniques permettent ainsi le maintien de l'intégrité phénotypique des formes cultivées et sauvages malgré les flux polliniques entre elles.



Histogramme 1. Pourcentage de plantes CS dans le champ à l'équilibre en fonction de **s**, pour $m = 0,1$ et pour différentes valeurs de m_s et r .

Il est remarquable que, lorsque $m_s = 0,2$, le pourcentage d'hybrides CS dans le champ passe de 31,9 % pour $s = 0$ à seulement 11,9 % pour $s = 0,7$ et $r = 0,5$ et à 8,3 % pour $s = 0,7$ et $r = 0$. Il faut également noter que l'établissement de cet isolement reproductif peut se produire même en l'absence de liaison génétique entre les deux gènes (tableau 1). Une telle liaison est toutefois un avantage. En effet, lorsque $r = 0$ et $m_s = 0,2$, les deux populations divergent pour leurs fréquences au « locus **d'homogamie** », quel que soit **s**, et donc on observe une réduction du pourcentage de plantes hybrides (histogramme 1), tandis que lorsque $r = 0,5$ cette divergence n'est obtenue que lorsque $s \geq 0,4$.



Histogramme 2. Pourcentage de plantes CS dans la population sauvage à l'équilibre en fonction de s, pour $m_s = 0,1$ et pour différentes valeurs de m_s et r.

Tableau 1. Différences dans les fréquences alléliques au « locus d'homogamie » entre les deux populations à l'état d'équilibre. Ces valeurs ont été obtenues pour $m_s = 0,1$ et $t = 1$.

s	$m_s = 0,1$ r = 0	$m_s = 0,1$ r = 0,5	$m_s = 0,2$ r = 0	$m_s = 0,2$ r = 0,5
0,1	0,89	0	0,82	0
0,2	0,90	0	0,85	0
0,3	0,92	0,79	0,86	0
0,4	0,93	0,86	0,89	0,77
0,5	0,95	0,90	0,91	0,85
0,6	0,95	0,94	0,92	0,90
0,7	0,97	0,96	0,95	0,93

Comparaison de l'impact des compétitions polliniques et de l'autofécondation dans le processus de domestication

L'existence de compétitions polliniques a déjà été montrée chez le mil et le maïs (Kermicle and Allen, 1990 ; Ottaviano *et al.*, 1988), céréales allogames, et chez le sorgho, céréale autogame. Il semble évident que l'influence des compétitions polliniques sur la structure génétique des populations doit être plus grande chez les allogames puisque, chez les autogames, l'opportunité pour des pollens de différents génotypes d'être en compétition sur un

même stigmat est moins fréquente. La figure 1 permet de comparer l'effet des compétitions polliniques sur le pourcentage de plantes hybrides dans le champ pour trois valeurs différentes du taux d'allogamie t . Nous avons choisi $t = 1$, $t = 0,8$ et $t = 0,2$ puisque ces valeurs sont celles qui ont été estimées chez le maïs (Biljsma *et al.*, 1986), chez le mil (Burton *et al.*, 1974 ; Sandmeier, comm. pers.) et chez le sorgho (Ollitrault, 1987) respectivement. La comparaison de la pente des trois droites montre que plus t est fort, plus la diminution du pourcentage de plantes hybrides est grande lorsque des compétitions polliniques se produisent. De plus, on doit noter que le pourcentage d'hybrides que nous obtenons (8,3 %) lorsque les compétitions polliniques sont très fortes ($s = 0,7$) quand $t = 1$, est plus faible que celui obtenu sans compétition pollinique pour $t = 0,6$ (9,4 % d'hybrides dans ce cas, non représenté sur la figure). Ainsi, les., compétitions polliniques favorisant l'homogamie réduisent les flux géniques entre mils sauvages et cultivés à un niveau voisin de celui obtenu par un système mixte de reproduction comprenant jusqu'à 60 % d'autogamie (dans le cadre de ces simulations), mais permettent néanmoins les recombinaisons entre les génomes des deux formes. Cet effet des compétitions polliniques favorisant le maintien de la structure phénotypique de la forme cultivée sans empêcher les introgressions à partir des populations sauvages avoisinantes, pourrait être une des explications du succès de la domestication du mil et plus généralement des céréales allogames.

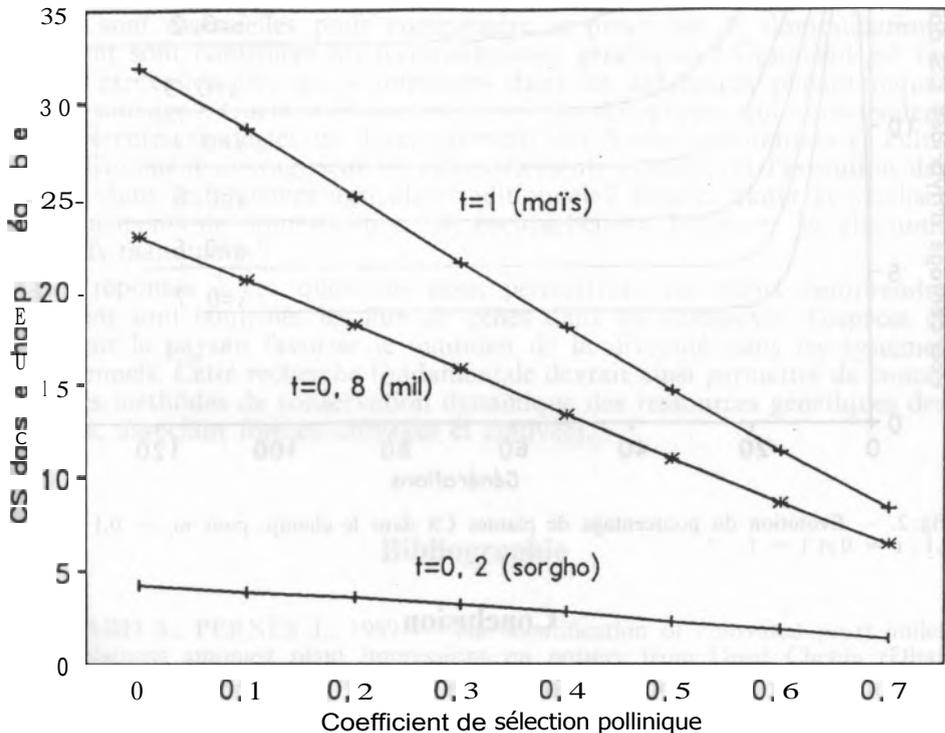


Fig. 1. Pourcentage de plantes CS dans le champ à l'équilibre en fonction de s et pour différentes valeurs de t et pour $m_s = 0,1$; $m_s = 0,2$ et $r = 0$.

Dynamique du processus de domestication

La figure 2 montre l'évolution du pourcentage d'hybrides CS dans le champ au cours des générations. On peut constater que plus s est fort plus le délai nécessaire pour atteindre l'état d'équilibre est court. Toutefois, l'existence de compétitions polliniques retarde l'état d'équilibre qui est atteint plus rapidement quand $s = 0$. Ce retard reste néanmoins faible. De plus, l'état d'équilibre étant obtenu de façon asymptotique, les valeurs d'équilibre du pourcentage de plantes hybrides sont approchées très rapidement, en quelques générations seulement. Ces résultats confirment ceux déjà obtenus par Laredo et Pernès (1988) : la stabilité des populations cultivées des céréales *allogames* pour le phénotype sélectionné a pu être obtenue rapidement, tout du moins à partir du moment où la sélection du paysan « domesticateur » était consciente. Les délais, même les plus pessimistes, obtenus dans ces modèles sont en tout cas largement compatibles avec les données de l'archéologie (Amblard et Pernès, 1989)

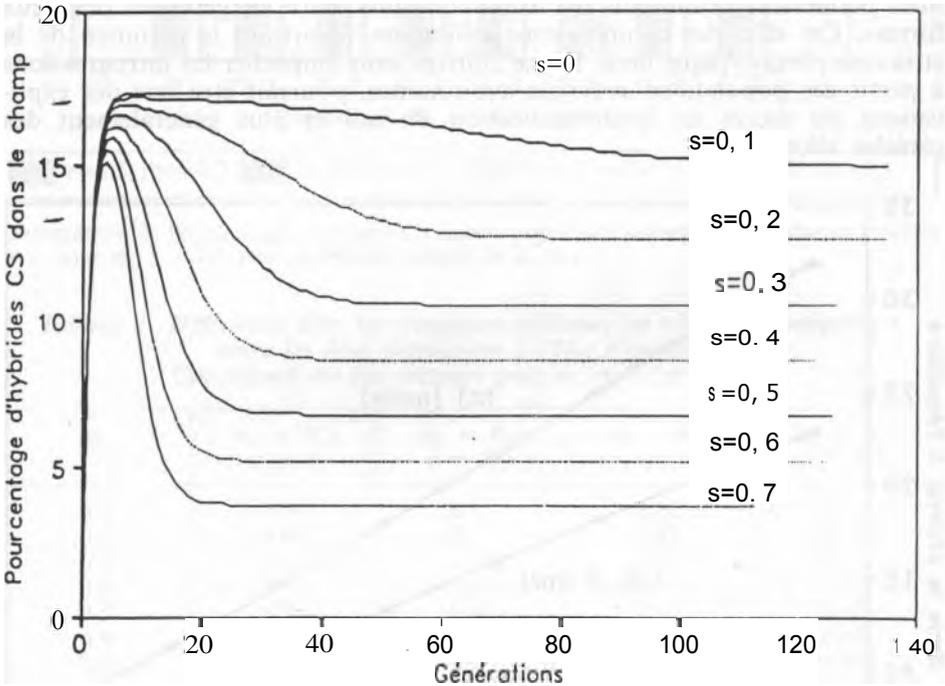


Fig. 2. — Evolution du pourcentage de plantes CS dans le champ, pour $m = 0,1$; $m = 0,1$; $r = 0$ et $t = 1$.

Conclusion

Dans ce modèle, nous supposons qu'un seul gène contrôle l'alternative phénotypique *cultivé/sauvage*. L'analyse génétique a montré que, chez le mil, le caractère de non caducité possède une hérédité *monogénique* (Joly-Ichenhauser, 1984). Or, ce caractère a très probablement été le premier sélectionné au cours de la domestication des céréales (Harlan, 1975). Ainsi,

un seul gène devait initialement contrôler les différences entre phénotype cultivé et sauvage chez le mil. Une situation analogue est observée chez le blé et l'orge (Hillman and Davies, 1990).

Les compétitions polliniques favorisent les fécondations homogamétiques chez le mil, notamment lorsque formes sauvages et cultivées coexistent. Cette **homogamie** peut conduire à l'isolement reproductif entre ces deux formes lorsqu'elles sont en situation de **sympatrie**. Les compétitions polliniques favorisent ainsi le maintien de l'intégrité phénotypique des deux formes malgré les flux de pollen entre elles et sont donc une explication possible au succès de la domestication de cette céréale **allogame**. En revanche, ce modèle montre que pour les espèces **autogames**, l'impact des compétitions polliniques sur le maintien de l'intégrité phénotypique des formes sauvages et cultivées adjacentes est faible. Ce résultat était attendu dans la mesure où l'autofécondation réduit les flux géniques et permet ainsi l'isolement reproductif entre les deux formes.

Les conclusions obtenues à l'aide de ces modèles d'évolution des populations au sein du complexe d'espèces des mils ne doivent toutefois pas nous satisfaire. Les limites intrinsèques de cette formalisation mathématique, liées aux hypothèses sous-jacentes parfois rudimentaires, nous rappellent qu'elle ne trouve sa justification qu'associée à l'expérimentation. Cette constatation doit nous pousser à perpétuer l'approche que Jean **Pernès** avait de cette problématique, c'est-à-dire une approche pluridisciplinaire qui permettra de répondre aux questions suivantes, se situant à divers niveaux d'observation, et qui sont essentielles pour comprendre le processus de domestication : comment sont contrôlés les flux de gènes dans les complexes d'espèces et comment le paysan favorise le maintien de la diversité dans les systèmes traditionnels. Cette recherche fondamentale devrait ainsi permettre de concevoir des méthodes de conservation dynamique des ressources génétiques des céréales, associant formes sauvages et cultivées.

Les réponses à ces questions nous permettront de mieux comprendre comment sont contrôlés les flux de gènes dans les complexes d'espèces et comment le paysan favorise le maintien de la diversité dans les systèmes traditionnels. Cette recherche fondamentale devrait ainsi permettre de concevoir des méthodes de conservation dynamique des ressources génétiques des céréales, associant formes sauvages et cultivées.

Bibliographie

- AMBLARD S., PERNÈS J.**, 1989 — The identification of cultivated pearl millet (*Pennisetum*) amongst plant impressions on pottery from Oued **Chebbi** (Dhar Oualata, Mauritania). *The African Archaeological Review*, 7: 117-126.
- BILJISMA R., ALLARD R.W., KAHLER A.L.**, 1986 — Non-random mating in an open-pollinated maize population. *Genetics*, 112 : 669-680.
- BURTON G.W.**, 1974 — Factors affecting pollen movement and natural crossing in pearl millet. *Crop Sci.*, 14 : 802-805.

- DARMENCY H. and PERNÈS J., 1987 — An Inheritance Study of Domestication in Foxtail Millet Using an Interspecific Cross. *Plant Breeding*, 99 : 30-33
- HARLAN J.R., 1975 — Crops and man. American society of agronomy. Crop Science Society of America. Madison.
- HILLMAN G.C. and DAVIES M.S., 1990 — Domestication rates in wild-type wheats and barley under primitive cultivation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 39 : 39-78.
- JOLY-ICHENHAUSER H., 1984 — *Hérédité du syndrome de domestication chez le mil. Etude comparée de descendances (F2 et rétrocroisements) issues de croisements entre plusieurs géniteurs cultivés et spontanés.* Thèse de troisième cycle. Univ. Paris XI-Orsay, France.
- KERMICLE J.L., ALLEN J.O., 1990 — Cross incompatibility between maize and teosinte. *Maydica* 35 : 399-408.
- MOORE W.S., 1979 — A single locus mass-action model of assortative mating, with comments on the process of speciation. *Heredity*, 42 : 173-186.
- OLLITRAULT P., 1987 — *Evaluation génétique des sorghos cultivés (Sorghum bicolor L. Moench) par l'analyse conjointe des diversités enzymatique et morphophysiolgique. Relation avec les sorghos sauvages.* Doctorat de l'Université Paris XI, Orsay, France.
- OTTAVIANO E., SARI GORLA M., VILLA M., 1988 — Pollen competitive ability in maize : within population variability and response to selection. *Theor. Appl. Genet.*, 76 : 601-608.
- PERNÈS J., 1984 — *Gestion des ressources génétiques des plantes.* Tome II. Manuel. Agence de coopération culturelle et technique, Paris.
- PERNÈS J., 1985 — Evolution des plantes cultivées : l'exemple des céréales. *Vie des Sciences, Comptes rendus, série générale, tome 2, n° 5* : 429-447.
- PERNÈS J., 1986a — Incidences du mode de reproduction (autogamie, allogamie) sur la domestication des céréales.
- PERNÈS J., 1986b — L'allogamie et la domestication des céréales : l'exemple du maïs (*Zea mays* L.) et du mil (*Pennisetum americanum* L.) K. Schum. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133 (1), Actual. bot., 1986(1) : 27-34. Coll. nat. CNRS « Biologie des populations », Lyon, 4-6 Septembre 1986.
- LAREDO C., PERNÈS J., 1988 — Models for Pearl Millet Domestication as an Example of Cereal Domestication. I. A One Locus Asymmetrical Model. *J. Theor. Biol.*, (1988) 131 : 289-305.
- ROBERT T., LESPINASSE R., PERNÈS J., SARR A., 1991 — Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of Pearl Millet. *Genome*, 34: 82-88.
- SARR A., SANDMEIER M., PERNÈS J., 1988 — Gametophytic competition in pearl millet, *Pennisetum typhoides* (Stapf et Hubb.). *Genome*, 30 : 924-929.

Etude de la région Adh du mil (*Pennisetum typhoides*) par utilisation des techniques RFLP

Sophie PILATE-ANDRÉ, Françoise LAMY, Aboubakry SARR *

Résumé: L'analyse du polymorphisme des longueurs de fragments de restriction (RFLP) au niveau des séquences Adh (alcool déshydrogénase) de différents génotypes de mil (*Pennisetum typhoides*) a été effectuée sur deux échantillons de mils, le premier composé de 17 génotypes différents, 15 de type cultivé et 2 de type sauvage, et le second constitué d'une quarantaine d'individus issus d'une population enzymatiquement monomorphe pour Adh.

Qu'il s'agisse d'individus très différents les uns des autres ou issus d'une même population, le polymorphisme observé est très important. Les génotypes sauvages possèdent leur propre profil et des bandes qui leur sont spécifiques. L'utilisation des RFLP révèle un polymorphisme indétectable par électrophorèse enzymatique : des individus indiscernables par marquage isozymique présentent en fait une grande variabilité.

Mots-clés: RFLP, *Pennisetum*, Alcool déshydrogénase, variabilité.

Abstract: We analysed restriction fragment length polymorphisms (RFLPs) at the level of alcohol dehydrogenase (Adh) sequences of different pearl millet genotypes (*Pennisetum typhoides*) using two sampling : different genotypes (15 cultivated and 2 wild), and about 40 individuals from a population enzymatically monomorphic for Adh.

In both cases, the exhibited polymorphism is very high. Wild genotypes present specific bands and profiles. Individuals indistinguishable by isozymic electrophoresis reveal high variability by RFLPs.

Key words: RFLP, *Pennisetum*, ADH, variability.

Introduction

La modernisation de l'agriculture se traduit par une augmentation considérable de la production et des rendements, mais de par certaines de ses composantes (homogénéité des génotypes, monocultures intensives...), elle contribue à l'érosion génétique des espèces, variétés et intravariétés. La prise de conscience de ce phénomène a mis en évidence l'urgence de la préservation, avant leur totale extinction, des ressources génétiques existant encore

* Laboratoire de génétique et évolution des plantes cultivées, Université Paris XI — Centre d'Orsay, 91405 Orsay cedex, France.

dans les cultivars traditionnels et dans les populations sauvages apparentées. De nombreuses prospections de plantes cultivées et sauvages ont ainsi été effectuées à travers le monde dans le but de récupérer une diversité maximale, source de variabilité disponible pour l'amélioration des plantes et pour l'étude des problèmes d'évolution, d'écologie ou de taxonomie.

La compréhension de l'organisation des ressources collectées, par évaluation génétique, permet d'une part d'assurer la meilleure conservation possible, d'autre part de répondre aux problèmes posés par leur utilisation future. Les marqueurs morphologiques, enzymatiques et très récemment, RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) permettent d'analyser la variabilité génétique. De la même façon que l'utilisation des techniques enzymatiques par rapport aux mesures morphologiques a permis une détection beaucoup plus directe de la variabilité génétique, l'utilisation des nouveaux marqueurs moléculaires que sont les RFLP autorise l'approche de la diversité génétique au niveau même de l'ADN, qu'il s'agisse de séquences codantes ou non codantes.

Pour réaliser, à l'échelle d'un continent, une synthèse de la diversité comparée d'une espèce cultivée et des formes sauvages associées, notre laboratoire a évalué, par la méthode d'électrophorèse de protéines, la variabilité génétique de populations de mils — cultivés et sauvages — prospectées par l'ORSTOM et l'IBPGR dans différents pays d'Afrique. Le recours à l'électrophorèse d'isozymes se justifie car il s'agit d'un outil simple, bien adapté à l'analyse d'un grand nombre d'individus. Les premiers résultats concernant l'Afrique de l'Ouest (Pilate-André *et al.*, 1986) mettent en évidence une différenciation régionale très marquée : les différences entre régions sont plus importantes que celles entre formes sauvages et cultivées. Ceci témoigne de l'existence de flux géniques assez importants entre les deux compartiments du complexe des mils. Pour le paysan africain, cette situation se traduit par la nécessité d'un effort constant de domestication. Nous sommes en présence d'une différenciation du complexe des mils par distance géographique et non par dichotomie cultivé/sauvage ; ces données semblent étayer l'hypothèse de domestication multiple du mil dans un vaste « non centre » (Harlan, 1971).

L'extension de cette analyse à l'ensemble de l'aire des mils pénicillaires est en cours. L'analyse du polymorphisme enzymatique permet d'obtenir un reflet de l'ensemble du génome, mais cela concerne uniquement une fraction des gènes de structure. Afin d'affiner l'analyse de la variabilité, nous avons utilisés les marqueurs RFLP dont l'intérêt réside dans le fait qu'ils sont virtuellement en nombre infini et qu'ils peuvent donc, potentiellement, saturer le génome en loci informatifs.

En 1985, un programme de recherche a été initié au GPDP qui concernait l'utilisation des marqueurs RFLP dans la compréhension des problèmes de génétique évolutive des plantes. Dans un premier temps, en l'absence d'une banque génomique ou de cDNA de mil, nous avons utilisé une sonde de maïs qui correspond à une séquence unique *Adh1* (sonde cDNA pZML 793, Sachs), pour mettre au point la technique sur séquence unique.

Les objectifs de cette étude étaient d'apprécier le degré de variabilité génétique détectable par RFLP chez le mil, de comparer la diversité génétique obtenue par RFLP avec celle obtenue par isozymes, enfin de tester cet outil comme instrument banalisé pour les études génétiques.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

L'analyse RFLP a porté d'une part, sur des génotypes très différents à plusieurs titres (a) et d'autre part, sur une quarantaine d'individus issus d'une même population **monomorphe** pour les gènes *Adh* (b).

a) Les 17 génotypes choisis diffèrent selon plusieurs critères :

— Origine géographique : les plantes sont, pour la plupart, originaires d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique de l'Est. Les plantes originaires d'Afrique de l'Ouest ont été collectées lors de prospections **ORSTOM-IBPGR**, celles qui proviennent d'Afrique de l'Est l'ont été par Harlan et Combes. Le génotype chinois a été fourni par **Pernès** et **23DB** par Hanna.

— Compartiment du complexe d'espèces : il s'agit pour la plupart de mils cultivés, mais également de mils sauvages et d'un mil intermédiaire.

— Consanguinité : le nombre de cycles d'autofécondation varie de 1 à 7.

— Profil enzymatique : chez le mil, 2 gènes *Adh* ont été mis en évidence (**Banuet-Bourrillon** et Hague, 1979). Les profils obtenus par électrophorèse de protéines pour le gène *Adh* 1 sont de trois types : *slow*, *fast*, *superfast*, déterminés en fonction de la distance de migration dans le gel (Schwartz et Endo, 1966). Pour le gène *Adh*2, les 17 génotypes sont homozygotes *fast*.

Le tableau 1 résume ces différentes caractéristiques (chaque génotype est représenté par une plante) :

b) La population précoce 362, analysée par RFLP, a été collectée au Nord-Est du Burkina Faso dans la région de **Gorom**. Cette population a été choisie car toutes les plantes analysées présentent un profil enzymatique homozygote pour *Adh* (allèle *fast*).

Méthodes d'analyses moléculaires

Extraction : 10 µg d'ADN total sont extraits à partir de 0,2 g de feuilles selon une méthode de **minipréparation** du DNA au phénol et à l'**isopropanol** dérivée de celle de **Dellaporta** (1983) (Burr, comm. pers.).

Digestion enzymatique : 1 µg d'ADN de chaque échantillon est digéré, à une température définie, par 5 unités des 7 enzymes de restriction suivantes : **Bel** I à 50 °C, **Bst**E II à 65 °C, **Bam** H I, **Eco**R I, **Eco**R V, **Hind** III et **Bgl** II à 37 °C. La **spermidine** 4 mM assure des digestions plus complètes qui durent au minimum 5 heures.

Electrophorèse et transfert : les électrophorèses sont réalisées sur des gels **d'agarose** 0,6 % dans du tampon 40 mM Tris Acétate pH 8, 10 mM EDTA. Les techniques de préparation du transfert sont celles utilisées par Burr (1988). Le transfert capillaire s'effectue en une nuit dans du 20 SSC sur une membrane **Hybond** Nylon selon la méthode de Southern (1975). Les filtres sont ensuite lavés et séchés 2 heures à 80 °C.

Hybridation : les méthodes de **préhybridation**, d'hybridation et de rinçage sont dérivées de celles de **Klessig** et Berry (1983) : la **préhybridation** (4 heures) et l'hybridation (42 heures) se font en sacs scellés, placés dans un bain marie

à 42 °C. Pour des blots de 13 x 15 cm, 5 ml de liquide de préhybridation et 2 ml de liquide d'hybridation sont nécessaires. La sonde est un clone cDNA *Adh 1* de maïs : pZML 793 de 1952 pb (Dennis et al., 1984). Seul l'insert *Adh* est marqué au "P" : après digestion par Pst I et migration sur un gel d'agarose à 1 %, l'insert est purifié sur Biotrap.

Le marquage se fait par random-priming à une activité spécifique de 0,5 à 2 x 10⁶ cpm/ µg (Feinberg et Vogelstein, 1983). Après 6 rinçages de 15 mn chacun — 3 rinçages à température ambiante dans du 2 SSC suivis de 3 autres rinçages à 53 °C dans du 0,1 SSC 0,1 % SDS, les filtres sont exposés, à l'intérieur de cassettes à écrans intensificateurs, à des films autoradiographiques pendant 4 jours à moins 80 °C.

Résultats et discussion

Profils RFLP des différents génotypes

Dix sept génotypes (tableau 1) ont été analysés avec 4 enzymes de restriction : BstE II, EcoR I, Hind III et Bgl II. Quel que soit l'enzyme de restriction utilisé, un très grand nombre de profils est observé : de 4 (pour EcoR I) à 11 (pour Hind III). De même, le nombre de bandes par profil est également élevé (jusqu'à 7). Le polymorphisme observé s'avère donc très important. Un résultat similaire a été observé au niveau du gène *Adh 1* du maïs (Johns et al., 1983).

Le haut niveau de bandes observées, pour toutes les enzymes utilisés, est révélateur d'une famille multigénique. Des analyses isozymiques ont mis en évidence la présence de 2 gènes *Adh* chez le mil : *Adh1* et *Adh 2* (Banuett-Bourrillon et Hague, 1979). La sonde de maïs, hétérologue, hybride certainement les 2 gènes de mil. En effet, il existe de grandes homologies entre les gènes *Adh*, aussi bien au sein d'une même espèce qu'entre espèces différentes (Llewellyn et al., 1987 ; Trick et al., 1988 ; Xie et Wu, 1989).

Les plantes sauvages (Molli et 968) présentent des profils différents de ceux des plantes cultivées avec des bandes qui leurs sont spécifiques. Le génotype intermédiaire (1041) possède également son propre profil pour les enzymes Bgl II et Hind III.

Les différents profils RFLP observés sont compatibles avec les trois classes isozymiques du gène *Adh 1*, *slow* (S), *fast* (F) et *superfast* (C) (les 17 génotypes analysés sont homozygotes *fast* pour *Adh2*) :

- les plantes *Adh1-S* (M et 990) ont toujours le même profil RFLP. Il en est de même pour les 2 génotypes *Adh1-C* (1091 et 1268).
- Les génotypes *Adh1-F* présentent différents profils RFLP qui se distinguent cependant de ceux des plantes des deux autres classes isozymiques (*Adh1-S* et *Adh1-C*). Notons que le génotype enzymatique *fast* — le plus représenté dans les populations de mil — constitue la classe d'effectif la plus élevée de notre étude (13 génotypes sur 17).

Le génotype 23DB constitue une exception : ce génotype, isozymiquement *ADH1-F*, possède des profils RFLP identiques à ceux des plantes de type

Tableau 1 : Répartition des géotypes selon leur origine géographique et leur profil enzymatique.
 La lettre figurant entre parenthèses représente le type cultivé (C), sauvage (S) ou intermédiaire (I),
 le chiffre mentionné à la suite de cette lettre indique le nombre de cycles d'autofécondations.

PROFIL ENZYMATIQUE	ORIGINE GEOGRAPHIQUE									
	Afrique de l'Ouest			Afrique de l'Est			Autre origine			
SLOW	Massue	(C,4)	Sénégal	990	(C,1)	Soudan				
FAST	Ligui	(C,3)	Tchad	1041	(I,1)	Soudan	Chinois	(C,1)	Chine	
	Tiotandé	(C,3)	Sénégal				23 DB	(C,3)	USA	
	M x T	(C,7)	Sénégal				Drôo	(C,4)	Tunisie	
	Mollissimum	(S,5)	Mali							
	781	(C,1)	Mali							
	968	(S,1)	Mali							
	1719	(C,1)	Burkina Faso							
1746	(C,1)	Burkina Faso								
1732	(C,1)	Burkina Faso								
SUPERFAST				1268	(C,1)	Tanzanie				
				1091	(C,1)	Kenya				

ADH1-S pour 3 des 4 enzymes de restriction utilisés (**BstE II**, **EcoR I** et **Bgl II**). Le profil **Hind III** est spécifique de cette lignée.

Il est également intéressant de noter la présence de bandes communes entre les génotypes *slow* (et aussi **23DB**) et les génotypes sauvages (de type *fast*).

Les génotypes **T** et **MxT** présentent toujours des profils identiques quel que soit l'enzyme utilisé. Il faut remarquer que ces 2 génotypes montrent au niveau du gène **Adh 1** de grandes similarités (même profil enzymatique de type *fast* et profils de restriction identiques) alors que la sélection, de type **SSD**, dans la création de la lignée **MxT** s'est faite pour la ressemblance avec **Massue** (**Sarr**, 1987).

Les différences géographiques paraissent moins influencer sur les groupes obtenus par **RFLP** que les différences de profils enzymatiques. Cependant, l'Afrique de l'Est n'est représentée que par 4 génotypes contre 10 pour l'Afrique de l'Ouest.

Il ne semble pas exister de relation entre le nombre de bandes révélées par **RFLP** et le niveau de consanguinité des génotypes. La comparaison des profils **RFLP** d'un même génotype à différents niveaux de cycles d'autofécondation permettrait de mieux comprendre ces phénomènes.

Nous avons utilisé un logiciel « **RESTSITE** » (**Nei** et **Miller**, 1990) qui permet la construction d'arbres phylogénétiques à partir de données **RFLP** (sites de restriction ou fragments de restriction).

Dans notre cas, les données considérées sont des fragments de restriction. Pour un individu donné, et pour chaque couple sonde/enzyme, les différents fragments de restriction sont notés sous la forme de leurs poids moléculaires respectifs. Les distances génétiques sont estimées par la méthode de **Nei** (1987). Les dendrogrammes sont réalisés selon l'analyse **UPGMA** (**Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean** de **Sneath** et **Sokal**, 1973).

L'analyse du dendrogramme (Fig. 1) confirme les résultats discutés précédemment, c'est-à-dire que les données **RFLP** sont cohérentes avec les données isozymiques. On constate que :

- **Molli** est manifestement très distant des autres génotypes,
- trois génotypes d'origine très diverse **Ligui**, **Drôo** et **Chinois** sont très rapprochés.

Analyse de la population monomorphe HV 362

Quarante-huit individus ont été analysés par **RFLP** après digestion de leur ADN par **EcoR I** (A), **Hind III** (B), **BstE II** (C) et **EcoR V** (D) (figure 2). Quel que soit l'enzyme utilisé, le nombre élevé de bandes observées (5 à 8) révèle bien l'hybridation des 2 gènes **Adh** de mil par la sonde de maïs.

Une douzaine de profils différents est obtenue pour chaque enzyme de restriction, à l'exception de **EcoR I** qui présente seulement trois profils distincts. Cela illustre bien la nécessité de tester divers enzymes de restriction lors des analyses **RFLP**, le polymorphisme révélé étant différent selon l'enzyme utilisé.

La technique **RFLP** nous permet donc de détecter un polymorphisme beaucoup plus important que par la technique d'électrophorèse enzymatique.

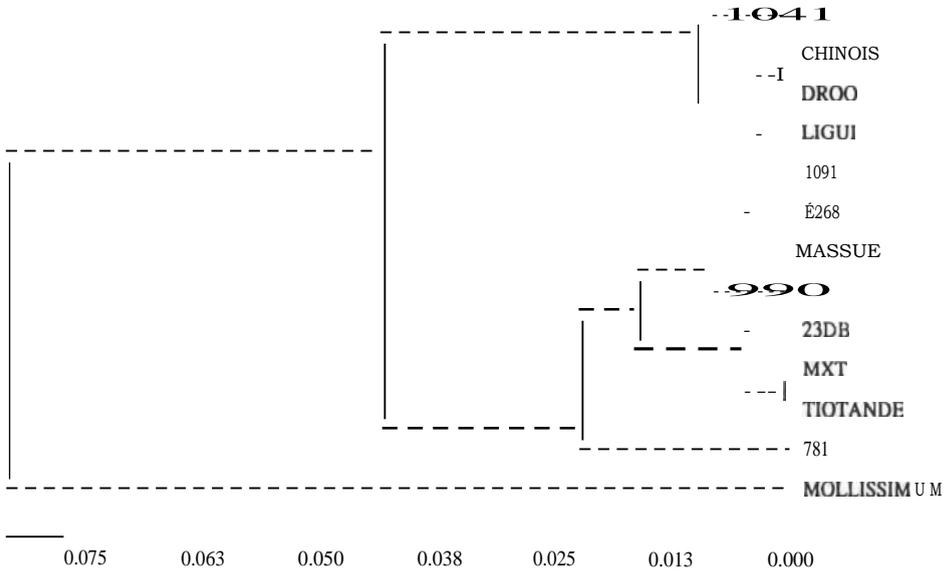


Fig. 1. — Dendrogramme « RESTSITE » (Nei et Miller, 1990).

Pour les trois enzymes de restriction qui génèrent de nombreux profils (11 à 14), l'effectif de la majorité des classes de profil est très faible (un à trois individus), ce qui interdit toute démarche statistique rigoureuse.

Dès lors, à défaut, nous avons établi et comparé les « cartes d'identité » des différents individus. La carte d'identité d'un individu comporte les profils de restriction de cet individu pour les différents enzymes de restriction. Sur les 48 individus étudiés, 38 présentent des cartes d'identité complètes pour les 4 enzymes de restriction.

Il a semblé intéressant de tenter d'associer les bandes obtenues avec différents enzymes de restriction, chez un même individu. Etant donné que **EcoR I** présente un faible nombre de profils, nous avons divisé les individus en trois classes :

- 1^{re} classe : individus ayant la bande 1 pour **EcoR I**,
- 2^e classe : individus ayant les bandes 1 et 2 pour **EcoR I**,
- 3^e classe : individus ayant la bande 2 pour **EcoR I**.

Puis, pour chaque individu, nous avons comparé les bandes obtenues avec l'un des trois enzymes de restriction (**EcoR V**, **Hind III** et **BstE II**) avec les bandes obtenues avec **EcoR I**. La figure 3 présente le pourcentage d'individus des trois classes de profils pour **EcoR I** qui possède une bande « X » pour **Hind III** (graphique 1), **EcoR V** (graphique 2) et **BstE II** (graphique 3).

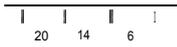
Remarque : le pourcentage cumulatif est supérieur à 100 car un individu donné peut posséder plusieurs bandes pour chaque enzyme.

Les bandes obtenues avec **EcoR I** paraissent associées avec certaines bandes obtenues avec les autres enzymes de restriction :

- **Hind III** : — les bandes 2 et 8 semblent associées avec la bande 2 de **EcoR I**,
- la bande 5 semble associée avec la bande 1 de **EcoR I**.

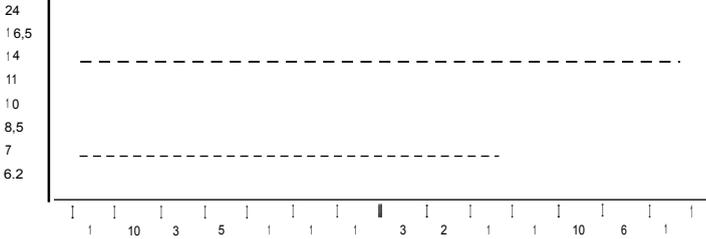
PM (Kb)

21
13,5



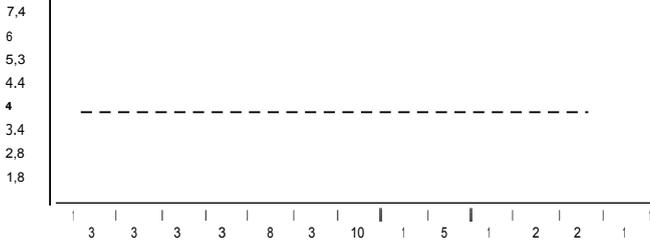
EcoR É : 40 individus répartis en 3 profils sur 2 niveaux de bandes
Non représenté : 3 bandes communes (poids moléculaires ± 0,5 ; 1 ; 1,6 Kb)

PM (Kb)



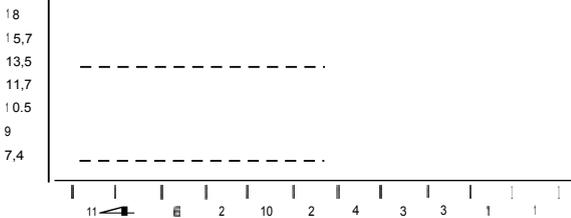
Hind III : 46 individus répartis en 4 profils sur 8 niveaux de bandes

PM (Kb)



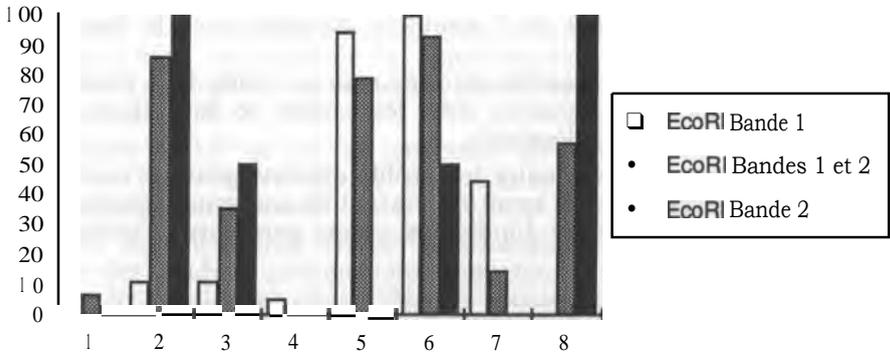
BstE II : 45 individus répartis en 13 profils sur 8 niveaux de bandes

PM (Kb)

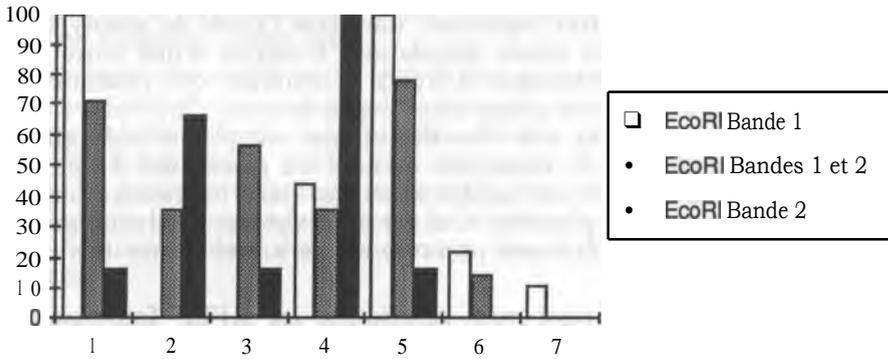


EcoR V : 47 individus répartis en 1 profils sur 7 niveaux de bandes

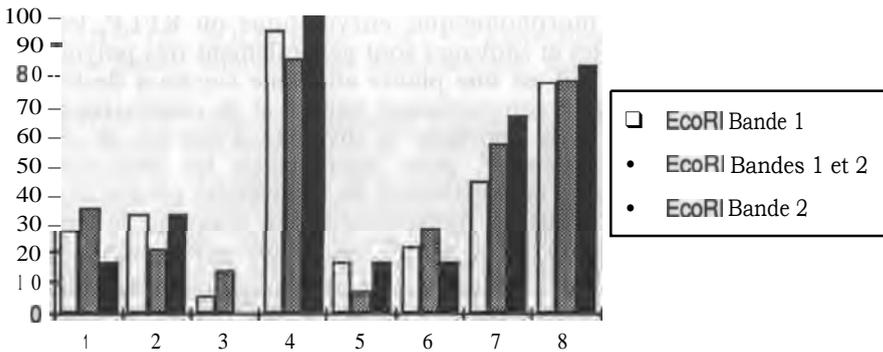
Fig. 2. — Profils **Adh** de la population **monomorphe** HV 362.



Graphique 1 : bandes Hind III



Graphique 2: bandes EcoR V



Graphique 3 : bandes BstE II

Fig. 3. — Pourcentages d'individus (en abscisses) des 3 classes de profils pour *EcoRI* possédant des bandes pour Hind III, *EcoR V* et *BstE II* (en ordonnées).

- EcoR V** : — les bandes 1 et 5 semblent associées avec la bande 1 de **EcoR I**,
— la bande 2 semble associée avec la bande 2 de **EcoR I**.
- BstE II** : — aucune association entre les bandes de **BstE II** et celles de **EcoR I** n'est décelable.

Les corrélations observées entre les profils obtenus peuvent traduire une similitude par descendance. Il serait intéressant de confirmer ces résultats en testant un plus grand nombre d'individus, ce qui permettrait l'utilisation de calculs statistiques.

Conclusion

L'étude des fragments de restriction au niveau du gène **Adh** chez le mil révèle un polymorphisme très important, tant dans l'étude de génotypes très différents qu'au sein d'une même population. L'emploi d'une autre sonde (sonde **BNL 15-18** de la banque **B. Burr**) a confirmé ces résultats (non publié). Le fait d'utiliser une sonde hétérologue et donc d'hybrider 2 gènes, nous a conduit à observer une diversité et une complexité plus grandes, dues à l'accumulation de la variabilité existant au niveau des 2 loci. L'explication du grand nombre de bandes observées par l'hybridation de deux loci est minimale et il est plausible d'imaginer l'existence de **pseudogènes**. Il apparaît toutefois que la diversité observée est de toutes façons très importante.

Dans le domaine des ressources génétiques, les **RFLP** fournissent un marquage très précis : des individus, tous semblables entre eux par électrophorèse de protéines, présentent en fait, par une autre méthode, une très grande variabilité. De la même façon que l'utilisation des techniques enzymatiques a permis de révéler une diversité génétique différente de celle observée à l'aide des marqueurs morphologiques, l'emploi des **RFLP** met en évidence un polymorphisme caché.

Que ce soit au niveau morphologique, enzymatique ou **RFLP**, les populations de mil traditionnelles et sauvages sont généralement très polymorphes. Ceci reflète le fait que le mil est une plante **alogame** sujette à de fréquents échanges génétiques entre le compartiment cultivé et le compartiment sauvage. Ainsi, que ce soit pour apprécier la diversité d'une ou de plusieurs populations ou, plus globalement, pour appréhender les phénomènes de domestication par analyse de la distribution de la diversité génétique, l'étude d'un grand nombre d'individus est indispensable. En témoigne le très grand polymorphisme **RFLP** découvert au sein d'une même population.

La technique des **RFLP** étant maintenant maîtrisée et le degré de variabilité existant chez le mil ayant pu être apprécié, différentes perspectives se présentent dorénavant. A très court terme, il apparaît ainsi envisageable de rechercher des marqueurs permettant de suivre l'évolution de petites populations expérimentales de type **F2** ou **backcross**, issues par exemple, de l'**introgression** de plantes sauvages dans des plantes cultivées. Ce suivi des **introgressions** permettra de bien comprendre comment sont contrôlées les recombinaisons entre formes cultivées et sauvages pour les différentes régions

génomiques. La compréhension de ces mécanismes est, notamment, très importante dans le cadre de la conservation dynamique des ressources génétiques. L'élaboration d'une carte génétique **RFLP** de mil s'avère alors indispensable.

Une carte **RFLP** de mil est en cours de construction par l'équipe de M. Gale à Norwich (U.K.) et près d'une centaine de points est déjà cartographiée (voir posters).

L'utilité de telles cartes **RFLP**, en biologie végétale, aussi bien dans le domaine des études fondamentales que dans celui de l'amélioration des plantes a été développée dans différents articles (Soller et Beckmann, 1983 ; Beckmann et Soller, 1983 ; Burr *et al.*, 1983 ; Beckmann, 1986 ; Tanksley *et al.*, 1989). Des cartes de liaisons **RFLP** existent chez un nombre croissant d'espèces, les plus avancées concernant le maïs et la tomate (plus de 1 000 marqueurs) : le maïs (Helentjaris *et al.*, 1986 ; Burr *et al.*, 1988), la tomate (Helentjaris *et al.*, 1986 ; Bernatzky et Tanksley, 1986), la pomme de terre (Bonierbale *et al.*, 1988 ; Gebhardt *et al.*, 1989), le poivrier (Tanksley *et al.*, 1988), la laitue (Landry *et al.*, 1987), le riz (Mc Couch *et al.*, 1988 ; Wang et Tanksley, 1989), etc.

L'existence d'une telle carte chez le mil permettra, entre autres, le marquage par **RFLP** du syndrome de domestication groupe de gènes liés différenciant les plantes sauvages et cultivées (Rey-Herme 1982 ; Pernès, 1983, Joly-Ichenhauser, 1984) — le marquage de différents gènes « utiles » comme les gènes de résistance aux maladies et aux stress environnementaux et également le développement de la sélection assistée par marqueurs ou SAM, notamment dans des programmes d'amélioration intégrant les formes sauvages.

Bibliographie

- BANUETT-BOURRILLON F., HAGUE D.R., 1979 — Genetic analysis of alcohol dehydrogenase isozymes in pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Biochem. Genet.*, 17 : 537-551.
- BECKMANN J.S., SOLLER M., 1983 — Restriction fragment length polymorphisms in genetic improvement : methodologies, mapping and costs. *Theor. Appl. Genet.*, 67 : 35-43.
- BECKMANN J.S., 1986 — Restriction fragment length polymorphism and genetic improvement of agricultural species. *Euphytica*, 35: 111-124.
- BERNATZKY R., TANKSLEY R.D., 1986 — Toward a saturated linkage map in tomato based on isozymes and random cDNA sequences. *Genetics*, 112: 887-898.
- BONIERBALE M.W., PLAISTED R.L., TANKSLEY S.D., 1988 — RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics*, 120: 1095-1103.
- BURR B., EVOLA S.V., BURR F.A., BECKMANN J.S., 1983 — The application of restriction fragment length polymorphisms to plant breeding. In Setlow JK, Hollaender A (eds), *Genetic engineering principles and methods*, vol 5. Plenum Press, New-York, London, pp 45-59.
- BURR B., BURR F.A., THOMPSON K.H., ALBERTSON M.C., STUBER C.W., 1988 — Gene mapping with recombinant inbreds in maize. *Genetics*, 118: 519-526.

- DELLAPORTA S.L., WOOD J., HICKS J.B., 1983 — A plant DNA minipreparation : version II. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 1: 19-21.
- DENNIS E.S., GERLACH W.L., PRYOR A.J., BENNETZEN J.L., INGLIS A., LLEWELLYN D., SACHS M. M., FERL R.J., PEACOCK W.J., 1984 — Molecular analysis of the alcohol dehydrogenase (Adh I) gene of maize. *Nucleic Acids Res.*, 12: 3983-4000.
- FEINBERG A.P., VOGELSTEIN B., 1983 — A technique for radiolabelling DNA restriction endonuclease fragments to high specific activity. *Anal. Biochem.*, 132: 6-13.
- GEBHARDT C., RITTER E., DEBENER T., SCHACHTSCHABEL U., WALKEMEIER B., UHRIG H., SALAMANI F., 1989 — RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theor. Appl. Genet.*, 78 : 65-75.
- HARLAN J.R., 1971 — Agricultural origins : centers and non centers. *Science*, 174 : 468-474.
- HELENTJARIS T., SLOCUM M., WRIGHTS S., SCHAEFER A., NIENHUIS J., 1986 — Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction fragment length polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.*, 72 : 761-769.
- JOHNS M.A., STROMMER J.N., FREELING M., 1983 — Exceptionally high levels of restriction site polymorphism in DNA near the maize Adh I gene. *Genetics*, 105 : 733-743.
- JOLY-ICHENHAUSER H., 1984 — Hérité du syndrome de domestication chez le mil *Pennisetum typhoides* : étude comparée de descendances (F2 et BC) issues de croisements entre plusieurs géneurs cultivés et spontanés. *Thèse de troisième cycle*, Université Paris XI Orsay, 121 p.
- KLESSIG D.F., BERRY J.O., 1983 — Improved filter hybridisation method for detection of single copy sequences in large eukaryotic genomes. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 1: 12-18.
- LANDRY B.S., KESSELY R.V., FARRARA B., MICHELMORE R.W., 1987 — A genetic map of lettuce (*Lactuca saliva* L.) with restriction fragment length polymorphism, isozyme, disease resistance and morphological markers. *Genetics*, 116: 331-337.
- LLEWELLYN D.J., FINNEGAN E.J., ELLIS J.G., DENNIS E.S., PEACOCK W.J., 1987 — Structure and expression of an alcohol dehydrogenase 1 gene from *Pisum sativum* (et « Greenfeast »). *J. Mol. Biol.*, 195 : 115-123.
- MC COUCH S.R., KOCHERT G., YU Z.H., WANG Z.Y., KHUST G.S., COFFMAN W.R., TANKSLEY S.D., 1988 — Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor. Appl. Genet.*, 76 : 815-829.
- NEI M., 1987 — *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- NEI M., MILLER J.C., 1990 — A simple method for estimating average number of nucleotide substitutions within and between populations from restriction data. *Genetics*, 125: 873-879.
- PERNÈS J., 1983 — La génétique de la domestication des céréales. *La Recherche*, 14 : 910-919.
- PILATE-ANDRÉ S., SANDMEIER M., TOURÉ A., PERNÈS J., 1986 — Evaluation du polymorphisme enzymatique des mils pénicillaires (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.) de l'Afrique de l'Ouest. *Colloque National du CNRS : Biologie des populations*, Lyon : 352-356.
- REY-HERME C., 1982 — Les relations génétiques entre les formes spontanées et cultivées chez le mil (*Pennisetum* sp.). *Thèse de troisième cycle*, Université Paris XI Orsay, 112 p.

- SARR A., 1987 — Analyse génétique de l'organisation reproductive du mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb). Implications pour son amélioration et la gestion des ressources génétiques. *Thèse d'État*, Université Paris XI Orsay, 189 p.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R., 1973 — *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman. San-Francisco. p. 230-234.
- SOLLER M., BECKMANN J.S., 1983 — Genetic polymorphism in varietal identification and genetic improvement. *Theor. Appl. Genet.*, 67 : 25-33.
- SOUTHERN E.M., 1975 — Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. *J. Mol. Biol.*, 98 : 503-517.
- SCHWARTZ D., ENDO T., 1966 — Alcohol dehydrogenase polymorphism in maize, simple and compound loci. *Genetics*, 53 : 709-715.
- TANKSLEY S.D., BERNATZKY R., LAPITAN N.L., PRINCE J.P., 1988 — Conservation of gene repertoire but not gene Order in pepper and tomato. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 85 : 6419-6423.
- TANKSLEY S.D., YOUNG N.D., PATERSON A.H., BONIERBALE M.W., 1989 — RFLP mapping in plant breeding : new tools for an old science. *Bio/techno*, 7 : 257-264.
- TRICK M., DENNIS E.S., EDWARDS K.J.R., PEACOCK W.J., 1988 — Molecular analysis of the alcohol dehydrogenase gene family of barley. *Plant Mol. Biol.*, 11 : 147-160.
- XIE Y., WU R., 1989 — Rice alcohol dehydrogenase genes : anaerobic induction, organ specific expression and characterisation of cDNA clones. *Plant Mol. Biol.*, 13 : 53-68.