

MONTENY B. A.

COMBES D.

PREVOST F.

**ETUDE MORPHOLOGIQUE DU LIMBE
FOLIAIRE DE PANICUM
MAXIMUM (K 187) EN RELATION
AVEC LA PHOTOSYNTHESE**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B, P, 20 - ABIDJAN

Juillet 1971

CENTRE D'ADIOPODOUME

ETUDE MORPHOLOGIQUE DU LIMBE FOLIAIRE DE Panicum
maximum EN RELATION AVEC LA PHOTOSYNTHESE.

par

MONTENY B.A. - Laboratoire de Bioclimatologie

COMBES D. - Laboratoire de Génétique

PREVOST M.-F.- Laboratoire de Botanique

P L A N

- I. Résumé
- II. Introduction
- III. Matériel et méthode
 - A. Matériel végétal
 - B. Méthode
 - 1. coupe morphologique
 - 2. comptage des stomates
- IV. Résultats
 - A. Empreinte épidermique du limbe foliaire
 - B. Coupe transversale et longitudinale du limbe
 - C. Stomates
- V. Discussion
- VI. Conclusion

I - RESUME.

De l'étude morphologique et anatomique du limbe foliaire de Panicum maximum (K 187), une graminée tropicale, nous avons retenu :

a) une densité stomatique élevée, comprise entre 150 et 200 stomates par mm², suivant la position de la feuille sur la tige ;

b) la présence d'une gaine périvasculaire très développée.

Cette gaine périvasculaire est formée d'une assise de grosses cellules contenant des chloroplastes d'un diamètre de 7 à 11 microns, plus grands que ceux du chlorenchyme. La forte coloration brune, par une solution d'IKI, indique la présence d'une concentration élevée d'amidon dans la gaine.

Ces caractéristiques sont mises en relation avec la photosynthèse. Ces plantes, avec la gaine périvasculaire très développée, ont un point de compensation de CO₂ très faible, lié à une concentration élevée de la phosphoenolpyruvase. Les premiers produits de la synthèse sont des acides à 4 carbones.

II - INTRODUCTION.

La productivité d'une plante fourragère peut être améliorée soit par des techniques culturales appropriées, soit par un changement génétique, soit par une modification d'un des facteurs physiques de son environnement, qui intervient lors de sa croissance.

Pour une meilleure compréhension des interactions entre le milieu et la plante, certaines données doivent être obtenues, entre autre au niveau des organes assimilateurs où s'effectuent la plus grande partie des échanges gazeux. La photosynthèse du limbe foliaire dépend non seulement des facteurs tels que la lumière, la température, le gaz carbonique et l'eau, mais également des caractéristiques morphologiques et anatomiques du limbe lui-même. L'agencement des tissus formant l'organe et la spécificité de chacun d'eux sont des facteurs qui, actuellement, sont reconsidérés à partir des nouvelles données concernant la physiologie des chloroplastes. Ceci est particulièrement vrai pour les graminées tropicales.

Cette étude porte essentiellement sur la relation entre l'assimilation du gaz carbonique et la morphologie du limbe foliaire de Panicum maximum Jacq. (c.v. K 187) introduit récemment en Côte d'Ivoire.

III - MATERIEL ET METHODE.

A. Matériel végétal

Panicum maximum - Jacq. - clone ORSTOM - K187 provient d'une plante récoltée dans la région Nord-Est de la Tanzanie (KOROGWE) au cours d'une prospection réalisée en juillet 1967: (Pernès et Combes 1968). Ce clone est tétraploïde ($2n = 32$ chromosomes) et se reproduit de deux façons :

- par graines provenant d'une apomixie facultative (taux de sexualité = 2%) (Combes et Pernès 1970)
- par multiplication végétative au sens strict (marcottes, éclats de souche).

Description botanique.

Le *Panicum maximum* Jacq. (K187) est une graminée vivace, de taille élevée pouvant atteindre 3 mètres à la floraison. Il a un port érigé, les tiges sont glabres et les gaines foliaires à forte pilosité. Le limbe foliaire est d'une largeur généralement supérieure à 3 cm, moyennement pileux sur la majeure partie, mais fortement pileux à la base.

Son cycle végétatif complet est assez rapide, la floraison a lieu 4 à 6 semaines après chaque coupe suivant les saisons.

L'inflorescence est de grande taille et uniformément pileuse. Une caractéristique de celle-ci est que la longueur de la plus grande ramification est supérieure aux $2/3$ de la longueur de l'axe.

Du point de vue de la productivité fourragère, il a été parmi les meilleurs dans un essai comparatif parmi 15 autres clones de *Panicum maximum*, conduit durant 3 années consécutives.

Sans irrigation, pour les conditions climatiques de la basse Côte d'Ivoire, des moyennes de 140 T MV/ha par an correspondant à 24 TMS/ha par an ont été obtenues.

Si, on irrigue durant la saison sèche, où la croissance est fortement ralentie, ces moyennes peuvent plus que doubler : il a été obtenu de mi-janvier à avril (3 coupes) 119 TMV/ha correspondant à 17,9 TMS/ha.

B. Méthode

1. Coupe morphologique.

Les coupes ont été obtenues à partir des échantillons inclus dans la paraffine selon les techniques histologiques classiques. La coloration au carmino-vert, bien que rarement utilisée pour du matériel inclus, a été choisie.

Des segments du limbe foliaire, prélevés le matin (7h30) ou dans l'après midi (15h) ou maintenus à l'obscurité pendant 24h ont été fixés au FAA. (Formol-Alcool-Acide acétique) pendant 24 à 48h.

Les coupes ont été effectuées au microtome à paraffine (type Spencer), leur épaisseur est de 20 μ . Le montage de la lame, après coloration, se fait dans la glycérine, permettant l'observation immédiate.

2. Comptage stomatique.

A la sortie de l'inflorescence, des empreintes de parties de feuilles en différentes positions sur la tige ont permis le comptage des stomates. Des lames de rhodoïde, solubilisé sur l'une des faces par de l'acétone, sont appliquées sur la surface de l'épiderme adaxiale et abaxiale du limbe foliaire (Nozeran 1970).

Ces impressions ont été faites pour 6 pieds différents. Le comptage des empreintes des stomates est effectué à l'aide d'un microscope à l'agrandissement 200 x (20 x objectif - 10 x ocul.) correspondant à un champ de 0.394 mm² de surface. Pour chaque impression, 6 champs microscopiques, pris au hasard, ont été retenus pour les comptages des stomates, fournissant une valeur moyenne de leur densité.

IV - RESULTATS.

a) Empreinte épidermique du limbe foliaire.

La figure 1 montre la disposition des cellules épidermiques (face adaxiale) du limbe foliaire de Panicum maximum (K187).

Les cellules sont allongées et de différentes formes, en rangées parallèles à l'axe longitudinal de la feuille. La distribution des rangs est en relation avec la position du faisceau fibro-vasculaire :

- au-dessus et en-dessous du faisceau vasculaire, il existe des cellules fibreuses longues et courtes sur plusieurs rangées côte à côte, séparées parfois dans la rangée, par des poils uni ou bicellulaires,

- de part et d'autre des cellules fibreuses, il y a 1, parfois deux rangées, comprenant les cellules stomatiques accompagnées de leur cellules subsidiaires, de formes triangulaires et les cellules interstomatiques. Ces rangées sont localisées au-dessus et au-dessous du parenchyme chlorophyllien,

- adjacent à ces rangées de cellules interstomatiques, il y a 2 à 4 rangées de cellules à forte sinusité : les cellules bulliformes.

b) Coupe transversale et longitudinale du limbe foliaire.

La coupe transversale (photo 1 et fig.1) montre la disposition des tissus les uns par rapport aux autres. Entre les 2 épidermes, on trouve le mésophylle et les faisceaux vasculaires.

Le mesophylle est homogène et disposé radialement autour des faisceaux. Il contient des chloroplastes de petit diamètre (tableau 1). Il se colore à peine ou pas avec une solution d'iodure de potassium (IKI) ce qui indique l'absence d'amidon.

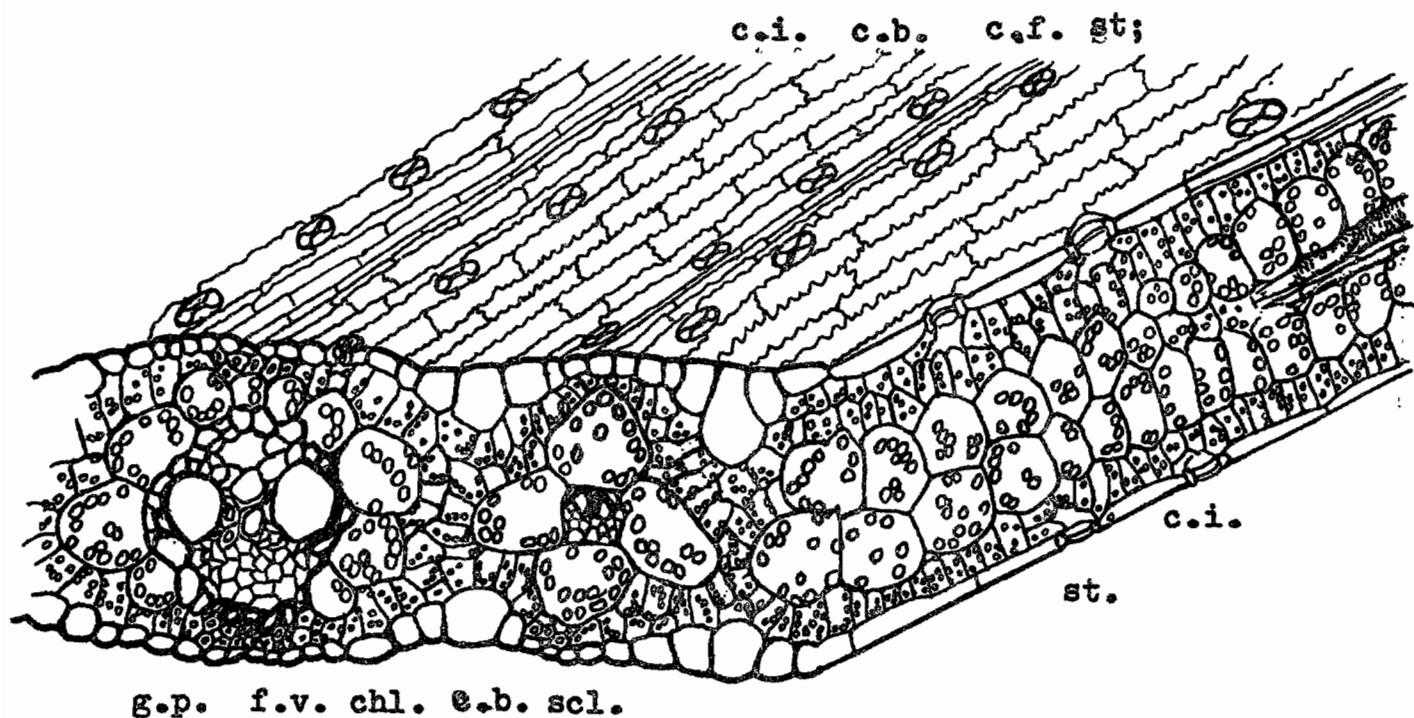


Fig. 1 : Structure morphologique du limbe foliaire de *Panicum maximum* Jacq. (K 187).

-épiderme: cel. fibreuses

st. stomates

c.i. cel. interstomatiques

c.b. cel. bulliformes

-coupe transversale:

f.v. faisceau vasculaire

g.p. gaine périvasculaire (externe)

ch. chlorenchyme radial

scl. sclérenchyme

Les faisceaux vasculaires sont très nombreux; deux types sont à distinguer a) ceux ayant du meta et protoxylème et du phloème abondant, entouré d'une assise de cellule à parois épaisses; au-dessus et au-dessous de ces faisceaux, il y a des fibres sclerenchymateuses. Sur une 1/2 largeur du limbe foliaire (17-19 mm), on arrive à compter entre 11 et 15 de ces gros faisceaux.

b) les faisceaux secondaires ont surtout du phloème et peu de xylème et ne sont pas entourés d'assise de cellule à paroi épaisse, leur nombre est très élevé, variant de 115 à 140 pour la même largeur du 1/2 limbe foliaire.

c) il existe un certain nombre d'anastomoses entre les faisceaux vasculaires, interconnexions qui permettent soit l'apport de liquide au niveau des sites d'échanges (chambres sous-stomatiques) soit l'évacuation des produits photosynthétisés.

Entre les faisceaux vasculaires et le chlorenchyme radial, il y a une assise de grosses cellules à parois minces: la gaine périvasculaire (Jaques-Felix 1962).

Elle contient des chloroplastes dont le diamètre est nettement supérieur à ceux du chlorenchyme, et qui semblent être plus actifs pour la formation de l'amidon (tableau 1). En effet, la coloration par l'IKI est typique de la présence d'une forte concentration amidonnée (photo 2).

TABLEAU 1 = Grandeur des chloroplastes contenu dans

	! Chlorenchyme !	! gaine périvasculaire !
Panicum maximum (187)	! \emptyset 3-5 μ !	! L : 7 - 11 μ ! l : 7 - 9 μ !
Sorghum sudanense	! L : 4-8 μ !	! L : 8 - 12 μ !
(BISALPUTRA et al. 1969)	! l : 1.5-3 μ !	! l : 3 - 8 μ !

Entre les différents faisceaux vasculaires, il n'y a pas de séparation par des cellules du type bulliformes, sans chloroplastes comme c'est le cas pour Panicum coloratum (BARNARD - 1964) ; les membranes des cellules du chlorenchyme sont mitoyennes.

Il existe des cellules bulliformes au niveau des 2 épidermes, toutefois, elles sont nettement plus grande du côté adaxial du limbe foliaire.

Ce type d'organisation du limbe foliaire est caractéristique des panicoïdeae (Metcalfe 1960) où l'on constate :

1) l'absence d'une assise de petites cellules à parois épaisse interne à la gaine perivasculaire; il ne reste qu'une assise externe très développée contenant des gros chloroplastes stockant l'amidon;

2) la disposition radiale du chlorenchyme autour de la gaine perivasculaire, contenant des petits chloroplastes.

2. Stomates.

a) L'ostiole est légèrement enfoncée par rapport aux cellules de garde (fig. 2). Elle correspond à la séparation des deux spicules qui sont la continuation de la membrane des cellules de garde. Brown et Johnson (1962) considèrent les spicules comme une spécialisation par rapport au groupe de graminées primitives. Chaque cellule de garde est accompagné d'une cellule subsidiaire de forme triangulaire.

Les stomates se situent de part et d'autre des cellules fibreuses et leurs chambres sous stomatique sont en contact avec un grand nombre de cellules du chlorenchyme.

b) densité stomatique.

Le comptage des stomates, effectués à partir des empreintes épidermiques faites au niveau de la moitié de la longueur des limbes foliaires peut être résumé dans le tableau 2.

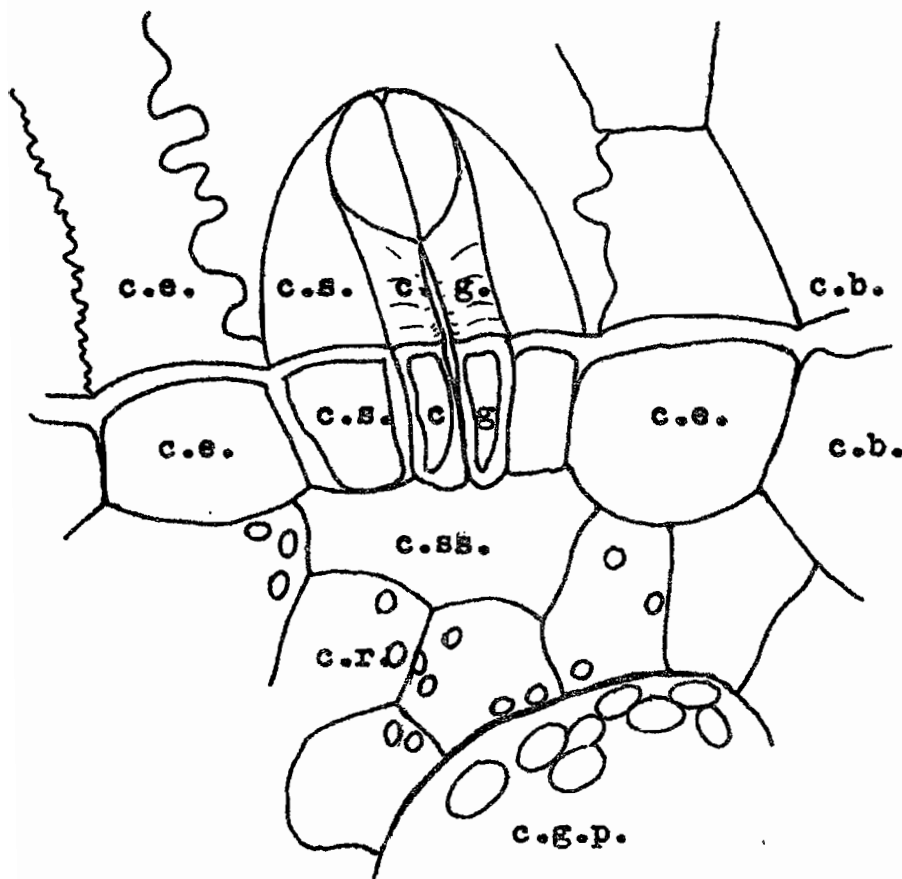


Fig. 2 : Schéma d'une coupe transversale d'un stomate

1. c.g. cellule de garde avec spicule formant l'ostiole
- c.s. cellule subsidiaire
- c.r. chlorenchyme radial
- c;b. cellule bulliforme
- c.ss. cavité sous-stomatique
- c.g.p. cellule gaine périvasculaire à gros chloroplastes
- c.e. cellule épidermique

TABLEAU 2 - Densité stomatique par mm² sur la 1/2 de la feuille à partir du bas. (août 1970)

	Face abaxiale	Face adaxiale
drapeau	213 ± 12	181 ± 10
4	197 ± 16	164 ± 18
3	162 ± 18	159 ± 13
2	158 ± 15	149 ± 14
1	-	-

On constate que le nombre de stomates varie quelque peu suivant la position de la feuille sur la plante. Ils sont plus nombreux sur la dernière feuille apparue quelle que soit la face considérée.

On ne peut dire que la densité stomatique soit différente sur les 2 faces de la même feuille, du moins pour celles en position 2 et 3. Pour celles en position 4 et pour le drapeau, la densité des stomates par mm² sur la face abaxiale est supérieure à celle de la face adaxiale.

La densité stomatique au niveau de la base, du milieu et de l'extrémité de la 2e feuille, tant sur la face adaxiale que sur la face abaxiale, est peu variable et fluctue autour de 155 st/mm².

Dobrenz et Wright (1969) ont obtenu pour leur clone le plus productif du Panicum antidotale, cultivé en serre, les densités suivantes : (moyenne des 2 faces).

Position feuille	IF 43	F 37
4	113	147
3	128	147
2	168	182
1	-	-

Leur densité stomatique varie à l'inverse de ce qui a été observé pour le Panicum maximum : un plus grand nombre de stomates au niveau des feuilles en position 2 qu'en position 4.

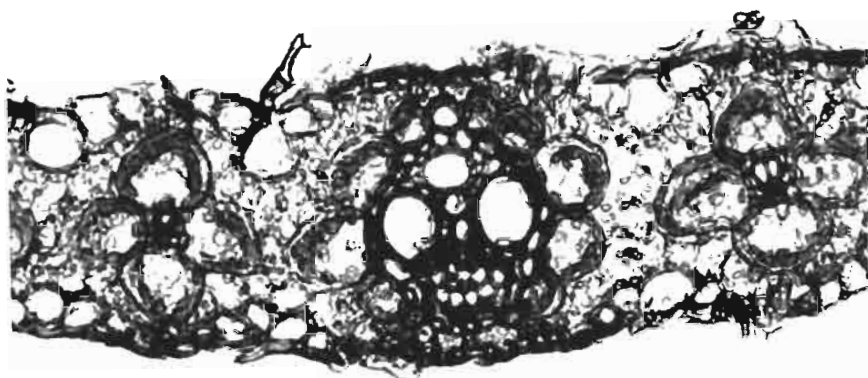


Photo 1 : Coupe transversale du limbe foliaire de *Panicum maximum* (K187) (G : 170 x).

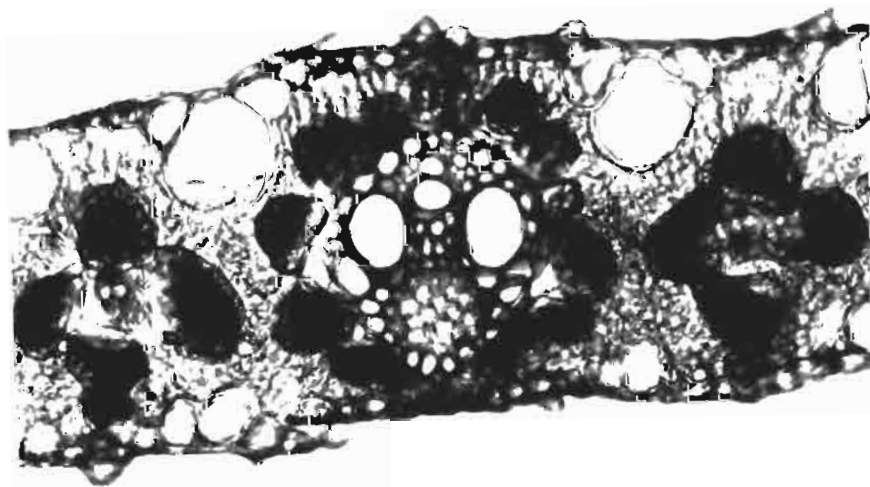


Photo 2 : Coupe transversale du limbe foliaire traité avec une solution d'IKI. (G. 225 x).

V - DISCUSSION.

Brown (1958) et Stebbins (1956) ont étudié le développement et l'évolution de la gaine périvasculaire, formé de deux assises de cellules concentriques entourant les faisceaux vasculaires, en relation avec la systématique des graminées.

Chez certaines graminées, la gaine périvasculaire est très peu développée (*Bambusoideae*), chez d'autres, l'assise de cellules interne de la gaine est plus différenciée que l'assise externe (*Festucoideae* et *Chloroideae*) et peut se confondre avec le chlorenchyme. Chez les *Panicoïdeae*, l'assise de cellules internes de la gaine est généralement inexistante, l'assise externe comprend de ~~très grosses~~ grosses cellules. Toutefois, chez les *Chloroideae* et certaines *Panicoïdeae*, l'ensemble formé par le faisceau vasculaire, la gaine et l'assise de chlorenchyme radiale est séparé de l'ensemble suivant par des cellules parenchymateuses sans chloroplastes.

L'assise externe de la gaine périvasculaire chez *Panicum maximum* contient des chloroplastes très spécialisés (photo 1) qui serait des éléments essentiels du point de vue physiologique, en ce qu'ils affecteraient le point de compensation du gaz carbonique.

Pour Downton et Tregunna (1968), Moss, Krenzer et Brun (1969), les plantes dont la gaine possède une assise de cellules externes très développées, avec des gros chloroplastes, ont une photorespiration très faible, c'est à dire qu'ils ont un point de compensation de CO₂ inférieur à 5 ppm.

Ceci explique que leur taux de photosynthèse nette, qui est proche ou égale à celui de la photosynthèse brute, est très élevée (entre 40 et 60 mgCO₂ dm⁻² feuille h⁻¹). Les autres plantes ont un taux de 20 à 30 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ (point de compensation du CO₂ : 40 - 50 ppm) (El Sharkawy et al.).

Krenzer et Moss (1969), Moss, Krenzer et Brun (1969) en étudiant plus particulièrement le genre Panicum, ont trouvé qu'il pouvait exister des espèces ayant un point de compensation de CO₂ élevé (40 ppm de gaz carbonique), classées dans le sous genre de Dischanthelium, et d'autres à point de compensation faible (0-5 ppm de CO₂) classées dans le sous genre d'Eupanicum.

Récemment, Hatch et Slack (1966) Slack et Hatch (1967) ont établi la relation qui existe entre le point de compensation et le type de carboxylation. Ils ont constaté, pour la canne à sucre, que les premiers produits photosynthétisés étaient des acides à 4 carbones au lieu de 3 comme dans le cycle de Calvin. Ces produits, acides aspartique, malique et oxaloacétique, combinés au ribulose diphosphate donneraient des éléments carbonés - acides phosphoglycérique (PGA) et ensuite des hexoses que l'on retrouve dans le cycle de Calvin.

Le manque de dégagement mesurable du gaz carbonique provenant de la respiration à la lumière serait dû à une enzyme, la phosphoenolpyruvase (PEP) capable de fixer ce carbone libre (Hatch, Slack et Johnson 1967). Elle se trouve en concentration élevée chez les plantes dont le limbe foliaire a une structure morphologique assez semblable à celle décrite pour Panicum maximum.

Leatsch (1969) émet l'hypothèse de l'existence d'une spécification des fonctions entre les deux types de chloroplastes les chloroplastes du chlorenchyme (~~gros~~) photosynthétiseraient les premiers produits qui migreraient ensuite vers les grosses cellules de la gaine où les ^{gros}chloroplastes (~~gros~~) les polymériseraient en amidon. La présence d'amidon, mise en évidence par du IKI, est observable sur la photographie 2.

Ce produit élaboré est en grande partie stocké dans les cellules de la gaine durant la période éclairée de la journée (Monteny 1971)

Cette spécialisation interviendrait particulièrement au niveau de l'efficiencia photosynthétique. On peut supposer que les cellules de la gaine périvasculaire, en éliminant les pro-

duits photosynthétisés, permettent aux chloroplastes du chlorenchyme de continuer à photosynthétiser sans être affectés par leur accumulation. Dans les conditions naturelles, on ne semble pas atteindre photosaturation.

La proximité des cellules du chlorenchyme et surtout de la gaine périvasculaire autour du système vasculaire chez les plantes à faible point de compensation de CO₂ serait un élément facilitant la migration plus rapide des produits photosynthétisés.

Nous avons pu constater, que le poids sec de l'organe assimilateur de Panicum maximum pouvait augmenter de 40 % en 8 h (différence de poids sec par unité de surface du limbe entre 8 et 16 h) et que le lendemain (24 h après la première mesure) le poids sec n'était plus que légèrement supérieur au poids sec initial, ce qui montre l'importance des quantités des produits photosynthétisés et stockés sous forme amidonnée dans la gaine périvasculaire et celle des migrations intenses durant la période nocturne (Monteny 1971). Hofstra et Nelson (1969), au niveau des limbes foliaires de Zea mays, Panicum miliacum et Sorghum sudanese, ont montré le même phénomène : 24 h après avoir fait absorber par photosynthèse du carbone marqué, il ne restait plus que 12-15 % de ce carbone au niveau de la surface où il a été appliqué.

VI - CONCLUSION.

L'étude morphologique du limbe foliaire de P. maximum Jacq. (c.v. K187) montre que l'assise de cellules externe de la gaine périvasculaire est fortement développé autour du faisceau vasculaire et contient des chloroplastes d'un diamètre de 7 à 11 μ . Ces chloroplastes sont spécialisés dans la polymérisation et le stockage de l'amidon. Arrangée radialement autour de cette gaine, une assise de cellules mésophylliennes contient des chloroplastes d'un diamètre de 3 à 5 μ et qui photosynthétiseraient les premiers produits :

- acides malique-aspartique et oxaloacétique - des acides à 4 carbones.

Cette entité, formée du chlorenchyme, de la gaine et du faisceau vasculaire, n'est pas séparée de la suivante par des cellules bulliformes, les cellules de chlorenchyme étant mitoyennes. Suivant la largeur du limbe foliaire, le nombre de ces entités varie pour une largeur d'un demi limbe (17-19 mm) entre 130 à 160 entités.

La densité stomatique est élevée sur les 2 épidermes (supérieur à 150 st/mm²), elle augmente de bas en haut, en fonction de la position des feuilles sur la tige.

On peut admettre actuellement que ces caractéristiques morphologiques, possédées seulement par certains groupes de plantes (graminées : panicoïdeae, chlorideae et cyperaceae; chenopodiaceae et amarantaceae) peuvent être mises en relation avec la physiologie de la photosynthèse :

a) leur taux de photosynthèse est élevé (40 à 60 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹) et continue de s'accroître avec l'augmentation de l'énergie lumineuse ; il n'y aurait pas de photosaturation en conditions naturelles;

b) les premiers produits photosynthétisés sont des acides à 4 carbones et non à 3 carbones comme ceux du cycle de Calvin;

c) les produits de la dégradation par respiration (CO_2) à la lumière sont réintroduits dans le cycle par une enzyme, la phosphoenolpyruvase (PEP) dont la concentration est élevée amenant le point de compensation du gaz carbonique à la lumière à une valeur très faible (0-5 ppm) ;

d) il y aurait une spécialisation au niveau des chloroplastes : ceux du chlorenchyme ~~à la lumière~~, fourniraient les premiers éléments photosynthétisés qui migrent ensuite dans la gaine périvasculaire où les gros chloroplastes ~~à la nuit~~ les polymerisetaient en amidon durant la période diurne et dépolymériseraient durant la nuit.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNARD, C. - 1964. Grasses and Grasslands
C.S.I.R.O. - ed. Macmillan 268 pp.
- BROWN, W. - 1958. Leaf anatomy in grass systematics.
Bot. Gaz - 119 : 170-177.
- BISALPUTRA, T., DOWTON, W.J. et TREGUNNA, E.B. - 1969. The
distribution and ultrastructure of chloroplasts in
leaves differing in photosynthetic carbon metabolism
(wheat-sorghum - aristida).
Can. J. Botany 47 : 15-21.
- BROWN, W. et JOHNSON, S.C. - 1962. The fine structure of the
grass guard cell.
Am. J. of Botany 49 : 110-115.
- COMBES, D. et PERNES, J. (1970). Variations dans les nombres
chromosomiques du Panicum maximum Jacq., en relation
avec le mode de reproduction.
C.R. Acad. Sc. Paris t. 270, 782-785.
- DOWNTON, W.J. et TREGUNNA, E.B. - 1968. Carbon dioxide com-
pensation -its relation to photosynthetic carboxylation
reactions, systematics of the gramineae and leaf
anatomy.
Can. J. Botany 46 : 207-215.
- DOWNTON, W.J., BERRY, J. et TREGUNNA, E.B. - 1969. Photosyn-
thesis : Temperate and tropical characteristics within
a single grass genus.
Science 163 : 78-79.
- DOBRENZ, E.K., WRIGHT, L.N., HUMPHREY, A.B., MASSENGALE, M.A.
et KNEEBON, W.R. - 1969. Stomate density and its rela-
tionship to water use efficiency of blue Panigrass.
(P. antidotale - Retz).
Crop Sci. 9 : 354-357.

- ESAU, K. 1965. Plant Anatomy 767pp.
J. Wiley et Sons, Inc.
- EL SHARKAWY, M. et HESKETH, J. - 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO₂ diffusion resistances.
Crop. Sci. 5 : 517-521.
- HOFSTRA, G. et NELSON, C. - 1969. The translocation of photosynthetically assimilated C¹⁴ in corn.
Can. J. Bot. 47 : 1435-1442.
- HATCH, M.D. et SLACK, C.R. - 1966. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation.
Biochem. J. 101 : 103-111.
- HATCH, M.D., SLACK, C.R. et JOHNSON, M.S. - 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species.
Biochem. J. 102 : 417-422.
- JACQUES-FELIX, W. - 1962. Les graminées d'Afrique Tropicale.
I.R.A.T. 338pp.
- KRENZER, E.G. et MOSS, D.N. - 1969. Carbon dioxide compensation in grasses.
Crop. Sci. 9 : 619-621.
- METCALFE, C.R.-1960. Anatomy of Monocotyledons.
I. Gramineae 731pp.
- MONTENY, B.A. - 1971. Mesure de la productivité d'un couvert végétal par une méthode gravimétrique.
Rapport ORSTOM. Multigr, 27p.
- MOSS, D.N., KRENZER, E.G. et BRUN, W. - 1969. Carbon dioxide compensation points in related plant species.
Science 164 : 187-188.

- NOZERAN, R. - 1970. Communication personnelle.
 - PERNES, J. et RENE, J. - 1969. Idées directrices pour l'analyse agronomique d'essais d'exploitation fourragère de variétés de Panicum maximum Jacq.
Rapport OMRSTOM multigr. 13pp.
 - PERNES, J. et COMBES, D. - 1968. Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce Panicum maximum et les types analogues introduits.
Rapport ORSTOM multigr. 27pp.
 - STEBBINS, G.L. - 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family.
Amer. J. Bot. 43 : 890-905.
 - SLACK, C.R. et HATCH, M.D. - 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses.
Biochem. J. 103 : 660-669.
-