Influence du milieu et du génotype sur le caractère isomature chez le tournesol (*Helianthus annuus* L.)

Liu GONG-SHE & Patrice LECLERCQ (*)

Department of Plant Morphology, Institute of Botany-Academia Sinica, Beijing-Chine

() I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, F 86600 Lusignan*

RÉSUMÉ

Le caractère isomature présente un intérêt agronomique certain (productivité et précocité). Il est cependant soumis à une pénétrance incomplète et à une hérédité dans l'ensemble dominante, avec effet maternel. Le milieu joue un rôle dans le taux de pénétrance et, spécialement, les conditions de milieu qui ont prévalu dans la génération précédente (serre ou champ). Le contexte génétique joue aussi un rôle dans le taux d'isomatures en F1.

Mots clés additionnels : *Pénétrance incomplète, effet maternel, contexte génétique.*

SUMMARY

Influence of environment and heredity on the Y-branched character in sunflower (Helianthus annuus L.).

The « Y-branched » character was found agronomically valuable (productivity and earliness). It was generally dominant but with a maternal effect. The expression of the « Y-branched » genes was not complete. Cultural condition, physiological state of achenes and genetic background played a part in this incomplete penetrance.

Additional key words : *Incomplete penetrance, maternal effect, genetical background.*

I. INTRODUCTION

La définition du caractère isomature ou « Y-branched » (BRIGHAM & KEITH YONG, 1980) a déjà été donnée (LECLERCQ, 1984) comme étant la présence de 2 ou plusieurs capitules fleurissant et mûrissant en même temps sur une plante. Ce phénomène a fait l'objet de très peu de publications. Dans cet article, nous présenterons certains résultats récents. Potentiellement, la présence de 2 capitules sur une même plante pourrait améliorer la précocité de récolte (capitules plus petits séchant plus vite) et le rendement, sans qu'on puisse espérer, toutefois, un rendement doublé.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

La lignée WJR provenant d'U.R.S.S. présente le caractère isomature. Depuis sa réception en France en 1977, elle a subi 7 générations d'autofécondation. Les

akènes provenant d'autofécondations sont utilisés pour étudier l'influence du milieu sur l'expression du caractère isomature. Nous avons utilisé 50 plantes F7 descendant de la même plante F6. 14 lignées normales sont croisées avec WJR pour étudier l'influence du contexte génétique. Les travaux principaux ont été effectués à la Station d'Amélioration des Plantes I.N.R.A. à Clermont-Ferrand de 1983 à 1985.

III. RÉSULTATS

A. Intérêt agronomique

En 1985, nous avons choisi, sur la même ligne de la lignée WJR, des plantes isomatures et des plantes normales de même génotype. Pour constituer des couples nous avons mis un sac de papier sur chaque capitule après la fécondation libre pour le protéger des oiseaux. On mesure la productivité et l'humidité pour

chaque plante après la récolte. Les résultats (tabl. 1) montrent que les plantes isomatures sont plus productives que les normales et que les akènes issus de plantes isomatures contiennent moins d'eau (3,51 p. 100) que ceux provenant des plantes normales (7,72 p. 100).

B. Influence du milieu

1. L'implantation géographique

En 1984, on a fait 2 semis à partir d'un même capitule (WJR.R.I.4) : l'un à Montpellier, le 10 avril, l'autre à Clermont-Ferrand, le 12 avril (3 répétitions). Les résultats de ces essais sont donnés dans le tableau 2 : ainsi la proportion d'isomatures est statistiquement plus élevée à Clermont-Ferrand qu'à Montpellier. La cause de cette différence tient, soit à un paramètre climatique, soit aux conditions culturales.

2. La date de semis

En 1984, dans le même champ à Clermont-Ferrand, on a semé la même descendance, formée d'un mélange d'akènes issus de 15 capitules de WJR.R.I., à 3 dates différentes, le 10 avril, le 26 avril et le 7 mai. Les résultats figurent au tableau 3. Il existe une différence significative entre 1^{re} et 2^e date pour le taux de plantes isomatures ; le nombre de plantes isomatures pour la 3^e date ne diffère pas de celui des 2 premières.

TABLEAU 1

Intérêt agronomique du caractère isomature.
Agronomic value of the « Y-branched » character.

	Isomatures	Normales	Valeur t	Rapport isomature/normal
Productivité gramme/plante	49,67	37,08	7,049 **	1,34
Humidité en %	3,51	7,72	3,677 **	0,45

N.B. : ** Significative au seuil 1 %, effectif 90 couples.

TABLEAU 2

Effet du lieu de culture sur le taux d'isomatures.
Effect of growing site on the rate of Y-branching.

Observation Lieux	Nombre d'isomatures	Nombre de non isomatures	% d'isomatures	X ²
I.N.R.A. Montpellier	103	52	66,45	6,01
I.N.R.A. Clermont-Fd	76	17	81,72	

* Significative au seuil de 5 %.

TABLEAU 3

Effet de la date de semis sur le taux d'isomatures.
Effect of sowing date on the rate of Y-branching.

Observation Date de semis	1 ^{re} répétition	2 ^e répétition	Total	% isomatures	Test X ² (3)
10 avril	61 I (1) : 27 NI (2)	75 I : 23 NI	136 I : 50 NI	73,12	a
26 avril	50 I : 31 NI	38 I : 24 NI	88 I : 55 NI	61,54	b
7 mai	33 I : 12 NI	53 I : 20 NI	86 I : 32 NI	72,88	ab
Total	144 I : 70 NI	166 I : 67 NI	310 I : 137 NI	69,35	

(1) I : Isomature.

(2) NI : Non isomature.

(3) a, b : Les nombres affectés d'une même lettre ne sont pas significativement différents.

3. Le peuplement

En 1983, les deux peuplements (15 × 60 cm et 30 × 60 cm, soit respectivement 111 000 et 56 000 plantes/ha) n'ont pas montré de différence significative dans les proportions d'isomatures (tabl. 4).

4. L'origine des semences

A plusieurs reprises, pour un même génotype, nous avons comparé les plantes provenant d'akènes récoltés

TABLEAU 4

Influence du peuplement sur le taux d'isomatures.
Influence of plant density on the rate of Y-branching.

Peuplement	Nombre d'isomatures	Nombre de non isomatures	Total	% d'iso- somatures
15 × 60 cm	20	30	50	40,0
30 × 60 cm	7	12	19	36,8

en serre avec les plantes provenant d'akènes récoltés au champ. Les résultats montrent que les premières donnent moins d'isomatures que les secondes, et ceci, aussi bien au champ (tabl. 5) qu'au Phytotron (tabl. 6).

La culture ultérieure au champ utilisait un mélange de plusieurs capitules, alors que la culture au Phytotron utilisait la récolte d'un seul capicule. Les conditions au Phytotron étaient les suivantes :

- photopériode : 16 h de lumière par jour,
- humidité relative : 70 p. 100 arrosage automatique avec une solution nutritive (LOURTOUT, comm. pers.).

Ainsi, les conditions climatiques lors de la formation des akènes jouent un grand rôle dans la proportion d'isomatures dans la descendance. Il faut noter que les akènes récoltés en serre étaient plus petits (48,6 g/1 000 grains) que ceux récoltés au champ (80,8 g/1 000 grains).

C. Influence du génotype

L'étude de LECLERCQ (1984) avait établi la pénétrance incomplète et la dominance du caractère isomature. Cette étude n'avait pas permis de déceler une différence entre 2 F1 réciproques, à cause des faibles effectifs. Nous avons mis en évidence une différence entre F1 réciproques avec un net effet maternel, la F1 ayant l'isomature pour femelle donnant une plus forte proportion d'isomatures. De plus, si l'on examine différentes F1 entre lignées isomatures et lignées normales, la proportion d'isomatures change suivant la lignée parentale normale ; le contexte génétique a donc une influence sur l'expression du caractère.

1. Comparaison des F1 réciproques

Le tableau 7 montre que, pour 4 croisements sur 5, il y a une différence statistique entre F1 réciproques, avec plus de plantes isomatures quand le parent femelle est isomature.

2. Influence du contexte génétique

a) parent mâle isomature

Dans les croisements avec WJR comme parent mâle, le caractère isomature apparaît soit dominant (n° 3 et 4 (tabl. 8)), soit dominant partiel (n°s 1, 2, 6, 7, 8, 9, 10) soit récessif en F1 (3 CM 11 ♀ × WJR). De même, la F1 (3 CM 3 ♀ × WJR) est différente de la F1 (3 CM 11 ♀ × WJR) et de la F1 (PAJ1 × WJR).

b) parent femelle isomature

Il y a 4 F1 (n°s 5, 6, 7 et 8) sur 9 (tabl. 9) présentant le caractère isomature dominant et 5 présentant la dominance partielle (n°s 1, 2, 3, 4 et 9). Les n°s 1 et 2 sont différents dans les F1 ; de même pour les n°s 2 et 3, 4 et 5, 2 et 8.

Donc, la dominance du caractère isomature change avec les lignées normales qui possèdent des contextes génétiques différents.

3. Possibilité de sélection pour augmenter le pourcentage d'isomature

Avec un grand effectif, nous n'avons jamais trouvé 100 p. 100 d'isomatures depuis 1982 ; il existe pourtant une variabilité forte dans cette population ; le taux d'isomatures varie de 25 à 80 p. 100 pour des

TABLEAU 5

Influence des conditions de culture des plantes mères sur le taux d'isomatures de leurs descendance cultivées au champ et en serre.
Influence of cultural condition of mother plants on the rate of Y-branching in their offspring grown in the field or in the greenhouse.

Lieux de culture	Champ (1984)	Serre (1984-1985)	Champ (1985)	Total	% d'isomatures	Test X ² sur l'effet lieu de récolte
Lieux de récolte						
Au champ	45/ 85 (1)	30/55	466/911	541/1051	51,47	** (2)
En serre	2/232	1/18	63/369	66/ 619	10,66	**

(1) Nombre de plantes isomatures sur nombre total de plantes.

(2) ** Significatif au seuil 1 %.

TABLEAU 6

Influence des conditions de culture des plantes mères sur le taux d'isomatures de leurs descendance cultivées au phytotron.
Influence of cultural condition of mother plants on the rate of Y-branching in their offspring grown in a phytotron.

Condition de culture	17 °C	22 °C	17-22 °C	22-17 °C	Total	% d'isomatures	Test X ²
Semences récoltées en	Constante	Constante	Jour/Nuit	Jour/Nuit			
Serre	4/25 (1)	4/23	3/24	4/21	15/93	16,13	** (2)
Champ	14/23	14/22	11/21	16/21	55/87	63,22	**

(1) Nombre de plantes isomatures sur nombre total de plantes.

(2) Significatif au seuil 1 %.

TABLEAU 7
Influence des croisements réciproques.
Influence of reciprocal crosses.

Ligne et F ₁	Iso/Total	% d'isomatures	Statistique (1)	Année
WJR	91/194	47	a	1983 champ (2)
PAJ 1	0/130	0	b	
WJR × PAJ 1	48/ 83	58	a	
PAJ 1 × WJR	14/127	11	c	
WJR	44/ 83	53	a	1984 champ (2)
NR 1	0/182	0	b	
WJR × NR ₁	28/ 45	62	a	
NR ₁ × WJR	46/125	37	c	
WJR	178/366	49	a	1985 champ (2)
NR 2	0/217	0	b	
WJR × NR ₂	18/ 54	33	a	
NR ₂ × WJR	18/155	12	c	
WJR	93/136	68	a	1985 champ (2)
W 226612	0/127	0	b	
WJR × W 226612	26/ 40	65	a	
W 226612 × WJR	4/ 45	9	c	
WJR	46/150	31	a	1985 champ
Ha 41231	0/152	0	b	
WJR × Ha 41231	7/129	5	c	
Ha 41231 × WJR	1/47	2	bc	

(1) Les nombres affectés d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5 %.
(2) Influence de l'effet maternel.

TABLEAU 8
Effet de la lignée femelle sur le taux d'isomatures d'hybrides F₁ avec WJR.
Effect of the female line on the rate of Y-branching in F₁ hybrids with line WJR.

Génotype		WJR		Lignées femelles différentes × WJR				Test X ² entre WJR et F ₁
N°	Isomatures	% d'isomatures	Test X ² entre 10 N° (4)	Différent ♀	Isomatures total	% d'isomatures	Test X ² entre 10 N° F ₁ (4)	
1	22/ 32	69	a	EU ₁ ♀	55/130	42	a	* (2)
2	33/ 95	35	cd	EU ₂ ♀	10/ 55	18	cd	*
3	33/ 95	35	cd	3 CM3 ♀	14/ 41	34	abc	NS (1)
4	33/ 95	35	cd	3 CM6 ♀	8/ 36	22	bcd	NS
5	33/ 95	35	cd	3 CM11 ♀	0/ 60	0	f	** (3)
6	91/194	47	bc	PAJ 1	14/127	9	de	**
7	44/ 83	53	b	NR 1	46/125	37	ab	*
8	178/366	49	b	NR 2	18/155	12	de	**
9	93/136	68	a	W 226612	4/ 45	9	def	**
10	46/150	31	d	Ha 41231	1/ 47	2	ef	**

(1) NS = significatif ; (2)* = significatif au seuil 5 % ; (3)** = significatif au seuil 1 % ; (4) Les numéros suivis de la même lettre ne diffèrent pas au seuil 5 %.

descendances de plantes F7 issues de la même plante F6 et cultivées dans les mêmes conditions. Une corrélation significative (r = 0,48) a été observée entre

2 générations successives. L'utilisation de ce phénomène pourrait permettre d'augmenter le taux d'isomatures par la sélection.

TABLEAU 9

Influence de la lignée WJR et du parent mâle sur le taux d'isomatures.
Influence of line WJR and of male parent on the rate of Y-branching.

Lignées de WJR (x)				F ₁ (WJR femelles × parents mâles)				Test X ² entre WJR et FI
N°	Isomatures total	% d'isomatures	X ²	Parents mâles	Isomatures total	% d'isomatures	X ²	
1	46/ 82	56	ab	G 3787	4/ 22	18	cd	**
2	59/ 87	68	a	V 12	5/133	4	e	**
3	9/ 13	69	ab	V 14	5/ 43	12	cde	**
4	43/ 77	56	ab	DIVQ	10/ 38	26	c	**
5	91/194	47	b	PAJ1	48/ 83	58	b	NS
6	44/ 83	53	b	NR1	28/ 45	62	a	NS
7	178/366	49	b	NR2	18/ 54	33	b	NS
8	93/136	68	a	W 226612	26/ 40	65	a	NS
9	46/150	31	c	Ha 4123	7/129	5	de	*

(¹) NS = non significatif ; (²) * = significatif au seuil 5 % ; (³) ** = significatif au seuil 1 % ; (⁴) Les numéros suivis de la même lettre ne diffèrent pas au seuil 5 %.

D. Relation du caractère isomature avec la phyllotaxie et hérédité de la phyllotaxie

La phyllotaxie a été mesurée par 2 critères :

- nombre de feuilles par nœud,
- nombre de nœuds anormaux (au moins un verti-

cille ayant plus de 2 feuilles au même niveau de la plante).

Pour les 2 critères, le tableau 10 montre la relation entre le caractère isomature et la phyllotaxie. La phyllotaxie anormale s'exprime plus fortement que le caractère isomature. L'hérédité de la phyllotaxie mon-

TABLEAU 10

Hérédité de la phyllotaxie.
Inheritance of phyllotaxy.

Génotypes	Nombre de feuilles par nœud	NPNS (¹) total	% de plantes avec nœuds anormaux	Statistiques sur les nœuds anormaux (²)	% d'isomatures
WJR	3,17	95/120	79,17	a	68
W 2266121	2,03	1/ 31	3,23	b	0
F ₁ (WJR × 2266121)	2,79	25/139	64,10	a	65
F ₁ (W 2266121 × WJR)	2,30	12/ 43	27,91	c	9
WJR	2,91	97/137	70,80	a	31
Ha 41231	2,00	0/ 49	0	b	0
F ₁ (WJR × Ha)	2,48	53/122	43,44	c	5
F ₁ (Ha × WJR)	2,02	1/ 47	2,13	b	2
WJR	3,43	325/360	90,27	a	49
NR ₂	2,00	0/217	0	b	0
F ₁ (WJR × NR)	3,21	27/ 34	79,41	c	33
F ₁ (NR × WJR)	2,85	103/155	66,45	c	12
F ₂ (WJR × NR)	3,03	205/292	70,21	c	28
F ₂ (NR × WJR)	3,13	228/313	72,84	c	28

(¹) NPNS = nombre de plantes avec les nœuds anormaux.

(²) La même lettre indique qu'il n'existe pas de différence significative.

tre également un effet maternel pour les 2 premiers croisements. Cet effet maternel n'apparaît plus dans le croisement (NR $\times$ WJR) ; l'hérédité de la phyllotaxie est donc différente de celle du caractère isomature.

IV. DISCUSSION

On a mis en évidence, pour le caractère isomature, un ou plusieurs gènes dominants, un effet maternel, (ce qui obligera à utiliser un parent femelle isomature dans les hybrides commerciaux) et un taux de pénétrance toujours inférieur à 100 p. 100, variable en fonction du milieu.

Il se pose encore une question :

Pourquoi, deux plantes génétiquement identiques, cultivées dans le même milieu, côte à côte sur le même terrain, vont-elles présenter l'une, 2 capitules ou plus, l'autre un seul capitule ? Nous ne pouvons invoquer qu'un phénomène aléatoire : un événement se produit ou ne se produit pas, au niveau de l'apex. Si l'événement se produit, on aura 2 bourgeons apicaux qui vont se développer simultanément. Si l'événement ne se produit pas, on aura un seul bourgeon apical, donc un seul capitule. Il est certain que la phyllotaxie spé-

ciale (plus de 2 feuilles par verticille) est liée à l'apparition du caractère isomature, mais là encore, la relation n'est pas rigoureuse : parmi les plantes à phyllotaxie spéciale, certaines seront isomatures, d'autres non. La phyllotaxie spéciale a elle aussi une pénétrance incomplète, mais avec un taux supérieur au taux de pénétrance du caractère isomature.

Cette hétérogénéité phénotypique, avec un même génotype, sera-t-elle acceptable par le cultivateur ? Il est possible que oui, si on se réfère aux maïs prolifiques, chez lesquels la présence de 2 épis ne s'observe pas, en général, sur la totalité des plantes d'une même variété. En tout cas, le progrès en rendement et en précocité semble prometteur, sur le plan agronomique.

Cette pénétrance incomplète gouverne-t-elle d'autres caractères : rendement, ramification ordinaire (non isomature, c'est-à-dire avec floraison décalée dans le temps) ? C'est fort possible : pour s'en assurer, il faut vérifier que 2 plantes phénotypiquement différentes, cultivées dans le même milieu, sont génétiquement identiques (par l'observation de leur descendance d'autofécondation). C'est sans doute introduire l'aléatoire dans la sélection végétale mais pourquoi pas ?

Reçu le 8 octobre 1985.

Accepté le 14 septembre 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brigham R. D., Keith Yong, 1980. Inheritance of the « Y-branched » character in sunflower (*H. annuus*) and implication in breeding. *Novena Conf. int. GIRASOL*, p. 343-346, 1980. Torremolinos (Malaga-Espana).

Leclercq P., 1984. Etude sur l'hérédité du caractère isomature chez le tournesol. *Agronomie*, 4 (1), 101-104.