

L'herbe de Guinée

Michel Noirot

L'herbe de Guinée (*Panicum maximum* Jacq.) est une poacée pérenne cultivée comme plante fourragère dans les pays tropicaux (DEGRAS et DOUSSINAULT, 1969 ; GROF et HARDING, 1970 ; MCCOSKER et TEITZEL, 1975). Originaires de l'Afrique de l'Est, cette plante fait partie de la flore des savanes. Elle s'est disséminée, en suivant les voies du commerce maritime, en Afrique de l'Ouest, en Amérique du Centre et du Sud, ainsi que dans le Pacifique, en Australie, aux Philippines et au Vietnam. Elle s'est souvent comportée comme une rudérale dans ces pays, où elle a pénétré en suivant les routes. Son aire de répartition naturelle est limitée aux régions tropicales humides par le déficit hydrique annuel. En Côte d'Ivoire, ce déficit ne doit pas dépasser 600 millimètres (NOIROT *et al.*, 1986b).

L'herbe de Guinée, plante en C₄, est connue pour ses potentialités de rendement. Sa production de matière sèche répond linéairement à l'apport d'azote jusqu'à des doses de 600 unités par hectare et par an. Ses rythmes de coupe peuvent être très élevés : de 10 à 12 par an. Elle présente une forte teneur en matière sèche (18 à 23 %). Sa teneur en azote peut atteindre 3,4 % en période de croissance maximale (PERNES *et al.*, 1975 ; NOIROT *et al.*, 1986b). Elle est surtout exploitée pour l'élevage extensif ou semi-intensif (150 unités d'azote par hectare et par an), avec une production maximale de matière sèche de 30 tonnes par hectare et par an. Les potentialités de cette espèce fourragère lui permettent d'approvisionner un élevage intensif.

La plupart des accessions, dont les variétés cultivées, se reproduit par apomixie facultative (WARMKE, 1954). Avec ce mode de reproduction, les embryons se forment à partir de cellules du nucelle et donnent naissance à des plantes génétiquement identiques à la plante mère. Seuls quelques embryons issus de sexualité — d'où le terme d'apomixie facultative — produisent des plantes différentes appelées hors-type. L'apomixie permet de reproduire un génotype à grande échelle, sans perte de vigueur au cours des générations de multiplication (SAVIDAN, 1978). En revanche, elle limite la recombinaison aux rares plantes issues de sexualité. L'apomixie est pseudogame : la pollinisation est nécessaire pour le développement parthénogénétique de l'embryon (WARMKE, 1954).

L'avantage de l'apomixie pour la multiplication des variétés fourragères est longtemps resté inexploité, car les variétés apomictiques utilisées alors produisaient peu de graines (BOONMAN, 1971 ; HUMPHREYS, 1975). Les pâturages étaient installés essentiellement par éclats de souches. La mécanisation de la récolte avec l'emploi de la moissonneuse-batteuse conduisait à des rendements médiocres en graines, de l'ordre de 80 kilos par hectare, mais surtout à de faibles taux de germination, inférieurs à 20 %, selon les variétés et les lieux de production (NOIROT *et al.*, 1986a).

Dans les années 60 à 80, l'ORSTOM a réalisé des travaux sur la génétique et la sélection fourragère et, dans le cas de la sélection semencière, en collaboration avec l'IEMVT (Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, intégré actuellement au CIRAD). Ils ont abouti à d'importants progrès dans l'amélioration variétale, mais aussi dans la méthodologie d'amélioration. Cette réussite est fondée sur une bonne connaissance de l'organisation évolutive, de la biologie de la reproduction et de la diversité génétique de l'espèce. Le Brésil, avec l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), a bénéficié des retombées les plus marquantes de ces travaux en terme de surfaces installées, au cours des années 80.

L'organisation évolutive

La structure et la diversité du complexe des *Maximae*

P. maximum appartient au complexe agamique des *Maximae* (COMBES, 1975 ; PERNES, 1975). Ce complexe comprend trois espèces, *P. maximum*, *P. infestum* et *P. trichocladum* (planche XIV, 1 et 2).

LES COMPARTIMENTS ET LES FLUX GÉNIQUES

Deux prospections ont été réalisées par l'ORSTOM dans les savanes naturelles du Kenya et de la Tanzanie en 1967 et 1969. Elles ont concerné essentiellement l'espèce *P. maximum*, qui comprend deux compartiments (COMBES et

PERNES, 1970). Le premier renferme 93 % des plantes collectées. Il est constitué de plantes apomictiques et polyploïdes — essentiellement des tétraploïdes ($2n = 4x = 32$) — et comprend aussi des formes hybrides entre *P. maximum* et les deux autres espèces. Le second compartiment, d'effectif nettement plus restreint, ne contient que des plantes sexuées et diploïdes ($2n = 16$).

Il existe des flux géniques entre ces compartiments : la tétraploïdisation récurrente permet le passage de gènes du compartiment sexué vers le compartiment apomictique, tandis que l'haploïdisation naturelle conduit à des flux géniques inverses (SAVIDAN et PERNES, 1982).

LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE

La diversité morphologique du compartiment apomictique est impressionnante (PERNES, 1975 ; CHAUME, 1985). Elle est particulièrement spectaculaire pour la taille des plantes, qui varie de 0,3 à 2 mètres, et de leurs organes — feuilles, tiges et inflorescences. D'autres caractères présentent aussi une forte variabilité. Le port de la plante est rampant à dressé. Les feuilles, fines à larges, sont retombantes à dressées ; leur surface est glabre ou couverte de poils, duveteuse ou non. La ramification de l'inflorescence et l'importance du verticille sont également variables. Les épillets ont une forme normale ou tossée ; leur pilosité varie et leur couleur est verte, jaune, rouge ou violacée.

Cette diversité ne se structure pas en groupes distincts (CHAUME, 1985). Cependant, des types morphologiques ont été arbitrairement définis et certains ont une signification biologique réelle. C'est le cas des types C, d'origine interspécifique, dont les caractères morphologiques sont intermédiaires entre *P. maximum* et *P. infestum* (COMBES, 1975 ; PERNES, 1975).

La plus grande part de cette diversité se situe entre les populations, qui sont souvent monomorphes, même dans le centre de diversité. Cependant, quelques populations, comme celles de Meru-Embu et M'Gwakaethe au Kenya, formées par la juxtaposition de plusieurs types dont le type C, présentent un fort polymorphisme (PERNES, 1975).

La diversité morphologique du compartiment sexué est nettement moins importante et correspond au seul morphotype grand et glabre. Chacune des populations diploïdes est cependant caractérisable. Dans les régions à plantes sexuées, la diversité des plantes apomictiques voisines ne diffère pas de celle des plantes sexuées (PERNES, 1975).

LA DIVERSITÉ ENZYMATIQUE

La diversité génétique du compartiment diploïde sexué a été étudiée à partir de neuf systèmes enzymatiques (ASSIENAN *et al.*, 1993). Elle correspond à la diversité observée chez les plantes allogames et anémophiles par HAMRICK et GODT (1989). Les trois quarts des locus sont polymorphes : le nombre d'allèles par locus est de 2,4 en moyenne, avec près de 20 % d'allèles rares. La diversité enzymatique

individualise chaque population diploïde. La structure génétique du compartiment sexué mise en évidence avec les isoenzymes correspond à celle qui a été observée sur des caractères morphologiques. Les allèles spécifiques de *P. infestum* présentent de fortes distorsions de ségrégation. Leur présence dans ce compartiment, en dépit de leur forte contre-sélection, confirme l'existence de flux géniques continus qui proviennent du compartiment apomictique.

La diversité enzymatique du compartiment polyploïde apomictique est similaire à celle du compartiment diploïde sexué lorsque les allèles rares ne sont pas pris en considération. Elle devient légèrement supérieure lorsque ces derniers sont comptabilisés (ASSIENAN et NOIROT, 1995). Les allèles rares constituent 40% des allèles observés. Ils sont pour la plupart spécifiques des espèces voisines, *P. infestum* et *P. trichocladum*. Le polymorphisme des tétraploïdes apomictiques est maximal dans les populations où sont présents des types C et des diploïdes sexués. Il existe un continuum entre *P. infestum* et les diploïdes sexués de *P. maximum*.

Malgré cette diversité, aucun génotype quadruplex n'a été observé et un seul génotype triplex a été trouvé. Ainsi, l'association entre la polyploïdie et l'apomixie ne conduit pas à la multiplication des génotypes les plus hétérozygotes (ASSIENAN et NOIROT, 1995).

LA DIVERSITÉ PHÉNOLOGIQUE

La diversité phénologique a été évaluée en Côte d'Ivoire, à Man et à Adiopodoumé. Les deux localités diffèrent légèrement par la photopériode, mais surtout par l'intensité des pluies et leur répartition. La floraison est en moyenne nettement plus intense à Man en zone de savane arborée. Dans tous les cas, les sexués ne fleurissent qu'une seule fois par an, en octobre, de façon très homogène. Les apomictiques ont un comportement plus variable : certains fleurissent plus ou moins toute l'année, tandis que d'autres ne fleurissent qu'une ou deux fois. La floraison est toujours maximale en octobre, mais son intensité est très variable : certaines plantes ont quelques inflorescences, d'autres plusieurs centaines (NOIROT *et al.*, 1986a). Les variétés de taille réduite, à feuilles étroites et à petites inflorescences sont souvent plus précoces que les types à feuilles larges et à grandes inflorescences. La durée de la floraison varie de trois semaines à plus de deux mois.

Les modes de reproduction

L'APOMIXIE

L'apomixie chez *P. maximum* est un caractère au déterminisme génétique monogénique dominant (A). Toutes les plantes apomictiques et tétraploïdes étudiées sont hétérozygotes simplex Aaaa, tandis que les plantes sexués diploïdes sont homozygotes aa. Le traitement par la colchicine de ces plantes diploïdes donne des plantes tétraploïdes sexuées aaaa, qui peuvent être

fécondées par le pollen d'une plante apomictique. La moitié des hybrides obtenus est sexuée, l'autre est apomictique (SAVIDAN, 1982).

L'allèle d'apomixie devrait envahir les populations si aucun processus n'en limitait l'expansion (PERNES, 1975). Le croisement entre plantes apomictiques, possible grâce à la sexualité résiduelle, devrait donner naissance à des plantes AAaa, AAAa et AAAA. Or, aucune plante ayant plus d'un allèle A n'a été détectée chez les apomictiques naturels. Il existe deux types de dihaploïdes : des plantes sexuées, supposées aa, et des plantes stériles avec des sacs embryonnaires issus d'aposporie, supposées Aa (COMBES, 1975 ; SAVIDAN et PERNES, 1982). Le gène ou le groupe de gènes (linkat) gouvernant l'apomixie se transmet bien au niveau diploïde, mais ne peut s'y exprimer. L'hypothèse du dosage allélique expliquerait à la fois l'absence d'apomictiques naturels AAaa, AAAa et AAAA et la stérilité des dihaploïdes Aa (NOIROT, 1993).

L'AUTO-INCOMPATIBILITÉ

Tous les diploïdes sexués manifestent une auto-incompatibilité partielle ou complète alors que l'auto-incompatibilité ne s'exprime pas chez les apomictiques. Dans les descendances tétraploïdes de croisements entre plantes sexuées et plantes apomictiques, les hybrides sexués sont autocompatibles ou auto-incompatibles, mais tous les hybrides apomictiques sont autocompatibles. L'apomixie réprimerait les allèles d'auto-incompatibilité, évitant ainsi l'envahissement de la population apomictique par la stérilité mâle et sa disparition (NOIROT *et al.*, 1997).

L'ANDROMONOÉCIE

Les épillets de *P. maximum* sont constitués de deux fleurs dont l'une est toujours hermaphrodite. La seconde est soit vestigiale, chez les plantes hermaphrodites, soit mâle, chez les plantes andromonoïques. Lorsqu'elle existe, la seconde fleur s'ouvre de 1 à 5 jours après la première.

L'andromonoécie touche toutes les plantes diploïdes sexuées et seulement 50 % des plantes apomictiques. Elle est gouvernée par un seul gène ou groupe de gènes. Elle est récessive par rapport à l'hermaphroditisme. Les quelques hermaphrodites testés sont Hhhh et les andromonoïques hhhh.

La biologie florale

La biologie florale a été étudiée sur la variété ORSTOM C1, à Adiopodoumé et à Man, en Côte d'Ivoire.

DE L'INDUCTION FLORALE À L'ÉPIAISON

Les plantes de la variété C1 semées à la fin de mars, ce qui correspond au début de la saison des pluies à Adiopodoumé, présentent les premières manifestations

du développement floral à la mi-juillet. L'induction de la floraison des nouvelles talles dure un mois. Cela explique en partie l'étalement de la floraison sur plus de deux mois chez cette variété. Environ 95 % des talles sont induites à fleurir ; les talles végétatives restantes assurent la pérennité de la plante. L'apparition des premières talles épiées coïncide avec la fin de l'induction. Néanmoins, chez le clone 267, naturellement dispersé le long des routes près d'Adiopodoumé, l'induction des talles continue lors de l'épiaison (NOIROT et OLLITRAULT, 1992).

LA RAMIFICATION PANICULAIRE

Chaque talle fertile émet théoriquement une inflorescence tous les dix jours. Une panicule primaire apparaît à partir du deuxième nœud situé sous la panicule principale, le nœud A, puis une seconde panicule primaire à partir du nœud suivant, le nœud B (figure 1). Une panicule secondaire émerge ensuite sous la première panicule primaire, nœud C, puis une deuxième sous la seconde panicule primaire, nœud D. Ce processus de balancier entre les niveaux A et B est théoriquement infini. Il est à l'origine des vagues successives d'épiaison (NOIROT, 1991).

Dans la pratique, le nombre de panicules par talle fertile varie de 1 à 6. La configuration obtenue dépend de la vigueur de la talle et de l'équilibre entre

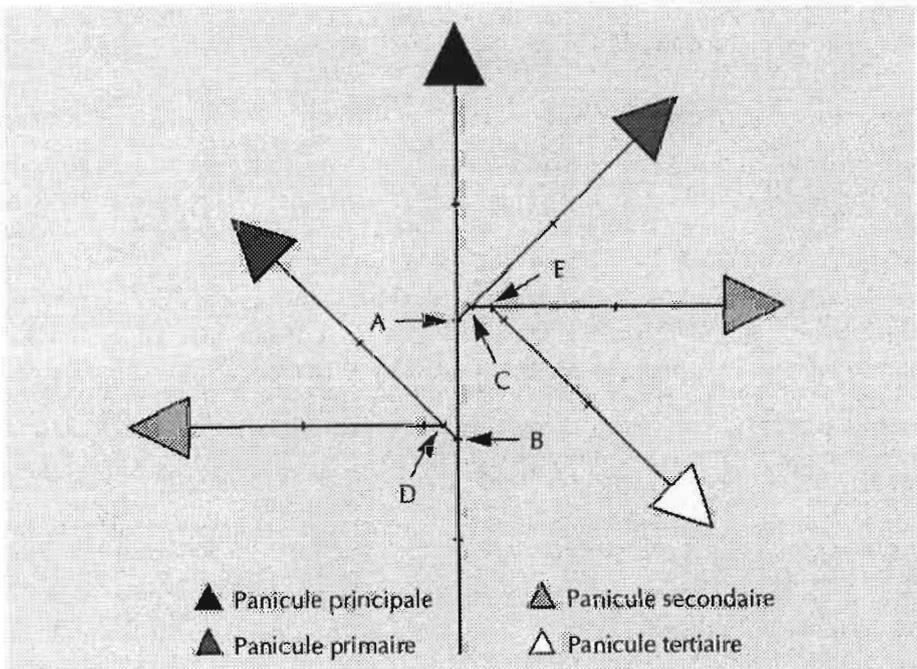


Figure 1. Représentation schématique du processus de ramification paniculaire chez la variété C1.

les nœuds A et B. Une moindre vigueur aboutit à un retard dans l'émission des panicules. Lorsque ce retard dépasse dix jours, la ramification s'interrompt. De même, un déséquilibre entre les nœuds A et B provoque l'arrêt de la ramification sur l'un des deux nœuds (NOIROT, 1991). La capacité à se ramifier est une caractéristique génotypique : elle est forte pour le type C et nettement plus réduite chez les diploïdes sexués.

L'ÉPIAISON

La première vague d'épiaison dure un mois, ce qui correspond à la durée nécessaire à l'induction des talles. Elle est suivie d'une deuxième vague, qui débute en moyenne douze jours plus tard, puis de vagues successives qui se chevauchent partiellement. L'épiaison se prolonge ainsi au-delà d'un mois, mais les vagues sont de moins en moins riches en panicules et de plus en plus aplaties (NOIROT et OLLITRAULT, 1992).

LA FLORAISON DE LA PANICULE

A la fin de la montaison, alors que la panicule est insérée dans la gaine, les différents racèmes sont repliés le long de l'axe. La position des épillets dans la gaine détermine le jour de leur floraison : les épillets d'un même secteur fleuriront le même jour. La floraison commence par les épillets situés en haut de la gaine et se propage de manière basipète. Pour un clone donné, la vitesse de propagation est constante et proportionnelle à la taille moyenne des panicules. C'est pourquoi la durée de la floraison d'une panicule est constante, de 7 à 9 jours, quel que soit le clone. Elle est légèrement inférieure à l'intervalle qui sépare l'épiaison de deux panicules d'une même taille, ce qui permet d'éviter la compétition entre elles (NOIROT, 1992).

Sur une panicule, le nombre quotidien d'épillets en fleur dépend de leur répartition dans la gaine avant qu'ils n'en sortent. Un seul processus morphogénétique détermine leur quantité et leur répartition. Ainsi, le nombre total d'épillets se trouve étroitement lié à la densité de ceux qui sont situés à mi-hauteur de la gaine avant l'exsertion. De plus, il existe une homothétie entre les petites et les grandes panicules, à l'intérieur d'un clone et entre les clones. Dans ces conditions, un doublement de la taille de la panicule multiplie par quatre le nombre d'épillets (NOIROT, 1992).

La connaissance de la répartition des épillets et de la vitesse de propagation de l'anthèse permet de prévoir un maximum de floraison 4 à 5 jours après l'apparition du premier épillet fleuri. Cette prévision est en accord avec les observations de WARMKE (1951, 1954) et de JAVIER (1970).

DE LA FLORAISON À L'ÉGRENAGE

La floraison, la sortie de la gaine et la maturation des graines ont été étudiées sur les panicules de quatre clones de *P. maximum*, à Man (NOIROT et OLLITRAULT,

1996). Ce sont des processus rapides — leur durée est inférieure à dix jours —, qui interviennent à des dates fixes et pour des durées constantes pour un clone donné. On observe deux types de comportement floral en fonction du pourcentage de fleurs qui évoluent jusqu'à la formation de la graine. Soit la floraison de la panicule affecte en sept à huit jours quasiment tous les épillets et la maturation des graines succède à la floraison sans la recouvrir ; 20 % des fleurs donnent alors des graines. Soit la floraison d'une panicule dure onze jours avec un pic floral moins intense et un certain nombre d'épillets restent fermés ; la floraison et la maturation des graines se recouvrent partiellement et seulement 5 % des fleurs donnent des graines. Cette amplitude de 5 % à 20 % concorde avec les valeurs données par WARMKE (1951) et correspond à celle d'une plante allogame et anémophile (SUTHERLAND, 1986).

L'égrenage se produit dès la maturité de la graine. En Côte d'Ivoire, les graines des variétés C1 et T58 acquièrent leur capacité germinative dans l'heure qui précède l'égrenage.

L'amélioration variétale

Les objectifs de l'amélioration

L'amélioration variétale porte à la fois sur la production fourragère et sur la production semencière.

LES OBJECTIFS POUR LA PRODUCTION FOURRAGÈRE

P. maximum est avant tout une graminée fourragère. Or, la phase reproductive, nécessaire à la multiplication de la variété, s'accompagne d'une diminution de la qualité du fourrage : l'apparition de tiges entraîne la diminution du taux de matière sèche et d'azote assimilable et l'augmentation du taux de refus au pâturage. L'objectif principal du sélectionneur est donc de réduire la durée de la phase reproductive au profit de la phase végétative.

D'autres critères de sélection dépendent de l'utilisation de la plante. Ainsi, les variétés consommées par les ovins sont généralement plus petites avec des talles plus fines que celles qui sont pâturées par les bovins. De plus, ces deux types d'élevage occupent des biotopes différents et demandent donc des variétés adaptées à chacun de ceux-ci. Chez les bovins, les objectifs divergent selon que l'on utilise *P. maximum* pour produire du lait ou de la viande. Enfin, si le fourrage est destiné à l'ensilage, sa teneur en matière sèche doit être relativement élevée.

Les objectifs diffèrent également selon qu'il s'agit d'améliorer des pâturages naturels ou de gérer des prairies artificielles. Dans le premier cas, on recherche des aptitudes à la compétition interspécifique et la résistance au feu. En culture extensive, la variété doit être rustique : les fluctuations environnementales,

climatiques et pédologiques ne doivent pas avoir une influence marquée sur son rendement. En revanche, en régime d'exploitation intensive, il faut un bon rendement de la transformation des apports hydriques et azotés en matière sèche. L'association avec une légumineuse requiert un bon équilibre entre les espèces, qui n'implique pas les mêmes qualités selon le type d'exploitation — pâture ou coupe, pour l'affouragement ou le foin. Dans le cas de la pâture, la surconsommation d'une espèce mieux appétable peut entraîner sa disparition au sein de l'association.

Les objectifs peuvent aussi dépendre du fait que la culture fourragère est secondaire par rapport à une autre culture. C'est le cas des exploitations sous cocotiers, mais aussi des cultures fourragères alternant avec les cultures maraîchères pour éliminer les nématodes du genre *Meloidogyne*.

LES OBJECTIFS POUR LA PRODUCTION SEMENCIÈRE

La production grainière n'est pas limitée par la production florale. Si toutes les fleurs étaient transformées en graines récoltables, la production semencière atteindrait 3 500 kilos par hectare et par an. L'obtention d'hybrides et leur sélection pour le rendement potentiel n'est actuellement plus un problème.

Le pourcentage de fleurs qui évoluent pour donner des graines constitue le premier caractère à améliorer. Dans le meilleur des cas, 20 % des fleurs produiront de la semence chez les plantes allopollinisées et anémophiles, pour un rendement potentiel de 700 kilos par hectare et par an. Les plantes andromonoïques assurent un surplus de production pollinique et ce n'est pas un hasard si les meilleurs hybrides et les clones naturels semenciers sont andromonoïques. Il est également possible de jouer sur la forme et la taille de la panicule afin d'améliorer l'efficacité de la pollinisation. Il est toutefois inutile d'espérer un taux de mise à graine de 90 %, sauf à transformer *P. maximum* en plante autogame stricte.

La synchronisation de l'épiaison constitue le deuxième objectif de l'amélioration pour la production semencière. L'ensachage ne permet de recueillir que 50 % des graines produites, soit 350 kilos par hectare et par an (planche XIV, 3). Cette faible proportion résulte de l'étalement de l'épiaison sur au moins un mois et de la maturation rapide, en sept à huit jours, qui s'accompagne d'un égrenage immédiat. La proportion est encore plus faible lors de la récolte à la moissonneuse-batteuse : 85 kilos par hectare et par an (planche XIV, 4). La synchronisation de l'épiaison étant indépendante de son intensité, une certaine amélioration est possible. Le choix des parents est ici très important et les croisements entre parents à épiaison groupée sont recommandés. On ne peut cependant pas espérer chez cette espèce pérenne une induction simultanée de toutes les talles pour aboutir à une épiaison groupée sur sept jours. La réduction de l'égrenage spontané devrait améliorer les rendements.

Le troisième objectif concerne l'amélioration qualitative des semences récoltées à la moissonneuse-batteuse. En effet, leur qualité germinative est médiocre en

Côte d'Ivoire, où l'on relève moins de 5 % de germination pour ces graines, contre 90 % pour les graines recueillies par ensachage. La baisse très importante du taux de germination n'est pas due à des effets mécaniques, mais au fait que les graines atteignent leur maturité physiologique dans les deux heures qui précèdent l'égrenage. Cependant, il existe des différences d'origine génétique entre les clones, qui rendent possible l'amélioration. L'aptitude à la germination dépend aussi largement de l'environnement : pour la variété T58 récoltée à la moissonneuse-batteuse, on a observé un taux de germination presque nul en Côte d'Ivoire alors qu'il était de 18 % au Brésil (Y. Savidan, comm. pers.).

Les bases de l'amélioration variétale

Les prospections réalisées par l'ORSTOM ont enrichi la diversité de la collection initiale, qui a été estimée à partir des caractères fourragers et semenciers. La découverte de plantes sexuées et les possibilités de croisement avec des plantes apomictiques ont ouvert la voie à l'amélioration génétique (PERNES *et al.*, 1975). La connaissance du déterminisme génétique de l'apomixie (SAVIDAN, 1982) a élargi la sélection clonale aux descendances issues d'hybridations. La probabilité d'apparition d'individus d'élite dépend de la variabilité des descendances. Elle a pu être estimée, de même que des paramètres génétiques comme l'héritabilité (CHAUME, 1985 ; NOIROT, 1987).

LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES ET LEUR CONSERVATION

A la suite des prospections, l'ORSTOM a entrepris, dès les années 60, de conserver les ressources génétiques de *P. maximum*. Deux modes de conservation ont alors été mis en place : la collection de plantes au champ et la collection de semences en chambre froide.

La collection installée à Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire, est un bon exemple de conservation et d'utilisation de la variabilité naturelle d'une espèce cultivée pérenne. Sa conception et son entretien minimisaient les risques d'érosion génétique. Chaque échantillon était représenté par une ligne de 20 plantes espacées de 0,5 mètre, tandis qu'une distance de 1 mètre séparait chaque ligne. Trois coupes par an (15 mars, 15 juillet et 15 novembre) tendaient à faire coïncider les rythmes biologiques — alternance des phases de repos et de développement végétatif et reproducteur — et les rythmes saisonniers — saison des pluies et saison sèche. Cette collection recevait chaque année, à la mi-novembre, une fertilisation phosphopotassique (50 kilos de phosphore par hectare et 100 de potassium). Elle bénéficiait, après chaque coupe, d'un apport azoté sous forme d'urée (50 kilos d'azote par hectare). Ces apports étaient associés à un sarclage manuel. Un tel entretien minimisait les pertes sur la ligne, même chez les clones les moins vigoureux : le taux moyen de mortalité des plantes après chaque coupe était inférieur à 2 %, et leur remplacement était assuré. Près de 800 génotypes ont ainsi été conservés jusqu'à la fin des années 80.

La collection comprenait deux groupes distincts quant à leur utilisation et à leur évolution. Le premier rassemblait 313 souches issues de prospections en Afrique de l'Est, au Kenya et en Tanzanie, dont 21 souches diploïdes et sexuées, 131 introductions originaires de différents instituts tropicaux de recherche fourragère et 8 clones représentatifs de la variabilité naturelle de l'espèce en Côte d'Ivoire. Le second groupe, ou collection de travail, était constitué de matériel végétal créé par croisements afin d'associer l'augmentation générale de la vigueur au maintien de la diversité. Il se décomposait en quatre sous-ensembles d'après la nature, l'origine et le devenir du matériel végétal : les hybrides diploïdes et sexués (97 clones), les hybrides tétraploïdes et sexués (89 clones), les hybrides tétraploïdes et apomictiques (87 clones) et un ensemble hétérogène de génotypes importants pour l'amélioration (polyploïdes artificiels, dihaploïdes, etc.).

La collection de base a permis de créer, dans les années 80, une banque de semences, qui est conservée par l'ORSTOM, en France. Elle comporte l'ensemble des souches apomictiques provenant de prospections et d'introductions et les semences produites par l'intercroisement des souches diploïdes issues de prospections ou des hybrides sexués tétraploïdes. Leurs graines sont actuellement conservées à une température de 5 °C et à 18 % d'humidité relative. Des doubles de cette collection de semences ont été déposés au CIAT, Centro Internacional de Agricultura Tropical, en Colombie, et à l'EMBRAPA, au Brésil (SAVIDAN *et al.*, 1989). De plus, une *core collection* constituée d'une cinquantaine de génotypes apomictiques représentatifs de la diversité a été transférée à l'ISRA (Institut sénégalais de recherches agricoles), au Sénégal. Les 21 clones sexués diploïdes originaux sont actuellement conservés en serre en France.

LA VARIABILITÉ NATURELLE UTILE

L'estimation de la diversité utile fait ressortir les caractères susceptibles d'être sélectionnés. Elle permet aussi de choisir les clones — sélection clonale — directement à partir du matériel prospecté et donne la valeur phénotypique de géniteurs potentiels.

Grâce à l'analyse de la variabilité naturelle, on peut décomposer un processus comme l'épiaison en quelques composantes indépendantes sur lesquelles s'appliquera la sélection. La connaissance des relations de compensation montre aussi les limites de la sélection sur des caractères corrélés négativement.

Les caractères fourragers

La diversité des caractères fourragers a été estimée au cours de deux années d'exploitation, au Brésil (JANK *et al.*, 1985) et en Côte d'Ivoire (PERNES *et al.*, 1975 ; CHAUME, 1985). La productivité est mesurée par la quantité de matière sèche : elle varie de 2 à 43 tonnes par hectare et par an, de façon comparable au Brésil et en Côte d'Ivoire.

La qualité du fourrage est définie principalement par sa valeur alimentaire : appétibilité, ingestibilité, digestibilité, teneur en azote. La valeur de chacun de ces paramètres dépend en partie du patrimoine génétique de la plante et de son état physiologique.

Comme il a été dit, la valeur alimentaire décroît lorsque la plante passe de l'état végétatif à l'état reproducteur. En phase reproductive, la présence de tiges provoque une diminution de l'appétibilité, on observe alors une augmentation de la quantité de refus. La teneur plus élevée des tiges en lignine entraîne une baisse de la digestibilité. L'ingestibilité chute du fait du ralentissement de la digestion et d'une teneur plus faible en matière sèche dans les tiges (10 à 15 % dans ce cas) que dans les limbes foliaires (30 à 35 % dans le même temps). Réduire la durée de la phase reproductive améliore la qualité fourragère.

L'appétibilité de divers clones en phase végétative a été testée en Côte d'Ivoire sur des bovins de race N'Dama. On a pu constater que les plantes glabres ou duveteuses ont une appétibilité maximale, par opposition aux plantes à poils durs dont la longueur dépasse 2 millimètres. La diversité de la pilosité permet à la fois la sélection clonale pour la vulgarisation et le choix des parents pour les croisements.

En phase végétative, qui se caractérise par l'absence de talles épiées, le taux de matière sèche est fortement corrélé avec l'importance relative des limbes foliaires. Il oscille entre 17 et 26 %, tandis que l'importance relative des limbes varie de 21 % à 84 %. Ces deux taux interviennent positivement sur la digestibilité et l'ingestibilité (SINGH *et al.*, 1995). Ils sont plus élevés en moyenne chez les clones de type C, qui sont recommandés comme parents pour leur valeur fourragère.

Les composantes de la production semencière

La diversité des composantes de la production semencière a été estimée à Man, en Côte d'Ivoire, à partir de 50 clones tanzaniens. Elle concerne le nombre d'épillets par panicule, le nombre d'inflorescences et le déroulement de l'épiaison au cours de la floraison principale de septembre à octobre. Les relations entre ces composantes ont été étudiées et la notion de rendement potentiel en semences a été définie.

Le nombre d'épillets par panicule principale est extrêmement variable à l'intérieur d'un clone. Néanmoins, les différences entre clones représentent 74,4 % de la variabilité générale (de 386 à 3 440 épillets). Cette diversité est répartie régulièrement d'un extrême à l'autre (NOIROT, 1987). La panicule principale porte de 2 à 3 fois plus d'épillets qu'une panicule primaire, mais l'écart entre le nombre d'épillets de la panicule principale et celui d'une panicule primaire dépend des clones. La récolte a lieu normalement sur la première vague de panicules principales, mais elle peut s'effectuer sur la seconde vague — sur les panicules primaires — si les conditions climatiques retardent la récolte. Dans ce cas, les pertes seront d'autant plus faibles que l'écart entre le nombre d'épillets de la panicule principale et des panicules primaires sera moindre.

L'intensité de l'épiaison est très variable : de 0 à 230 panicules principales par plante. Cette variabilité est liée au tallage — le nombre de talles émises varie de 17 à 339 par plante — et au taux de talles fertiles, qui oscille entre 0 et 91 %. Le nombre total de panicules principales détermine fortement le nombre de panicules émises lors du pic d'épiaison et sur lesquelles devrait se réaliser la récolte. La sélection clonale peut ainsi ne tenir compte, dans un premier temps, que de la quantité totale de panicules principales émises.

Le déroulement de l'épiaison varie selon les clones (figure 2). L'aptitude à la ramification sous-paniculaire oppose les clones qui réalisent leur épiaison en un seul pic de panicules principales à ceux qui, comme la variété T21, présentent des vagues successives d'épiaison pendant deux mois, voire trois mois. La précocité, mesurée par la date du maximum de la première vague d'épiaison, est stable à l'intérieur d'un clone — de 2 à 3 jours —, mais varie de la mi-septembre à la mi-octobre entre les clones. Enfin, certains clones émettent 50 % de leurs inflorescences principales en quatre à cinq jours et d'autres sur plus de dix-huit jours. Ce délai est un facteur déterminant qui peut réduire les pertes par égrenage. L'intensité d'épiaison, l'absence de remontaison, la précocité et le groupement de la première vague sont des caractéristiques indépendantes. Il est donc possible de pratiquer une sélection clonale simultanément sur ces quatre caractères.

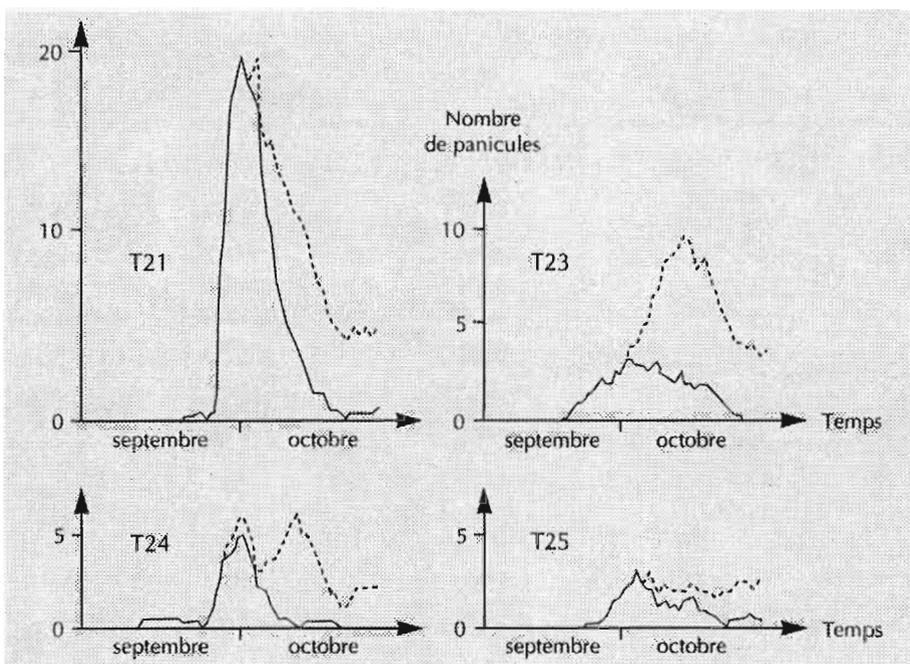


Figure 2. Diversité des profils d'épiaison de quatre clones. Pour chaque clone, la vague des panicules principales (—) et le profil général (----) sont représentés.

La relation entre le nombre de panicules et le nombre moyen d'épillets par inflorescence est hyperbolique. Le produit du nombre d'épillets par le nombre d'inflorescences est en moyenne constant. En d'autres termes, la sélection de clones avec beaucoup de petites panicules ou peu de grandes panicules n'affecte pas la quantité totale d'épillets (NOIROT, 1985). La taille des panicules étant en relation avec la taille des plantes, il est possible de sélectionner des morphotypes sans affecter la production semencière. Cette relation hyperbolique n'est pas stricte. La variabilité autour de la courbe représente les différences de production semencière pour un type donné (à grandes ou à petites panicules). Les meilleurs producteurs de semences se situent au-dessus de la courbe. Le rendement grainier potentiel varie ainsi de 0 à 370 000 épillets par plante, mais le quart des clones produit moins de 37 000 épillets.

LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DES DESCENDANCES

La variabilité génétique des descendances a été estimée sur des descendances de 200 à 400 hybrides installés au champ avec un écartement de 1 mètre sur 1 mètre (tableau 1).

La variabilité du tallage à l'intérieur d'une descendance est impressionnante : de 24 à 728 talles par plante, pour les descendants hybrides de C1. Elle recouvre largement celle que l'on observe au sein de l'espèce (NOIROT, 1987). L'objectif principal du sélectionneur est d'obtenir des descendances nombreuses et les plus variables possibles, afin d'aboutir à des clones apomictiques d'élite. Le choix des parents d'après leurs qualités de tallage est néanmoins possible (CHAUME, 1985).

La quantité de matière verte par plante a été évaluée 7 mois après le semis. Elle varie alors de 300 grammes à 13 kilos au sein d'une descendance, ce qui correspond à la variation observée dans la collection issue de prospection (NOIROT, 1983).

Tableau 1. Variabilité intradescendance de quatre croisements à parent femelle constant.

	Parent mâle apomictique			
	C1	2A4	1A48	T58
Nombre de talles	288 (24-728)	220 (32-584)	204 (14-687)	179 (7-474)
Nombre de panicules principales	110 (0-485)	67 (0-359)	74 (0-401)	57 (0-234)
Taux de talles fertiles (%)	38 (0-94)	36 (0-89)	42 (0-92)	38 (0-92)
Poids moyen d'une talle fertile (g)	11 (4-22)	15 (7-38)	18 (4-48)	19 (4-92)

Le poids moyen d'une talle résulte de sa finesse (type morphologique), du taux d'épiaison de la plante lors de la mesure (développement) et de sa vigueur (métabolisme). La variabilité intradescendance est très importante. Elle dépend aussi du parent utilisé. Le croisement de parents à talles fines donne des descendances plus homogènes.

Dans une descendance, la variabilité du nombre de talles fertiles est supérieure à celle du nombre de talles. Ainsi, les descendances hybrides de C1 émettent de 0 à 485 panicules principales. Cette variabilité recouvre largement, là aussi, la variabilité observée au sein de la collection naturelle. La proportion de plantes qui ne fleurissent pas varie de 4,5 %, chez les hybrides du parent C1, à 15 %, chez les descendants de l'hybride 1A48.

La qualité de l'induction, mesurée par le taux de talles fertiles, couvre quasiment toute l'amplitude de 0 à 100. Les différences entre les moyennes montrent cependant qu'il est possible de choisir les parents d'après leurs valeurs phénotypiques.

LES HÉRITABILITÉS

Le choix des parents détermine dans une large mesure la probabilité d'apparition d'un individu intéressant. Il dépend essentiellement des paramètres de génétique quantitative, les héritabilités au sens large, H^2 , et au sens strict, h^2 . L'héritabilité au sens large représente la part de la variabilité du phénotype imputable au génotype. Elle est estimée grâce aux différences entre les hybrides pour le caractère étudié. Son complément à 1 correspond aux effets de l'environnement et à ses interactions avec le génotype (plasticité). Elle reflète aussi la grande homogénéité des conditions expérimentales. Une forte héritabilité au sens large permet une sélection clonale efficace à l'intérieur des descendances hybrides pour le caractère. L'héritabilité au sens strict mesure la part des effets additifs sur la variabilité phénotypique. Elle ne peut qu'être inférieure ou égale à l'héritabilité au sens large. Une forte héritabilité au sens strict indique la possibilité de choisir les deux parents d'un croisement à partir de leurs valeurs propres. Une forte héritabilité au sens large associée à une faible héritabilité au sens strict souligne l'importance des effets non additifs — dominance et épistasie. Le choix s'effectue alors sur la combinaison parentale plutôt que sur chacun des parents pris indépendamment d'après leur valeur propre.

Les héritabilités n'ont été estimées que pour deux caractères fourragers : la quantité de matière sèche et le taux de matière sèche. Le premier caractère montre de fortes héritabilités au sens large (0,80) et au sens strict (0,60), alors que le second est plus dépendant des conditions environnementales, son héritabilité au sens large étant de 0,44. Dans les deux cas le choix des parents est justifié, mais celui de la combinaison parentale est aussi important.

L'héritabilité au sens large est égale à 0,90 pour l'intensité de l'épiaison et à 0,63 pour sa durée et sa précocité. Le choix des parents, dont l'influence représente 46 % des effets génétiques, est recommandé pour la durée de la première vague d'épiaison.

Le nombre d'épillets par inflorescence dépend fortement du génotype, son héritabilité au sens large est de 0,75. Les effets génétiques ont été étudiés sur ses composantes — taille de la panicule, densité relative d'épillets —, ainsi que sur la distance qui sépare la panicule du couvert végétal — celle-ci favorise l'utilisation de la moissonneuse-batteuse. Les trois caractères sont quasiment indépendants. Les effets génotypiques et les effets parentaux additifs sont importants pour la taille ($H^2 = 0,82$ et $h^2 = 0,48$) et pour la densité relative ($H^2 = 0,77$ et $h^2 = 0,48$). La sélection clonale est ainsi relativement efficace et le choix des parents sur leur valeur propre est conseillé pour les deux premiers caractères. En revanche, la hauteur qui sépare la panicule du couvert végétal est nettement influencée par l'environnement ($H^2 = 0,38$) et les effets parentaux additifs sont inexistantes.

Les clones C1 et T58, deux formes extrêmes du polymorphisme naturel, ont été croisés avec le clone 2S87. Pour l'intensité d'épiaison et le nombre d'épillets par inflorescence, les deux descendances couvrent la majeure partie de l'étendue du polymorphisme naturel. De plus, la relation hyperbolique mise en évidence chez les clones naturels se retrouve chez ces descendances. Le choix de types morphologiquement différents est possible sans nuire au rendement potentiel. En revanche, il est illusoire de tenter d'obtenir un clone ayant l'intensité d'épiaison du clone C1 et la taille de panicule du clone T58.

Les méthodes d'amélioration variétale

La majeure partie des pâturages implantés en herbe de Guinée est encore constituée de variétés sélectionnées au sein de la diversité naturelle de l'espèce. Jusqu'en 1970, les plus connues de ces variétés étaient Common Guinea, Borinquen, Gramalote, Trichoglume, Gatton Panic et Makueni (WARMKE, 1951 ; BOONMAN, 1971 ; USBERTI et JAIN, 1978). En fait, chaque variété est un clone multiplié soit par graines soit par éclats de souche et la variabilité exploitée est relativement réduite.

LES SCHÉMAS DE SÉLECTION

Le choix de la méthode de sélection dépend du mode de reproduction, du caractère sélectionné, de l'influence du milieu, des coûts et du temps dont on dispose.

La sélection clonale de variétés apomictiques assure le court terme. Cette méthode est efficace lorsqu'une grande part de la variabilité du caractère sélectionné est attribuable à la variabilité génotypique (héritabilité au sens large élevée). La sélection clonale s'applique actuellement à la teneur en matière sèche, à l'importance relative des limbes par rapport à la gaine et aux tiges ainsi qu'au potentiel grainier. Son efficacité est moindre pour la vigueur en raison de fortes interactions entre le génotype et l'environnement pour ce caractère. Elle s'avère inefficace pour la teneur en azote lorsqu'elle est appliquée aux clones préalablement sélectionnés pour leur productivité (NOÏROT, 1983).

Pour la sélection à moyen terme, l'amélioration de l'herbe de Guinée s'appuie sur un schéma proche de la sélection récurrente (figure 3). Deux groupes ont été créés : le premier renferme des hybrides tétraploïdes sexués, le second des hybrides tétraploïdes apomictiques. Pour chaque croisement réalisé, les meilleurs descendants viennent enrichir l'un ou l'autre de ces groupes en fonction de leur mode de reproduction. La diversité des croisements maintient la variabilité intragroupe. Cette sélection à moyen terme vise à enrichir ces groupes en allèles favorables. Elle s'avère efficace pour améliorer les caractères dont l'héritabilité au sens strict est faible. C'est le cas de la productivité, de l'intensité d'épiaison et du taux de talles fertiles, dont la variabilité à l'intérieur d'une descendance est impressionnante, quel que soit le croisement envisagé.

Pour une sélection à long terme, le schéma prévoit l'exploitation du compartiment diploïde. Des hybrides diploïdes ont déjà été sélectionnés. L'un d'entre eux, polyploïdisé, a servi de parent dans un croisement avec des apomictiques. L'acquisition de dihaploïdes fertiles enrichit ce pool diploïde en allèles provenant du pool apomictique. La sélection au niveau diploïde est plus efficace pour les allèles récessifs intéressants. Il s'agit en fait d'épouser le fonctionnement naturel : flux géniques entre compartiments, rôle du pool apomictique dans le maintien de la diversité et contre-sélection d'allèles inutiles au niveau diploïde.

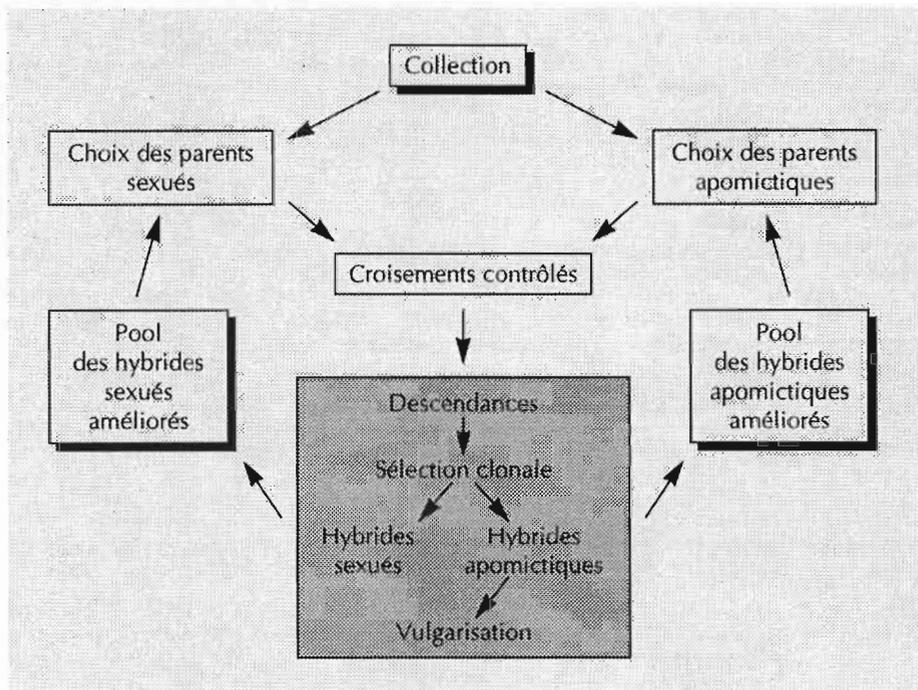


Figure 3. Cycles récurrents de sélection. La sélection clonale à court terme est incluse dans les cycles récurrents (en gris).

L'OBTENTION DES HYBRIDES

Pour produire les premières générations d'hybrides, les plantes sexuées (S) et apomictiques (A) sont installées en champ sur deux rangs parallèles séparés de 0,8 mètre. Une panicule S est ensachée avec une panicule A au stade de l'épiaison. La panicule mâle est extraite du sac avant son égrenage et les sacs sont récoltés 15 jours après l'ensachage. Cette technique ne permet d'obtenir que quelques dizaines d'hybrides par croisement (CHAUME, 1985).

Un dispositif mis au point en Côte d'Ivoire augmente considérablement l'effectif de la descendance, qui peut atteindre le millier, voire plus. Il découle des résultats de GLEAVES (1973) sur le taux de fécondation par du pollen extérieur à une parcelle. Ce taux est inversement proportionnel à la densité de plantes et au carré de la distance qui sépare la plante de la bordure la plus proche. Le parent apomictique, pollinisateur, est installé en grandes parcelles denses, au sein desquelles quelques plantes sexuées sont disposées (dispositif expérimental de type top-cross). Les panicules du parent sexué qui ne sont pas synchronisées avec l'épiaison du pollinisateur sont éliminées. L'ensachage a lieu 7 jours après le maximum d'épiaison du pied femelle, tandis que la récolte intervient une semaine plus tard. Le taux d'hybrides provenant de pollinisations étrangères est inférieur à 2 % dans le pire des cas — hybridations effectuées dans une zone de culture intensive de cette espèce (NOIROT, 1987). Cette technique a été reprise au Brésil (SAVIDAN *et al.*, 1989).

LA SÉLECTION DES HYBRIDES

La technique présentée a été mise au point et utilisée en Côte d'Ivoire. La sélection des hybrides pour les caractères fourragers a été réalisée par l'ORSTOM à Adiopodoumé, où le climat est humide (2 000 millimètres d'eau par an et moins de trois mois de saison sèche). La sélection pour les caractères semenciers a été effectuée conjointement par l'ORSTOM et le CIRAD sur la station de l'IDESSA (Institut des savanes) à Bouaké, en zone de savane arborée.

Les descendances sont installées en plantes isolées espacées de 1 mètre sur 1 mètre. Durant la première année, elles restent soumises à la pression de sélection naturelle, sans irrigation, ni fumure, ni traitements phytosanitaires.

On procède à un premier choix d'hybrides à la fin de la première année, après une coupe de régularisation. Ce choix est fondé sur un seul critère : la vitesse de repousse 4 jours après coupe. Il existe en effet une bonne corrélation entre la matière sèche produite au cours de ces quatre jours et la matière sèche produite après un mois. Ce premier tri permet de retenir une quarantaine d'hybrides, soit un taux de sélection de 5 %.

Les hybrides issus de ce premier tri visuel sont testés sur un an dans un essai fourrager présélectif installé sur une jachère de *Pueraria*. Les conditions sont semi-intensives — 200 unités d'azote par hectare et par an, exploitation toutes les 6 à 7 semaines selon la saison et indépendamment du stade phénologique,

pas d'irrigation. Chaque hybride est représenté par quatre lignes randomisées de 10 plantes. Trois variétés témoins sont alors utilisées : Common Guinea et deux variétés de l'ORSTOM, C1 et T58. Les hybrides dont la productivité et la qualité fourragère — taux de matière sèche et de limbes — sont supérieures ou égales à celles des deux variétés témoins de l'ORSTOM sont retenus pour une seconde comparaison en parcelles de 100 mètres carrés avec répétitions et sur deux ans.

Les hybrides dont la productivité et la qualité fourragère sont supérieures aux deux variétés témoins de l'ORSTOM sont testés pour leur production semencière pendant trois ans. Les essais de production semencière sont réimplantés chaque année, entre avril et mai, à une densité de 1 mètre sur 1 mètre. Ils sont récoltés par ensachage lors de la floraison principale, de septembre à octobre.

Les gains actuellement réalisés

Grâce aux prospections menées en Afrique et aux collections conservées en Côte d'Ivoire, d'importants progrès ont été accomplis sur le plan tant fourrager que semencier. Les variétés hybrides actuellement vulgarisées, comme 2A4, 2A5 et 2A22, produisent, en conditions semi-intensives, entre 30 et 35 tonnes de matière sèche par hectare et par an. Cela représente un gain de 100 % par rapport à la variété Common Guinea. Leurs qualités fourragères sont particulièrement intéressantes : leur taux de matière sèche est de 17 % à 26 % lors de fauches toutes les quatre semaines.

Leur feuillage (limbes) représente 80 % de la matière sèche exportée, tandis que leur période de montaison et de floraison est réduite à deux mois par an. Mais le progrès le plus sensible concerne la production semencière par ensachage qui, entre 1975 et 1986, est passée de 99 kilos par hectare avec 24 % de germination à plus de 250 kilos par hectare avec 75 % de germination. La variété de l'ORSTOM dont la production semencière est la plus forte est actuellement le clone naturel T58. Cependant, ses meilleurs descendants hybrides, qui sont en cours de sélection, ont des productions égales ou supérieures.

De telles variétés pérennes et rustiques sont adaptées aux conditions d'environnement de la Côte d'Ivoire et répondent aux exigences des éleveurs. Leur diversité permet, en outre, des utilisations variées. Les structures ivoiriennes de développement les exploitent aussi bien pour l'élevage bovin que pour la production des ovins. Certaines de ces variétés, comme la variété C1, conviennent aussi aux systèmes d'élevage sous cocoteraies.

D'autres pays, comme le Sénégal et le Brésil, bénéficient maintenant de ce matériel génétique. Au Brésil, une collaboration entre l'EMBRAPA et l'ORSTOM a abouti à la vulgarisation de la variété T58 et à la mise en place d'un programme d'hybridation (JANK *et al.*, 1985 ; SAVIDAN *et al.*, 1989). Les variétés C1 et T58 sont également diffusées en Asie du Sud-Est à partir de la Thaïlande, par le CIRAD.

Références bibliographiques

- ASSIENAN B., NOIROT M., 1995. Isozyme polymorphism and organization of the agamic complex of the Maximae (*Panicum maximum* Jacq., *P. infestum* Anders. and *P. trichocladum* K. Schum.) in Tanzania. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 672-680.
- ASSIENAN B., NOIROT M., GNAGNE Y., 1993. Inheritance and genetic diversity of some enzymes in the sexual and diploid pool of the agamic complex of Maximae (*Panicum maximum* Jacq., *P. infestum* Anders. and *P. trichocladum* K. Schum.). *Euphytica*, 68 : 231-239.
- BOONMAN J.G., 1971. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. 1. General introduction and analysis of problems. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 19 : 23-36.
- CHAUME R., 1985. Organisation de la variabilité génétique du complexe agamique *Panicum maximum* en vue de son utilisation en amélioration des plantes. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents n° 184, 243 p.
- COMBES D., 1975. Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre *Panicum* (graminées) en Afrique. Paris, France, ORSTOM, collection Mémoires, 99 p.
- COMBES D., PERNES J., 1970. Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 270 : 782-785.
- DEGRAS L., DOUSSINAULT G., 1969. L'herbe de Guinée : orientations possibles de la sélection. *Annales de l'amélioration des plantes*, 19 : 239-263.
- GLEAVES J.T., 1973. Gene flow mediated by wind-born pollen. *Heredity*, 31 : 355-366.
- GROF B., HARDING W.A.T., 1970. Dry matter yields and animal production of Guinea grass (*P. maximum*) of the humid tropical coast of north Queensland. *Tropical Grasslands*, 4 : 85-95.
- HAMRICK J.L., GODT M.J.W., 1989. Allozyme diversity in plant species. In : *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, A.H.D. Brown *et al.* éd., Sunderland, Etats-Unis, Sinauer Associates, p. 43-63.
- HUMPHREYS L.R., 1975. Tropical pasture for seed production. Rome, Italie, FAO.
- JANK L., SAVIDAN Y., COSTA J.C.G., DO VALLE C.B., 1985. Pasture diversification through selection of new *Panicum maximum* cultivars in Brazil. In : *XVIIth International grassland congress*. Versailles, France, AFPP, p. 275-276.
- JAVIER E.Q., 1970. The flowering habits and mode of reproduction of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.). In : *XIth International grassland congress*, p. 284-289.
- MCCOSKER T.H., TEITZEL J.K., 1975. A review of Guinea grass (*P. maximum*) for the wet tropics of Australia. *Tropical Grasslands*, 9 : 177-190.
- NOIROT M., 1983. L'amélioration génétique des variétés apomictiques de *Panicum maximum*. *Garcia de Orta, Série Estudos Agronômicos*, 10 : 161-168.

- NOIROT M., 1985. Diversity of the components of the potential seed production in *Panicum maximum* Jacq.: consequences on breeding. In : XVth International grassland congress. Versailles, France, AFPF, p. 681.
- NOIROT M., 1987. Diversité des mises en place des structures reproductives chez *Panicum maximum* : logique d'une réponse optimale à des contraintes, conséquences pour l'amélioration de la production fourragère. Thèse de doctorat d'Etat, université Paris XI, Orsay, France, 145 p.
- NOIROT M., 1991. Evidence for a periodic component of the heading in a tropical grass: *Panicum maximum* Jacq. Acta oecologica, 12 : 809-817.
- NOIROT M., 1992. The within-panicle flowering sequence in *Panicum maximum*. 1. A well-determined process. Acta oecologica, 13 : 543-552.
- NOIROT M., 1993. Allelic ratios and sterility in the agamic complex of the Maximae (Panicoideae): evolutionary role of the residual sexuality. Journal of Evolutionary Biology, 6 : 95-101.
- NOIROT M., COUVET D., HAMON S., 1997. Main role of self-pollination rate on reproductive allocations in pseudogamous apomicts. Theoretical and Applied Genetics, 95 : 479-483.
- NOIROT M., MESSENGER J.L., DUBOS B., MIQUEL M., LAVOREL O., 1986a. La production grainière des nouvelles variétés de *Panicum maximum* Jacq. sélectionnées en Côte d'Ivoire. Fourrages, 106 : 11-19.
- NOIROT M., OLLITRAULT P., 1992. Staggering of heading in *Panicum maximum* Jacq.: origin and regulation. Acta oecologica, 13 : 161-167.
- NOIROT M., OLLITRAULT P., 1996. Exsertion, flowering, and shedding in *Panicum maximum* (Poaceae). American Journal of Botany, 83 : 1323-1328.
- NOIROT M., PERNES J., CHAUME R., RENE J., 1986b. Amélioration de la production fourragère en Côte d'Ivoire par l'obtention de nouvelles variétés de *Panicum maximum*. Fourrages, 105 : 63-75.
- PERNES J., 1975. Organisation évolutive d'un groupe agamique : la section des Maximae du genre *Panicum* (graminées). ORSTOM, Paris, collection Mémoires n° 75, 108 p.
- PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J., LETENNEUR L., ROBERGE G., MESSENGER J.L., 1975. *Panicum maximum* Jacq. et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, 28 : 239-264.
- SAVIDAN Y., 1978. L'apomixie gamétophytique chez les graminées et son utilisation en amélioration des plantes. Annales de l'amélioration des plantes, 28 : 1-9.
- SAVIDAN Y., 1982. Nature et hérédité de l'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. Paris, France, ORSTOM, collection Travaux et documents n° 153, 160 p.
- SAVIDAN Y., JANK L., COSTA J.C.G., DO VALLE C.B., 1989. Breeding *Panicum maximum* in Brazil: genetic resources, modes of reproduction, and breeding procedures. Euphytica, 41 : 107-112.
- SAVIDAN Y., PERNES J., 1982. Diploid-tetraploid-dihaploid cycles and the evolution of *Panicum maximum* Jacq. Evolution, 36 : 596-600.

SINGH D.K., SINGH V., SALE P.W.G., 1995. Effect of cutting management on yield and quality of different selections of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) in a humid subtropical environment. *Tropical Agriculture*, 72 : 181-187.

SUTHERLAND S., 1986. Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology*, 67 : 991-1001.

USBERTI J.A., JAIN S.K., 1978. Variation in *Panicum maximum*: a comparison of sexual and asexual populations. *Botanical Gazette*, 139 : 112-116.

WARMKE H.E., 1951. Cytotaxonomic investigations of some varieties of *Panicum maximum* and of *P. purpurascens* in Puerto Rico. *Agronomy Journal*, 43 : 143-149.

WARMKE H.E., 1954. Apomixis in *Panicum maximum*. *American Journal of Botany*, 41 : 5-11.