

THESE

présentée

A L'UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE SCIENTIFIQUE D'ORSAY

pour obtenir le grade de
DOCTEUR ES - SCIENCES

par

Michel NOIROT

DIVERSITE DES MISES EN PLACE DES STRUCTURES REPRODUCTIVES CHEZ
PANICUM MAXIMUM ; LOGIQUE D'UNE REONSE OPTIMALE A DES
CONTRAINTEES. CONSEQUENCES POUR L'AMELIORATION DE LA PRODUCTION
SEMENCIERE.

Jury:

M. COMBES Daniel Président
M. CHARRIER André
M. DUCREUX Georges
M. GOUYON Pierre-Henri
M. PERNES Jean

Remerciements

Mes remerciements s'adressent à tous ceux dont la contribution a permis la réalisation de ce travail. Ils seront cités, non pas par ordre d'importance, mais d'après leur intervention. C'est ainsi que plusieurs personnes se verront remerciées plusieurs fois, mais à des titres différents.

J'adresse mes remerciements aux différents directeurs de Centre qui ont participé au développement du programme Panicum lors de mon affectation en Côte d'Ivoire, avec :

- * pour le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé Messieurs POUYAUD B., COLLINET J. et LAUNAY J.,
- * pour le Centre ORSTOM de Man Messieurs BERTHAUD J. et LOUARN J.,
- * pour le Centre IDESSA de Bouaké Monsieur MESSAGER J.L.

Je remercie aussi les Directeurs de laboratoires qui m'ont accueillis et dirigés avec :

- * au laboratoire de Génétique d'Adiopodoumé, Mme CHAUME R. lors de ma première année à Adiopodoumé, Mr CHARRIER A. pour la majorité partie de mon affectation en Côte d'Ivoire et Mr BEZANCON G. pour les deux dernières années.
- * au laboratoire de Génétique et Physiologie du Développement des Plantes, Monsieur PERNES J.

Mes remerciements vont aussi à l'ensemble de mes prédecesseurs dont les résultats ont servi de base à nos recherches, à savoir Messieurs PERNES J., COMBES D., SAVIDAN Y., SOUCIET J.L. et RENE J., ainsi que Madame CHAUME R..

Que tous les collaborateurs aux expériences réalisées dans les différents centres soient aussi remerciés. Ce sont les différents Volontaires du Service National, affectés à Man avec Messieurs PATRY Ph. et OLLITRAULT P., ou à l'IDEssa avec Messieurs LAVOREL D., DUBOS B., MIQUEL M. et SAMSON C.. Ce sont aussi les chercheurs ivoiriens récemment affectés au programme avec Messieurs ASSIENAN B. et BODJI. C'est enfin, Monsieur OUE-DRAOGOU M., assistant au laboratoire de Génétique dont le sérieux ne nous a jamais fait défaut.

Mes remerciements vont aussi à ceux qui ont suivi de près à la fois l'évolution du programme et ma carrière scientifique : Mon Directeur de Recherches, Monsieur Jean PERNES, Mon Parrain Scientifique Monsieur Jean DEJARDIN et Monsieur André CHARRIER pour son effort continu de formation et de soutien effectué sans relâche depuis maintenant quinze ans.

Je remercie aussi pour les corrections et les conseils judicieux apportés au manuscrit Messieurs P.H GOUYON, J. PERNES et A. CHARRIER. Sont aussi remerciés tous les autres membres du jury qui ont accepté la soutenance de cette thèse : Messieurs

G. DUCREUX et D.COMBES professeurs respectivement à l'Université d'ORSAY et de PAU.

Que tous ceux qui ont servi de cobayes à la finition du logiciel de traitement statistiques NDMS et qui en ont encouragé la mise au point soient aussi remerciés. Ce sont les co-auteurs : Messieurs DEJARDIN, MULLON et SAVY. C'est aussi les chercheurs du laboratoire de Génétique : Messieurs ANTHONY, BEZANCON, DE KOCHKO, GHESQUIERE, HAMON, LE PIERRES, LOUARN, PHAM, et des autres laboratoires de l'ORSTOM : Messieurs CHRESTIN, CHEVALLIER, FARGETTE, IRIS, LAPETITE, NANDRIS et SAVARY. C'est aussi au laboratoire du GPDP Mesdames BOTRAUD-TILL et N'GUYEN.

SOMMAIRE

Introduction.....	1
I. MATERIEL ET METHODES.....	5
A. Présentation du groupe des Maximae.....	5
B. Le matériel végétal.....	9
<u>B1. La collection.....</u>	9
<u>B2. La nomenclature.....</u>	10
<u>B3. Description des principaux clones utilisés.....</u>	11
C. Les stations et les pratiques culturales standard.....	16
<u>C1. Les stations de recherches et leur caractéristiques climatiques et pédologiques.....</u>	16
<u>C2. Les pratiques culturales standard.....</u>	19
<u>C3. Les techniques d'hybridation pseudo-libre.....</u>	20
D. Les méthodes statistiques employées.....	22
<u>D1. Quelques préceptes utilisés en analyse inférentielle classique.....</u>	22
<u>D2. Les techniques de l'analyse des données : quelques principes.....</u>	25
<u>D3. Les méthodes d'analyses de séries chronologiques.....</u>	30
E. Le paramètre génétique utilisé : l'héritabilité.....	31
II. DEVELOPPEMENT FLORAL ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION..	35
<u>1. La reproduction chez les graminées en général.....</u>	35

<u>2. Quelques observations propres à <i>Panicum maximum</i>.....</u>	39
<u>A. L'étalement de l'épiaison chez <i>P. maximum</i> : origine et diversité.....</u>	41
<u>A1. Le développement floral chez une population de talles de la variété ORSTOM C1.....</u>	42
<u>A2. L'épiaison et le tallage aérien.....</u>	45
<u>A3. Diversité de l'épiaison chez quatre clones cultivés en basse Côte d'Ivoire.....</u>	62
<u>B. Evolution et régulation de l'anthèse : conséquences sur la fertilité et l'égrenage.....</u>	75
<u>B1. Etude de la répartition des épillets sur la panicule principale à l'épiaison.....</u>	76
<u>B2. Modélisation de la répartition des épillets dans la gaine : relations avec la structure développée.....</u>	80
<u>B3. Influence de l'ordre de la ramification sur le nombre d'épillets par inflorescence.....</u>	86
<u>B4. Evolution de la date d'anthèse sur la panicule.....</u>	87
<u>B5. Relation entre l'anthèse, la fertilité et l'égrenage spontané chez quatre souches : C1, 267, 64 et 2A4.....</u>	93
<u>B5.1 Organisation de la variabilité des profils d'anthèse.....</u>	95
<u>B5.2 Relation entre l'anthèse et la fertilité.....</u>	101
<u>B5.3 Relation entre l'anthèse et l'exertion.....</u>	102
<u>B5.4 L'égrenage spontané et ses caractéristiques.....</u>	104
<u>C. Conclusions.....</u>	108

III. LES COMPOSANTES BIOLOGIQUES DE LA PRODUCTION SEMENCIERE : VARIABILITE ET HERITABILITES.....	112
A. Variabilité naturelle des composantes de la potentialité semencière.....	113
<u>A1. Le nombre d'épillets par panicule.....</u>	115
<u>A2. La chronologie de l'épiaison.....</u>	118
<u>A3. Relation entre le nombre moyen d'épillets par inflorescence et le nombre total de panicules émises.....</u>	142
<u>A4. Le rendement grainier potentiel.....</u>	146
B. Variabilité et heritabilité des composantes de la potentialité semencière.....	147
<u>B1. Comparaison de grandes descendances pour quelques caractères liés au rendement semencier.....</u>	149
<u>B2. Composantes génétiques de l'épiaison et leurs heritabilités.....</u>	167
<u>B3. Le nombre d'épillets par inflorescences : heritabilités.....</u>	182
<u>B4. Relation entre le nombre d'épillets par inflorescence et l'intensité d'épiaison.....</u>	191
C. Conclusions.....	193
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION.....	197
A. Conséquences sur l'amélioration de la production semencière.....	197
<u>A1. L'amélioration de la potentialité granière.....</u>	198
<u>A1.1. Facteurs technologiques.....</u>	199
<u>A1.2. Facteurs génétiques.....</u>	207

<u>A2. La technique de récolte et la production semencière..</u>	210
A2.1 La récolte par ensachage et ses conséquences.....	211
A2.2 La récolte mécanisée et ses conséquences chez <u>P. maximum</u>	212
<u>A3. Interaction entre l'amélioration génétique des poten-</u> <u>tialités grainières et la technique de récolte.....</u>	213
B. Pour une meilleure compréhension des relations entre l'architecture, la morphogénèse et le développement des structures dans le temps.....	216
C. Logique évolutive d'un système.....	220
D. Conclusion.....	227
V. BIBLIOGRAPHIE.....	232
ANNEXES.....	240

Panicum maximum est une graminée dont l'aire d'extension s'étend à toute la zone intertropicale humide. Cette diversité écologique va de paire avec le polymorphisme de cette espèce dans son centre d'origine : l'Afrique de l'Est, avec principalement le Kenya et la Tanzanie. Cette graminée a aussi la particularité, pour la très grande majorité de ses souches, de se reproduire par apomixie facultative, mode de reproduction dont nous expliciterons le mécanisme, l'hérédité et les conséquences lors du prochain chapitre.

C'est une plante aux qualités fourragères reconnues et appréciées de nombreux éleveurs que ce soit en Côte d'Ivoire (PERNES et al., 1975 ; NOIROT et al. 1986), au Sénégal (BOYER et GROUZIS, 1977), aux Philippines (JAVIER, 1970), au Japon (NAKAJIMA, 1978), en Australie (Mc COSKER et TEITZEL, 1975), au Brésil (SAVIDAN et al., 1985), etc... Ceci est dû principalement à son métabolisme de plante en C₄ (HATCH, SLACK et JOHNSON, 1967). Sa réponse à l'intensification et en particulier à la fumure azotée reste linéaire jusqu'à des doses très élevées (600 unités/ha). En Côte d'Ivoire, la production de matière verte oscille entre 30 et 50 t/ha/an selon le niveau d'intensification et les conditions pédoclimatiques.

Comme pour beaucoup de ses consœurs tropicales, tout le monde s'accorde pour considérer sa piète production semencière comme le principal obstacle à sa vulgarisation. BOONMAN (1971a) note la faible quantité récoltée et le faible taux de germination. Ceci constitue pour lui le principal problème des graminées fourragères tropicales. Et P. maximum y est cité comme étant le plus mauvais producteur de semences parmi les espèces commercialisées au Kenya. STRICKLAND (1971) cite des rendements de 80 à 200 kg/ha en récolte mécanisée, mais précise que 50% des épillets sont vides. HOPKINSON et ENGLISH (1982) estiment à 50% la perte en récolte mécanisée. Enfin, PERNES et al. (1975) nous indiquent des rendements de 35kg/ha et 26% de germination sur la variété K187B lors de récoltes effectuées selon la technique "Kenya" (RENE, 1975) ; ils précisent qu'en récolte mécanisée, les rendements sont encore plus mauvais. Pour BURTON et al. (1973), l'égrenage constitue le principal obstacle. Pour HUMPHREYS (1975), BOONMAN (1971b), PERNES et al. (1975), l'absence de synchronisation est la cause principale des faibles rendements. En fait, c'est bien l'association d'un très grand étalement de la floraison, d'une maturation très rapide des semences et de leur chute à maturité qui est responsable des problèmes et ceci confirme le besoin aigu en recherches concernant la production semencière.

Les recherches menées en Côte d'Ivoire sur cette graminée fourragère ont commencé au milieu des années soixante par une

première prospection en Côte d'Ivoire et la mise en évidence de deux phénotypes majeurs se reproduisant par apomixie facultative (PERNES et COMBES, 1970). Cette faible diversité contraste avec le polymorphisme des souches prospectées au Kenya et en Tanzanie par PERNES et COMBES en 1967 et 1969. La découverte, alors, de souches entièrement sexuées a ouvert la voie à un programme d'amélioration génétique dont le schéma directeur (PERNES et al., 1975) est basé sur la simplicité de transmission de l'apomixie lors de la création d'hybrides (SAVIDAN, 1982). Notre intervention constitue la phase suivante du programme. C'est, d'une part la vérification pratique du schéma d'amélioration et son affinage, mais aussi la création variétale avec actuellement plus de 10 variétés sélectionnées dont trois largement diffusées en Côte d'Ivoire et de par le monde (Sénégal, Brésil, Thaïlande, etc...) à savoir ORSTOM T58, ORSTOM C1 et ORSTOM 2AS. Mais c'est surtout les problèmes grainiers qui forment la base de nos activités. Dans cette finalité, notre but est d'expliquer, par l'étude du fonctionnement biologique des structures reproductives, la mauvaise transformation du rendement potentiel en production granière, en relation avec la méthode de récolte envisagée, et d'y apporter des solutions tant techniques que génétiques. La présentation de nos travaux commencera par l'observation des causes de l'étalement de la floraison. Un suivi chronologique du comportement reproducteur, depuis l'initiation jusqu'à l'anthèse, et la mise en évidence de relations directes entre le déroulement de l'anthèse et l'égrenage expliqueront l'éta-

lement de la production de graines dans le temps. Dans un deuxième temps, la diversité naturelle de ces comportements sera décrite par quelques composantes principales indépendantes. La variabilité naturelle et l'héritabilité de ces nouvelles composantes du rendement potentiel seront estimées. Ceci conduira tout naturellement à la définition des voies possibles d'amélioration génétique de la production semencière en relation d'une part avec les contraintes de la production fourragère et celles plus techniques de la méthode de récolte.

Cette étude à objectif très finalisé met en évidence des relations fondamentales entre la morphogénèse, l'architecture des inflorescences (taille et forme) et le comportement floral et grainier. Ceci est, bien entendu, en liaison avec les modes de reproduction et des contraintes, comme la densité pollinique et la consommation hydrique. Des problèmes de fertilité sont ainsi expliqués. Les conséquences sur les limites de l'amélioration génétique de certaines composantes du rendement comme par exemple le nombre d'épillets par inflorescence, sont tirées.

Enfin, la liaison entre la variabilité naturelle du comportement reproducteur, l'origine géographique et la présence ou non de souches diploïdes, sexuées, allogames et sympatriques conduisent à une discussion sur la logique évolutive du système où s'intègrent le rôle des modes de reproduction, des niveaux de ploidie et de la pérennité.

CHAPITRE I

I. MATERIEL ET METHODES.

A. PRÉSENTATION DU GROUPE DES MAXIMAE.

Le polymorphisme du groupe est suffisamment important pour que trois espèces aient été définies par les botanistes, à savoir :

Panicum maximum Jacq.

Panicum infestum Anders.

Panicum trichocladum K.Schum.

PERNES (1975) distinguent plusieurs types morphologiques qui sont :

- * P.infestum, de petite taille, à feuilles fines couvertes de poils durs, à l'inflorescence en forme de racème, porteuse d'épillets de couleur jaune et de forme tossée.
- * Les types C, formes intermédiaires entre P.maximum et P.infestum avec des inflorescences aux ramifications de longueurs inégales et la présence d'un début de verticille.
- * P.trichocladum, toujours de petite taille, au port rampant, à l'importante pilosité se présentant sous la forme de duvet et couvrant la tige, les feuilles, la gaine, et même l'axe des inflorescences.
- * Les types B, petits duveteux, se rapprochant de P.trichocladum pour de nombreux caractères.

- * Les types A, plus grands, à la pilosité moins importante et surtout d'une autre nature (poils longs).
- * Les types E, très grands, à larges feuilles glabres, auxquels nous attribuerons l'appellation de P.maximum typique.

En Côte d'Ivoire, la diversité est moindre et cette espèce est représentée seulement par deux types (PERNES et COMBES, 1970) : le type I ou "Common Guinéa" présent en petites populations le long des routes dans la région d'Abidjan, et le type II territorialement plus répandu, mais toujours confiné aux bords des routes.

Les analyses de CHAUME (1985) sur l'organisation de cette variabilité morphologique montrent que la diversité s'organise principalement selon trois facteurs. Une interprétation nouvelle et synthétique de ses résultats aboutit à la description suivante : les trois facteurs sont la taille, la pilosité et la précocité. Enfin, représenté dans cet espace à trois dimensions, le polymorphisme apparaît inclus dans un tétraèdre, dont les trois sommets du triangle de base sont respectivement occupés par les types E, (maximum typiques), les types B (affines trichocladum) et les types A. Tous les intermédiaires existent entre ces trois pôles et couvrent donc la base du tétraèdre. Le sommet est formé par P.infestum. Des formes intermédiaires s'observent aussi entre P.infestum et P.maximum : ce sont, rappelons-le, les types C. Mais, il ne s'agit plus d'un continuum, ces formes se regroupant vers le pôle infestum.

Enfin, elles ne sont pas centrées au dessus de la base et se situent à la perpendiculaire des types B et A. Nous retrouvons ici les résultats de CHAUME (1985) quant à la proximité relative des types C avec les types B et A avec au contraire leur éloignement des types E. Ceci confirme aussi les observations sur le terrain effectuées par PERNES (1975) à M'Gwakae-the.

La variabilité se rencontre aussi pour les niveaux de ploïdie (COMBES, 1975). Le plus fréquent (92%) est le mode tétraploïde ($2n=4x=32$). Les 8% restants renferment des diploïdes ($2n=16$), des pentaploïdes ($2n=40$) et des hexaploïdes ($2n=48$). On rencontre exceptionnellement des aneuploïdes.

La diversité n'affecte pas uniquement la morphologie ou le niveau de ploïdie. Elle touche aussi les voies de reproduction empruntées par l'espèce. Tout d'abord, il s'agit d'une plante pérenne, susceptible de se reproduire par tallage et marcottage. Elle se multiplie aussi par graines lorsque les conditions sont favorables. Ce sont alors pas moins de trois modes de reproduction que nous rencontrons.

* Le plus fréquent est l'apomixie facultative. Il est fonctionnellement lié aux niveaux euploïdes supérieurs ou égaux à $4x$. Présent potentiellement au niveau diploïde ou triploïde, il s'avère alors stérile. Mis en évidence par WARMKE (1954), ce mode de reproduction présente deux types de sacs

embryonnaires : des sacs à quatre noyaux, non réduits et issus de cellules du nucelle et d'autres à huit noyaux, originaires de la méiose. Les premiers sont qualifiés de sacs apomictiques, les seconds de sacs sexués. Les deux types coexistent sur une même inflorescence. La proportion de sacs sexués constitue le taux de sexualité résiduel. Celui-ci est caractéristique du génotype et varie entre epsilon et 90%, mais avec un mode autour de 5%. Il se trouve aussi influencé par les conditions environnementales (SAVIDAN, 1982). La formation de l'embryon exige la pollinisation pour les deux types de sacs embryonnaires. Si dans le cas sexué, la double fécondation a lieu normalement, dans le cas apomictique, il y a pseudogamie : le pollen ne féconde que les noyaux polaires et la formation de l'embryon est induite par les premières divisions de l'albumen (WARMKE, 1954). Le résultat de ce mode de reproduction est l'obtention de descendances très homogènes parmi lesquelles s'observent quelques "hors-types" issus de sexualité.

* La sexualité pure, sans présence de sacs apomictiques, existe naturellement au niveau diploïde (COMBES, 1975). Ces plantes sont fertiles, mais présentent des taux d'allogamie variables allant de l'allogamie stricte chez le T26 (ASSIENAN, com. pers.) à l'allogamie facultative chez le K189A, où les autofécondations sont possibles (PERNES, 1975). La pollinisation par la colchicine donne des tétraploïdes qui restent de purs sexués. Leur pollinisation par du pollen

provenant de plantes apomictiques donnent des hybrides dont le mode de reproduction est soit sexué, soit apomictique (COMBES, 1975). Le mode de reproduction de ces hybrides sexués ainsi obtenus va de l'allogamie stricte à l'absence complète d'autostérilité (NOIROT, obs.pers.).

L'obtention d'hybrides sexués et d'hybrides apomictiques dans une descendance a ouvert la voie aux recherches sur le déterminisme génétique de l'apomixie. SAVIDAN (1982) a montré qu'il s'agit d'un déterminisme simple à un locus et deux allèles, l'un dominant A à l'origine des sacs aposporiques, l'autre récessif a. Dans un tel modèle, un sexué tétraploïde est **aaaa**, tandis que l'apomictique est **Aaaa**. Un croisement entre ces deux génotypes donne 50% de sexués et 50% d'apomictiques. Cette proportion étant celle observée lors de tous les croisements effectués, ceci implique que tous les génotypes utilisés comme parent mâle sont **Aaaa**.

B. LE MATERIEL VEGETAL.

B1. La collection.

Le matériel végétal introduit dans nos expériences est issu de la collection ORSTOM installée à Adiopodoumé. Celle-ci comprend en fait deux ensembles : la collection statique et la collection dynamique. La première renferme les souches originaires de prospections et d'introductions, la seconde, du ma-

tériel créé sur la station par hybridation, autofécondation, polyploidisation et haploidisation. Pourquoi les appellations "statique" et "dynamique" ? Tout simplement en raison de notre attitude vis-à-vis des clones qui les composent. Dans le premier cas, nous attachons une grande importance à maintenir tous les génotypes (452) en place quelque soit leur vigueur et leur intérêt agronomique immédiat : l'attitude conservatrice est recherchée. Dans le second cas, nous avons quatre sous-ensembles :

- les hybrides diploïdes sexués,
- les hybrides tétraploïdes sexués,
- les hybrides tétraploïdes apomictiques,
- les autres origines (haploïdes, digéniques, autofécondations).

Chacun de ces sous-ensembles est volontairement limité en nombre (96 souches). Contrairement à la collection statique, il y a ici une perpétuelle évolution avec apport de matériel nouveau et élimination ou disparition de souches peu vigoureuses. Nous cherchons à y diversifier les origines génétiques et à y augmenter la vigueur moyenne.

82. La nomenclature.

La nomenclature des souches : K187, G23, 267, 2A4, peut paraître complexe. Elle suit, à deux exceptions près, une règle simple. Les clones prospectés au Kenya ou en Tanzanie voient leur nom débuter respectivement par K ou T. Ceux issus d'introductions commencent par la lettre G, s'ils sont issus de

graines, ou portent un numéro simple "304", s'ils proviennent d'éclats de souche. Notons que les génotypes de Côte d'Ivoire, installés à partir d'éclats de souches, portent aussi un numéro, bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler d'introductions. Le sigle 1Dxx (exemple 1D23) indique un hybride diploïde (D) de première génération. L'appellation 2S87 implique un hybride tétraploïde sexué (S) de deuxième génération par rapport au digénique le plus proche. L'hybride 2A4 est toujours de deuxième génération comme l'indique son premier nombre, mais il s'agit ici d'un apomictique tétraploïde (A). Enfin, la lettre T placée à la fin (T41.T, K189A.T, 1D23.T) nous informe qu'il s'agit d'un digénique obtenu par traitement à la colchicine de la souche correspondante (T41, K189 ou 1D23). Les deux exceptions à la règle sont S2.T et C1. Dans le premier cas, il s'agit d'un digénique particulier provenant de la polyploidisation d'une graine autofécondée de K189A. Quant à la souche C1, elle est apparue spontanément lors d'une expérience sur des haploïdes de T19 et, comme ce dernier, elle présente des caractères de type C, d'où son nom (PERNES, com.pers.).

83. Description des principaux clones utilisés.

* La variété ORSTOM C1 est une souche à tiges fines et nombreuses présentant des caractères intermédiaires entre P.maximum et P.infestum. Sa panicule est petite et son faible nombre d'épillets est compensé par une épiaison abondante

tout le long de la première année culturelle. Néanmoins, son épiaison principale se situe à la mi-septembre. Elle est alors capable d'émettre plusieurs vagues successives de panicules. Sa production semencière oscille entre 200 et 250 kg, exceptionnellement 300 kg. Du point de vue fourrager, c'est une excellente variété riche en feuilles (90%) et à fort taux de matière sèche (24 à 27%), appréciée des bovins comme des ovins et capable de croître sous cocotiers.

* La variété T58 est originaire de Tanzanie (prospection ORSTOM - PERNES COMBES, 1969). Elle a un port de P.maximum typique. Elle montre un grand nombre d'épillets par inflorescence et une épiaison relativement synchrone au début d'octobre. Sa production semencière est d'environ 350 kg/ha et peut atteindre 450 kg/ha les meilleures années. Elle est sensible à la sécheresse en période de montaison-épiaison. Très bien appétée, elle montre un taux de feuilles de 75% et un pourcentage de matière sèche de 17 à 19%. Son usage est réservé essentiellement à l'élevage bovin.

* La souche 267 est un écotype ivoirien présent le long des routes de Basse-Côte et plus connu sous le nom de "Common Guinea". Il correspond au type I de PERNES et COMBES (1970) et fleurit continuellement avec plus ou moins d'intensité, sans présenter de pic très marqué. Son nombre d'épillets est important sans être exceptionnel comme le T58. Sa production semencière ne dépasse pas les 100 kg/ha. De plus, c'est un

piètre fourrager avec seulement 50% de feuilles, 15% de matière sèche et d'abondants refus liés à la présence continue d'inflorescences. Non vulgarisé, c'est avant tout un témoin expérimental important.

* Le clone T21 est un type C, originaire de la prospection ORSTOM - PERNES COMBES, 1969 en Tanzanie. Morphologiquement très ressemblant au C1, il a été retenu comme parent mâle en raison de ses qualités d'épiaison abondante, de sa vigueur et de la finesse de ses talles.

* Les souches T41.T, T33.T, K189A.T et T34.T sont des digéniques issues par traitement à la colchicine des diploïdes correspondants. Ils ont tous une morphologie de P. maximum typique avec feuilles larges, grosses talles et grandes inflorescences. Ils diffèrent sur quelques détails. Ainsi, T41.T est caractérisé par un port très dressé et une épiaison relativement abondante, groupée et très précoce. La souche T33.T ressemble beaucoup à T58. Son port de feuilles est moins dressé que T41.T mais son épiaison est très semblable. Quant à T34.T, il est très particulier : à feuilles très larges et retombantes, il se remarque surtout par une épiaison très réduite. Enfin, K189A.T se reconnaît à ses feuilles très larges, mais à port dressé. Son épiaison est très abondante pour un digénique.

- * Le clone S2.T a déjà été signalé pour son origine particulière. Comme K189A.T avec qui il présente une parenté, c'est une souche à épiaison très abondante.
- * La souche 64 est originaire d'Angola. C'est un type à port rampant, à petites panicules et possédant certaines ressemblances avec P.trichocladum. Sa production semencière ne dépasse pas non plus les 100 kg/ha. Sa particularité réside dans son taux de germination peu affecté par la récolte mécanisée.
- * La variété ORSTOM 2A4 est, comme son nom l'indique, un hybride apomictique de deuxième génération, ayant pour parent mâle la variété C1. Il possède de ce fait des caractères intermédiaires entre le type C et un Panicum classique : le verticille est bien présent, mais le nombre de ramifications y est faible. Le nombre d'épillets est moyen. En revanche, il présente un pic d'épiaison très marqué en septembre. Ce qui lui confère une bonne production semencière (environ 250 kg/ha). Très vigoureux, susceptible de subir des rythmes de coupe de 3 à 4 semaines, il est surtout caractérisé par l'absence de remontaison en dehors de la période de reproduction par graines. Ceci lui confère un fort taux de feuilles et une très bonne appétance. Utilisé à la fois par l'élevage ovin et bovin.

* L'hybride simple 1A48 présente des analogies avec le précédent. Comme lui, il possède un parent appartenant aux types C : le T19. Ses tiges sont malgré tout moins fines et moins nombreuses. Son épiaison, moins intense, est nettement plus tardive. Retenu pour ses qualités fourragères, il n'est cependant pas vulgarisé en raison de sa production semencière insuffisante. Il sert néanmoins comme parent lors de croisements.

* La plante sexuée 2S87, utilisée dans de nombreuses hybridation mérite d'être décrite. Elle a été choisie pour plusieurs raisons qui sont :

- sa très forte autostérilité, ce qui évite le tri des autofécondations,
- son épiaison abondante en septembre-octobre,
- sa forte vigueur,
- son port fourrager, avec ses tiges nombreuses, assez fines et son rapport "feuilles/tiges" élevé,
- sa structure génétique complexe (hybride trois-voies),
- et enfin, sa parenté avec le clone K4 aux caractères intragressés de P.trichocladum (fig. 1) .

* Les hybrides tétraploïdes sexués 1S30, 1S32 et 1S35 sont issus de croisements apomictiques x sexués où l'importante sexualité résiduelle du parent femelle apomictique T19-36-5 a été mise à profit. Leur morphologie est intermédiaire entre un type C et un P.maximum typique et ils ressemblent par leur

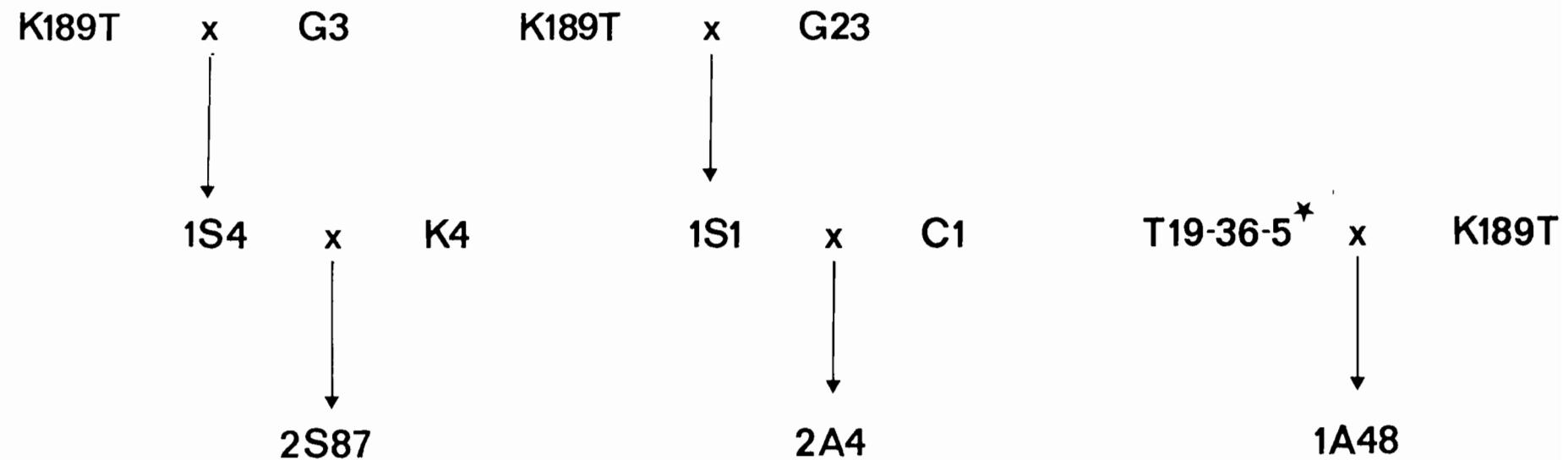
port dressé à l'hybride apomictique 1A48. Très vigoureux, ils ont servi dans des croisements que nous qualifierons de pseudo-backcross, avec T21 (retour vers le type C).

C. LES STATIONS ET LES PRATIQUES CULTURELLES STANDARD.

C1. Les stations de recherches et leur caractéristiques climatiques et pédologiques.

La plupart de nos expérimentations se sont déroulées sur trois stations de recherches situées respectivement à Adiopodoumé, près d'Abidjan, à Minankro près de Bouaké et enfin à Man.

Le service d'expérimentation biologique du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé est installé en zone de forêt guinéenne sempervirente et caractérisé par un sol sableux acide, très appauvri en cations. La pluviométrie annuelle est d'environ 2000 mm avec deux saisons des pluies : la grande en mai-juin et la petite en septembre-octobre. Elles sont séparées par deux saisons sèches : l'une ensoleillée (décembre à mars), l'autre nuageuse (juillet-août). L'humidité relative est élevée et descend rarement en dessous de 70%. C'est sur cette station qu'ont été effectuées les observations sur la chronologie de l'épiaison, sur le tallage aérien, sur la répartition des épillets sur la panicule et sur la propagation basipète de l'anthèse. Les



ORIGINE GENETIQUE DE QUELQUES HYBRIDES

* Apomictique hypersexué

influences des dates et des modes d'implantation y ont aussi été étudiées.

La seconde station dépend de la filière Elevage-Pâturage de l'IDEssa (Institut des Savanes). Située en zone de savane arborée soudano-guinéenne, elle est caractérisée par des sols pour la plupart latéritiques, caillouteux et parfois sableux dans les bas fonds. Le climat est plus sec (1100 mm) avec toujours deux saisons des pluies, parfois très rapprochées. La principale caractéristique de la grande saison sèche (novembre à avril) est la présence prolongée d'un vent sec, l'Harmattan. Ce climat s'avère plus favorable à la production semencière et les variétés y produisent de 3 à 4 fois plus qu'à Adiopodoumé. Pour cette raison, les essais comparatifs de sélection variétale y ont été effectués en collaboration avec la filière Elevage-Pâturage de l'IDEssa. C'est aussi sur cette station qu'ont eu lieu les expérimentations visant à tester les effets de la densité de semis, du mode d'implantation, de la date et de la technique de récolte.

La station ORSTOM de Man est avant tout une station de recherches caférières. Sa situation géographique particulière, à la limite des zones de forêts sempervirentes et de savanes arborées, ainsi que l'absence de P. maximum dans la région nous l'ont fait retenir pour les expériences d'hybridations et pour la multiplication de la collection. C'est d'ailleurs au cours de cette dernière opération que la variabilité pour les profils

d'épiaison et pour le nombre d'épillets par inflorescence a été estimée. D'autres expériences ponctuelles y ont été réalisées. Ce sont, entre autres, l'étude de la chronologie de l'anthèse et de l'égrenage et celle de l'initiation des talles.

C2. Les pratiques culturelles standard.

La production semencière est caractérisée par un certain nombre de pratiques courantes que nous éviterons de répéter à chaque présentation du schéma expérimental. Sauf précision complémentaire, elles seront référenciées par le terme "standard". Ce sera la fumure standard, la densité standard, etc...

L'implantation d'une parcelle porte-graine débute par un labour dès que les premières pluies le permettent, suivi d'un disquage et d'un apport d'engrais complet 10-18-18. Cet apport est enrichi en urée de sorte que la fumure de fond réponde à la formule N.P.K. : 100-50-50 unités par hectare.

L'installation a lieu par poquets espacés de 1 mètre en tous sens. Elle est suivie, s'il s'agit d'éclats de souche, d'arrosages, quotidiens durant la première semaine, tous les deux jours la semaine suivante, puis hebdomadaires jusqu'à la reprise du tallage. Le premier mois, le sarclage, manuel, est bihebdomadaire.

Les coupes de régularisation ont lieu la première semaine de chaque mois. Elles sont suivies dans la semaine d'un sarclage, et à la fin de ce dernier d'un apport azoté sous forme d'urée de 50 Unités/ha. La dernière coupe du premier septembre est complétée d'une forte fumure potassique (150 U./ha) sous forme de sylvite.

La récolte consiste à repérer le maximum d'épiaison, à lier les panicules dès leur exertion et à poser les sacs à la fin de l'anthèse et avant l'égrenage. Un passage deux semaines plus tard permet leur ramassage. Ils sont mis alors à sécher. Les inflorescences sont ensuite battues manuellement sur une bâche, où se poursuit le séchage. Le tri des semences a lieu ensuite à l'élutriateur, plus connu sous le nom de colonne INRA. Deux passages sont nécessaires si l'on désire une bonne qualité de germination. Les semences sont ensuite stockées en chambre climatisée à 22°C, le temps que se lève la dormance.

C3. Les techniques d'hybridation pseudo-libre.

Celles-ci découlent des résultats de GLEAVES (1973) sur les taux de fécondations par du pollen extérieur à une parcelle. Lors de pollinisation anémophile anisotrope, ce taux est inversement proportionnel à la densité de plantes de la parcelle et au carré de la distance qui sépare la plante de la bordure la plus proche. Avec une forte concentration de pollen propre à la parcelle, les probabilités de fécondation par du

pollen extérieur deviennent minimes. Dans un premier temps, nous avons réalisé ces conditions en installant des parcelles de 10m sur 10m, à densité élevée (4 plantes au m²) constituées d'un parent apomictique pollinisateur avec en leur centre une plante sexuée utilisée comme parent femelle. Le parent mâle doit avoir une floraison abondante et synchrone. Son maximum d'anthèse détermine la date TO du croisement. Sur le pied femelle, ne sont impliquées que les inflorescences dont l'an-thèse a débuté entre TO et TO + 2 jours. Les autres panicules, plus tardives ou plus précoces, sont éliminées. Sur les inflorescences retenues, la pollinisation, puis la maturation ont lieu sans contrainte pendant sept jours. Ce délai est imposé par l'égrenage spontané. L'ensachage permet alors la récolte des graines. Une telle technique est très efficace. Le taux d'hybrides non conformes ne dépasse pas 2%, même lorsque le croisement est réalisé sur des stations fortement contaminées par P.maximum (Bouaké et Adiopodoumé). Ils sont éliminés, tout comme les autofécondations, après repiquage sur le terrain. Par cette méthode, le nombre d'hybrides obtenus dans un croisement a très vite dépassé la centaine. Actuellement, la technique s'est encore améliorée :

- par le choix d'un terrain indemne de P.maximum, en l'occurrence la station de Man,
- par l'utilisation d'un seul parent apomictique (dispositif "topcross"),
- par l'augmentation des surfaces des parcelles et du rapport "nombre de plants mâles / nombre de plants femelles".

Ces modifications atténuent les contraintes de l'intensité relative d'anthèse du parent mâle. Le laps de temps de fécondation pseudo-l. e n'est plus limité que par la vitesse de maturation des graines. Le groupe de panier des femelles considérées comme synchrones atteint maintenant sept jours. De plus, il est possible d'effectuer plusieurs passages d'hybridation. Ceci conduit :

- à une très forte augmentation de la quantité de graines récoltées pouvant dépasser 10000,
- à un taux nul d'hybrides non conformes.

D. LES MÉTHODES STATISTIQUES EMPLOYÉES.

Les méthodes utilisées pour analyser nos observations couvrent à la fois la statistique inférentielle classique, l'analyse des données et les méthodes propres à l'analyse de processus temporels. Précisons que tous les calculs ont été réalisés sur GOUPIL 4 avec le logiciel NDMS.

D1. Quelques préceptes utilisés en analyse inférentielle classique.

Lors de l'emploi de ces méthodes (régression, analyse de la variance, test de Bartlett, etc...), notre interprétation reste très pragmatique. En ce sens, nous nous attachons plus à la valeur relative de l'effet qu'à son niveau de signification.

Si, dans un premier temps, il est nécessaire de connaître l'origine aléatoire ou non d'une différence, en revanche, ce n'est pas parce qu'elle est très hautement significative, qu'elle présente nécessairement un intérêt explicatif ou prévisionnel. Ainsi, avec plus de 100 couples de points, un coefficient de corrélation de 0,254 entre une variable X et une variable Y nous conforte sur l'existence de la liaison (seuil $\alpha = 0,01$), mais son carré (0,0645), le coefficient de détermination, nous montre que les variations de X n'expliquent que 6,5% de la variance observée des Y. Et par conséquence, il reste à expliquer le reste. Quant aux modèles utilisés, en particulier lors de l'analyse de la variance, nous précisons toujours s'il s'agit d'un modèle fixe, aléatoire ou mixte. Les conséquences sur la nature du test sont données par les espérances mathématiques des carrés moyens (DAGNELIE, 1975). Les implications sur l'interprétation sont simples :

- ou les modalités testées sont choisies (effet fixe) et les conclusions ne peuvent s'appliquer qu'à ces modalités,
- ou bien bien, elles sont tirées au sort (effet aléatoire) et elles représentent alors la population. Dans ces conditions, les conclusions s'appliquent à l'ensemble de la population.

Ceci reste valable, même si l'échantillon représentatif a un effectif restreint. Celui-ci intervient sur la puissance du test, pas sur le champ d'application de la conclusion qui ne dépend que du modèle. En comparant des moyennes et en donnant leur estimation, on effectue en fait deux procédures statis-

tiques dont la puissance est différente. D'un point de vue théorique, il est d'ailleurs recommandé d'effectuer les deux opérations sur deux échantillons différents. Il est donc possible d'affirmer la présence de différences entre des parents et de les classer par ordre croissant, alors que parallèlement donner une estimation de leur moyennes n'aura aucune signification du fait de leur imprécision. Dans le cas du modèle aléatoire comprenant Np parcelles élémentaires (où p est le nombre de clones et N le nombre d'individus par clone), il est préconisé de prendre théoriquement $N=2$ et d'augmenter p , le nombre de génotypes en conséquence. Dans la pratique, nous choisissons N de sorte à assurer un compromis entre la théorie et l'assurance d'avoir à la fin de l'expérience un maximum de clones représentés par au moins 2 individus vivants. Dans un tel dispositif, il est évident que la moyenne de chaque souche établie à partir de 2 individus n'a aucun sens (il n'est d'ailleurs pas prévu pour cela). En revanche, on assure, pour une certaine contrainte Np du nombre de parcelles, une meilleure estimation des variances environnementales et génétiques. Enfin, précisons que nous nous sommes toujours attachés, surtout dans les modèles aléatoires, à expérimenter selon des dispositifs équilibrés et des plans les plus simples possibles : randomisation totale, ou Blocs de Fisher, lorsque les contraintes de temps de notations ou d'implantation nous y obligeaient (en aucun cas pour contrôler une éventuelle hétérogénéité du terrain, celle-ci étant minimisée avant expérimentation par un choix judicieux des parcelles).

D2. Les techniques de l'analyse des données : quelques principes.

Dans le cas de l'analyse des données, nous faisons appel principalement à :

- * la régression multiple pas à pas ; à partir d'un groupe de variables explicatives, le programme retient un sous-groupe par élimination successive des variables n'ayant aucun impact dans la régression. Le programme calcule aussi les résidus et les valeurs attendues. Ces résultats restent stockés sur le fichier et peuvent être repris dans une autre analyse disponible dans NDMS (test de normalité, indépendance entre résidus et valeurs attendues, autocorrélation). Comme en régression simple, nous attachons ici plus d'importance au coefficient de détermination qu'au niveau de signification. Enfin, la régression multiple reste pour nous une méthode plus prévisionnelle qu'explicative, surtout lorsque les variables sont de dimensions différentes.
- * l'analyse en composantes principales normées. Cette technique est maintenant largement utilisée par les biologistes. Elle s'applique aux données quantitatives. Rappelons qu'elle a été envisagée sous deux angles différents par PEARSON (1901) et HOTELLING (1933). Dans le premier cas, il s'agit de trouver le plan où la projection des points situés dans un

espace à plus de deux dimensions est le moins déformée possible ; les distances entre les projections sur le plan reflète alors au mieux les distances réelles dans l'espace. Quant à HOTELLING, il recherche les axes principaux d'un nuage multidimensionnel afin de condenser l'information contenue par les N variables en un lot restreint de nouvelles variables synthétiques, les facteurs. En fait la poursuite de ces deux buts aboutit à la même technique. Notre approche rejoint HOTELLING. Pour nous, les variables mesurées ne sont que des définitions arbitraires. Et un caractère donné est la résultante de plusieurs processus. Notre problème est de trouver quels sont ces processus indépendants dont les effets sont à l'origine de la diversité observée. La recherche des composantes principales revient à trouver ces facteurs sous-jacents. Une telle recherche est riche en résultats. Elle permet ainsi de trouver des relations du type "un axe, un enzyme" (CHRESTIN et NOIROT, 1982). Elle exige une bonne connaissance des limites et des artéfacts de la méthode. Ainsi, la forte inertie des axes apparaît le reflet de la redondance d'information. A l'inverse, la faible inertie montre la présence d'information aléatoire et externe au problème étudié (LEBART et al., 1977). Nos propres simulations sur des données structurées autour de deux phénomènes indépendants et représentés par une même inertie nous montre que la méthode aboutit dans ce cas à rechercher des axes perpendiculaires de longueur maximale sur un cercle. Deux composantes orthogonales sont alors choisies au hasard

au sein de l'ensemble des diamètres. Les facteurs n'ont aucun sens. On remarque par contre que la projection des points sur le plan reste valable. Pour éviter cet artefact, il est nécessaire que les deux phénomènes n'aient pas la même inertie, c'est à dire qu'ils ne soient pas mesurés par le même nombre de variables. La répartition en variables actives et variables supplémentaires, ainsi que la création de nouvelles variables (rapports, produits) sont autant de méthodes qui peuvent paraître artificielles, mais qui s'avèrent très efficaces pour déséquilibrer l'inertie entre deux facteurs. Nous considérons que des facteurs reflètent bien des processus sous-jacents lorsque :

- 1) ils sont interprétables,
- 2) les variables y sont fortement corrélées ($|r| \geq 0,80$)
- 3) ils réapparaissent quelque soit l'échantillon,
- 4) ils ne sont pas modifiés par l'adjonction d'une variable aléatoire simulée,
- 5) on les retrouve avec d'autres variables dans la mesure où celles-ci recouvrent la même information.

Nous conseillons aussi pour mieux cerner les facteurs de ne pas introduire dans une même analyse des variables actives concernant des ensembles très différents (variables morphologiques et variables enzymatiques par exemple, ou encore, variables pédologiques et critères du rendement). En revanche, il est judicieux de placer l'un des ensembles en variables supplémentaires.

- * **L'analyse factorielle des correspondances.** Cette technique mise au point par BENZECRI (1973) s'applique essentiellement aux données non quantitatives. Comme l'analyse en composantes principales, elle permet la recherche des facteurs sous-jacents aux données. Les critères d'interprétation explicites précédemment restent valables. Créeée au départ pour décrire la variation interne aux tableaux de contingence, son emploi s'est élargi aux tableaux de fréquences, aux tableaux disjonctifs et aux tableaux de Burt. L'introduction de variables quantitatives peut se faire par recodage en classes. L'analyse factorielle des correspondances, appliquée à des tableaux de contingence sur variables quantitatives recodées en classe, constitue un outil très performant. Elle permet ainsi un affinage du recodage, au départ arbitraire, et la définition de nouvelles classes aux significations biologiques réelles. Enfin, l'analyse factorielle des correspondances visualise le parallélisme ou à l'inverse la divergence de certains gradients et conduit à interpréter ceux-ci en terme de liaison ou d'indépendance.
- * **La classification hiérarchique.** La méthode ascendante est celle que nous avons utilisée. Cette appellation regroupe un ensemble de techniques dont le point commun est l'obtention finale d'un dendrogramme. Nous n'expliciterons pas ici ni les algorithmes, ni les critères d'agrégation, ni les distances propres à ces techniques. Leur explication est fournie par

les ouvrages de JAMBU et LEBEAUX (1978), de LEBART et al.(1977) et par certains articles des Cahiers de l'Analyse des Données. L'algorithme utilisé ici est celui des voisins réciproques en chaîne. La distance retenue dépend de la nature des variables (euclidienne = quantitives ; χ^2 = qualitatives) et le critère d'agrégation est soit celui du diamètre, soit celui de la variance. Insistons sur le fait que l'interprétation ne possède pas de règles établies précises. Par conséquence et plus que jamais, il faut faire appel ici au bon sens et au pragmatisme. **Les regroupements effectués doivent tenir compte :**

- 1) de leur signification biologique,**
- 2) de leur réobtention en changeant de critères d'agrégation,**
- 3) ils doivent être confirmés par l'analyse discriminante.**

* **L'analyse factorielle discriminante.** Inspirée de ROMEDER (1973), la version utilisée dans NDMS évite les tests basés sur la multinormalité et chers aux anglo-saxons. En revanche, l'accent est porté sur l'utilisation d'échantillons tests pour vérifier si les résultats obtenus ne sont pas dus à un artefact d'échantillonnage. La méthode utilise la sélection progressive de variables avec choix par l'utilisateur à chaque étape de la poursuite ou non de l'analyse en fonction du pourcentage de bien classés. **Enchaînée à la suite de la classification hiérarchique, elle permet la détermination des variables différenciant les groupes et la vérification, grâce**

aux histogrammes sur les axes discriminants, de la véracité de la dite classification.

D3. Les méthodes d'analyses de séries chronologiques.

Toutes les techniques évoquées ici sont descriptives.

- * L'étude de la tendance. Deux méthodes sont employées: la moyenne mobile et la régression polynomiale mobile. L'étude de la tendance a deux buts : 1) la visualisation d'une évolution dans une série chronologique et 2) le calcul des écarts à la tendance (filtrage) afin de vérifier si ceux-ci sont aléatoires ou autocorrélés, ou si encore, l'écart est d'autant plus important que la tendance est élevée.
- * L'autocorrélogramme. Cette technique consiste à calculer les différents coefficients de corrélation entre des valeurs d'une série séparées de k intervalles. La courbe qui donne la valeur du coefficient de corrélation en fonction de k , est appelée autocorrélogramme. Ceci permet de décider de la présence ou non d'une corrélation avec décalage dans la série (processus purement aléatoire ou au contraire markovien). Ici aussi, c'est plus la forme de l'autocorrélogramme que la valeur absolue du coefficient de corrélation que nous retiendrons pour l'interprétation.

- * **L'allocorréogramme.** Proche de la précédente, cette technique calcule les coefficients de corrélation entre les valeurs de deux séries, valeurs séparées de k intervalles. La courbe, exprimée de la même manière que précédemment permet la détermination du décalage pour lequel la corrélation est maximale. Les principes relatifs à la forme et énoncés pour l'autocorréogramme restent valables ici.
- * **Le périodogramme.** Cette méthode recherche la présence d'un phénomène périodique dans une série. Elle calcule la part de variance de la série expliquée par un phénomène cyclique. Le périodogramme n'est autre que la fonction établie entre ce coefficient de détermination et différentes périodes croissantes du processus. La forme du pic et la part relative expliquée sont les deux résultats pris en considération pour l'interprétation.

E. LE PARAMETRE GENETIQUE UTILISE : L'HERITABILITE.

Le paramètre d'hérabilité est largement employé comme paramètre génétique dans notre analyse des effets du milieu et des parents. Il nécessite néanmoins une discussion préalable où sont définis les concepts utilisés, les formules retenues et les conséquences sur l'interprétation.

L'hérabilité a été définie par KNIGHT (1948) comme la part de la variabilité observée expliquée par des différences

dans l'hérédité. Cette définition simple du concept ne supporte pas les applications. Les notions d'héritabilités "sens strict" et "sens large" ont du être précisées. Ainsi, l'héritabilité prise au sens large considère la variabilité génétique totale par rapport à la variabilité phénotypique, alors que l'héritabilité sens strict fait référence seulement à la part additive de la variabilité génétique par rapport à la variabilité phénotypique (HANSON, 1963). Ces précisions dans la définition des concepts ne sont pas encore suffisantes pour éviter la confusion qui règne dans leur formulation statistique.

Ainsi, si on définit la valeur d'un phénotype par le modèle simplifié suivant :

$$y = g + e$$

où y est la valeur du phénotype, g la valeur du génotype et e l'effet du milieu, une formulation de l'héritabilité sens large est donnée par :

$$h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2).$$

Cette formule correspond au coefficient de corrélation intra-classe. Il s'agit en fait d'un coefficient de détermination qui donne la part relative de la variance expliquée par le génotype. Une autre formulation est souvent utilisée par les sélectionneurs américains, il s'agit de :

$$h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2/r),$$

où r est le nombre de répétitions de l'essai. Dans une telle équation, le dénominateur n'est autre que l'espérance mathé-

matique de la variance d'une moyenne, celle des plants d'un même génotype par exemple. Il est évident qu'une telle formule tend vers 1 lorsque r augmente. Il ne s'agit plus d'un paramètre invariant susceptible de caractériser la stabilité d'un caractère, mais d'une valeur qui fait intervenir la puissance de l'essai. Pour ces raisons, nous retiendrons la première formulation.

Ceci ne suffit pas à éliminer toute confusion. La deuxième source de divergence concerne les limites des conclusions apportées par le paramètre. Ainsi, si on reprend la première formule :

$$h^2 = \sigma_e^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_e^2),$$

on conçoit aisément que la valeur estimée dépend étroitement des estimations des variances génétiques et environnementales. Celles-ci proviennent soit d'un échantillon aléatoire et simple, soit au contraire d'un choix. Dans ce dernier cas, la variance n'est plus une estimation non biaisée de la variance de la population, mais une estimation propre à l'échantillon prélevé. Les résultats de l'héritabilité, valables pour cet échantillon ne peuvent en aucun cas être extrapolés à l'ensemble de la population. Si un tel raisonnement est couramment utilisé par les généticiens praticiens de l'analyse de la variance pour restreindre les conclusions vis-à-vis des génotypes, il est souvent oublié lorsqu'il s'agit de la variance environnementale. En fait, une estimation non biaisée de l'héritabilité doit sortir d'un dispositif expérimental où non

seulement les génotypes sont pris au hasard, mais où aussi où les environnements sont tirés au sort au sein d'une population théoriquement infinie d'environnements. Il se pose alors le problème de la définition de la population des environnements. Il apparaît aussi une opposition entre l'intérêt théorique de l'absence de biais et l'objectif pratique du sélectionneur pour lequel seule compte la valeur estimée pour les conditions environnementales de culture. Mais dans ce cas, ces conditions doivent être précisées. Nous utilisons souvent le modèle fixe de l'héritabilité et ses conclusions se restreignent alors à l'échantillon étudié, qu'il s'agissent des parents ou du milieu. Pour une expérience donnée, définie par ses variations environnementales souvent limitées volontairement, ceci n'empêche point la comparaison entre différents caractères. Pour les mêmes effets du milieu, on obtient une quantification relative de son impact sur le phénotype. C'est ainsi que nous verrons comment la hauteur d'exertion est un caractère plus sensible que le nombre d'épillets. Ceci est en relation directe avec l'importance des processus morphogènes et des régulations dans l'expression du génotype.

CHAPITRE II

II. DEVELOPPEMENT FLORAL ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

La reproduction par graines des graminées résulte de trois processus. Le premier permet la mise en place des structures reproductives : c'est le développement floral. Le second concerne le fonctionnement de ces structures : c'est la biologie de la reproduction avec la gamétogénèse et la fécondation. Le troisième sert de relai et permet l'adéquation chronologique : c'est la croissance par élongation. Chez les graminées fourragères pérennes des pays tempérés, les principales étapes de ces processus sont connues, leurs délais aussi. Qu'en est-il de leurs consœurs tropicales et plus particulièrement de Panicum maximum ? Quels sont les points communs, les spécificités ? Les analogies et les dissemblances ? Leurs rôles adaptatifs ? Mais aussi leurs conséquences sur les composantes du rendement semencier potentiel ? Autant de questions qui demandent des réponses précises et auxquelles nous allons tenter d'apporter notre contribution.

1. La reproduction chez les graminées en général.

La prairie est composée de plantes, elles-mêmes constituées d'un ensemble d'unités, les tiges. Il convient de faire la distinction entre le devenir d'une de ces unités et celui de l'ensemble. Au niveau de la tige, le développement floral regroupe différentes phases. BEAN (1970), BLONDON (1968), GIL-

LET (1980), IKEGAYA (1984) et RYLE (1964) les ont bien définies, les uns chez la fétuque, les autres chez le dactyle ou encore le ray-grass ou la fléole. Quelles sont-elles ?

Le premier signe indicateur d'une modification de la morphogénèse est l'apparition de "double-rides" au milieu de l'apex. Ce stade constitue l'**initiation**. Il est généralement le résultat d'une induction intervenue 8 à 10 jours plus tôt. La création de double-rides se poursuit à la fois dans les directions acropète et basipète. La ramification a lieu au stade suivant, appelé "primordia". Elle commence dans le tiers inférieur de l'inflorescence où son degré est le plus élevé. Ces toutes premières étapes se déroulent en quelques jours. Elles sont néanmoins capitales pour la forme et la taille finales de l'inflorescence. C'est en effet durant cette période, lorsque l'apex est encore très court (1 à 2 mm), que le nombre d'étages de l'inflorescence se fixe. Et c'est la vitesse d'installation de l'initiation qui en est l'élément déterminant. Celui-ci étant d'autant plus rapide que la talle est agée, on comprend pourquoi RYLE observe des inflorescences plus grandes et ramifiées chez les talles d'âge plus avancé. Le développement se poursuit par la différenciation des épillets (glumes et glumelles). L'apex fait alors de trois à sept millimètres. Enfin, de huit à trente millimètres, on assiste à l'apparition des pièces florales. A ce stade, les structures reproductives sont en place et les événements suivants sont déjà du domaine du fonctionnement ou de la croissance.

Le phénomène de croissance par élongation s'établit parallèlement au développement floral et se poursuit au delà. Il en est indépendant au sens physiologique du terme (GILLET, 1980) et affecte plusieurs organes. Lorsque ce sont des entre-noeuds, il s'appelle caulesscence. S'il touche les pièces florales, il entraîne la croissance du stigmate et la déhiscence des anthères. Pourquoi regrouper dans un même phénomène caulesscence et déhiscence ? Pour deux raisons :

- l'une physiologique : les deux processus sont de grands consommateurs d'eau.
- l'autre fonctionnelle : ils permettent un positionnement optimal à la fois dans l'espace et dans le temps des processus biologiques de la reproduction. La caulesscence va placer les structures florales issues du développement au dessus du couvert végétal, hors de la gaine, et à un instant (fin de la gamétogénèse) propice à la reproduction. C'est aussi la déhiscence qui permettra la sortie des étamines et des stigmates de manière synchrone ou non, selon le mode de reproduction emprunté.

Quelles sont les principales étapes de cette croissance ? Dans un premier temps, la caulesscence provoque un allongement des entre-noeuds et de l'inflorescence. C'est le stade de la montaison, bien connu chez les graminées par ses modifications importantes sur le port et l'aspect général de la plante. Elle se termine par un stade plus visuel que physiologique :

l'épiaison qui consiste en l'apparition du premier épillet hors de la gaine. On remarquera que l'épiaison coïncide pratiquement avec la fin de la croissance de l'inflorescence. Seule l'elongation des derniers entre-noeuds se poursuit et entraîne l'exertion de l'inflorescence hors de la gaine. A partir de ce stade, le processus affecte aussi d'autres organes : les glumes et glumelles dont il provoque l'ouverture, mais surtout les stigmates et les anthères.

Le délai qui sépare l'initiation de l'épiaison varie de 30 à 50 jours selon les espèces et les conditions. Chez la fléole, l'épiaison apparaît 40 à 50 jours après l'initiation. CURTIS (1968) note sur le sorgho au Nigéria un délai de 40 jours, en conditions naturelles. IKEDA (1970) montre qu'il faut 33 jours en conditions optimales de jours courts pour atteindre l'épiaison chez le riz. Il convient de faire la distinction entre les temps nécessaires à la morphogénèse et à la croissance. Ainsi chez la fléole, la taille de l'inflorescence, que l'on sait dépendante de la vitesse d'initiation n'est pas corrélée avec la date d'épiaison (BEAN, 1970). De même, chez le sorgho, CURTIS (1968) montre qu'il n'y a pas de liaison entre la précocité à l'initiation et à l'épiaison : l'adéquation avec la fin de la saison des pluies a lieu entre ces deux stades. Enfin, EVANS (1964) souligne que les facteurs qui habituellement stimulent la croissance en général (température, intensité lumineuse et nutrition) interviennent sur l'évolution de l'inflorescence initiée.

2. Quelques observations propres à *Panicum maximum*.

Chez *Panicum maximum*, nous n'avons aucune donnée bibliographique concernant les premières étapes du développement floral. En revanche, les travaux de WARMKE (1951, 1954) et de JAVIER (1970) nous font connaître les processus qui conduisent de l'épiaison à l'égrenage. L'exertion complète dure trois jours. L'anthèse débute sur les premiers épillets situés au sommet de la panicule et se propage dans le sens basipète. Elle a lieu chaque jour à la même heure, différente selon les variétés et dure de 0,5 à 3 heures et plus. Le soir même, les stigmates sont desséchés (observation pers.). Neuf jours sont nécessaires après l'épiaison pour atteindre 50% des épillets fleuris.

La destruction des stigmates dans les deux heures qui suivent l'anthèse entraîne une forte stérilité (1,7% de graines). Plus tardive, l'opération donne autant de graines que chez le témoin (39%). La pollinisation est nécessaire à la production de graines chez cette plante apomictique : ni l'embryon, ni l'endosperme ne se divisent chez les fleurs non pollinisées. Il constate que la formation de l'embryon par parthénogénèse est déclenchée après plusieurs divisions de l'endosperme. Enfin, il note une faible fertilité générale variant entre 4,5% et 48,7% selon les variétés. Ceci se traduit par une chute importante d'épillets vides dans la première semaine qui

suit le début de l'anthèse. La formation de la graine dure neuf jours (NISHIHIRA et NISHIMURA, 1977). L'égrenage survient à maturité. BURSON, CORREA et POTTS (1983) montrent qu'il dépend de deux couches abscissiques dont l'apparition remonte au début de la montaison, c'est à dire lors du stade différenciation des pièces florales. L'abscission se produit 10 jours après l'anthèse.

Au niveau de la prairie, il est facile de constater que toutes les talles n'ont ni le même devenir, ni le même comportement. Ainsi, P.maximum, qui est une plante pérenne, possède toujours des talles végétatives lors du maximum de floraison, même si leur nombre diminue fortement à ce moment. Il s'agit de la crise du tallage décrite par LANGER, RYLE ET JEWISS (1963) et par GILLET et BREISCH (1982) chez les graminées fourragères tempérées et par BOONMAN (1971) chez leurs consœurs tropicales. Ce dernier note que la décroissance est d'autant plus importante que l'épiaison est intense. Enfin et surtout, toutes les talles orientées vers la morphogénèse florale n'épient pas de manière synchrone. C'est une des principales caractéristiques des graminées fourragères tropicales par opposition au comportement de celles des pays tempérés (BOONMAN, 1971). Chez P.maximum, on constate des différences variétales (JAVIER, 1970 ; PERNES et al., 1975) : certaines souches émettent des panicules tout au cours de l'année avec des intensités différentes, d'autres ont un pic de floraison bien marqué.

Notre contribution à l'étude du développement et de la biologie florale chez P.maximum comporte deux grands volets. Le premier explique l'étalement de l'épiaison en relation avec l'initiation et le tallage aérien, le second décrit l'évolution de l'anthèse en liaison avec la répartition des épilletts sur la panicule. Les interactions avec la montaison, la fertilité et l'égrenage y sont aussi étudiées.

La synthèse nous montrera qu'il n'y a pas indépendance entre ces deux volets. L'étalement dans le temps des processus floraux, si caractéristique des graminées pérennes tropicales, correspond à une gestion régulée vis-à-vis des aléas pluviométriques. Un investissement reproductif trop important et groupé est risqué face à deux exigences contradictoires : le besoin d'eau pour la montaison et l'anthèse d'une part, et d'autre part, l'absence de pluies pour la pollinisation et la maturation. L'adéquation observée chez le sorgho par CURTIS (1968) entre la fin de la saison des pluies et l'épiaison en est un exemple typique.

A. L'ETALEMENT DE L'EPIAISON CHEZ P. MAXIMUM : ORIGINE ET DIVERSITE.

En Côte d'Ivoire, certaines variétés de Panicum maximum épient plus ou moins tout le long de l'année. D'autres ne fleurissent qu'une fois. Toutes ont cependant leur maximum d'épiaison entre juillet et novembre. Cette période, qui couvre

l'évolution de la floraison principale, intéresse principalement le sélectionneur pour ses conséquences sur la production granière. C'est elle que nous étudions ici.

Dans un premier temps, nous allons suivre sur la souche C1 les deux processus responsables de l'étalement de l'épiaison : le développement floral et le tallage aérien. Nous verrons ensuite quelle est leur diversité chez trois autres souches 267, T58 et 2A4.

A1. Le développement floral chez une population de talles de la variété ORSTOM C1.

L'objectif est d'expliquer l'étalement de l'épiaison en septembre et de déterminer les principales dates du processus de développement. L'évolution d'une population de talles a été suivie du 27 juillet au 14 septembre 1982 sur une prairie installée pour la production semencière à Man. L'implantation a eu lieu dans la première semaine de juin par éclats de souches provenant de la station d'Adiopodoumé. La fumure et l'écartement entre les pieds sont standard.

Méthodes

Chaque semaine, dix plants sont tirés au sort. Cinq talles y sont prélevées sans tenir compte ni de leur position sur la touffe, ni de leur ordre. L'échantillon représentatif de la

prairie comprend donc cinquante talles qui sont disséquées sous la loupe binoculaire lorsque cela s'avère nécessaire. Les apex sont classés en 6 catégories :

- 1 : méristèmes végétatifs,
- 2 : méristèmes floraux de moins d'un millimètre ; cette classe correspond au stade 'Double-rides',
- 3 : méristèmes floraux de 1 à 2 mm correspondant au stade 'Primordia de ramification',
- 4 : apex infloresciels de 2mm à 2 cm, avec la différenciation des épilletts,
- 5 : panicules de 2cm à 10 cm,
- 6 : et enfin panicules de plus de 10 cm, épiées ou subépiées.

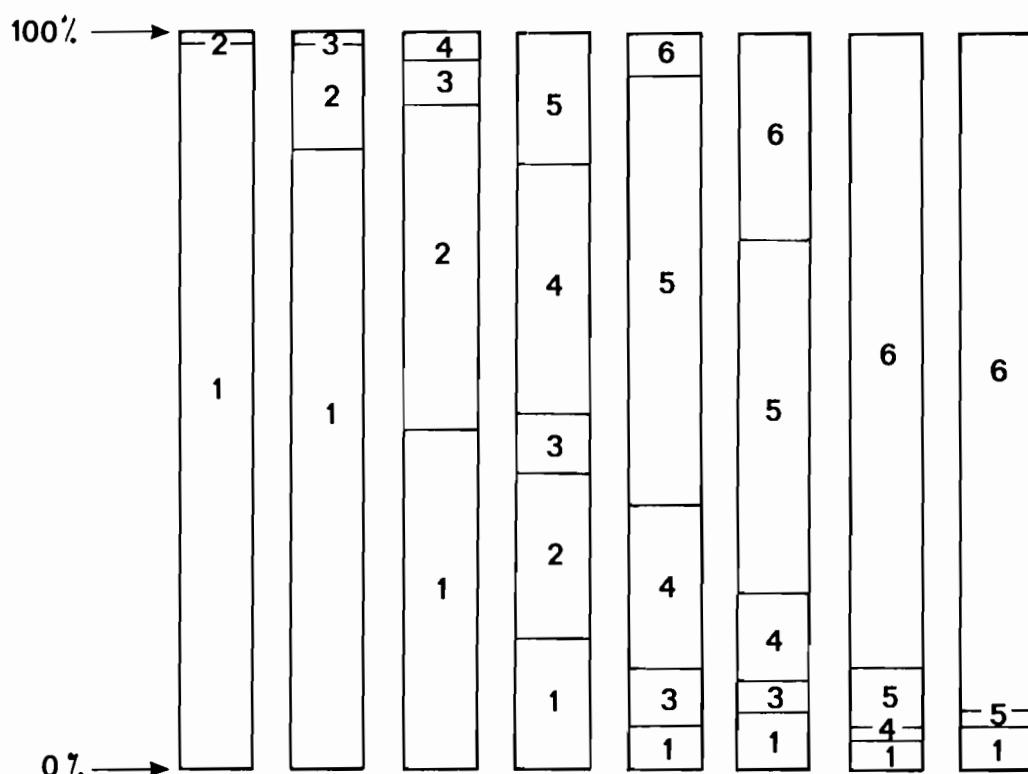
Précisons que la distance entre la première ramification et le sommet de l'inflorescence constitue la taille de la panicule. Celle-ci atteint 12 à 13 cm en moyenne chez la variété Cl à l'exertion.

Résultats et conséquences.

L'évolution de la population de talles est représentée par la figure 2. Les toutes premières modifications apparaissent le 27 juillet. Les premières talles épiées s'observent dans la dernière semaine d'août soit un mois plus tard. On constate aussi que le stade 'méristème floral de 1 à 2mm' (classe 3) est fugace et qu'il est toujours présent à la date du 31 août. Ceci

Fig. 2

Dates : 27.7 3.8 10.8 17.8 24.8 31.8 7.9 14.9



EVOLUTION DES APEX CHEZ LA VARIETE ORSTOM C1

Légende : 1:Végétatif

2: Floral moins d'un mm

3: De 1 à 2mm

4: De 2mm à 2cm

5: De 2cm à 10cm

6: Plus de 10cm

implique la présence d'initiation la semaine précédente. Il faut autant de temps pour initier toutes les talles fertiles que pour aller de l'initiation à l'épiaison. Ceci explique la très grande hétérogénéité des talles quant à leur stade d'évolution.

Enfin, on remarquera que les talles végétatives ne sont jamais totalement éliminées. Un reliquat d'environ 5% assure la pérennité de la prairie. Conformément aux résultats de BOONMAN (1971), le nombre de talles végétatives est minimum lors du début de l'épiaison.

A2. L'épiaison et le tallage aérien.

La présence de talles aériennes qui se développent à partir de bourgeons axillaires situés au dessus du plateau de tallage est une chose bien connue chez les graminées et P.m
ximum n'y fait pas exception. Néanmoins, nous distinguerons deux comportements différenciés par la nature des talles émises.

Le premier, étudié par COMBES (1975) est particulièrement développé chez les souches à port rampant. Il consiste à émettre des talles aériennes en partant des noeuds situés au niveau du plateau de tallage. L'émission progresse théoriquement de noeud en noeud dans le sens acropète. Dans la pratique, COMBES montre que tous les noeuds ne sont pas impliqués dans ce

tallage, certains restant inhibés et le taux d'inhibition variant d'un clone à l'autre. L'apparition de ces talles n'est pas dépendante du processus floral. Leur nombre de noeud est variable et dépend du rang et de l'ordre de la talle porteuse. Lors de leur épiaison, ils comportent plus de 2 noeuds. Il s'agit d'un tallage classique, mais dont la position aérienne est due à la longueur des entre-noeuds.

Le deuxième, très commun chez les types C, consiste à produire des ramifications au niveau du deuxième et du troisième noeud situé sous l'inflorescence terminale. Il s'agit bien de talles : comme les autres, elles possèdent des noeuds et des entre-noeuds avec leurs feuilles respectives. Elles sont cependant d'un type très particulier : **leur apparition est liée étroitement au développement de l'inflorescence terminale et elles ne possèdent que 2 noeuds, avec un premier entre-noeud court**. Ces ramifications que nous qualifierons de talles sous-paniculaires, sont à l'origine des vagues successives d'épiaison observées par exemple chez la variété C1. Remarquons, dès maintenant, que dans les conditions naturelles, aucune talle sous-paniculaire n'apparaît à partir du premier noeud situé sous une inflorescence. Ceci confirme une observation de COMBES (1975).

Les deux types de comportement peuvent coexister à des degrés divers. Seul le deuxième nous intéresse ici pour ses relations directes avec l'aspect cyclique de l'épiaison. Par la

suite, les talles aériennes du premier type ne seront pas différenciées des talles qualifiées de classiques.

Nous allons maintenant définir les termes de panicules principales, primaires, secondaires et tertiaires :

- La panicule principale est l'inflorescence terminale d'une talle classique **indépendamment** de son ordre.
- La panicule primaire est l'inflorescence terminale d'une talle sous-paniculaire apparue sous la panicule principale.
- La panicule secondaire est l'inflorescence terminale d'une talle sous-paniculaire apparue sous une panicule primaire.
- La panicule tertiaire est ...

La talle sous-paniculaire ne possède que 2 noeuds, dont un ne peut faire l'objet de ramification. Il en résulte comme corollaire qu'une panicule primaire ne peut émettre sous elle qu'une panicule secondaire, qu'une panicule tertiaire, etc... Dans la pratique, aucune panicule quaternaire n'a été observée.

Matériel et plan expérimental.

Une première expérience a pour objet un pied de la variété Cl issu d'un semis d'avril. Quotidiennement, du premier septembre au 4 novembre, les inflorescences sont marquées au stade épiaison. Le pied est ensuite arraché et chaque talle sépa-

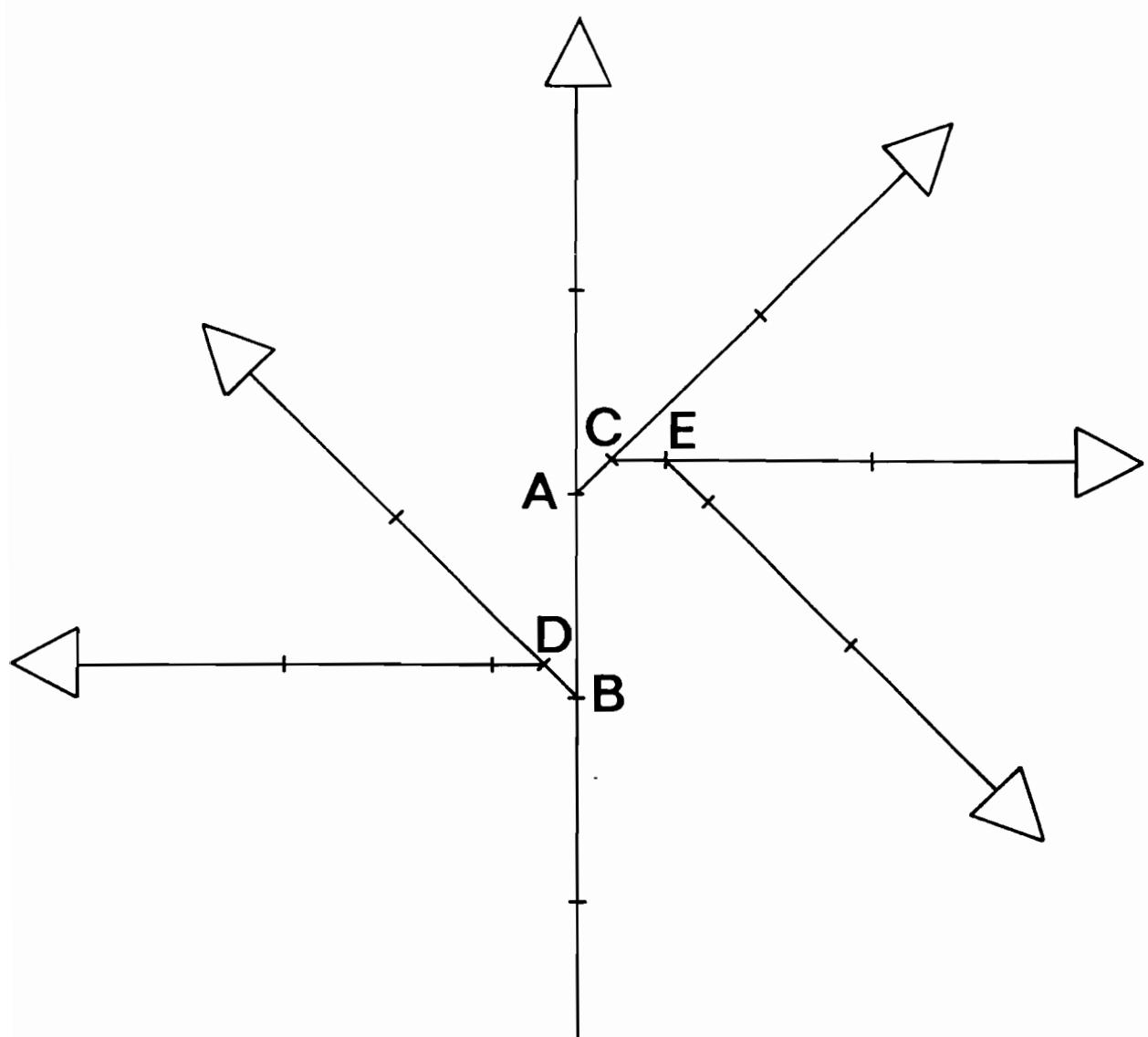
rée. Parmi elles, trente-sept sont choisies au hasard pour une observation détaillée de la ramification au niveau souspaniculaire. Ces résultats permettent le suivi chronologique du processus de ramification.

Nous procédons trois ans plus tard à une seconde expérience portant sur deux lots respectivement de 1118 et 1033 tiges prélevées simultanément en première quinzaine de novembre sur deux champs semenciers différents. Le premier lot correspond à un semis de mars, le second à un semis de juin. Pour chaque lot, les tiges sont classées en 9 catégories selon leur ramification sous-paniculaire (intensité et mode). Il s'agit ici d'étudier les différentes probabilités conditionnelles d'apparition des bourgeons en relation avec la date de semis.

Résultats.

Le processus de tallage sous-paniculaire peut être comparé à un balancier qui oscille entre 2 niveaux : le deuxième noeud situé sous l'inflorescence (appelé niveau A) et le troisième noeud (appelé niveau B). Le processus débute toujours par l'apparition d'une panicule primaire au niveau A (noeud A). Il se poursuit par l'émission d'une panicule primaire au niveau B (noeud B), d'une panicule secondaire au niveau A (noeud C), puis au niveau B (noeud D), etc... Il s'agit d'un processus théoriquement infini (fig. 3).

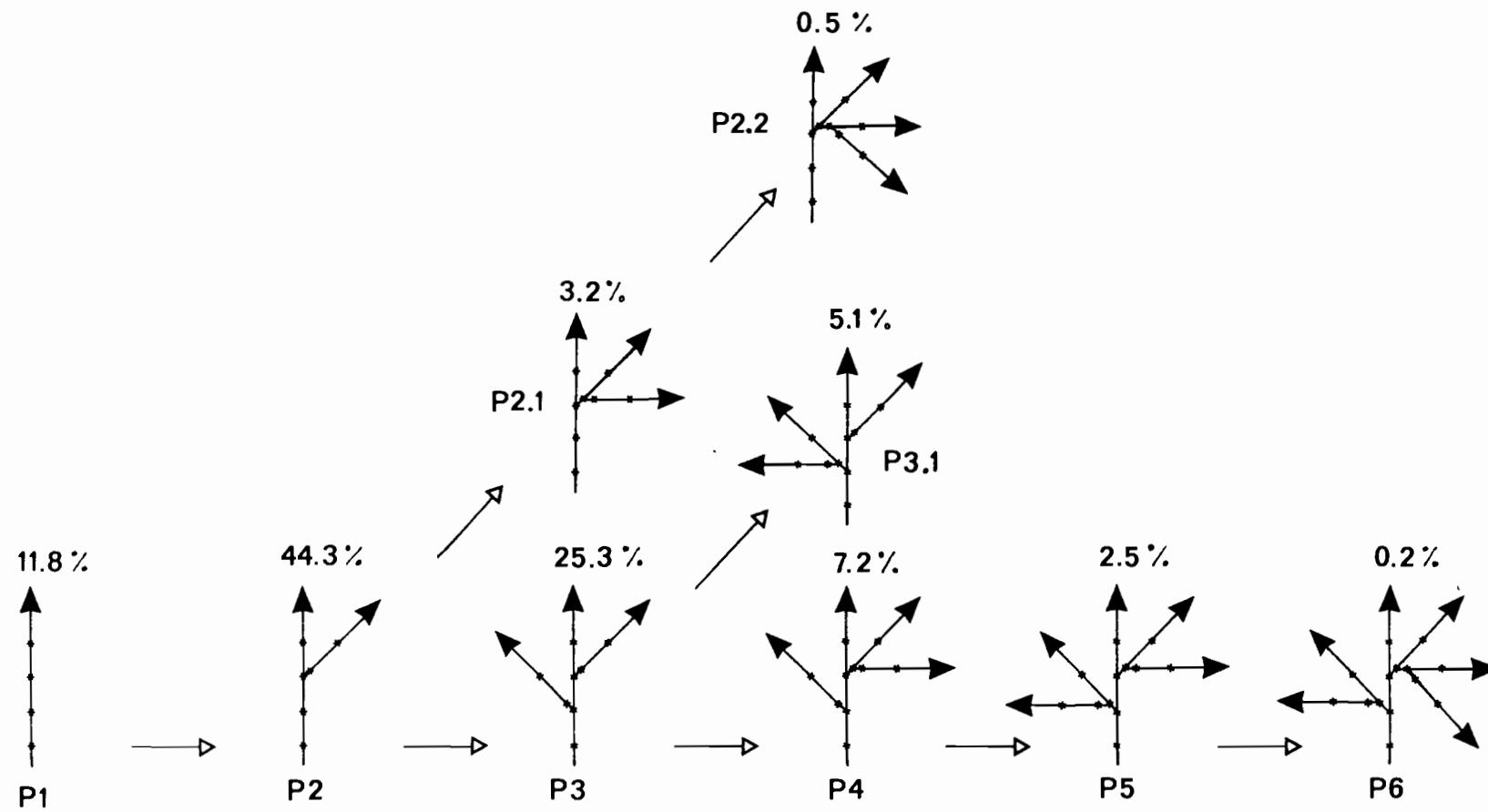
Fig. 3



SCHEMA D'UNE TALLE EPIEE DE LA VARIETE C1
STADE "6 PANICULES"

La pratique est différente : nous n'avons pas observé, sur les 2151 tiges épiées étudiées, de tiges portant 7 panicules. Et le stade "6 panicules" n'apparaît qu'avec une faible fréquence (0,2%). Certaines tiges arrêtent leur morphogénèse en cours de route, d'autres empruntent des voies différentes comme le montre la figure 4. Au total, on observe 9 cas de figures : 6 pour la morphogénèse 'classique' (P1, P2, P3, P4, P5 et P6) et 3 pour les voies divergentes (P2.1, P2.2 et P3.1). Quelle est l'origine de ces dysfonctionnements ?

De toute évidence, l'émission d'une panicule secondaire au noeud C dépend de l'apparition préalable de la panicule primaire au noeud A. On remarquera aussi que l'inhibition de ce dernier n'est jamais relayé par le bourgeon du noeud B. D'où la nécessité de raisonner en termes de **probabilité conditionnelle**. Le tableau I nous donne les différentes valeurs de probabilité. Pour chaque noeud considéré, on constate une forte influence de la date de semis (risque $\alpha < .001$), mais aussi des interactions entre tiges sous-paniculaires physiquement indépendantes (Exemple : C et B ou D et C). On remarquera surtout qu'une diminution de $P(A)$ en juin est associée, dans la voie normale, à une augmentation de $P(B|A)$, à une diminution de $P(C|(A \text{ et } B))$ et à une forte augmentation de $P(D|(A \text{ et } B \text{ et } C))$: une petite modification de la probabilité initiale se répercute par oscillation sur toutes les autres probabilités conditionnelles. Ceci aboutit à une situation paradoxale où le semis de juin, qui présente le plus de configurations P1 n'ayant qu'une seule



SCHEMA DE LA RAMIFICATION SOUS-PANICULAIRE CHEZ LA VARIETE C1

Tableau I : Probabilités d'apparition d'une talle sous-paniculaire selon différentes conditions.

	Semis mars	Semis juin
P(A)	0,894	0,868
P(B\A)	0,391	0,514
P(C\(_))	0,296	0,198
P(C\(\(A+nonB\))	0,053	0,102
P(D\(\(A+B+C\))	0,140	0,420
P(D\(\(A+B+nonC\))	0,051	0,242

Tableau II : Contributions des différentes boucles de régulation et de l'aptitude à ramifier à la morphogénèse d'une talle sous-paniculaire.

Présence d'une talle s\pan.		Aptitude à ramifier	Conflit A/D	Conflit A/C	Conflit A/B B/D
A	Mars Juin	3% 79%	92% //	14% //	//
B	Mars Juin	66% 85%	//	//	28% 8%
C	Mars Juin	44% 54%	//	52% 43%	//
D	Mars Juin	68% 61%	24% 29%	//	//

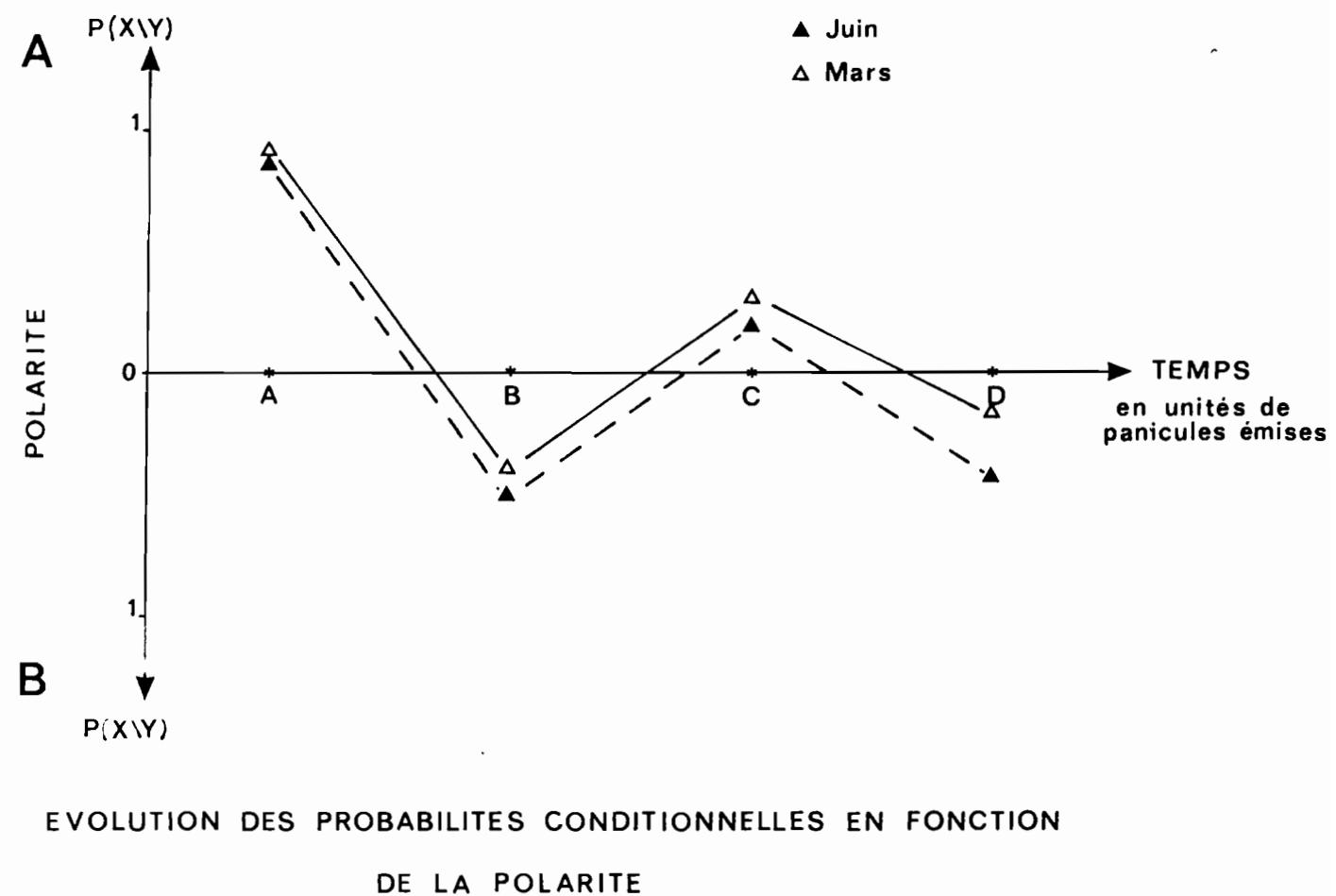
panicule, émet finalement le plus d'inflorescences par talle épiée.

Si on considère les niveaux A et B, comme étant de polarité opposée, on obtient la figure 5, où sont représentées, pour la voie "normale", les courbes oscillantes de mars et de juin. Une telle figure fait ressortir 2 choses :

- premièrement, on constate un amortissement au cours du temps,
- deuxièmement, le semis de juin diffère du semis de mars par une différence de polarité accrue pour le niveau B.

Nous aurions pu aussi tracer les courbes d'oscillation de l'absence du bourgeon. Le point P(non A) aurait alors une polarité de type B. En fait, le passage de l'absence vers la présence doit être considéré comme un changement de polarité. L'hypothèse d'une polarité différente entre les deux niveaux et d'une oscillation amortie coïncide bien avec l'observation chronologique, sans expliquer pour l'instant les voies P2.1 et P3.1. Néanmoins, la présence d'un tel processus avec amortissement sous-entend la notion de résistance et celle de rétroaction avec déphasage.

Les différents facteurs à l'origine des configurations observées nous sont donnés par l'analyse factorielle des correspondances appliquée à un tableau de fréquences :



- Le premier d'entre-eux, à l'origine de 60% de la variabilité observée, représente l'aptitude générale de la talle à ramifier. Cette aptitude est plus importante chez les semis tardifs et compense en partie le moindre effectif des panicules principales. L'inverse de cette aptitude est à l'origine de l'amortissement du processus.
- Les autres facteurs dénotent des situations conflictuelles entre bourgeons. Ainsi pour le deuxième, on observe une situation de ce type entre les bourgeons A et D, d'ordre et de polarité différents. Elle aboutit à trois voies possibles :
 - * Si D domine, il y a inhibition de A et par "feed-back", ni A, ni D.
 - * S'il y a équilibre, on a A et D.
 - * Si A domine, et c'est le cas plus souvent lors des semis de mars, il y a inhibition de D.
- Le troisième facteur fait ressortir un antagonisme entre A et C, de même polarité, mais d'ordre différent. La situation se complique avec le dernier facteur qui associe une opposition A/B et nonB/D.

Le tableau II décrit les contributions de chacun des facteurs à la présence d'une talle sous-paniculaire :

- L'apparition de la panicule primaire A ne dépend pas des mêmes facteurs selon la date de semis. En mars, la situation conflictuelle A/D est prépondérante avec domi-

nance du noeud supérieur A. En juin, il y a équilibre et c'est principalement l'aptitude à ramifier qui dès lors intervient. De ce fait, la polarité accrue de B dans les semis de juin n'est que le reflet d'une diminution de la dominance de A.

- L'émission de cette deuxième primaire B dépend essentiellement de la vigueur de ramification.
- L'apparition d'une panicule secondaire est indépendante de la date de semis. L'aptitude à ramifier et la présence d'une situation conflictuelle y sont impliquées.
- Enfin, les différentes boucles de rétroaction ne sont pas simultanées et prennent place successivement dans le temps.

Au niveau d'organisation supérieur, la configuration, on constate que celle-ci est le fruit d'une histoire : présence d'une panicule, absence d'une autre, etc... Comment la diversité observée est-elle expliquée par les différents facteurs mis en évidence ? La réponse nous est fournie par le tableau III. Celui-ci contredit en apparence le précédent. On y trouve en effet la présence simultanée de différentes boucles rétroactives. En fait, c'est cette simultanéité de systèmes régulateurs normalement séquentiels qui se trouve à l'origine du choix de morphogénèses non classiques. On retrouve ici la notion de déphasage.

Tableau III : Contributions des différentes boucles de régulation et de l'aptitude à ramifier à la morphogénèse d'une configuration.

Configuration observée	Aptitude à ramifier	Conflit A/D	Conflit A/C	Conflit A/B B/D
P1	46%	40%	//////////	//////////
P2	42%	18%	//////////	31%
P3	18%	//////////	17%	56%
P4	42%	//////////	49%	//////////
P5	71%	16%	//////////	//////////
P2.1	//////////	//////////	70%	17%
P3.1	46%	32%	18%	//////////

Tableau IV : Relation entre le nombre final d'inflorescences portées par une talle et le délai qui sépare l'épiaison de la panicule principale et de la première panicule primaire.

Nombre final de panicules	2	3	4	5	6
Délai en jours	21,0	15,5	13,5	12,7	12,1

Tableau V : Paramètres généraux d'épiaison-tallage et caractéristiques de la première vague.

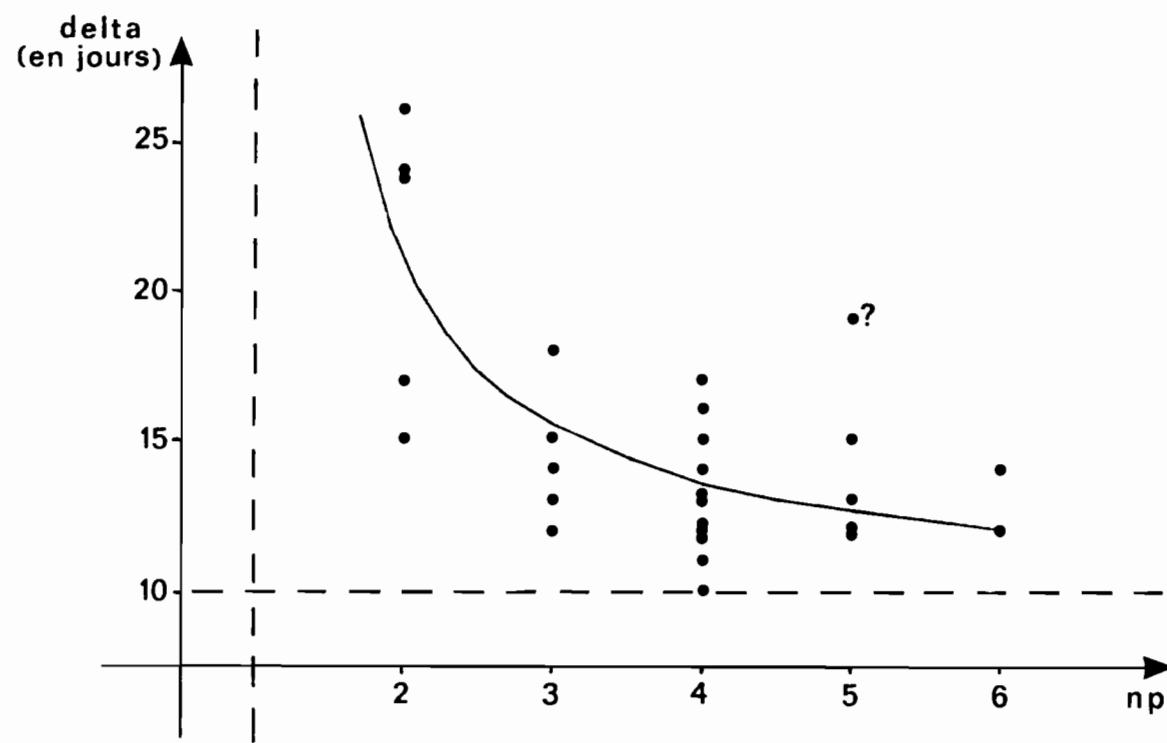
	C1	2A4	267	T58
Ntt	713	439	191	139
Ntf	227	91	39	75
Npt	629	153	68	169
%Tf	32	21	20	54
Irm	2,8	1,7	1,8	2,3
Précocité	17/9	13/9	2/10	24/9
Etalement	8,0	6,9	13,2	11,1
Dissymétrie	0,9	2,2	0,1	1,2
Applatissement	3,9	4,2	2,3	4,1

Quel est le rôle de ces boucles rétroactives, hormis la naissance d'accidents morphogènes ? Sur la figure 5, le temps est représenté par des unités chronobiologiques : les bourgeons. Y a t'il relation directe entre cette échelle chronobiologique et le temps réel ? Si oui, la mise en place d'un tel système oscillant correspond à l'établissement d'une horloge interne qui régule l'émission des panicules dans le temps, les bourgeons n'étant émis que lorsqu'ils sont en phase avec leur polarité.

Le temps qui sépare les épiasions de la panicule principale et de la primaire A est d'autant plus petit que le nombre final d'inflorescences portées par la talle est grand. La relation explique 41% de la variabilité observée dans les délais "principale/primaire A". Elle n'est pas linéaire (fig. 6) et s'ajuste sur un modèle hyperbolique qui a l'avantage de présenter 2 asymptotes interprétables :

- Lorsque le nombre de panicules tend vers 1 (absence de ramification en A), le délai tend vers l'infini.
- Lorsque le nombre d'inflorescences tend vers l'infini, le délai tend vers 10 jours. Ceci constitue la demi-période nécessaire au changement de phase.

Le tableau IV donne les valeurs attendues pour la gamme étudiée (2 à 6 panicules) : le délai varie entre 12 et 21 jours et cette amplitude (neuf jours) est proche de la demi-période. Ainsi, l'adéquation entre le temps réel et l'horloge biologique



APTITUDE A RAMIFIER ET DELAI D'EPIAISON ENTRE PANICULES
PRINCIPALES ET PRIMAIRES 'A'

a une tolérance qui correspond sensiblement à la demi-période : un retard plus important produit un déphasage du bourgeon A avec sa polarité : il n'apparaît plus.

La poursuite de la ramification avec l'apparition de la deuxième primaire a lieu en moyenne 11,3 jours plus tard et ce délai ne dépend plus ni de la configuration, ni de l'intensité de ramification. Si le bourgeon axillaire du niveau B est inhibé, la panicule secondaire C peut prendre le relai et épier en moyenne 19,8 jours après la panicule primaire A. Tout ce passe comme si le bourgeon B était virtuellement apparu. En fait, la panicule C n'épie que lorsqu'elle est en phase avec sa polarité et lors de la voie normale, le délai entre C et A n'est pas modifié. Le comportement de la secondaire D est similaire : que C soit inhibé ou pas, elle apparaît en moyenne 15,5 jours après B. On remarquera aussi que l'écart BD est nettement plus petit que le délai AC. Ceci est une caractéristique générale du processus. Le temps qui sépare deux épiaisons successives diminue lorsqu'on avance dans la ramification. Enfin, dans tous les cas, le délai entre deux épiaisons est inférieur au temps nécessaire au développement floral (28 jours environ), mais n'est guère supérieur au délai imparti pour la montaison (7 à 10 jours).

Précisons aussi que le nombre de panicules émises par une talle n'est pas corrélé à la date d'apparition de la panicule principale si l'on tient compte de l'ensemble des configura-

tions observées ($r = 0,171$). Il le devient si on exclut P1 de l'estimation ($r = 0,398$). Il y a là une dualité qualitatif/quantitatif : l'absence de talles sous-paniculaires ne dépend pas de la date d'épiaison de l'inflorescence principale, alors que l'intensité de la ramification y est corrélée. Ce dernier fait est en accord avec ANSLOW (1963) et BEAN (1970), pour qui, les talles tardives sont les moins vigoureuses et offrent donc une plus grande résistance à la ramification. En revanche, la présence d'une configuration P1 dépend essentiellement d'une situation conflictuelle sans relation avec la date d'apparition de son unique panicule.

L'émission régulée de talles sous-paniculaires a pour effet un étalement de l'épiaison dans le temps. Associée à l'hétérogénéité dans l'initiation, elle conduit la variété C1 à émettre des inflorescences pendant au moins deux mois et demi. Il y a là un comportement floral complètement opposé à ce qu'on a coutume d'observer chez les graminées pérennes tempérées. Ce comportement évite un flux instantané trop important de panicules en anthèse ou en montaison. Nous verrons plus loin qu'il s'agit d'une adaptation à un facteur climatique crucial pour la production de semences et particulièrement fluctuant d'une année sur l'autre en milieu tropical : la pluviométrie.

A3. Diversité de l'épiaison chez quatre clones cultivés en basse Côte d'Ivoire.

C'est l'effet combiné de l'initiation et du tassage aérien sur l'étalement de l'épiaison que nous nous proposons maintenant d'étudier chez quatre clones très différents pour leur comportement floral. La période observée concerne uniquement la floraison principale de septembre à octobre.

Matériel et plan expérimental.

Les quatre souches retenues sont 267, T58, C1 et 2A4. Les observations relatées ici sont issues d'une expérimentation conçue pour tester les effets de la date et du mode d'implantation. Cet objectif n'est pas poursuivi ici et c'est pourquoi, ne sont retenus que les profils d'épiaison correspondant à une seule date d'installation en champ : le 1 mai. En revanche, pour satisfaire au minimum les exigences statistiques, nous avons conservé les 2 pieds issus d'un mode d'implantation différent (semis et éclats de souche), sans pour autant envisager de traiter ici son impact. Un plant installé sur le terrain le 1 mai provient, s'il est issu de semis, d'une graine mise à germer en boîte de Pétri le 15 mars et repiquée en pot une semaine plus tard. S'il est issu d'éclats de souche, il a pour origine une tige prélevée au champ et mise en pot sous ombrrière le 1 avril. Le décalage de 15 jours entre semis et éclats de souche est calculé pour donner sensiblement le même

développement végétatif aux plantes lors de leur installation sur le terrain. La densité d'installation et la fumure sont standard. Il n'y a ni répétition, ni randomisation. Les plantes sont rabattues chaque premier du mois et ceci jusqu'au 1 septembre.

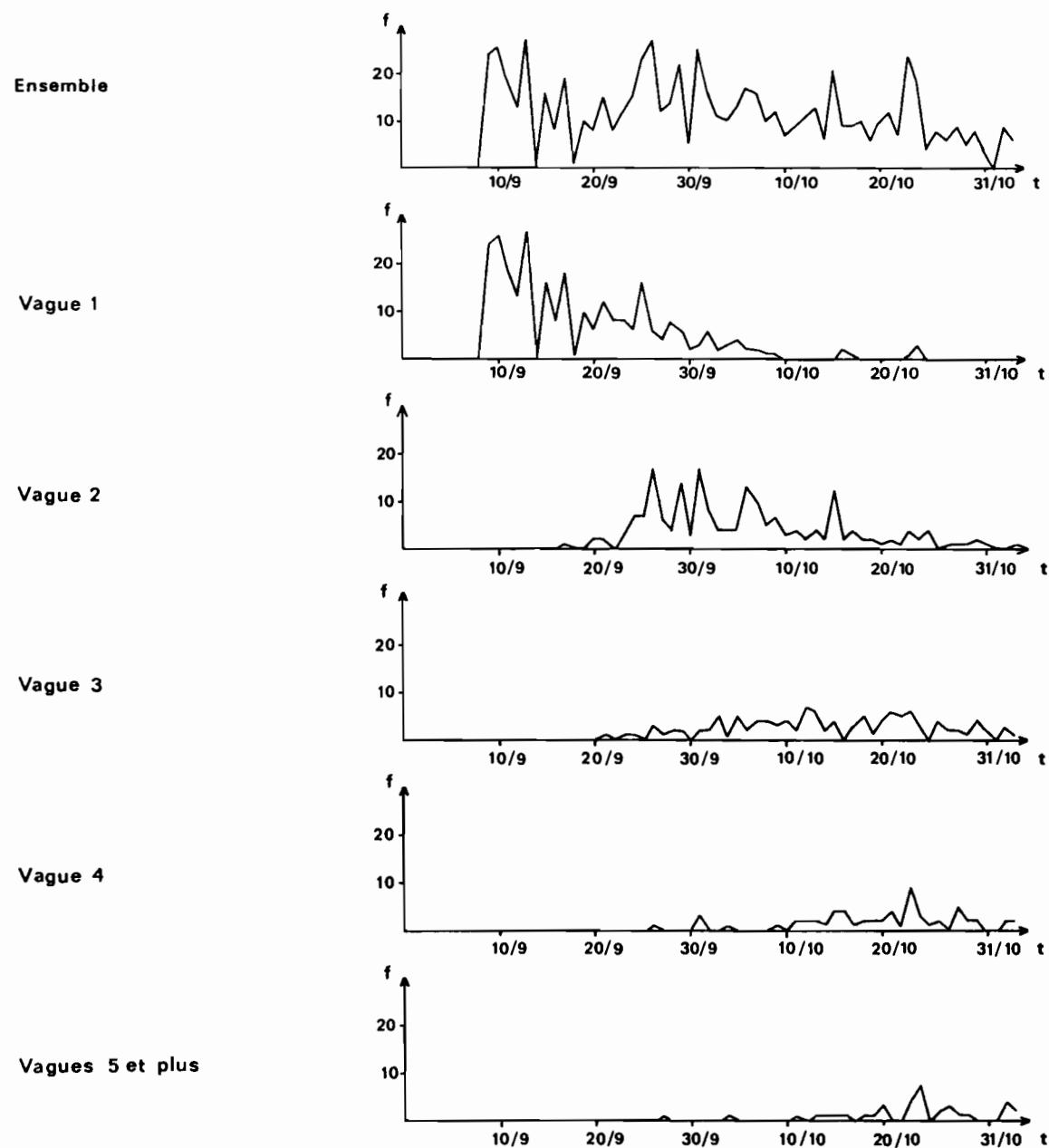
Du 1 septembre jusqu'au 3 novembre inclus et journallement, les panicules au stade épiaison sont marquées. Le 4 novembre, tous les pieds sont arrachés. Chaque talle est séparée, ce qui permet le comptage des talles végétatives et des talles épiées. Une talle fleurie pouvant émettre plusieurs panicules, ces dernières sont classées d'après leur ordre d'apparition sur chaque talle : première, deuxième, troisième, etc... (à ne pas confondre avec l'ordre de ramification pris au sens botanique du terme). La série chronologique de l'ensemble des panicules est ainsi décomposée en sous-séries ou vagues : première vague, seconde vague, etc... La première vague est constituée intégralement de panicules principales, tandis que la deuxième vague renferme uniquement des panicules primaires A. En revanche, la troisième vague regroupe à la fois des primaires B et des secondaires C.

Résultats.

La figure 7 relative au plant du clone C1 installé en mai et issu de semis montre l'opération effectuée. On remarque l'aspect très irrégulier du profil. Un lissage par la méthode

Fig. 7

61

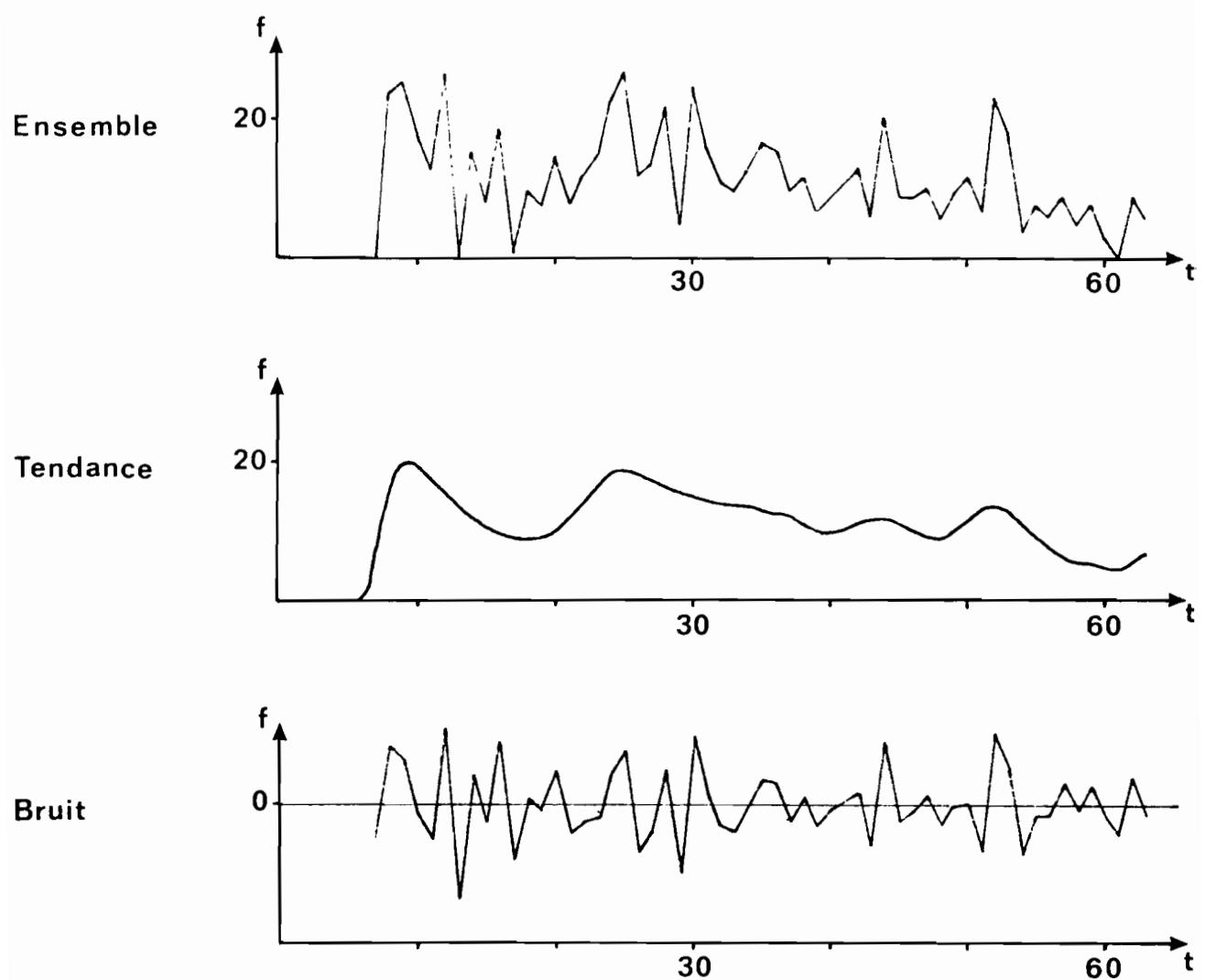


Distributions chronologiques des panicules chez la variété C1
(plante issue de semis et implantée en Mai 1980, floraison de Septembre
à Octobre 1980)

de la régression polynomiale mobile avec une fenêtre de 14 jours fait ressortir la tendance. Les écarts par rapport à celle-ci constituent le bruit de fond. Ceci conduit à décomposer la série chronologique en deux sous-séries (fig. 8).

Selon le clone étudié, le bruit de fond représente entre 45 et 67% de la variabilité journalière. Cette importance relative n'est pas liée à l'intensité moyenne d'épiaison de la variété. De même, il n'apparaît pas, à l'intérieur d'une série, de liaison entre les valeurs de la tendance et du bruit de fond. En revanche, une telle corrélation existe entre les variétés : la souche C1 qui émet en moyenne 12 panicules/jour présente un bruit de fond 35 fois plus important que le clone 267 dont l'intensité moyenne d'épiaison ne dépasse pas une inflorescence par jour. Enfin et surtout, deux processus sont à l'origine du bruit de fond : le premier est purement aléatoire (les écarts journaliers à la tendance ne sont pas autocorrélés), le second est markovien (les jours de sur-épiaison sont suivis de sous-épiaison et vice-versa). Ce dernier processus, d'ordre 1, représente une régulation par compétition. La part relative de celle-ci varie de 0 à 25% selon les clones. Elle n'est pas présente chez le clone 2A4. A l'inverse, elle explique 10 à 25% du bruit de fond chez les variétés C1, T58 et 267. Enfin, à l'intérieur d'un clone, l'intensité de cette régulation est d'autant plus élevée que l'épiaison est importante. Quel est le facteur limitant lors de la montaison à l'ori-

Fig. 8



TENDANCE ET BRUIT DE FOND DE L'EPIAISON CHEZ
LA VARIETE C1 (Plant issu de semis)

gine de cette compétition entre talles théoriquement indépendantes ? Si ce n'est l'eau !!!

Trois points importants se dégagent de l'étude de la tendance (fig. 8) :

- Tout d'abord, il n'y a pas d'épiaison dans la semaine qui suit la coupe. Si nous nous référons aux résultats sur l'initiation et les délais de développement, il est évident que les talles sub-épiées ou épiées à la date de la coupe ont été ététées. Ceci montre aussi la rapidité de la montaison (une semaine pour croître d'un mètre environ) et fait ressortir indirectement les besoins nécessaires à l'épiaison simultanée d'un grand nombre de talles.
- Deuxièmement, l'épiaison présente plusieurs maximum. Ainsi, chez la variété C1, on constate un premier pic le 10 septembre correspondant au maximum de la première vague (fig. 7). Le deuxième sommet apparaît deux semaines plus tard. Il est constitué à 50% d'inflorescences principales et à 50% de panicules primaires. Ceci est dû au fort recouvrement des vagues. Chacune s'étale sur à peu près un mois, suite à l'hétérogénéité dans l'initiation. Mais elles se succèdent avec un décalage de 10 à 12 jours dû au tallage aérien.
- Enfin, on observe une tendance générale vers une diminution du nombre moyen de panicules émises. Ceci est directement lié au fait que toutes les talles fertiles ne

poursuivent pas leur morphogénèse jusqu'au stade "6 panicules". Toutefois, on remarque que si les vagues successives conservent sensiblement le même étalement, elles sont de plus en plus homogènes, au sens de la loi statistique (le coefficient d'aplatissement de Pearson tend vers 1,80). Chaque vague n'est pas la projection homothétique de la vague précédente par un vecteur représentant la probabilité de ramification. Quelle est l'origine de cet aplatissement ? On peut penser à un simple écrêttement : les tiges participant à un pic auraient une probabilité plus faible de ramification sous-paniculaire. Or, nous savons que la probabilité d'apparition d'une panicule primaire A ne dépend pas de la date d'émission de l'inflorescence principale. En revanche, rappelons-nous que le deuxième pic d'épiaison apparaît chez la variété C1 une quinzaine de jours après le premier et non pas au bout de 10 jours comme attendu. Dans un premier temps, il n'y a donc pas écrêttement, mais décalage (ou déphasage). La compétition entre tiges fertiles lors d'un pic contribue à diminuer la vigueur de ramification de celles-ci et par voie de conséquence à augmenter les délais d'épiaison "principale/primaire A". Il s'ensuit un décalage du pic au niveau de la deuxième vague. Mais surtout, ce dernier est formé en majeure partie de tiges dont la morphogénèse n'ira guère plus loin, par manque de vigueur. D'où cette fois un écrêttement sur la troisième vague. Nous observons ici

comment la variété C1 régule son épiaison dans le temps et évite ainsi par compétition un flux instantané trop important. Ceci explique pourquoi les semis tardifs de juin, à l'épiaison moins intense, présentent un taux de ramification supérieur et en partie compensatoire.

La figure 9 compare les différents profils d'épiaison étudiés. L'analyse statistique n'est pas nécessaire pour constater d'une part l'effet prépondérant du génotype sur le déroulement de l'épiaison, et d'autre part l'impact secondaire du mode d'implantation. Pour cette raison, nous avons rassemblé en un seul profil moyen les séries chronologiques correspondant aux deux modes d'implantation (figure 10).

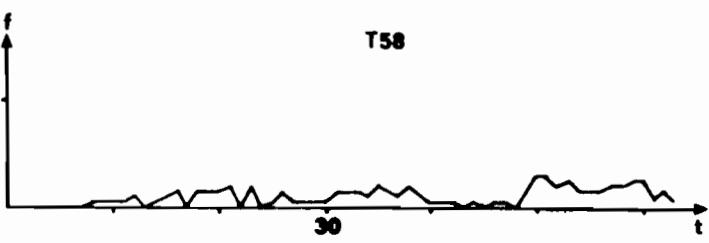
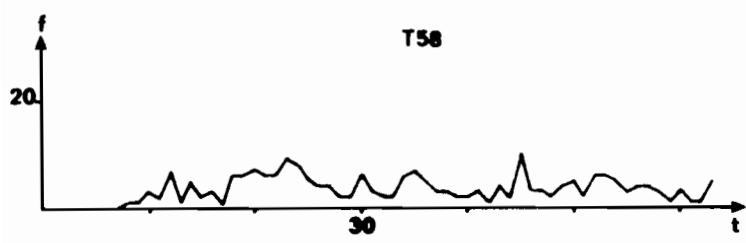
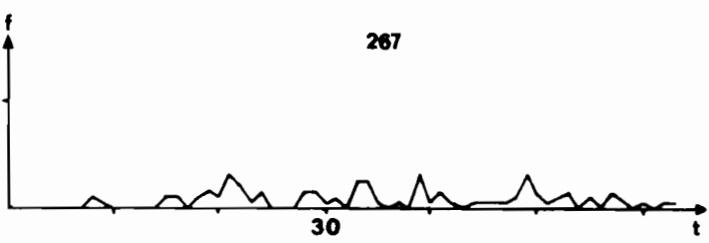
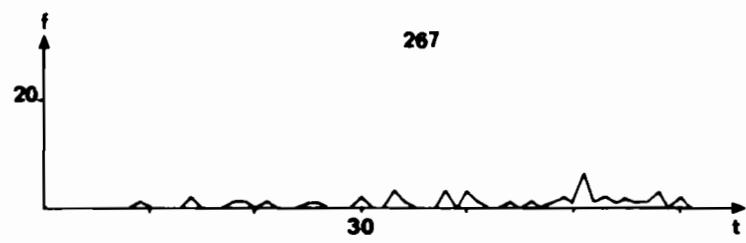
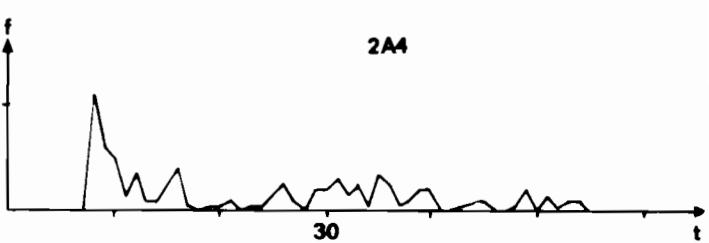
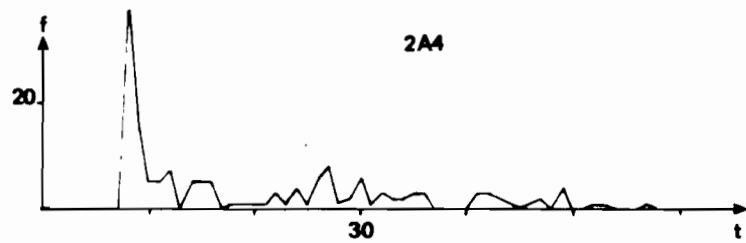
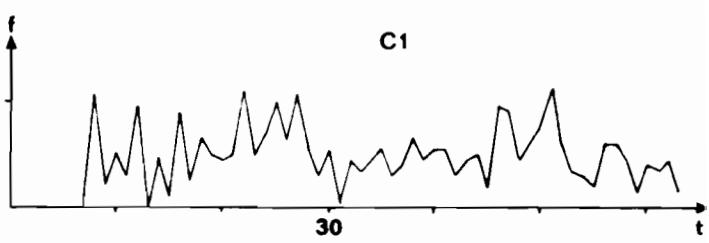
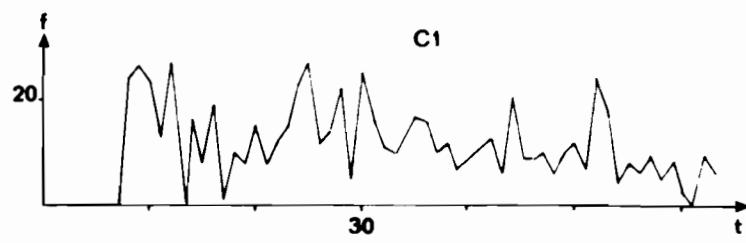
Ces quatre profils peuvent être décrits par trois types de paramètres : les paramètres généraux de tallage et d'épiaison, les caractéristiques de la première vague et enfin, les taux de ramification successifs. Les paramètres généraux comprennent : le nombre total de talles (Ntt), le nombre de talles fertiles (Ntf), le nombre total de panicules émises (Npt), le pourcentage de talles fertiles ($\%Tf=Ntf/Ntt$) et enfin, l'indice de ramification ($Irm=Npt/Ntf$). Les caractéristiques de la première vague concernent : la précocité fournie par la date moyenne d'épiaison des inflorescences principales, l'étalement représenté par l'écart-type, la dissymétrie et l'aplatissement exprimés par les coefficients de Pearson. Enfin, les taux de ramification successifs regroupent cinq variables :

Fig. 9

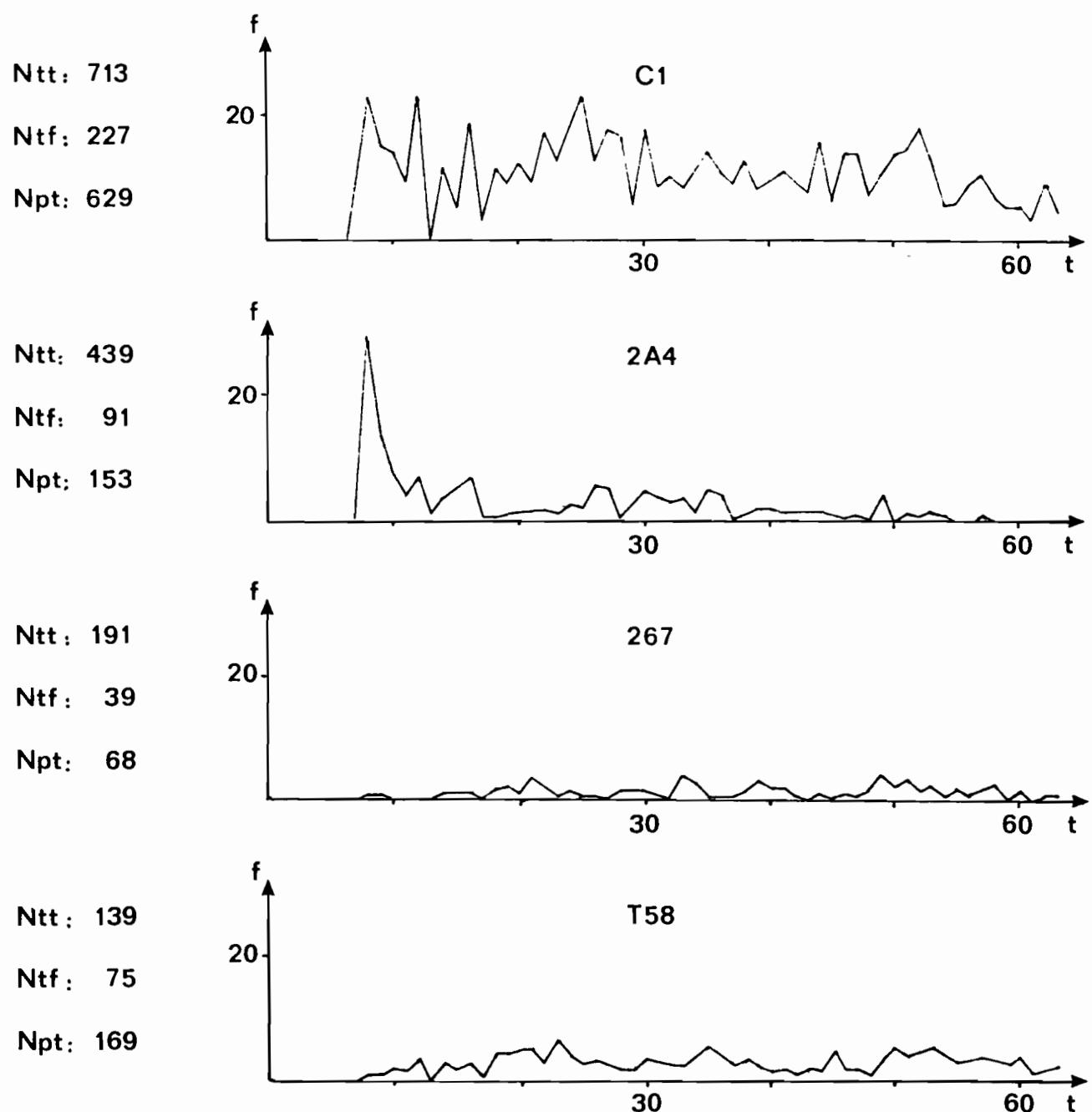
SEMIS

ECLATS DE SOUCHE

70



PROFILS D'EPIAISON DE QUATRE CLONES SELON DEUX MODES D'IMPLANTATION



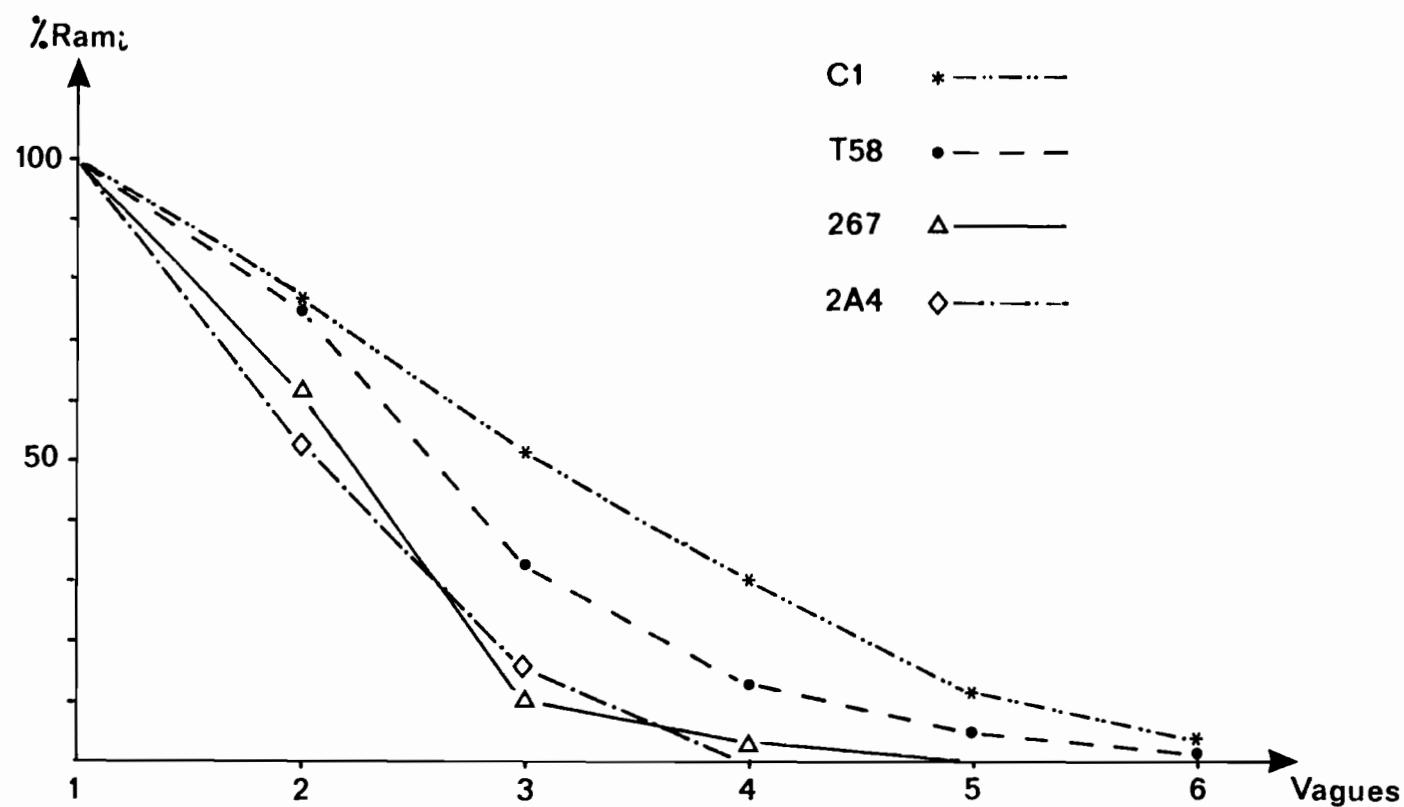
PROFILS MOYENS D'EPIASION DE 4 CLONES
ET LEURS CARACTERISTIQUES

- %Rami : pourcentage de talles fertiles ayant donné au moins deux panicules,
- %Ram2 : pourcentage de talles fertiles ayant émis au moins 3 panicules,
- etc...

Les paramètres généraux et les caractéristiques de la première vague sont réunis dans le tableau V. Cette diversité des comportements repose sur trois aspects : l'importance du tallage, l'intensité relative d'épiaison et enfin les voies empruntées pour réaliser cette intensité relative. Les différences de tallage expliquent en grande partie la variabilité observée dans le nombre d'inflorescences épiées. Ainsi la variété C1 émet plus de 600 panicules/plant, soit près de 10 fois la performance de la souche locale "267". Cependant, le tallage n'explique pas tout.

Des variations dans l'intensité relative d'épiaison interviennent. Celle-ci est définie par le nombre de panicules par talle, fertile ou non. Elle intègre le taux de talles fertiles et l'indice de ramification. Elle oppose les souches 2A4 et 267 aux variétés C1 et T58 caractérisées par une intensité relative nettement plus forte.

Ces dernières variétés se différencient à leur tour par les voies empruntées : chez C1, la ramification est privilégiée au dépend du degré d'initiation des talles. La figure 11 permet



DIVERSITE DANS LE DEGRE DE RAMIFICATION SOUS-PANICULAIRE

de préciser l'impact de la ramification : les faibles intensités relatives d'épiaison (267 et 2A4) montrent une forte inhibition de la ramification dès la première primaire A. Chez ces plantes, on est quasiment assuré de ne pas observer de stade "4 panicules". A l'inverse, les fortes intensités relatives (C1 et T58) fournissent une deuxième vague importante. Elles divergent ensuite avec l'inhibition chez T58 de la deuxième primaire B au profit des bourgeons initiés du plateau de tallage.

Les caractéristiques de la première vague apportent des informations complémentaires concernant le comportement des quatre souches. Certaines variétés présentent un pic groupé (coefficient d'aplatissement supérieur à 3). Ce sont C1, 2A4 et T58. Leur pic est dissymétrique (coef. de dissymétrie non nul) et cet aspect peut être amplifié par l'étage (GILLET, 1980) de la coupe (cas du 2A4). A l'inverse, la souche 267 émet des panicules principales selon une loi quasiment homogène, sans pic véritable. Il est difficile dans ce cas d'attribuer une signification à la valeur de précocité de cette variété. En revanche, pour les clones à épiaison synchrone, on peut vérifier deux comportements : les précoces comme C1 et 2A4 et le tardif T58. Quant aux différences d'étalement observées entre précoces et tardifs, elles sont la conséquence de l'étage.

B. EVOLUTION ET REGULATION DE L'ANTHÈSE : CONSEQUENCES SUR LA FERTILITÉ ET L'EGRENAGE.

L'anthèse n'est pas un processus instantané qui touche l'ensemble des épillets de la panicule en même temps. WARMKE (1951) et JAVIER (1970) montrent chez P.maximum qu'elle s'étale sur plusieurs jours. Ce n'est pas non plus un phénomène aléatoire ni dans le temps (il existe des heures d'anthèse), ni dans l'espace (présence d'un gradient d'anthèse). Chez P.maximum, l'apparition des stigmates commence par le sommet et se propage dans le sens basipète. Enfin, chez le ray-grass, l'anthèse n'affecte pas toutes les inflorescences de manière équivalente. L'âge de l'inflorescence, la position de la fleur sont prépondérants. Il en est de même de la fertilité (ANSLOW, 1963).

L'anthèse se déplaçant le long de la panicule, le nombre d'épillets en fleur chaque jour dépend d'une part de la vitesse de propagation de l'anthèse et d'autre part de la répartition des épillets. Connaissant ainsi le nombre quotidien de fleurs, il est possible de vérifier si la distribution de l'égrenage dans le temps est une simple projection homothétique de la courbe d'anthèse par un vecteur constant de fertilité. Ou si au contraire, des régulations de diverses natures viennent perturber les prévisions.

B1. Etude de la répartition des épillets sur la panicule principale à l'épiaison.

Pour vérifier l'hypothèse précédente, nous commençons par étudier la répartition des épillets sur la panicule encore engainée.

Matériel et plan expérimental.

Dix panicules sont prélevées au stade 'Epiaison' sur chacun des 3 clones : T58, 267 et C1, cultivés en collection à Adiopodoumé. Elles sont découpées dans leur gaine en segments de deux centimètres numérotés à partir du sommet. Les épillets de chaque segment sont dénombrés. Leur somme donne le nombre total d'épillets de l'inflorescence.

Résultats et conséquences.

La répartition des épillets sur la panicule engainée n'est pas homogène. Elle présente un maximum sensiblement situé en position médiane. L'étude de la variabilité intraclonale de cette répartition a fait appel à l'analyse factorielle des correspondances : chaque segment est considéré comme une variable. Le tableau VI représente les données pour la variété C1. Cette variabilité entre panicules d'un même clone est expliquée respectivement chez ces trois souches à 71,4%, 84,8%

Tableau VI : Répartition des épillets sur 10 panicules de la variété C1.

0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20
18	13	47	44	25	14	4	0	0	0
13	28	45	50	49	28	18	8	3	0
20	35	53	58	50	31	21	13	5	0
20	38	53	54	43	28	20	8	2	0
18	37	48	44	21	11	3	0	0	0
18	36	48	42	38	19	8	2	0	0
15	36	47	51	38	24	14	5	1	0
16	35	43	54	50	25	21	8	3	0
23	43	64	70	59	37	26	15	4	1
15	35	45	52	57	29	19	13	6	0

Tableau VII : Nombre d'épillets par panicules en fonction du l'ordre de ramification de la panicule.

	TYPE DE PANICULES		
	Principales		Primaires
	Secondaires		
C	267	2412	747
L			566
O			
N	2A4	735	429
E			332

Tableau VIII : Caractéristiques moyennes des profils d'anthèse d'inflorescences principales.

Clone	DMAX	D50	D90	NMAX	EFF
C1	3,5	3,9	6,7	84,2	311,9
64	4,0	4,0	7,0	117,4	392,2
2A4	4,5	5,4	9,7	105,4	627,4
267	4,1	5,4	9,4	104,5	576,3

et 75,8% par un seul facteur : la vigueur qui oppose les petites aux grandes inflorescences. Ceci a une conséquence majeure : le nombre total d'épillets peut-être estimé à partir du nombre d'épillets situé sur un secteur bien précis. La régression multiple avec sélection régressive pas à pas nous donne la réponse : à l'intérieur de chacune des trois souches étudiées, plus de 96% de la variabilité dans le nombre total d'épillets sont expliqués par le nombre d'épillets d'un seul secteur. Chez C1, ce secteur se situe entre 7 et 9 cm du sommet de la panicule. Chez T58, il se trouve à 16-18 cm du sommet. Ceci correspond grossièrement à la moitié de la panicule. La figure 12 représente la relation chez le clone 267 (secteur 12-14cm). Pour un clone donné, la quantité d'épillets par inflorescence et leur répartition sont bien gérées par un seul processus. Nous sommes ramenés au tous premiers stades de la morphogénèse, lorsque le stade 'Double-rides' apparaît au milieu de l'apex (BLONDON, 1968) et que le nombre d'étages de la future panicule est fixé dès le stade 'primordia de ramifications' (GILLET, 1980). Nous retrouvons cette vigueur, cette frénésie à la multiplication cellulaire des premiers stades, qui détermine la taille finale de l'inflorescence chez la fléole (BEAN, 1970).

Deux conséquences d'ordre pratique apparaissent. Toute technique (fumure, densité) améliorant la vigueur à cette période de la morphogénèse doit augmenter le nombre d'épillets par inflorescence. Enfin, la possibilité d'estimer avec une

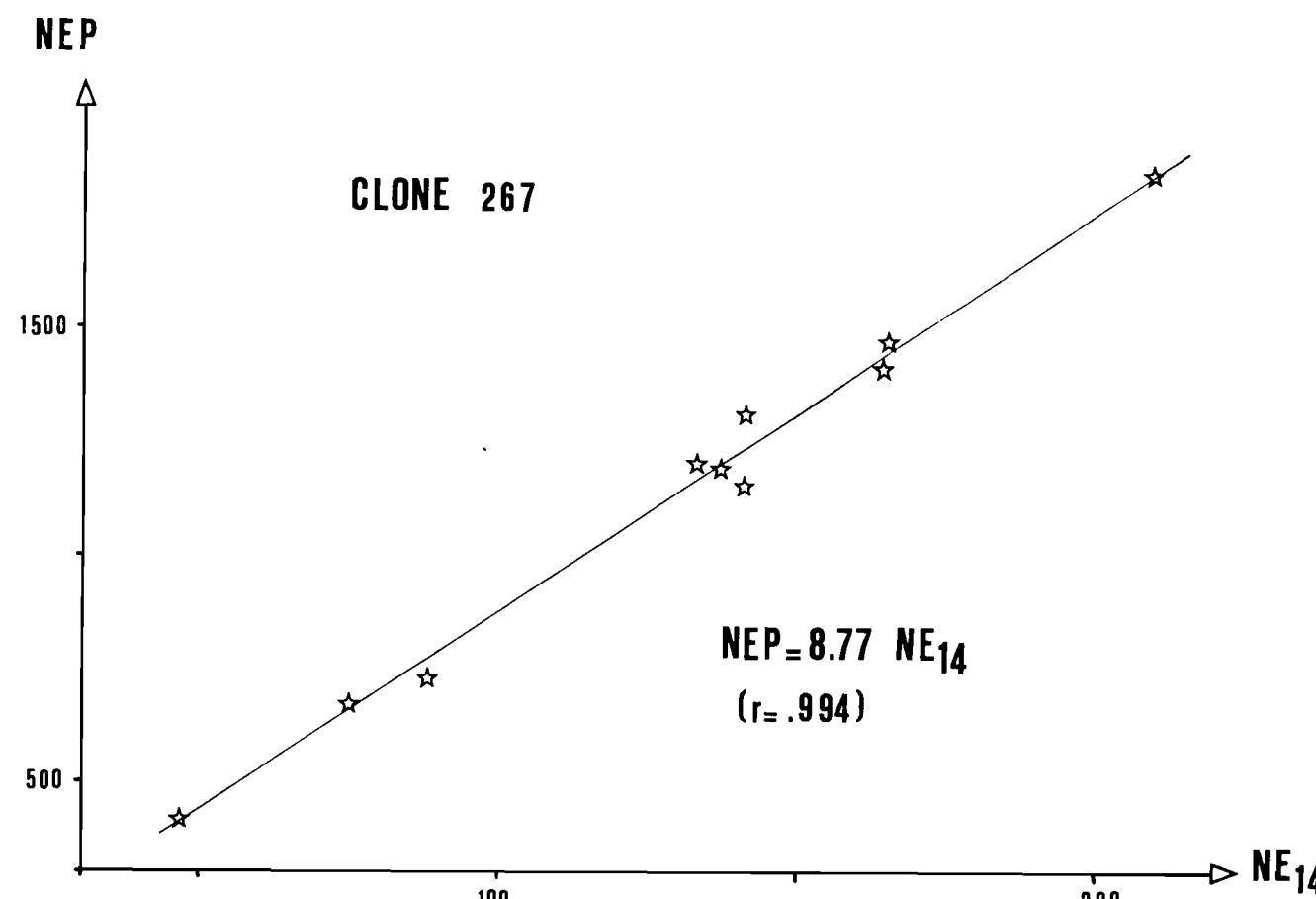


Fig. 12

bonne précision ce dernier caractère à partir de segments prélevés à mi-inflorescence simplifie les comptages. La pente de la régression, caractéristique clonale, est déterminée à partir d'une dizaine de panicules.

L'analyse de la variabilité inter-variétale aboutit sensiblement aux mêmes résultats : les différences de répartition sont aussi liées à des différences de taille d'inflorescence. La figure 13 représente la répartition moyenne des épillets. La forme triangulaire et l'aspect dissymétrique sont communs aux trois souches. La courbe de répartition de T58 semble directement obtenue par homothétie des courbes de répartition de 267 ou de C1.

B2. Modélisation de la répartition des épillets dans la gaine : relations avec la structure développée.

L'étude présentée ici vise à expliquer la forme et la taille de l'inflorescence en relation avec les contingences liée à la reproduction : besoin en eau de l'anthèse et fertilité. En effet, on constate chez P. maximum une grande variabilité dans la taille des panicules avec deux stratégies extrêmes : un grand nombre de petites panicules (exemple : la variété C1) ou à l'inverse, quelques grandes inflorescences (exemple T58). Quel est l'avantage sélectif de l'une ou de l'autre des stratégies de reproduction empruntées ? Ou tout du moins, dans quelles conditions l'une des stratégies l'emporte-

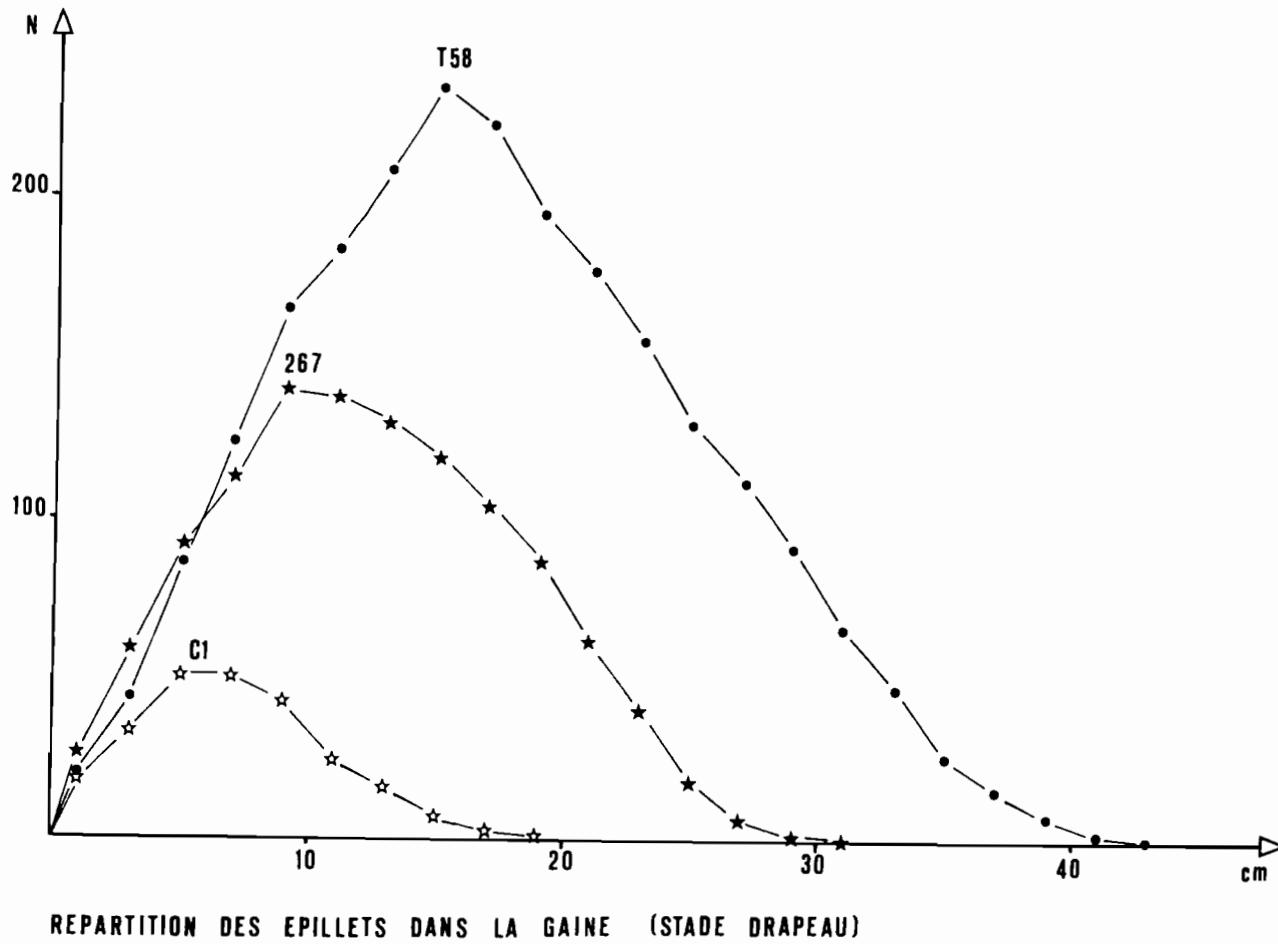


Fig. 13

REPARTITION DES EPILETS DANS LA GAINE (STADE DRAPEAU)

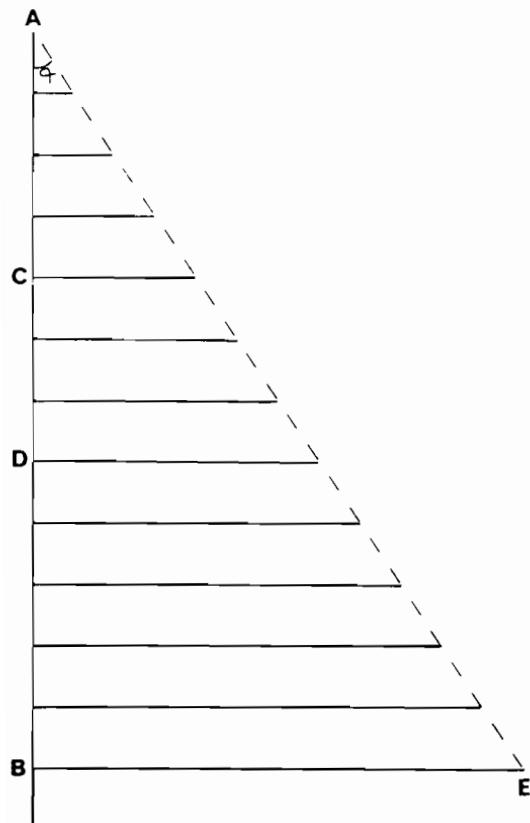
t-elle sur l'autre ? En revanche, la forme conique est peu variable, excepté chez les petites panicules où l'on trouve le racème typique de P. infestum. Quel est l'origine de cette stabilité ? Dès un premier temps, nous allons chercher à comprendre la répartition des épillets dans la gaine. Celle-ci dépend du chevauchement des ramifications de la panicule lorsque celles-ci sont repliées.

Nous partons du modèle simplifié d'inflorescence représenté sur la figure 14a. Il suffit d'effectuer une torsion le long de l'axe (phyllotaxie) pour engendrer la panicule dans l'espace. Ce modèle contient quelques hypothèses simplificatrices :

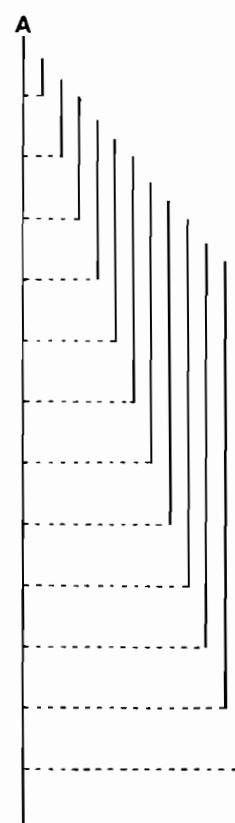
- Les ramifications sont équiespacées le long de l'axe.
- La répartition des épillets est uniforme sur la ramifications.
- La ramification fait un angle droit avec l'axe.

Le schéma de l'inflorescence déployée fait apparaître un angle α tel que $\text{tg}(\alpha) = AB/BE = 2/3$. Ce cas particulier correspond à la forme moyenne : chez 7 clones pris au hasard (T5, T13, T21, T24, T25, T58 et T72), la valeur phénotypique moyenne de $\text{tg}(\alpha)$ varie de 0,64 chez T13 à 0,78 chez T5. Le deuxième schéma (panicule engainée) montre les recouvrements successifs des diverses ramifications. Ceci conduit à la répartition théorique des épillets dans la gaine (fig. 14c). Toute ressemblance avec la figure 14 ne doit pas être considérée

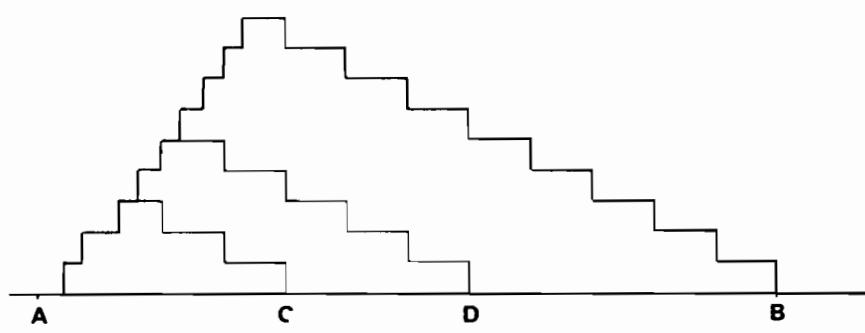
Fig. 14



a) Panicule déployée



b) Panicule engainée



c) Répartition des épillets

FORME ET TAILLE DE LA PANICULE : RELATIONS AVEC
LA REPARTITION DES ÉPILLETS DANS LA Gaine

comme fortuite. Elle montre comment la répartition des épillets dans une grande panicule (AB) est obtenue par homothétie à partir d'une panicule à 4 ramifications (AC) ou à 7 ramifications (AD).

Quel est alors l'influence de l'angle α ? Prenons un exemple irréaliste avec $\alpha=45^\circ$. Ceci nous donne $\text{tg}(\alpha)=1$: la longueur d'une ramification est égale à sa distance du sommet (AB=BE). La répartition des épillets prend alors la forme d'un triangle rectangle. Le maximum d'épillets se déplace vers la gauche, à la perpendiculaire du point A. Si l'anthèse descend linéairement de A vers B et dépend de la position de l'épillet dans la gaine, cela a pour conséquence un maximum d'anthèse dès le premier jour. Nous verrons ultérieurement comment l'angle α tel que $\text{tg}(\alpha)=2/3$ évite un maximum d'anthèse dès le premier jour.

La conséquence majeure de ce modèle réside dans le fait qu'un doublement de hauteur se traduit par un nombre d'épillets multiplié par quatre et par un volume engendré multiplié par huit. En d'autres termes, la densité moyenne d'épillets par unité de volume diminue de moitié, tandis que les consommations globales en eau et énergie quadruplent.

La question se pose aussi de comprendre comment un modèle aussi simpliste avec des hypothèses aussi restrictives que l'égal espacement des ramifications le long de l'axe (alors que

nous connaissons la présence de verticille) parvient à être aussi explicite. En fait, se pose ici la même question concernant la prédition du nombre total d'épillets à partir d'un seul secteur, alors que celui-ci comprend des épillets appartenant à différentes ramifications. Tout ce passe comme si la densité d'épillets d'un secteur dépendait uniquement de sa position relative le long du méristème au stade 'Primordia de ramification' sans tenir compte de son appartenance à une ramification. Dans cette hypothèse, la position d'insertion de la ramification le long de l'axe ne joue aucun rôle. Et un positionnement plus bas revient à rajouter un secteur sans épillets à la base.

Une telle relation quadratique entre la taille de l'inflorescence et le nombre d'épillets peut se déduire du modèle de structure des végétaux de FRANQUIN (1972). Ainsi, la taille de l'inflorescence est une fonction linéaire du nombre de noeuds et d'entre-noeuds. D'après cet auteur, l'accroissement du nombre de noeuds situés sur les rameaux primaires est de nature quadratique. Si chaque noeud de rameaux primaires porte un nombre constant d'épillets (hypothèse de densité uniforme des épillets), il est normal que le nombre d'épillets suive une fonction quadratique de l'accroissement en noeud de l'axe, donc de la taille. Suivant toujours le modèle de FRANQUIN, on constate que les épillets, situés sur un même secteur lorsque la panicule est engainée, sont synchrones, et doivent fleurir simultanément.

B3. Influence de l'ordre de la ramification sur le nombre d'épillets par inflorescence.

La variété ORSTOM 2A4 et la souche locale "267", implantées par éclats de souche avec un écartement de 75 cm en tous sens, ont été retenues pour cette expérience réalisée à Man. Les notations ont eu lieu quatre mois plus tard lors de la floraison principale de septembre à octobre, sur des panicules en cours d'exertion. Pour chaque clone, trente panicules ont été prélevées au hasard sur les parcelles de 20 m² à raison de dix panicules principales, dix panicules primaires et dix panicules secondaires.

La différence mise en évidence entre les deux génotypes ne constitue pas l'objet principal de cette étude. En revanche, la présence d'un effet très hautement significatif de l'ordre de la ramification, mais aussi de l'interaction, conduit à regarder le tableau VII. On y constate une diminution du nombre d'épillets corrélative à une augmentation de l'ordre de ramification. Et l'importance relative de cet effet dépend du clone étudié. Ainsi, chez la souche 267, la chute est spectaculaire : la panicule principale porte 3 fois plus d'épillets qu'une panicule primaire et 4 fois plus qu'une inflorescence secondaire. Ceci correspond d'après le modèle d'homothétie à une diminution de taille respectivement égale à $1/\sqrt{3}$ et à 1/2.

Cette étude montre l'intérêt des panicules principales. Non seulement elles sont plus nombreuses et groupées, mais en plus, leur nombre d'épillets est plus élevé. Ceci est en accord avec les variations de rendement observées à l'intérieur d'un pied en fonction du rang et de l'ordre des talles et mise en évidence chez le blé par MASLE-MESNARD et SEBILLOTTE (1981). Les différences observées entre les génotypes pour cet effet montre qu'il est possible de rechercher des variétés pour lesquelles cette chute s'avère moins importante ; ceci afin de limiter les variations de rendement consécutives à des récoltes retardées pour des raisons climatiques.

B4. Evolution de la date d'anthèse sur la panicule.

L'évolution basipète de l'anthèse sur la panicule est une chose bien connue. La présence simultanée d'épillets en anthèse à l'extrémité des ramifications du verticille et au tiers supérieur de l'inflorescence suggère que la date d'anthèse d'un épillet est déterminée par sa position relative dans la gaine avant exertion et que par conséquence, des épillets appartenant à un même secteur de la gaine sont synchrones au sens donné par FRANQUIN (1972). Il est alors possible d'estimer la vitesse de propagation de l'anthèse le long de l'axe de la panicule.

Matériel et plan expérimental.

Les trois variétés (C1, 267, T58) sont reprises pour cette étude. L'expérience consiste à marquer des panicules principales à l'épiaison et à couper la partie supérieure de la gaine à différents niveaux . Il s'agit d'un étage. Quatre traitements sont appliqués :

le lot témoin (Pas d'étage),
le lot "Premier niveau de coupe",
le lot "Deuxième niveau de coupe",
et le lot "Troisième niveau de coupe,"

Chez le C1, par exemple, les différents niveaux de coupe sont 4, 8 et 12cm. Pour les souches 267 et T58, ils sont respectivement 6, 12, 18cm et 8, 16, 24cm.

Chaque lot est formé de 5 panicules marquées le même jour. La date d'apparition du premier stigmate épanoui est notée. L'expérience est renouvelée à des dates différentes et aussi sur des panicules primaires . Elle porte donc sur quinze inflorescences par clone et par lot.

Résultats et conséquences.

La vitesse de propagation de l'anthèse n'est apparemment modifiée ni par la date d'épiaison, ni par l'ordre de la panicule. Chez la variété C1, le premier épillet fleurit en moyen-

ne 2,6 jours après l'épiaison. Le décalage est de 2,5 jours chez 267 et 3,7 jours chez T58. Néanmoins, ces variations entre clones ne sont pas significatives (risque $\alpha > 20\%$).

En revanche, les vitesses de propagation de l'anthèse le long de la panicule sont bien différentes (fig. 15).

C1 : 1,95 cm/jour ($r=0,98$)

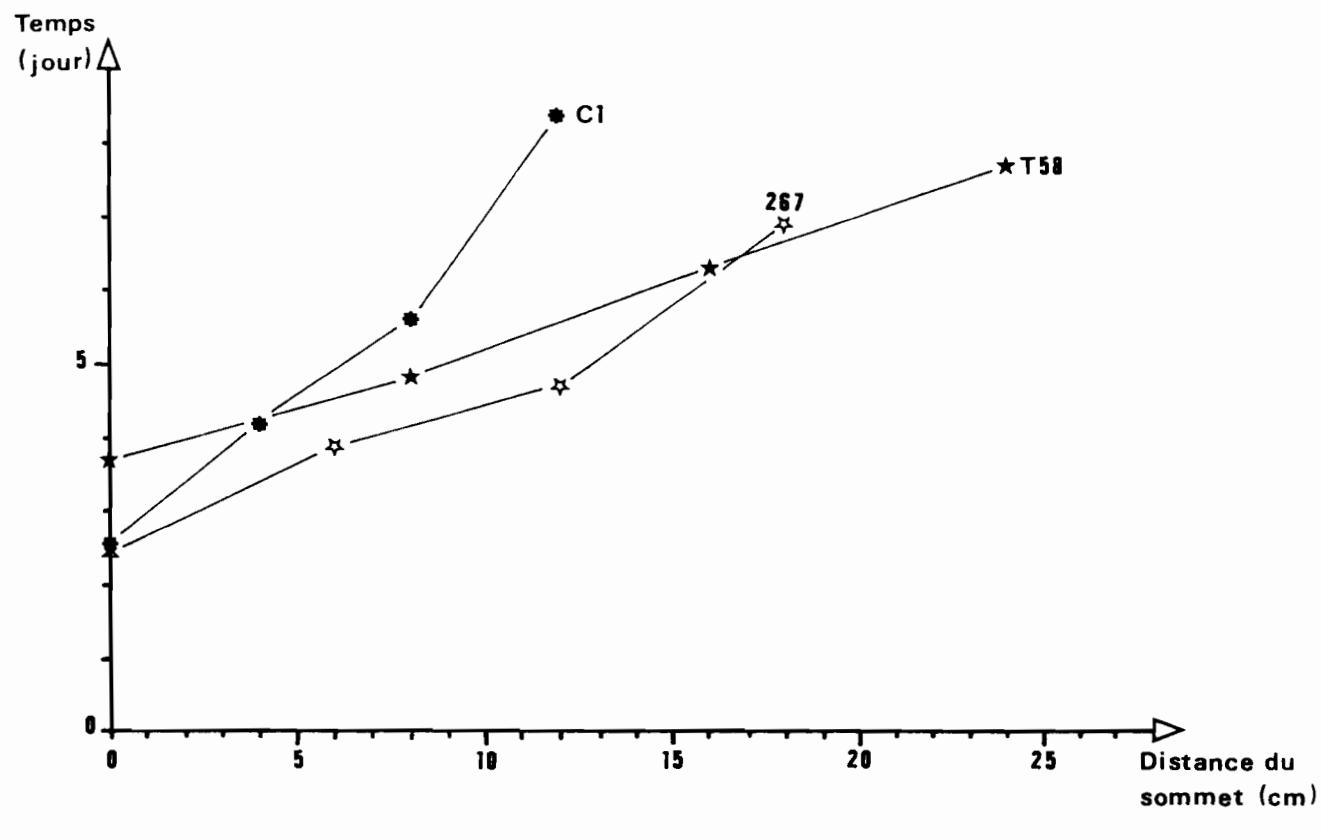
267 : 4,08 cm/jour ($r=0,98$)

T58 : 5,92 cm/jour ($r=0,99$)

Ces vitesses sont dépendantes des dimensions de la panicule. Prenons l'hypothèse inverse (même vitesse quelque soit la taille). Dans ce cas, un doublement de la hauteur aboutit à un doublement du nombre d'épillets en floraison lors du maximum d'anthèse. En fait, la densité pollinique à l'intérieur de la panicule est divisée par quatre, puisque le volume est multiplié par huit. Il doit en résulter une baisse de la fertilité. L'augmentation de la vitesse de descente, que nous avons pu constater, représente dès lors un processus compensatoire visant à combler le déficit pollinique instantané. Théoriquement, pour assurer une bonne compensation, la vitesse doit être multipliée par quatre. Dans la pratique, nous avons pu remarquer que l'effet compensatoire est moindre (la vitesse ne fait que doubler). Tout simplement parce qu'une bonne compensation lors du maximum d'anthèse se traduit par une densité pollinique trop importante et inutile en début et en fin d'anthèse, d'où un coût à minimiser pour la plante. D'autre part, n'oublions pas qu'une vitesse d'anthèse multipliée par quatre

Fig. 15

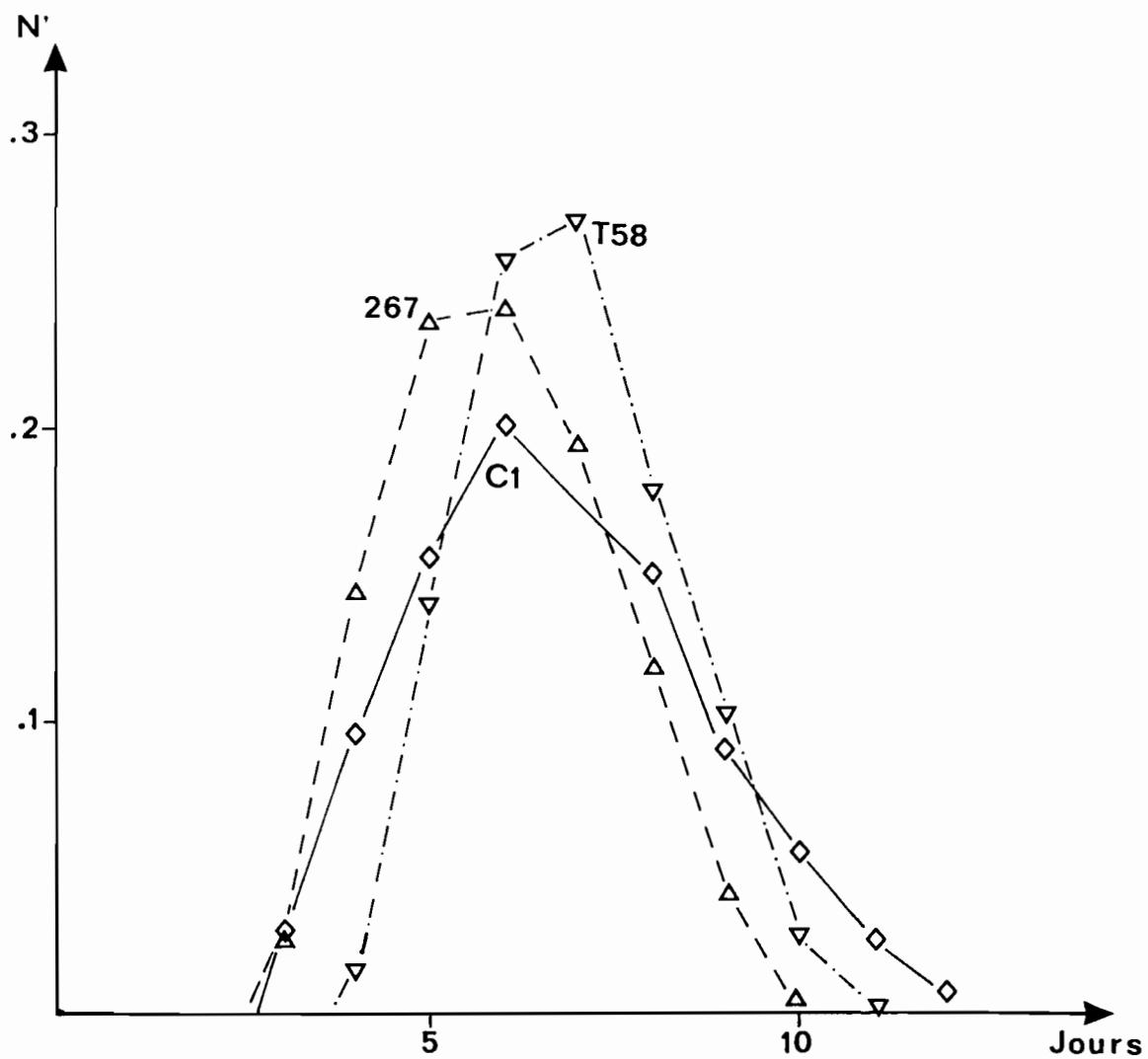
90



augmente d'autant la consommation instantanée en eau et énergie. Une autre voie permet de compenser le déficit pollinique sans augmenter le coût énergétique, c'est de réduire le volume de la panicule. Parmi nos hypothèses simplificatrices du modèle d'homothétie, nous avons admis que les ramifications présentent un angle β droit avec l'axe. Un resserrement de cet angle β ne modifie pas les conclusions relatives à la répartition des épillets. En revanche, elle conduit à une compensation volumique de la densité pollinique. Et c'est ce qu'on observe dans la pratique : les grandes panicules comme K187, T58 montrent un angle β proche de 45° et s'opposent ainsi aux petites panicules.

Nous venons d'interpréter les différences de vitesse d'anthèse observées entre nos trois souches. Il reste à vérifier si la connaissance de la vitesse et de la répartition des épillets nous permet d'estimer le nombre quotidien d'épillets en fleurs sur une panicule (fig. 16). Chez la variété C1, des notations journalières du nombre d'épillets fleuris ont eu lieu à Adiopodoumé en serre sur des plants en pots et à Man en champs, à des années différentes. La relation avec les prévisions est dans tous les cas très hautement significative ($r=0,927$) bien que la vitesse et la répartition des épillets ne furent estimées qu'une fois à Adiopodoumé. L'hypothèse d'une **date d'anthèse déterminée par la position relative dans la gaine avant l'épiaison**, est retenue chez cette variété. Nous allons voir maintenant que la courbe théorique d'anthèse peut être

Fig. 16



EVOLUTION DE L'ANTHESE SUR LA PANICULE
(Fréquence relative estimée)

modifiée chez les grandes panicules et quelles en sont les conséquences.

85. Relation entre l'anthèse, la fertilité et l'égrenage spontané chez quatre souches : C1, 267, 64 et 2A4.

OLLITRAULT a observé, à partir d'un protocole commun, l'évolution de l'anthèse et de l'égrenage spontané chez quatre souches de P. maximum : C1, 267, 2A4 et 64. Notre propos est de vérifier l'existence de différences entre les clones dans le déroulement de l'anthèse et d'observer si celles-ci se répercutent sur les profils d'égrenage. Cette étude permet aussi la mise en évidence de relations entre l'anthèse et l'exertion ainsi qu'entre l'anthèse et la fertilité. Des processus de régulation sont aussi démontrés en liaison avec le modèle d'homo-thétie.

Matériel et plan expérimental.

Chez les variétés C1 et 2A4, l'étude portent sur les inflorescences principales et primaires. Chez les deux autres souches, seules les principales sont prises en considération.

L'essai est mis en place, début juin, à Man. La fumure et la densité d'installation sont standard. L'implantation a lieu par éclats de souche en provenance d'Adiopodoumé. Les variétés C1, 2A4 et 64 sont représentées par une ligne de 11 plants et

sont séparées chacune par une ligne de la souche 267. Une coupe de régularisation a lieu le premier de chaque mois, septembre compris. Enfin, un filet recouvre l'expérimentation et constitue une protection contre les oiseaux.

Les notations concernent la grande épiaison de septembre à octobre 1982. Pour un clone (64, C1, 267 et 2A4) et un ordre d'inflorescence donné (principales, primaires), dix panicules sont marquées le même jour à un même stade physiologique, l'exertion, et avant l'apparition du premier stigmate épanoui. Une moustiquaire est placée sous la panicule pour récolter les produits de l'égrenage. Les notations quotidiennes ont lieu dans la matinée et consistent au comptage du nombre d'épillets en fleur et du nombre de graines pleines tombées dans la moustiquaire. La longueur d'exertion journalière est aussi mesurée.

Résultats

Le protocole expérimental a été modifié sous l'effet de brusques sautes de vent. Le nombre de panicules principales effectivement suivies pour C1, 2A4, 267 et 64 est respectivement égal à 10, 10, 8 et 5. Dans le cas des inflorescences primaires, on a pour C1 et 2A4, respectivement 9 et 8 panicules. L'origine des temps pour tous les profils est donné par l'apparition du premier stigmate épanoui.

B5.1 Organisation de la variabilité des profils d'anthèse.

Nous avons caractérisé les différents profils d'anthèse observés par quelques variables typiques qui sont :

- la date du maximum d'anthèse (DMAX),
- la date à laquelle 50% des épillets ont fleuri (D50),
- la date à laquelle 90% des épillets ont fleuri (D90),
- le nombre d'épillets en fleur lors du maximum (NMAX),
- le nombre total d'épillets ayant fleuri (EFF).

A ces variables brutes, nous avons ajouté quelques rapports :

- $R_1 = DMAX/D50$, $R_2 = DMAX/D90$ et $R_3 = D50/D90$ qui décrivent les aspects de dissymétrie du profil,
- $R_4 = NMAX/EFF$ qui dénote le caractère groupé de l'anthèse.

L'analyse de la variabilité des profils d'anthèse chez les panicules principales a pour première étape la recherche des composantes principales portant sur ces 9 variables. Les quatre souches sont ensuite comparées à partir de leurs nouvelles coordonnées sur les facteurs. La comparaison concerne à la fois leurs moyennes (Analyse de la variance d'un modèle fixe) et leur variances (test de Bartlett).

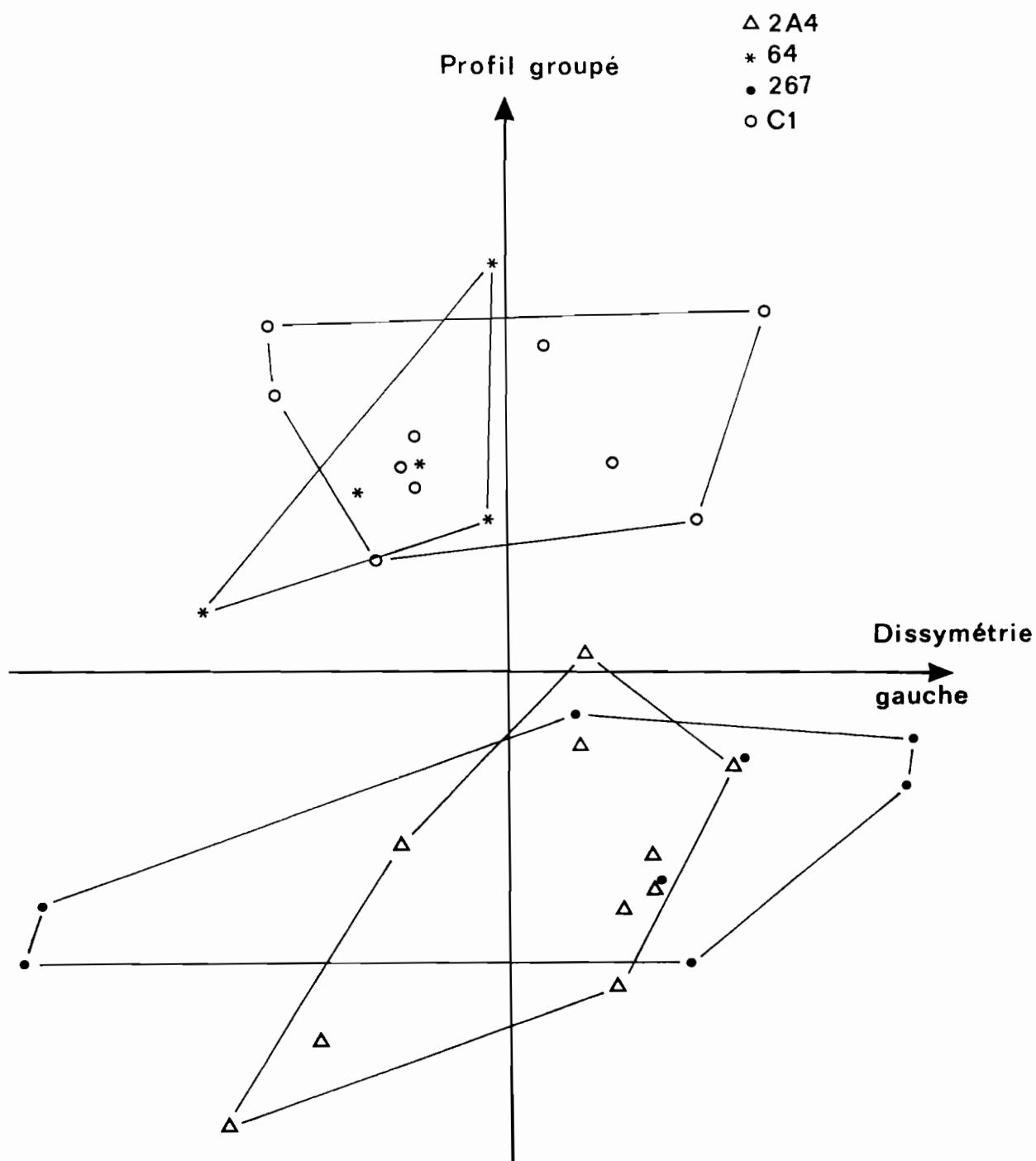
Seuls les trois premiers facteurs principaux sont interprétables et recouvrent 92% de la variabilité :

* Le premier associe la taille de la panicule à une anthèse rapide et groupée. Il oppose C1 et 64 à 267 et 2A4, qui forment deux groupes significativement différents pour leur

moyenne (fig. 17). Ce facteur représente l'adéquation au modèle théorique d'évolution de l'anthèse étudié précédemment. Les souches Ci et 64, à petites panicules suivent bien le modèle. En revanche, les clones 267 et 2A4, à grandes panicules montrent une durée d'anthèse supérieure aux prévisions, associée à un maximum inférieur (NMAX). Chez ces souches, il y a régulation : lorsque le quota est dépassé, le surplus fleurit en partie les jours suivants ou pas du tout. L'absence d'anthèse pour une partie des épilletts se vérifie particulièrement chez le clone 267 : le nombre d'épilletts par inflorescence varie entre 415 et 1842, alors que les comptages de stigmates oscillent entre 473 et 680 dans notre expérience.

- * Le deuxième facteur représente les variations de dissymétrie du ...ofil. Il n'exprime pas de différences de moyennes entre les 4 souches étudiées mais uniquement une variabilité intraclonale, celle-ci étant significativement différente des autres pour la souche 267.
- * Enfin, la troisième composante résume la variation intraclonale du maximum (NMAX).

Le tableau VIII contient les valeurs moyennes typiques des 4 profils étudiés. Chez les souches Ci et 64, le maximum d'anthèse apparaît respectivement 3,5 et 4 jours après le premier épillet en fleur. La mi-anthèse est atteinte peu après, sinon simultanément (respectivement 3,9 et 4 jours). Enfin, 90% de



REPRESENTATION DES PROFILS D'ANTHESE SUR LE

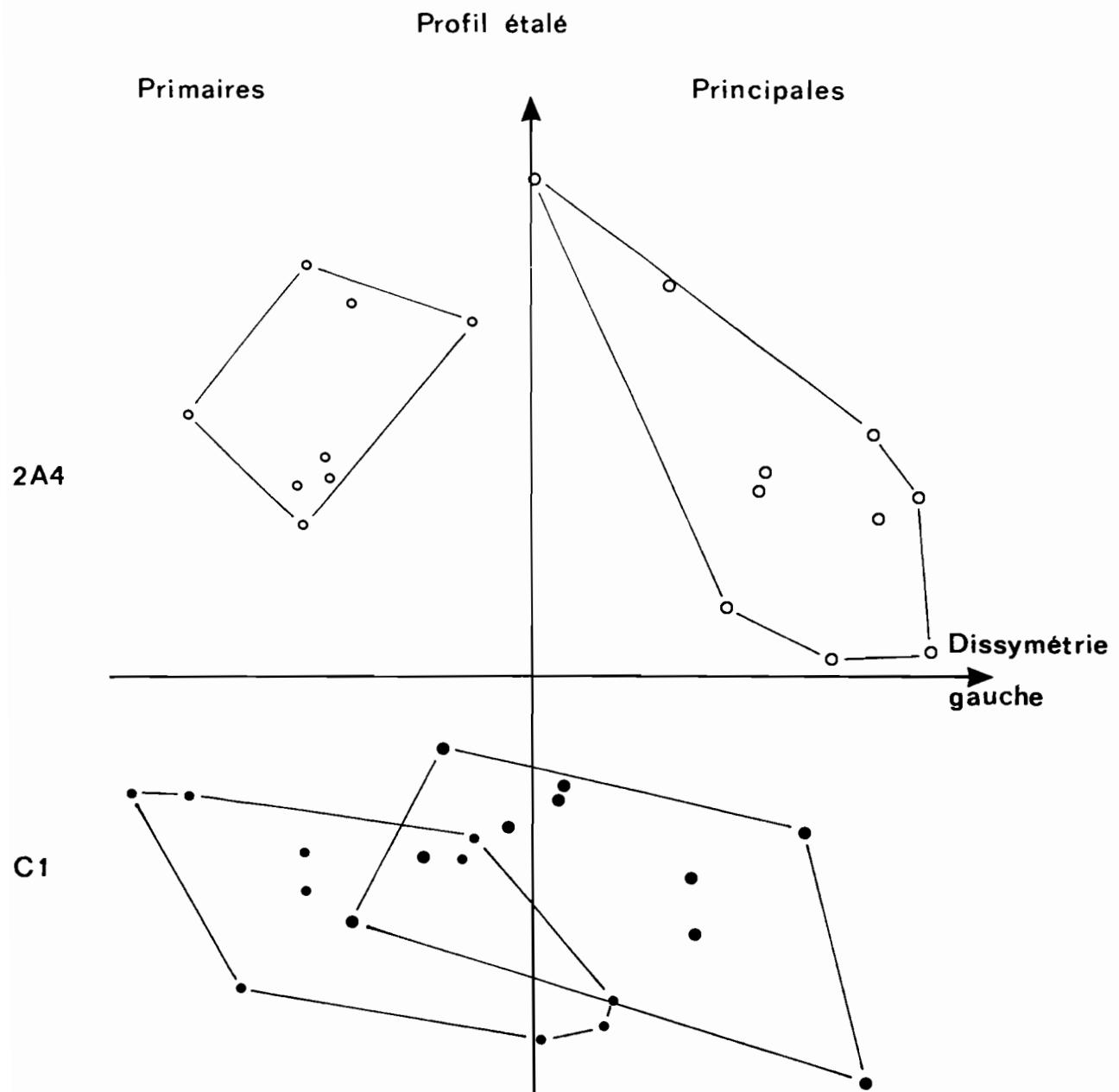
PLAN 1-2 DE L'ANALYSE EN COMPOSANTES

PRINCIPALES

l'anthèse est réalisée respectivement à 6,7 et 7 jours. Nous pouvons vérifier que les comportements de ces deux clones sont très similaires. Les variétés 267 et 2A4 présentent leurs pics maximum 4,1 et 4,5 jours après l'apparition du premier épillet fleuri. La mi-anthèse a lieu en même temps à 5,4 jours. Mais il faut attendre 9,4 et 9,7 jours pour avoir 90% de l'anthèse réalisée, soit trois jours de plus que la variété C1.

L'analyse de la variabilité des profils entre panicules principales et primaires chez les variétés C1 et 2A4 met en évidence les mêmes facteurs principaux. La première composante principale représente la régulation du quota maximum d'épillets en fleur. Elle oppose les deux clones et ne dépend pas de l'ordre principal ou primaire de l'inflorescence (fig. 18). La deuxième composante décrit la dissymétrie du profil, associée à des variations d'intensité du pic maximum. Lors de la précédente analyse, elle représentait uniquement la variation interne au clone et à la panicule principale. Ici, elle oppose panicules principales et primaires. Cette composante exprime la variabilité induite par la répartition des épillets et liée à la forme finale de la panicule. Une forte interaction "clone x type d'inflorescence" montre que les différences sont plus prononcées chez la variété 2A4. Les valeurs typiques des différents profils sont réunies dans le tableau IX.

Fig. 18



**INFLUENCE DE L'ORDRE DE LA PANICULE
SUR LE PROFIL D'ANTHESE**

Tableau IX : Caractéristiques moyennes des profils d'anthèse de panicules principales et primaires chez C1 et 2A4.

Clone	Ordre	DMAX	D50	D90	NMAX	EFF
C1	Princ.	3,5	3,9	6,7	84,2	311,9
C1	Prim.	3,6	4,1	6,3	37,1	140,0
2A4	Princ.	4,5	5,4	9,7	105,4	627,4
2A4	Prim.	6,4	6,5	9,9	47,6	280,5

Tableau X : Variabilité du délai "anthèse-égrenage" entre 4 clones chez les panicules principales.

Clone	8j	9j	10j	11j	12j	13j	14j
C1	//////	0,62	0,53	0,39	//////////		
2A4	//////	0,38	0,71	0,72	//////////		
267	0,31	0,37	0,50	0,50	0,31	0,32	//////
64	//////////				0,32	0,87	0,24

Tableau XI : Variabilité du délai "anthèse-égrenage" entre panicules principales et primaires chez deux variétés.

Clone	Ordre	6j	7j	8j	9j	10j	11j
C1	Princ.	//////////			0,62	0,53	0,39
C1	Prim.	//////	0,41	0,83	0,96	0,51	//////
2A4	Princ.	//////////			0,38	0,71	0,72
2A4	Prim.	0,63	0,88	0,87	0,58	//////////	

B5.2 Relation entre l'anthèse et la fertilité.

La fertilité, sensus stricto, est définie comme le rapport du nombre de graines pleines sur le nombre d'épillets ayant fleuris, par opposition à la fertilité, s.l., égale à la fertilité s.s. que multiplie le taux d'épillets ayant fleuri. Dans notre expérience, nous ne parlerons que de fertilité s.s.

D'une manière générale, les fertilités observées apparaissent très faibles et ces résultats sont typiques du lieu d'expérience : plusieurs années de suite, des essais grainiers ont toujours donné à cet endroit de piétres rendements (10% en moyenne de la production à Bouaké). Néanmoins, on note des différences très hautement significatives entre les clones pour les panicules principales :

2A4 : 5,0% 267 : 13,3% C1 : 19,3% 64 : 21,7%

La régression multiple à pas sélectif de variables, appliquée à l'ensemble des inflorescences principales, tous clones confondus montre que 54% de la variabilité observée s'explique par des variations d'étalement de l'anthèse (D90). Ceci est confirmé par l'analyse en composantes principales où, la fertilité, placée en variable supplémentaire, est très fortement corrélée avec la présence d'une régulation du quota d'anthèse. Voilà pourquoi les panicules principales et primaires, au comportement identique pour ce facteur, ne présentent pas de différences de fertilité. Le facteur limitant qui contrôle le nombre quotidien d'épillets en fleur intervient sur la ferti-

lité s.l. en diminuant le nombre d'épillets concernés par l'anthèse, mais aussi la fertilité s.s. Ces résultats rejoignent les observations d'ANSLOW (1963) sur le ray-grass.

La régulation du quota équivaut à une contrainte en eau et énergie pour la mise à fleur du nombre d'épillets nécessaire au maintien d'une densité pollinique suffisante, d'où un effet en retour sur la fertilité s.s. Le fait que ces observations sont propres à ce champ d'expérimentation suggère une problématique au niveau racinaire avec ses interactions pédologiques. Elle montre aussi comment de petites panicules peuvent avoir un avantage sélectif alors qu'en théorie, c'est à dire sans contraintes, la consommation de 9 panicules de 300 épillets est équivalente à celle d'une inflorescence de 2700 fleurs. Et ce, que ce soit en consommation globale ou en consommation instantanée (anthèse uniquement, non compris la montaison).

B5.3 Relation entre l'anthèse et l'exertion.

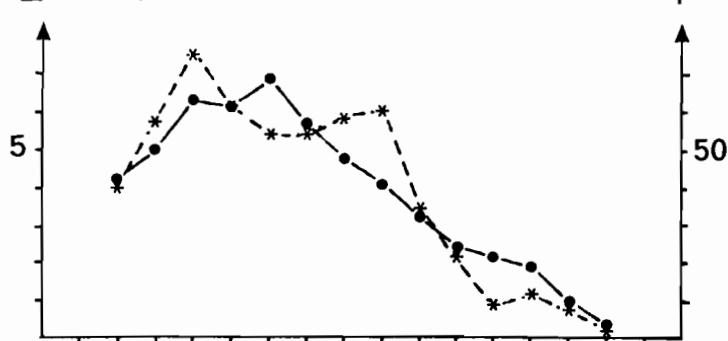
Anthèse et exertion sont deux processus par élongation, grands consommateurs d'eau. Il nous a paru intéressant de vérifier l'existence ou non de relations directes ou indirectes entre ces deux phénomènes. La figure 19 est révélatrice à cet égard. Pour chaque clone, nous avons représenté sur le même graphe d'une part la courbe d'accroissement moyen calculée sur les panicules principales, et d'autre part la courbe moyenne, lissée, du nombre quotidien d'épillets en fleurs. Pour les

Fig. 19

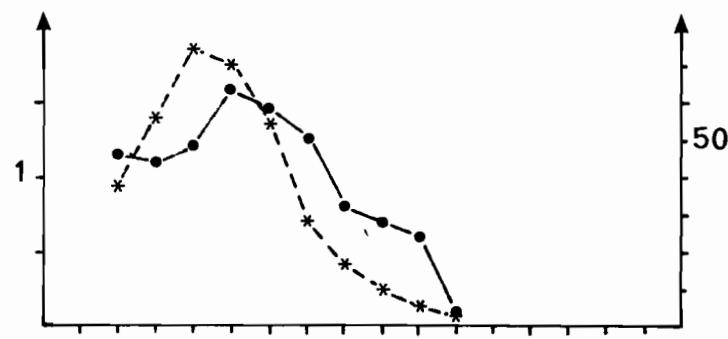
103

ΔL (cm)

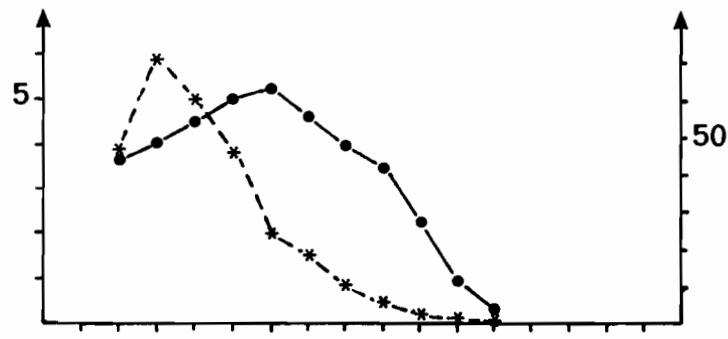
F



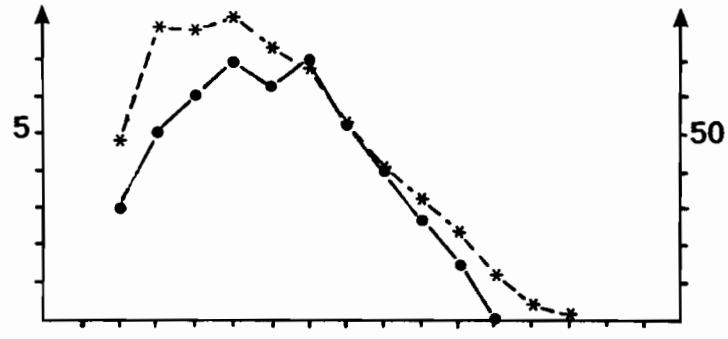
267



64



C1



2A4

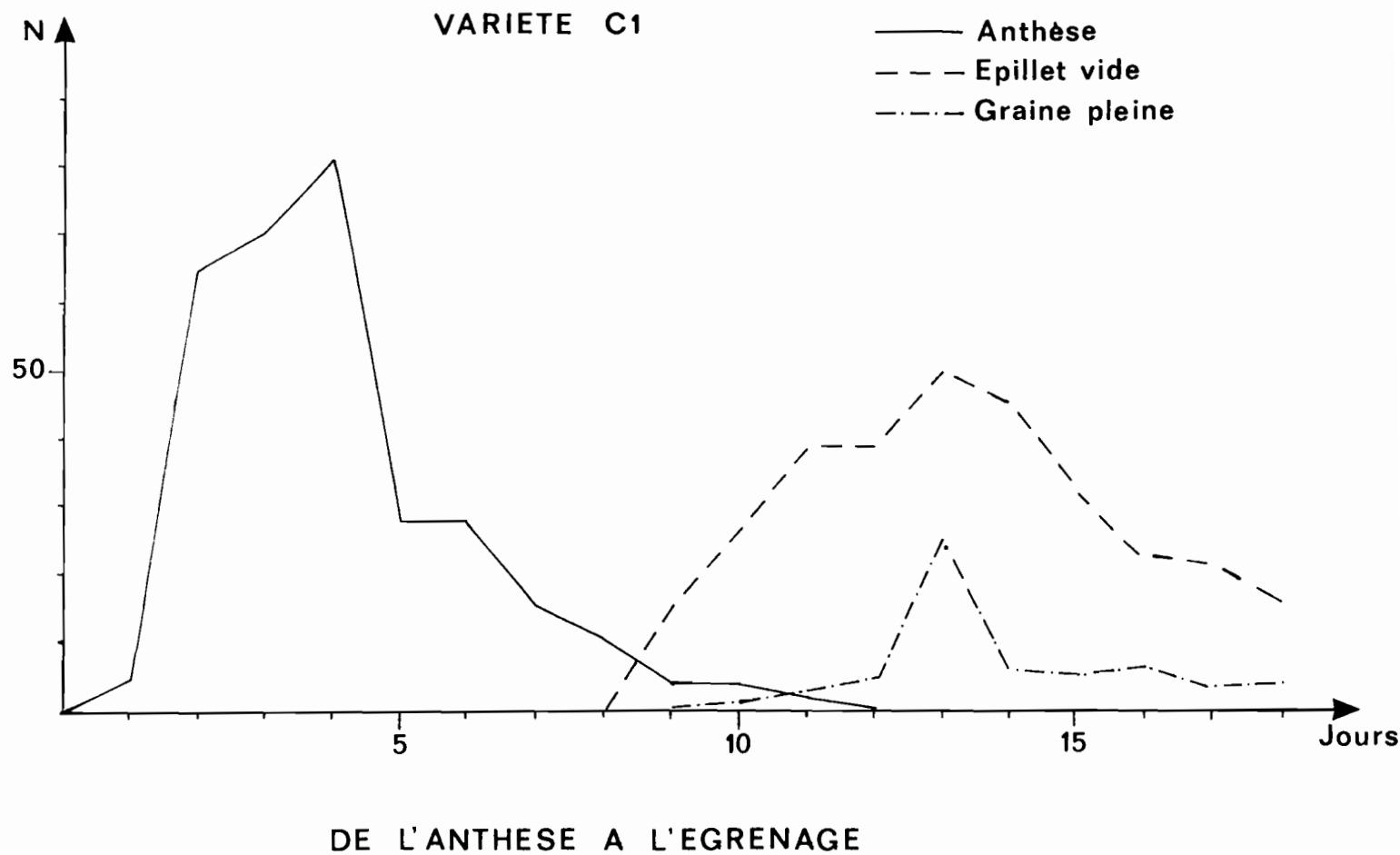
ACCROISSEMENT PAR EXERTION (●—●—●)

ET FLUX D'ANTHESE (*---*)

quatre souches étudiées, la croissance par exertion passe par un maximum avant de décroître et s'arrêter sensiblement en même temps que l'anthèse. Un maximum d'elongation apparaît bien pendant le processus d'anthèse. Néanmoins, il est évident que les deux courbes ne se déduisent pas l'une de l'autre par une simple translation. Ce qui dénote la présence de relations indirectes. On remarquera surtout que la simultanéité des deux processus affecte les deux variétés 2A4 et 267 dont la fertilité s.s. est la plus faible et où des processus de régulation limitent l'anthèse. En revanche, chez les souches C1 et 64, les deux phénomènes sont légèrement décalés, l'anthèse précédant la caulesscence ; il n'y a pas de régulation de l'anthèse, et surtout, les épillets en fleurs ont une fertilité supérieure.

85.4 L'égrenage spontané et ses caractéristiques.

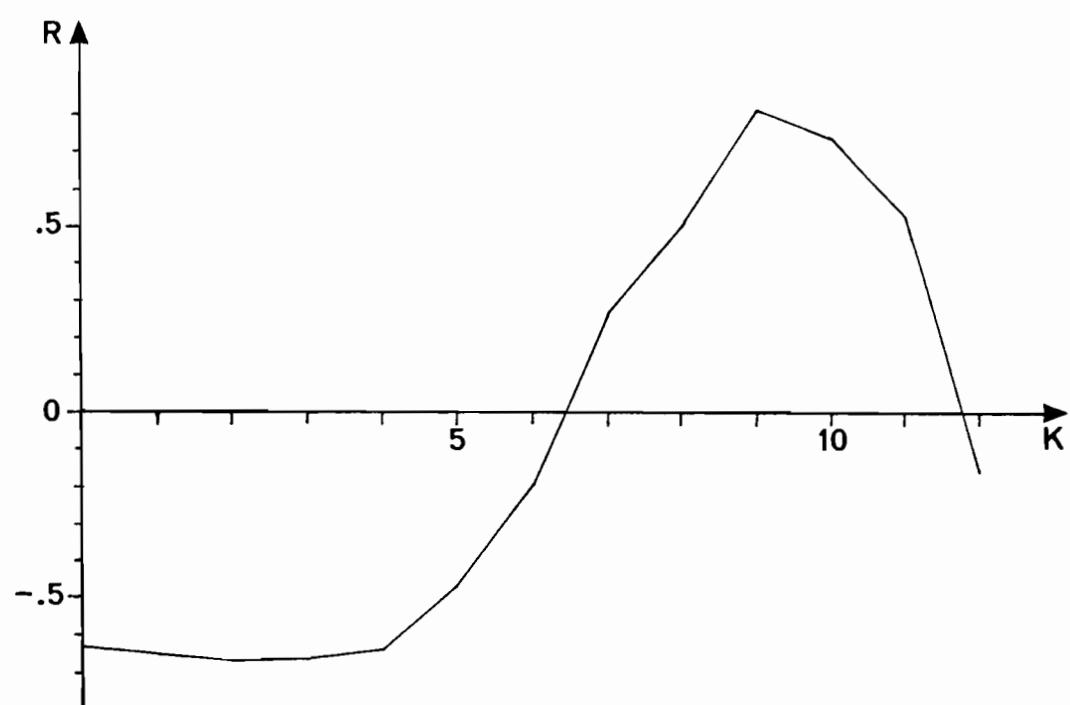
Les évolutions moyennes de l'anthèse et de l'égrenage spontané des inflorescences principales de la variété C1 sont décrites par la figure 20. La chute débute lorsque la floraison est quasiment réalisée, soit 8 jours après l'apparition du premier stigmate. Epillets vides et graines pleines tombent simultanément : l'égrenage est apparemment indépendant du remplissage. Il est maximal 13 jours après le début de l'anthèse, mais surtout, il est très rapide : 50% des épillets chutent en 3,5 jours (écart interquartile).



Le corrélogramme croisé met en évidence le délai pour lequel la corrélation entre l'anthèse et l'égrenage est maximale. La figure 21 est un exemple appliqué aux panicules principales de la variété C1, pour l'ensemble des épillets égrenés (pleins ou non). Elle montre un décalage compris entre 7 et 11 jours, maximal à 9 jours. Le tableau X nous donne les corrélogrammes croisés entre l'anthèse et l'égrenage des épillets pleins pour les panicules principales des 4 variétés étudiées.

Les différences entre clones sont évidentes et portent à la fois sur la valeur et la stabilité du décalage. Les variétés C1 et 2A4 ont sensiblement le même comportement avec un délai d'égrenage compris entre 9 et 11 jours. La souche 267 est singulière avec un décalage étalé sur 6 jours. Enfin, la souche 64 se remarque par un délai plus grand et plus constant entre l'anthèse et l'égrenage (12 à 14 jours).

La comparaison entre inflorescences principales et primaires (tableau XI) montre un délai plus bref, mais plus étalé chez les panicules primaires. Cet effet de l'ordre est plus marqué chez 2A4 que chez C1. Nous retrouvons ici les conclusions portées vis-à-vis de la figure 18. L'effet de la répartition des épillets, lié à la taille finale de la panicule, intervient de toute évidence sur l'égrenage : à l'intérieur d'un clone, les panicules de petites tailles ont un égrenage plus précoce et plus étalé. Nous vérifierons que cette conclusion s'applique aussi aux panicules principales de la souche



CORRÉLOGRAMME CROISÉ ENTRE LE NOMBRE D'ÉPILLETS FLEURIS ET CHUTÉS.

267. En revanche, la présence ou l'absence d'une régulation du quota d'anthèse n'intervient pas sur les délais d'égrenage. Et pour cause, ce facteur a une origine post-morphogène. Ce n'est pas le cas de la mise en place de la couche abscissique, ni de la répartition des épilletts qui sont deux phénomènes simultanés appartenant au début de la morphogénèse florale.

C. CONCLUSIONS

Deux termes peuvent résumer la complexité des situations rencontrées : **déterminisme et régulation**. Le premier est lié aux premières étapes de la morphogénèse florale, le deuxième aux processus de croissance.

Les phénomènes déterminés par la morphogénèse sont au nombre de cinq :

- * mise en place du gradient d'anthèse,
- * taille de la panicule et répartition des épilletts,
- * installation des processus d'abscission,
- * profil d'épiaison des panicules principales,
- * modèle théorique de ramification sous-paniculaire.

Les deux premiers processus induisent la forme théorique du profil d'anthèse. Associés au troisième, ils déterminent le profil d'égrenage. Enfin, les deux derniers conduisent à un modèle d'épiaison par vagues successives en théorie infini. Ces étapes déterminées par la morphogénèse ne sont pas indé-

pendantes. Ainsi l'installation des processus d'absission est étroitement reliée au modèle de ramification sous-paniculaire : le temps nécessaire pour la production d'une graine mature ne dépasse pas l'intervalle qui sépare l'épiaison de deux tiges sous-paniculaires successives. De même, la taille de l'inflorescence et le gradient d'anthèse sont conçus pour assurer dans certaines conditions une densité pollinique suffisante. La forme de la panicule constitue à elle-même un exemple d'efficacité de la morphogénèse. Les grandes inflorescences maintiennent leur densité pollinique au niveau adéquat en diminuant leur volume intérieur par resserrement de leurs ramifications. Un autre exemple de l'importance de la forme nous est donné chez P.maximum par la diminution progressive des longueurs des ramifications lorsqu'on passe de la base au sommet de la panicule. Cette diminution conduit à donner la forme d'un cône dont l'angle génératrice α est proche de 37° chez cette espèce. Cette valeur de paramètre n'est pas le fruit du hasard, mais sans aucun doute d'une pression de sélection efficace. Une valeur de 45° par exemple donne le maximum d'anthèse dès le premier jour avec une brusque demande en eau et énergie.

La programmation morphogène est un premier dégrossissage et constitue une adaptation à une situation moyenne. La régulation physiologique vient affiner l'ébauche. Quels sont les processus impliqués ?

On distinguerá dans un premier temps les phénomènes régulés par la compétition entre talles et liés à la vigueur. De toute évidence, les talles appartenant à une même touffe ne sont pas des unités indépendantes. La compétition modifie la vitesse de montaison et induit indirectement la précocité d'épiaison des panicules. Les talles les moins vigoureuses (plus tardives) montrent des inflorescences plus petites (BEAN, 1970 ; IKEGAYA, 1984 ; LAMP, 1952 ; LANGER et LAMBERT, 1963 ; RYLE, 1964). A la limite, elles meurent et c'est la crise du tallage observée par LANGER, RYLE et JEWISS (1963), GILLET et BREISCH (1982) et BOONMAN (1971). La compétition entre talles fertiles participant à un même pic floral diminue leur vigueur et perturbe ainsi leurs probabilités de ramification sous-paniculaire. Elle intervient dès lors sur la forme observée du profil général d'épiaison.

Dans un deuxième temps, on notera les phénomènes régulés par la compétition indépendants de la taille et de l'ordre de l'inflorescence. Ainsi, l'effectif journalier de talles à l'épiaison est modulé chez certains clones par la mise en place d'une régulation markovienne d'ordre 1. Mais c'est surtout lors de l'anthèse que nous avons pu constater la présence de seuils, en particulier avec le nombre quotidien d'épillets en fleurs. Les relations indirectes avec l'exertion laissent à penser qu'il s'agit d'un phénomène de flux limite en liaison avec les besoins en eau et la problématique racinaire. Le fait est que dans les conditions de cette expérience, les grandes

panicules ont présenté un net désavantage sélectif avec moins d'épillets en fleur, une densité pollinique insuffisante et une fertilité s.s. très faible. Il s'agit là d'une régulation à effets pléiotropiques.

CHAPITRE III

III. LES COMPOSANTES BIOLOGIQUES DE LA PRODUCTION SEMENCIERE : VARIABILITE ET HERITABILITES

L'ensemble des processus de la production semencière peut être représenté par une série de séquences du type : potentialités - transformation - production. Au cours de ce chapitre, nous étudierons principalement le premier terme de la séquence suivante : nombre de fleurs hermaphrodites - pollinisation - nombre de graines. Et nous l'appelerons potentialités grainières.

Chez Panicum maximum, le nombre de fleurs hermaphrodites est égal au nombre d'épillets. D'autre part, si l'épillet constitue bien une unité structurale, on remarquera aussi que ces unités ne sont pas réparties aléatoirement dans l'espace et se regroupent au sein de structures englobantes : les inflorescences. L'étude précédente sur la biologie du développement floral a montré que le nombre d'épillets par inflorescence et le nombre d'inflorescences présentaient une variabilité entre clones et intraclone et pouvaient faire l'objet de pressions de sélection déterminées par les contingences en eau et en densité pollinique.

Notre propos actuel est d'évaluer cette variabilité naturelle et d'étudier son organisation au sein de l'espèce en relation avec les contraintes évoquées plus haut. Il s'agira

ensuite de vérifier si cette organisation naturelle en quelques composantes se retrouve au sein des descendances et d'en déterminer alors la variabilité et l'héritabilité. On pourra alors tenter de savoir si le comportement génétique n'est pas en relation avec la logique évolutive de cette plante apomictique facultative.

A. VARIABILITE NATURELLE DES COMPOSANTES DE LA POTENTIALITE SEMENCIERE.

Cinquante souches représentatives de la variabilité prospectée en Tanzanie ont été étudiées à Man. Quarante-huit clones sur les cinquante ont une intensité d'épiaison suffisante pour émettre au moins dix panicules principales sur trois pieds. Précisons que cet échantillon comprend entre autres, un P. infestum (T14A) et 9 types C (T2, T4, T7, T9, T17, T18, T19, T21 et T77). Deux souches, T7 et T9, représentent des génotypes redondants : pour les couples T2 et T7 d'une part, T4 et T9 d'autre part, l'une des souches est issue de graines et l'autre d'éclats de souche de la même plante prospectée. De ce fait, T7 et T9 n'interviendront pas dans les tests d'indépendance.

L'origine géographique de ces souches est représentée sur la figure 22. Trois régions de Tanzanie sont distinguées :

- la région A, sous influence maritime, (Dar Es Salam à Bagamoyo) avec les clones T2 à T29,
- la région B, située au Nord-Est (Lushoto-Vugiri-Korogwe-Tanga) avec les clones T32 à T69,

1: T2 T3 T4 T5 T6 T7 T9 T11
 2: T13 T14A
 3: T17 T18 T19
 4: T21 T23 T24
 5: T25 T27
 6: T45 T46
 7: T55 T56 T57 T58
 8: T59 T60 T61
 9: T64 T65
 10: T67 T68
 11: T76 T77

● Lushoto
 * T32
 ● Vugiri
 ● Korogwe
 6*

8* 7*
 T62*
 9*
 10*
 T69*

T71*
 T72*
 ● Kilosa T89* ● Morogoro
 T83* T84* T88* T85
 T74* T82* *T86
 *T80
 11* ● Mikumi



CARTE DE LA PROSPECTION TANZANIE 1969
 (d'après Pernes et Combes). Ne sont représentés
 que les clones étudiés ici.

- et enfin, la région C, au Centre (Msowero-Kilosa-Mikumi-Morogoro), avec les clones T71 à T89.

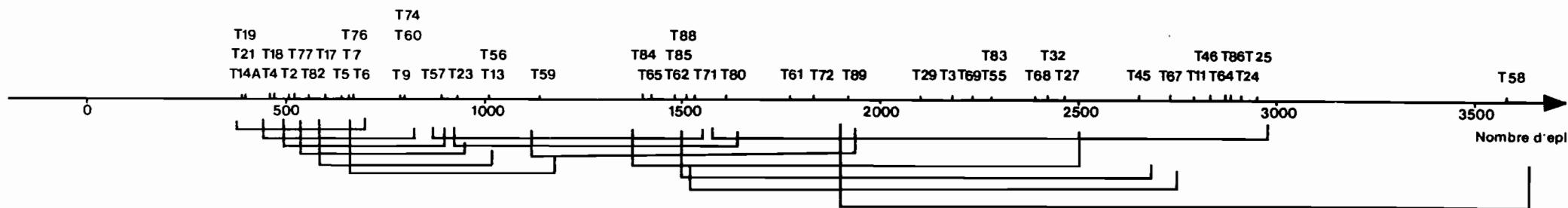
Installés par éclats de souche dans la première quinzaine de juin, à une distance de 75 cm en tous sens, ces pieds subissent deux coupes de régularisation, la première dans la deuxième quinzaine de juillet, la seconde le 1 septembre. La fumure et l'entretien sont standard.

A1. Le nombre d'épillets par panicule.

Dix panicules principales prélevées en cours d'exertion servent au dénombrement des épillets. L'analyse de la variance d'un modèle aléatoire à un critère de classification (génotype) est appliquée aux données préalablement transformées ($y=\log x$). De fortes différences existent entre les génotypes au sein de l'espèce. L'estimation des composantes de la variance donne 0,432 pour la variance génotypique et 0,149 pour la variance résiduelle. En fait, si nous revenons au caractère avant transformation, nous avons décomposé le coefficient de variation global en ses deux composantes V_g (65,7%) et V_r (38,6%). D'après cette dernière valeur, il faut 40 inflorescences principales pour estimer la moyenne d'un clone avec une précision de 10%. Ce qui chez T58 représente le comptage de 144.000 épillets !!! On voit ici l'avantage technique que procure l'estimation du nombre d'épillets par inflorescence à partir d'un secteur bien précis.

L'hétérogénéité de l'ordre et du rang de la talle porteuse, dont nous n'avons pas tenu compte, explique cette grande variabilité entre panicules principales d'un même clone. RYLE (1964) a montré chez trois graminées fourragères tempérées l'impact de la date d'apparition de la talle sur la taille de l'inflorescence : les talles les plus tardives, d'ordre et de rang plus élevés, ont moins de ramifications et d'épillets par ramification. Lors du chapitre précédent, nous avons vérifié cette relation au niveau du tallage sous-paniculaire de P. maximum. Dans l'optique d'une meilleure précision, il importe rait de l'étendre au tallage classique. Toutefois, on conçoit aisément la complexité d'un modèle de rendement faisant intervenir l'ordre et le rang des talles chez des plantes ayant subi deux coupes de régularisation et dont le tallage est autrement plus important que chez le blé.

Cette variabilité intraclonale devient secondaire lorsque la variance génotypique est prise en considération. En effet, 74,4% de la variabilité phénotypique est d'origine génotypique. Dans ces conditions, la sélection d'un clone au sein de la collection apparaît plus facile que l'estimation de sa valeur moyenne. Le nombre d'épillets par inflorescence varie de 386 à 3440 selon les souches et oppose T14A, un P. infestum, à T58, notre variété témoin en production semencière (350 kg/ha). Le classement des clones par le test de Newman et Keuls (fig. 23 où sont représentées les moyennes géométriques) nous montre que



CLASSEMENT DES CLONES POUR LE NOMBRE D'EPILLETS PAR PANICULE
(NEWMAN et KEULS)

les types C ne sont pas significativement différents de T14A. On remarquera surtout qu'il n'existe pas de type modal de P.maximum s.l. : la variabilité est répartie régulièrement d'un extrême à l'autre.

Le tableau XII nous montre que le nombre d'épilletts dépend de la position géographique (risque $\alpha = 0,013$). Si chaque région recouvre la variabilité globale, la répartition en est différente. Ainsi, la région de Kilosa présente une nette prépondérance des formes moyennes. A l'inverse, la région Nord-Est possède plus de souches à grandes panicules, et ce, au dépend des types à moyennes panicules. Enfin, la région de Dar es salam à Bagamoyo est plus riche en types à petites panicules et plus pauvre en clones à moyennes panicules. De plus les trois souches à grandes panicules de cette région appartiennent à une zone à diploïdes sexués.

A2. La chronologie de l'épiaison.

Plan d'expérience

Les besoins de l'expérimentation en temps et main d'œuvre limitent le nombre de plantes observées à cinquante environ. Dans ces conditions, nous préférons étudier 50 génotypes, chacun n'étant plus représenté que par une plante. Afin d'éviter une mauvaise représentativité de la souche liée au hasard, le choix du pied n'est pas aléatoire : nous retenons sur la ligne

Tableau XII : Nombre d'épillets par panicules et origine géographique : tableau de contingence.

	Dar es Salam	Korogwe	Kilosa
0 à 1250	11	4	4
1250 à 2500	3	6	10
2500 et plus	3	6	1

Tableau XIII : Groupe d'épiaison et nombre d'épillets par panicules : tableau de contingence.

	Groupe Faible épiaison	Groupe Forte épiaison
0 à 1250	5	15
1250 à 2500	15	2
2500 et plus	5	4

Tableau XIV : Groupe d'épiaison et nombre d'épillets par panicules : tableau de contingence sans T14A et types C.

	Groupe Faible épiaison	Groupe Forte épiaison
0 à 1250	5	8
1250 à 2500	15	2
2500 et plus	5	4

avant le début de l'épiaison la plante pour son aspect et sa vigueur modale au sens statistique du terme. Enfin, rappelons que l'étude ne porte que sur la partie du profil qui suit la coupe de régularisation du premier septembre. Une faible intensité d'épiaison peut alors être le fruit soit d'une mauvaise initiation, soit d'un étètage sur une montaison trop précoce.

Le suivi chronologique consiste à marquer journellement les nouvelles panicules apparues (stade épiaison). Deux mois plus tard, les pieds sont arrachés et les talles déparées.

Notations

Trois lots de variables sont pris en considération :

- Les **variables globales** quantifient le processus d'épiaison dans ces grandes lignes. Pour chaque plant, nous comptons le nombre total de talles (NTT) et le nombre de talles fertiles (NTF) ayant émis au moins une inflorescence. Le rapport de ces deux variables donne le pourcentage de talles fertiles (%TF). Le dénombrement de l'ensemble des marques posées nous fournit le nombre de panicules fleuries (NPF). Il apparaît ainsi que le rapport NPF/NTF est un bon indice global de l'intensité de ramification sous-paniculaire (%RAM).

- Les **variables temporelles**, J₁₀, J₁₁, ..., J₆₁, mesurent l'intensité quotidienne d'épiaison depuis l'apparition de la première inflorescence le 10 septembre. Il existe deux séries de variables temporelles : celle qui concerne l'ensemble des inflorescences et celle qui ne touche que les panicules principales. Seule cette dernière série est prise en considération. Les analyses factorielles des correspondances effectuées en préliminaire montrent qu'il y a intérêt à regrouper certains jours. C'est ainsi que 7 variables S₁, ..., S₇ suffisent à résumer la série ; on a S₁ = J₁₀ à J₁₇, S₂ = J₁₈ à J₂₅, S₃ = J₂₆ à J₂₉, S₄ = J₃₀ à J₃₃, S₅ = J₃₄ à J₄₁, S₆ = J₄₂ à J₅₀ et S₇ = J₅₁ à J₆₁. On remarquera que ces variables ne recouvrent pas des périodes de même amplitude et qu'ainsi, toutes les périodes n'ont pas le même impact informationnel pour décrire la diversité des profils d'épiaison.
- Les **variables synthétiques descriptives** donnent la position, l'intensité, l'étalement et la forme du pic d'épiaison des panicules principales. Le profil d'épiaison est alors considéré comme la distribution de fréquences de la variable "Date d'apparition de la panicule". Cette distribution est caractérisée par des paramètres comme la moyenne, l'écart-type et les coefficients de symétrie et d'aplatissement. Elle permet aussi le calcul de la distribution des fréquences cumulées. A partir de cette dernière, on détermine les dates

du premier décile (D10), du premier quartile (D25), de la médiane (D50), du dernier quartile (D75) et du dernier décile (D90).

- La date moyenne d'épiaison (D_m), la date de mi-épiaison (D50) et la date du maximum (DM) contiennent une information concernant essentiellement la précocité, bien que les écarts $DM-D_m$ et $D50-D_m$ reflètent une certaine dissymétrie.
- La hauteur du pic ou valeur du maximum (VM) mesure l'intensité. Elle est prise en considération, en raison de ses fortes interactions avec la technique de récolte.
- L'étalement de l'épiaison principale est fourni par l'écart-type de la date d'épiaison (ECTP), par l'écart entre premier et dernier décile (INTD) et dans une moindre mesure par l'écart entre premier et dernier quartile (INTQ) qui reflète aussi un groupement de l'épiaison.
- La forme aplatie ou groupée du pic est estimée par le coefficient de Fisher (APLT). Une épiaison très synchronisée aura un coefficient d'aplatissement positif alors qu'à l'inverse, une épiaison très étalée, proche de la loi homogène, possèdera un coefficient d'aplatissement négatif. Une autre estimation plus robuste est donnée par le rapport $PIC=INTQ/INTD$.
- La dissymétrie dénote souvent des effets d'ététage sur un clone précoce ou à l'inverse de troncature (par arrêt de l'expérience) sur les souches très tardives. Elle est

estimée par le coefficient de Fisher (DYSS). Celui-ci sera négatif, nul ou positif suivant que le pic est dissymétrique droit, symétrique, ou dissymétrique gauche. Nous avons aussi calculé son carré (DYS2) qui n'est autre que le coefficient de dissymétrie de Pearson, mais qui, d'un point de vue informationnel représente non plus l'opposition gauche/droite, mais l'intensité de la dissymétrie. Enfin, une estimation robuste est fournie par le rapport $SYM=(D50D25)/INTQ$.

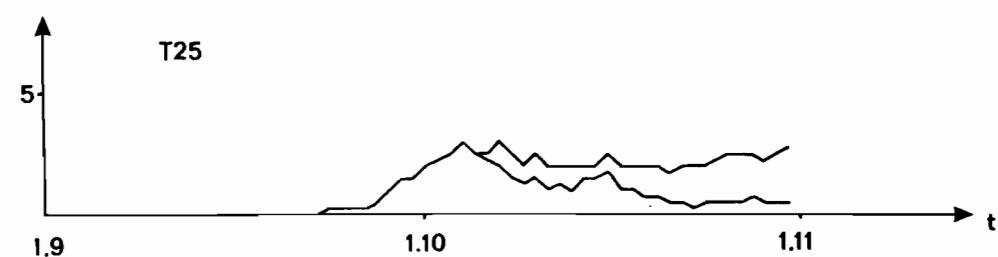
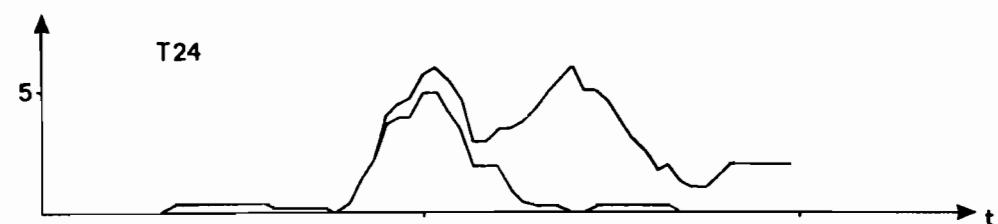
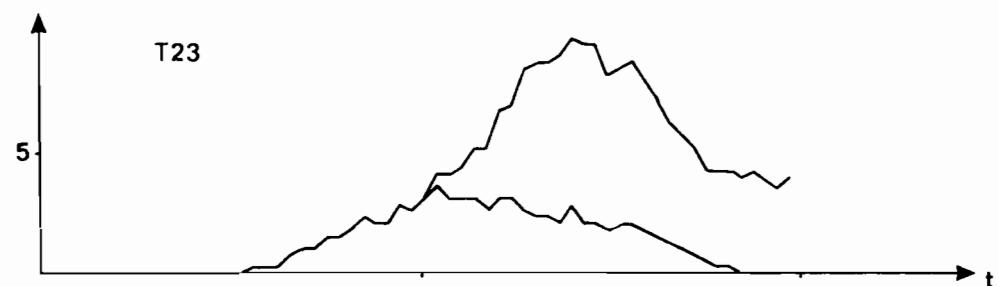
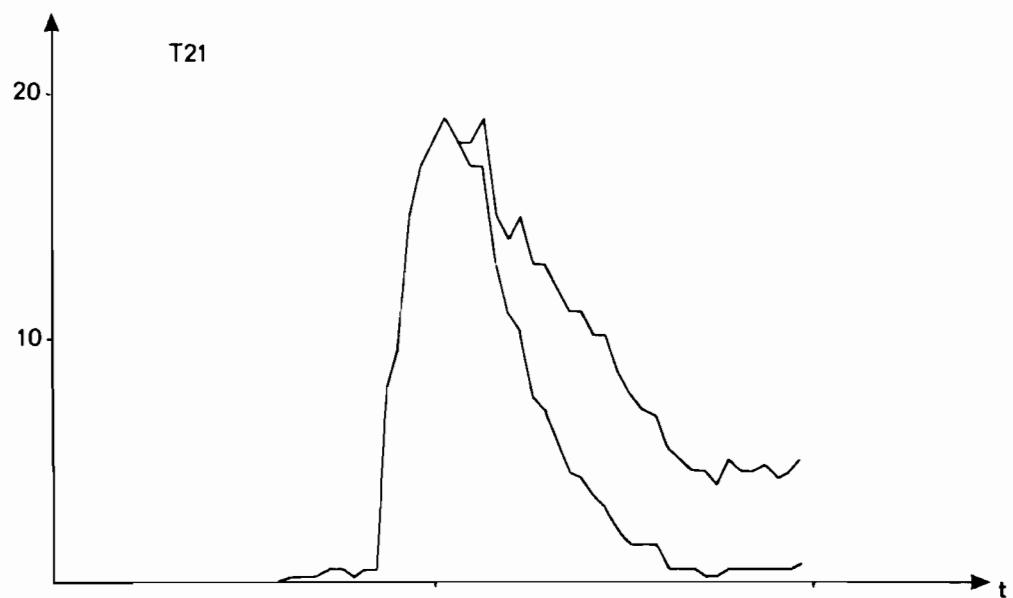
Résultats préliminaires

Dans un premier temps, les profils chronologiques sont lissés, ce qui élimine les variations journalières (bruit de fond) et fait ressortir la tendance générale. Pour ce, nous avons adopté la méthode de la moyenne mobile appliquée sur un intervalle de 7 jours ($t \pm 3 j$). Le résultat de ces lissages est présenté pour les clones T21, T23, T24 et T25 originaires de la région de Bagamoyo sur la figure 24. Ces profils permettent l'estimation des dates et intensités du maximum de floraison (VM et DM). Les figures correspondant aux autres souches étudiées sont présentées en annexe.

La diversité des comportements est impressionnante. Le tallage représente à lui seul une grande source d'hétérogénéité : il varie de 17 à 339 talles/pied respectivement pour T81

Fig. MPF
24

12L



VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON

et T9. Sa distribution est très dissymétrique gauche avec un mode situé entre 50 et 100 talles.

Le nombre de talles fertiles est limité de toute évidence par le tallage. Ce dernier ne suffit cependant pas à expliquer la très grande variabilité observée. L'épiaison minimale est représentée par le clone T85, lequel n'a donné aucune panicule à partir de ses 87 talles. Il s'oppose de ce fait à la souche T21 et ses 230 talles fertiles. La distribution de ce caractère est encore plus dissymétrique que celle du tallage, avec une forme en i très prononcée et un mode situé entre 0 et 35 talles fertiles.

Le taux de talles fertiles est aussi très diversifié et varie de 0% de talles fertiles chez T85 à 91% chez T23, avec un mode situé aux alentours de 67%.

Diversité aussi dans les dates du maximum qui s'échelonnent entre le 17 septembre (T81) et le 22 octobre (T32). Diversité encore dans la forme des pics, qui à intensité semblable d'épiaison, oppose par exemple T29 (profil groupé) à T76 (profil étalé).

Dans un premier temps, notre problème est donc bien d'étudier l'organisation de cette diversité. L'analyse en composantes principales robustes sert de méthode d'investigation pour ceci. Elle évite les distorsions liées à la présence de

variables par trop dissymétriques, telles les nombres de talles, de talles fertiles ou de panicules, ou de points par trop aberrants (LEBART et al., 1980). Les 5 clones (T32, T81, T85, T86 et T87) ayant émis moins de 10 panicules sont soustraits de l'étude.

Première analyse sur les variables globales

Une première analyse concerne les variables globales (NTT, NTF, NPF, %RAM et %TF). Les autres variables (temporelles et synthétiques) interviennent toutefois comme variables supplémentaires.

Quatre variables (nombres de talles, de talles fertiles, de panicules et taux de talles fertiles) expliquent 99% du premier facteur. Il s'agit de toute évidence de l'intensité d'épiaison corrélative au nombre de bourgeons induits. Les fluctuations de ce facteur sont à l'origine respectivement de 98% et de 92% des variations du nombre de talles fertiles et du nombre total de panicules. Parmi les variables introduites en supplémentaires, il contribue pour 89% à la valeur du maximum et se trouve fortement corrélé avec le nombre de panicules principales émises après le 26 septembre.

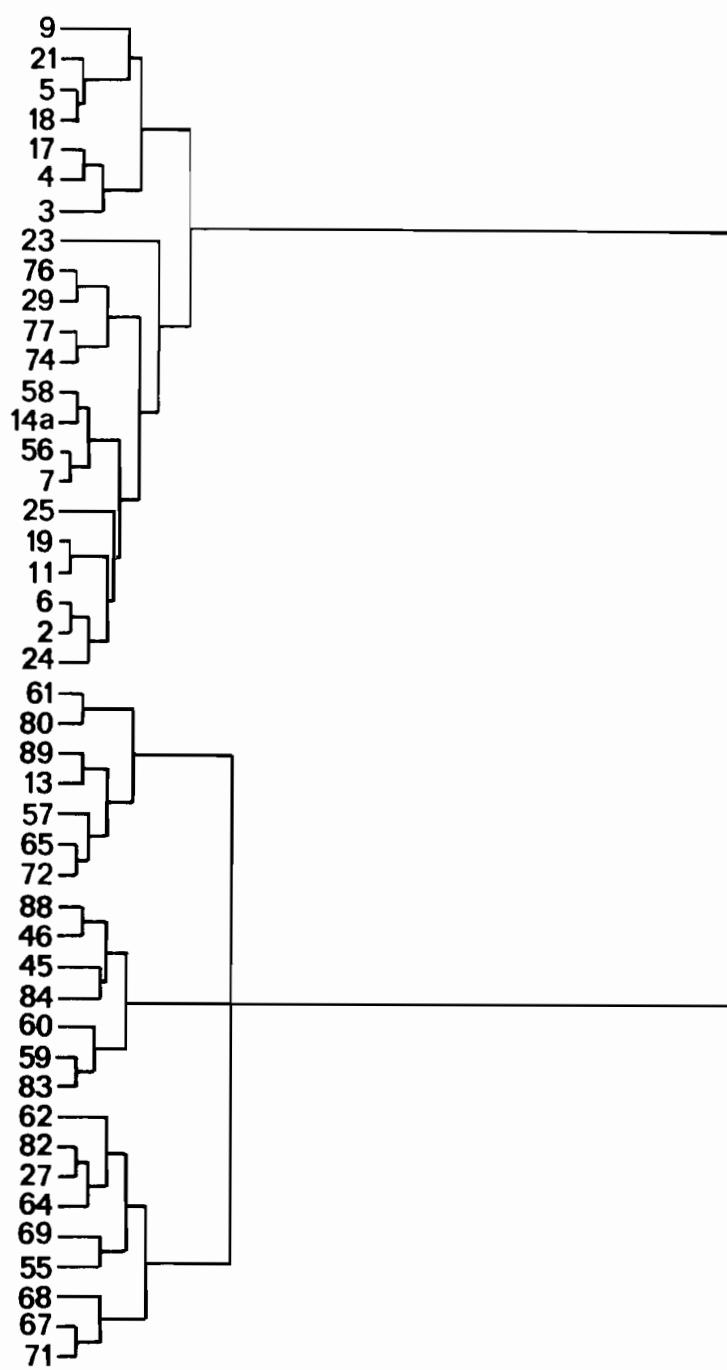
Le deuxième facteur est constitué à 76% par le taux de ramifications sous-paniculaire dont il explique 87% de la variation. A intensité égale d'épiaison, il oppose deux formes de

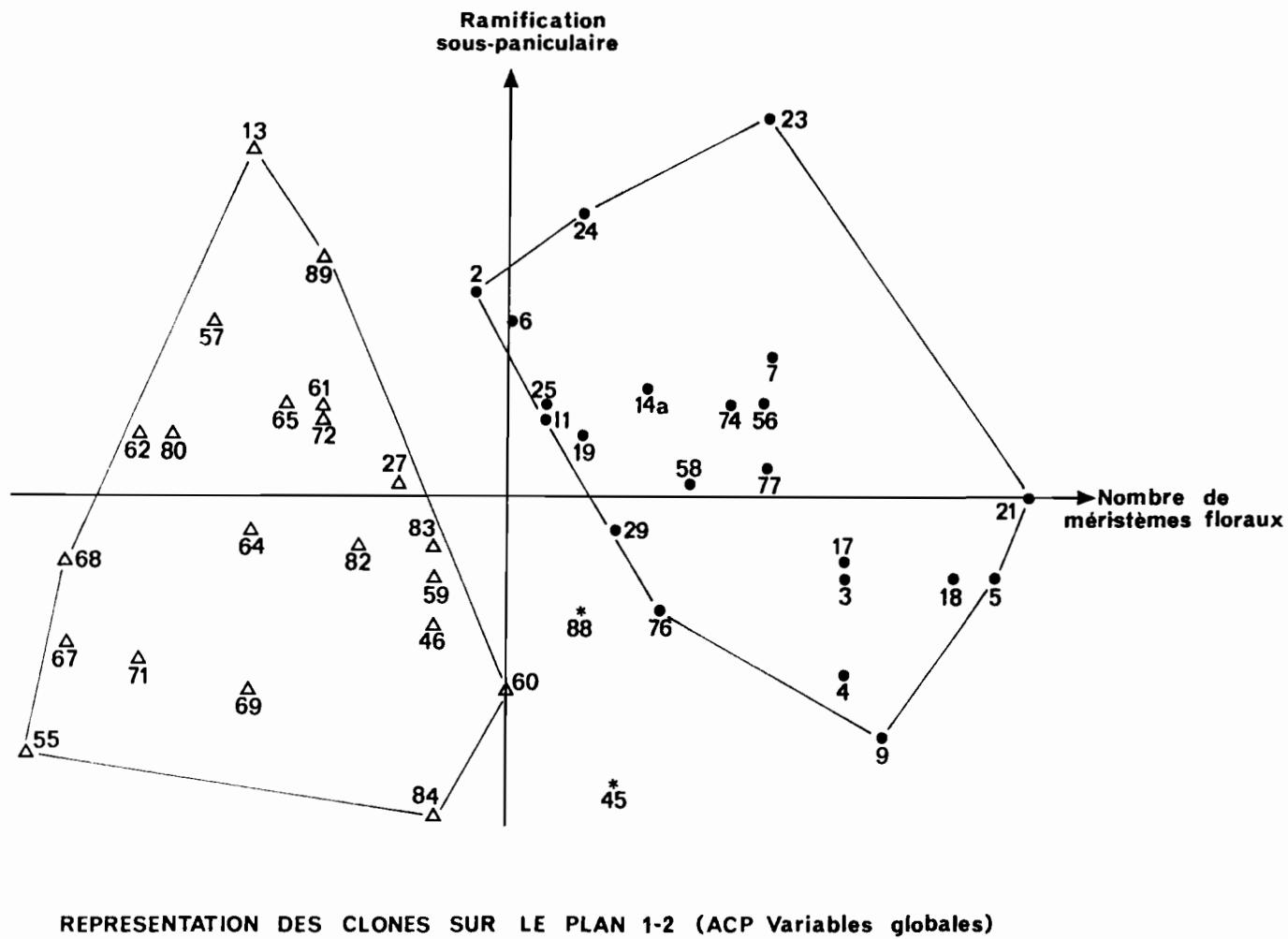
morphogénèse : certaines plantes comme T45 réalisent leur épiaison en un seul pic de panicules principales, d'autres, comme T24, préfèrent réguler leur épiaison dans le temps en utilisant le tallage sous-paniculaire. Aucune variable supplémentaire n'est corrélée à ce facteur. D'autre part, il n'apparaît pas lié à l'origine géographique.

Le troisième facteur représente les variations du **pourcentage de talles fertiles** indépendantes de l'intensité d'épiaison et probablement liées à la reprise du tallage.

La classification hiérarchique (méthode ascendante utilisant la distance euclidienne non pondérée et le critère de la variance) est appliquée aux coordonnées factorielles et aboutit à la figure 25. Deux groupes principaux apparaissent. L'analyse discriminante confirme la présence de cette dichotomie avec 43 clones bien classés sur 45, les 2 souches restantes n'étant pas à proprement parlé mal classées, mais plutôt incertaines (équidistantes des 2 barycentres). Deux variables sont à l'origine de l'axe discriminant : le nombre de panicules et le taux de talles fertiles. De toute évidence celui-ci ressemble fortement au premier facteur de l'analyse en composantes principales (fig. 26) ; les groupes divergent par leur aptitude à émettre des panicules (grand nombre de méristèmes induits et non-inhibés). L'histogramme sur l'axe discriminant confirme la bimodalité avec néanmoins un certain chevauchement... les cinq clones ayant peu ou pas épiaié appartiennent sans

CLASSIFICATION HIERARCHIQUE SUR COORDONNEES
FACTORIELLES (A.C.P. avec NTT, NTF, NPF, %TF et %RAM)





aucun doute au groupe à faible épiaison. D'après PERNES (com. pers.), il s'agirait effectivement d'une inhibition de mérismes, telle que COMBES (1975) a pu l'observer chez certains types. Cette vision n'est pas en désaccord avec notre propre interprétation du premier facteur. La question se pose alors de savoir pourquoi 2 groupes ? Pourquoi pas 3 ? Elle sous-entend la présence d'un modèle de Bernoulli avec deux événements exclusifs : inhibition et non-inhibition, dont les réponses sont modulées quantitativement, ce qui explique d'une part l'écart entre les génotypes redondants T2 et T7 ou T4 et T9, et d'autre part la présence d'individus incertains T45 et T88.

Chacun de ces deux groupes recouvre l'ensemble de la variabilité pour le nombre d'épillets, c'est à dire la taille des panicules. Néanmoins la répartition y est différente comme en témoigne le tableau XIII. La divergence concerne petites et moyennes panicules, mais non les grandes. On remarquera aussi que tous les types C, ainsi que P.infestum (T14A) appartiennent au groupe à forte épiaison.

Le tableau XIV nous informe sur la répartition, lorsque les souches P.infestum et affines, sont exclues. Les conclusions ne sont pas modifiées : les panicules moyennes font la différence. De plus, l'affinité avec P.infestum, tout en s'avérant suffisante, ne constitue pas une condition nécessaire à la forte épiaison.

L'intensité d'épiaison à Man dépend de l'origine géographique (tableau XV). L'inhibition des méristèmes apparaît alors comme un phénomène adaptatif à la sécheresse qui oppose les clones de la zone côtière aux souches originaires des savanes du centre de la Tanzanie.

L'analyse factorielle des correspondances sur un tableau de Burt où interviennent l'affinité à P.infestum, l'inhibition des méristèmes, le nombre d'épillets (codé qualitativement) et l'origine géographique, fait ressortir deux facteurs principaux expliquant 87% de l'inertie. Le premier est associé à la zone géographique d'influence maritime. On y trouve essentiellement des petites panicules, dont les types C, et une forte intensité d'épiaison. Les panicules moyennes et l'inhibition des méristèmes y sont nettement moins favorisées. Le deuxième facteur oppose les deux zones de savanes internes : Korogwe et Kilosa. Kilosa est caractérisée par la présence essentiellement de panicules moyennes. On constate une augmentation de la taille des panicules en montant vers le Nord. Ce facteur Nord-Sud n'intervient pas sur la fréquence ni des types C, ni des groupes d'intensité d'épiaison.

Tableau XV : Intensité d'épiaison et origine géographique : tableau de contingence.

	Dar es Salam	Korogwe	Kilosa
Faible épiaison	2	13	11
Forte épiaison	15	2	3

Tableau XVI : Précocité d'épiaison et origine géographique : tableau de contingence.

	Dar es Salam	Korogwe	Kilosa
Ultra à très Précoces	1	5	4
Précoces à semi-tardifs	6	3	4
Moyen-tardifs à tardifs	7	5	4
Très à ultra- tardifs	3	3	3

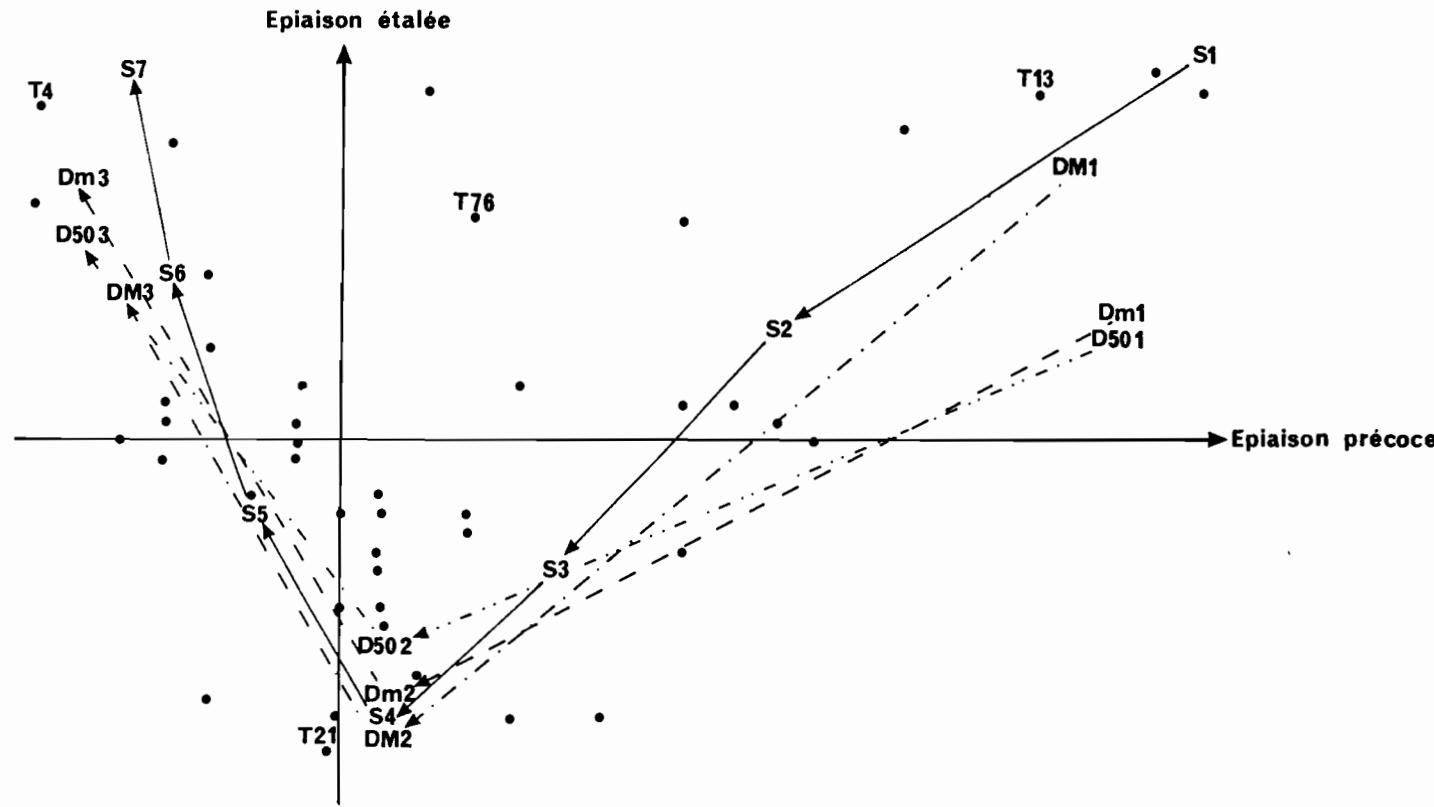
Tableau XVII : Synchronisation d'épiaison et origine géographique : tableau de contingence.

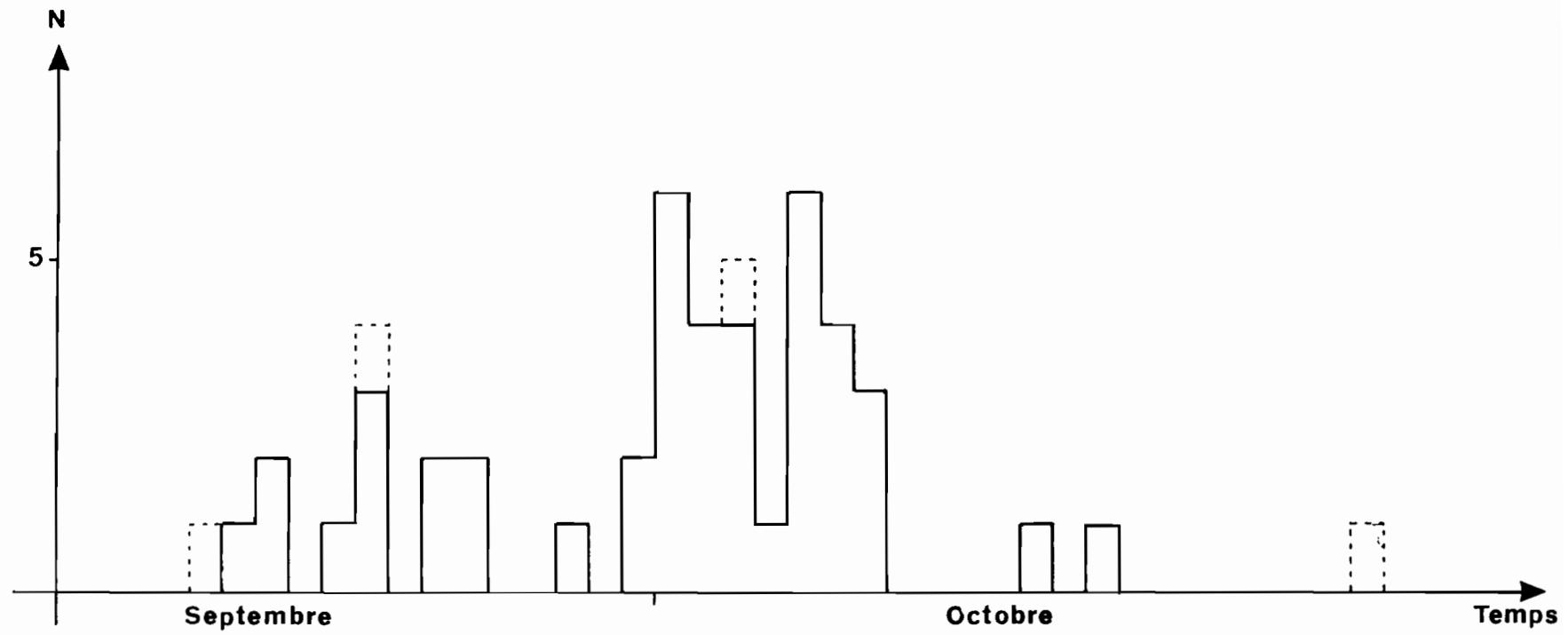
	Dar es Salam	Korogwe	Kilosa
Synchronisation	7	10	5
Non-synchron.	10	5	6

Seconde analyse sur les variables temporelles

Le tableau de sept variables (S1 à S7) et quarante-cinq individus peut-être assimilé soit à un tableau de fréquences, soit à un tableau plus classique de variables quantitatives discrètes, ce qui permet une approche soit par l'analyse factorielle des correspondances, soit par l'analyse en composantes principales. Cette dernière apporte une information supplémentaire, en ce sens qu'elle montre un premier facteur d'intensité d'épiaison qui n'apparaît pas avec la première. Celui-ci représente la somme des panicules apparues après le 26 septembre et n'est autre que la première composante exprimée sur les **variables globales**. Hormis cette différence, les deux analyses font ressortir les deux mêmes facteurs indépendants. Le premier de ceux-ci représente la précocité, comme le montre la figure 27 avec la projection des **variables synthétiques** concernant les dates moyennes, médianes et modales. Le deuxième facteur exprime l'étalement de l'épiaison. Aucune des sept variables actives (S1 à S7) ne renferme d'information concernant la ramifications sous-paniculaire, ce qui explique l'absence de cette composante dans ces analyses et confirme son indépendance.

L'étude de la précocité se poursuit avec la date du maximum d'épiaison (DM). La figure 28 nous montre la distribution de la date d'épiaison maximale pour les inflorescences principales. Les ajustements aux lois normale, uniforme et lognor-

**PRECOCITE ET SYNCHRONISATION DE L'EPIAISON****Relations avec les dates d'épiaison**



DISTRIBUTION DE LA DATE D'EPIAISON MAXIMALE

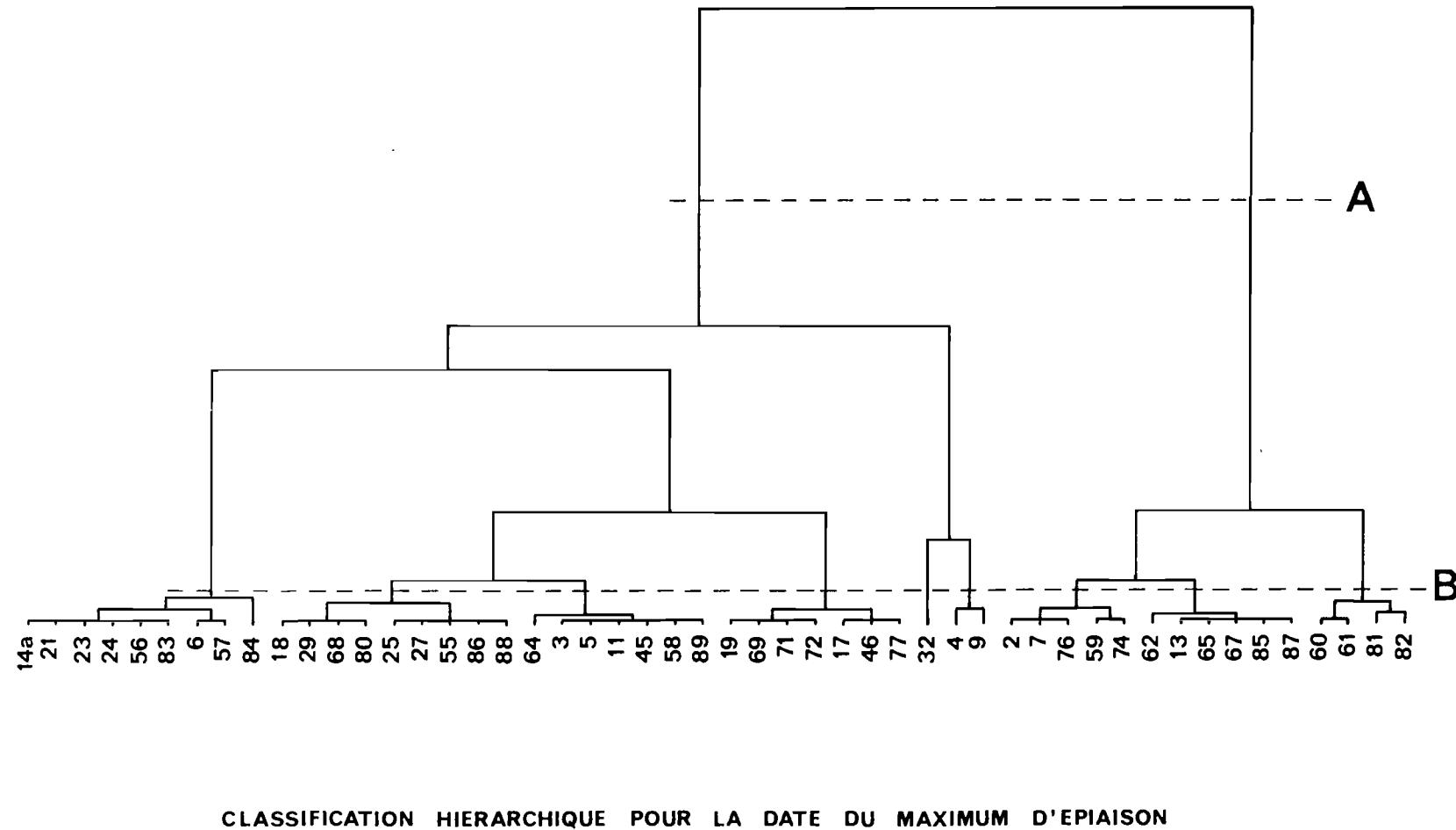
(pointillé: souches ayant émis moins de 10 panicules)

male, ont été rejetés. Dans les trois cas, la discontinuité du 4 octobre contribue principalement au rejet. Nous sommes amenés à admettre une distribution pour le moins bimodale : 1 octobre et 5 octobre. Mais alors, aucune raison théorique ne justifie la présence d'une dissymétrie gauche pour la distribution du 5 octobre et droite pour celle du premier. La seule hypothèse explicative est fournie par la polymodalité. Et qui dit plusieurs modes, dit plusieurs discontinuités, et par là présence de groupes. Une classification hiérarchique (méthode ascendante, distance euclidienne, critère de la variance) des différentes souches pour le seul caractère de la date du maximum aboutit à la figure 29. Une première scission au niveau A nous fait distinguer 2 grands groupes :

- le groupe des souches précoces, dont le maximum d'épiaison apparaît entre le 17 et le 25 septembre,
- le groupe des tardifs, qui montrent leur maximum après le 28 septembre.

Il est évident que ce découpage ne reflète pas complètement la réalité, puisque la discontinuité du 4 octobre ne ressort pas. Seule, une scission nettement plus basse (niveau B) la met en évidence. Dans ce cas, ce sont 9 groupes de précocité qui doivent être définis :

- les **ultraprécoce**s (T60, T61, T81 et T82) : 17-19 septembre,
- les **très précoce**s (T13, T62, T65, T67, T85 et T87) : 21-22 septembre,



- les **précoce**s (T2, T7, T59, T74 et T76) : 24-25 septembre,
- les **semi-tardifs** (T6, T14A, T21, T23, T24, T56, T57, T83 et T84) : 28 septembre-1 octobre,
- les **moyennement tardifs** (T18, T25, T27, T29, T55, T68, T80, T86 et T88) : 2-3 octobre,
- les **tardifs** (T3, T5, T11, T45, T58, T64 et T89) : 4-5 octobre,
- les **très tardifs** (T17, T19, T46, T69, T71, T72 et T77) : 6-7 octobre,
- les **ultra-tardifs** (T4 et T9) : 12-14 octobre,
- et enfin le T32 (22 octobre).

Non seulement, cette classification présente l'avantage de visualiser la discontinuité du 4 octobre, mais elle n'est pas contredite par les couples de clones redondants. On constate en effet que T2 et T7 sont des précoce. Il en est de même des souches T4 et T9, tous deux ultra-tardifs. La variance intra-groupe est très faible et constante. Ceci montre la précision du processus d'adéquation à une date donnée. Aucun de ces groupes ne correspond à une morphologie bien définie, ni à une taille particulière de panicule. Le tableau XVI croise préco-cité et origine géographique. Malgré les faibles effectifs, aucune différence n'est visible entre la distribution de Korogwe et celle de Kilosa. Dans ces deux régions de savanes internes, on trouve une répartition homogène des groupes de précocité. Il en va différemment de la région de Dar es Salam où les semi-

tardifs à tardifs sont prépondérants. La stabilité climatique liée à l'influence maritime est susceptible d'expliquer ce regroupement.

La synchronisation de l'épiaison est bien quantifiée par l'écart interquartile (INTQ). Certains clones comme T18, T24, T29, T46, T57, T88 et T89 émettent 50% de leurs inflorescences principales en 4 à 5 jours. D'autres comme T13, T59, T67 et T76 réalisent la même chose sur plus de 18 jours. L'étude de la synchronisation de l'épiaison ne fait cependant pas apparaître de groupes naturels. Un découpage arbitraire en deux classes d'effectifs (sensiblement) égaux montre néanmoins une dépendance avec l'origine géographique (tableau XVII). Si dans les trois régions, nous trouvons aussi bien des clones à épiaison synchrone et d'autres non-synchrones, on constate néanmoins que la région Nord-Est présente une nette préférence pour la synchronisation.

Troisième analyse sur les variables synthétiques.

Cette analyse confirme les composantes déjà observées sans apporter d'informations supplémentaires interprétables.

Conclusions

La variabilité naturelle de P. maximum pour son épiaison s'organise selon quatre facteurs indépendants :

- Intensité d'épiaison,
- Tassage sous-paniculaire,
- Précocité,
- Synchronisation.

Trois d'entre-eux présentent une relation étroite avec l'origine géographique. Ce sont l'intensité d'épiaison, la précocité et la synchronisation. Chaque région recouvre la variabilité du caractère, mais dans les trois cas, on constate un comportement préférentiel.

La diversité intra-régionale la plus simple à interpréter concerne, nous l'avons vu, la précocité. On rejoint ici les conclusions de CURTIS (1968) sur le sorgho : la précocité permet une adéquation avec la fin de saison des pluies. Le caractère DATE DU MAXIMUM mesure bien cet ajustement : il montre des groupes d'une finesse de réponse surprenante. Or ces groupes comprennent des types morphologiques très divers. Il devient dès lors difficile d'imaginer que la précocité d'épiaison soit le reflet homothétique de la précocité d'initiation. On aboutit à la deuxième conclusion de CURTIS : l'adéquation a lieu entre l'initiation et l'épiaison. Dans chaque région, on trouve quasiment toutes les précocités : il s'agit là d'une adaptation à la position très fluctuante de la fin de saison des pluies. Telle année, une souche sera favorisée, telle autre une autre souche. Nous sommes en présence d'une organisation visant à minimiser les risques. On remarquera qu'en zone côtière, climati-

quement plus stable, la tendance va vers un type préférentiel semi-tardif à tardif.

Cette diversité intra-zone est moins marquée pour l'intensité d'épiaison. Dans chaque région, à quelques exceptions près, les souches appartiennent au même groupe d'intensité. Le contingentement du nombre de méristèmes développés est lié aux zones centrales à la saison sèche plus marquée. Ici, ce n'est pas la date de la fin de la saison des pluies, mais plutôt le déficit hydrique qui représente la pression de sélection. L'absence de variabilité interne à chaque région pour ce caractère résulte de l'effet drastique de la sécheresse sur la pérennité des plants. Un déficit hydrique trop prolongé aboutit à la mort des souches qui n'ont su conserver quelques méristèmes en dormance, ou dont le développement végétatif trop important par rapport au système racinaire conduit aux mêmes effets.

La synchronisation de l'épiaison est aussi liée à l'origine géographique : la zone Nord-Est (Lushoto-Korogwe-Tanga) renferme une plus grande proportion de souches synchrones. A priori, elle devrait être contre-sélectionnée puisqu'elle exige plus d'eau et d'énergie à un instant donné pour la montaison et l'anthèse. Qu'apporte-t-elle alors ? Elle augmente localement et momentanément la densité pollinique moyenne du nuage. Une telle action présente alors un avantage dans un mode de repro-

duction allogame et anémophile. Ce qui est le cas des diploïdes sexués sympatriques de cette région Nord-Est. Elle assure alors le fonctionnement des cycles de flux géniques entre diploïdes et tétraploïdes mis en évidence par SAVIDAN et PERNES (1982). Chez les tétraploïdes apomictiques non sympatriques, il apparaît alors comme un vestige d'un efficacité passée.

A3. Relation entre le nombre moyen d'épillets par inflorescence et le nombre total de panicules émises.

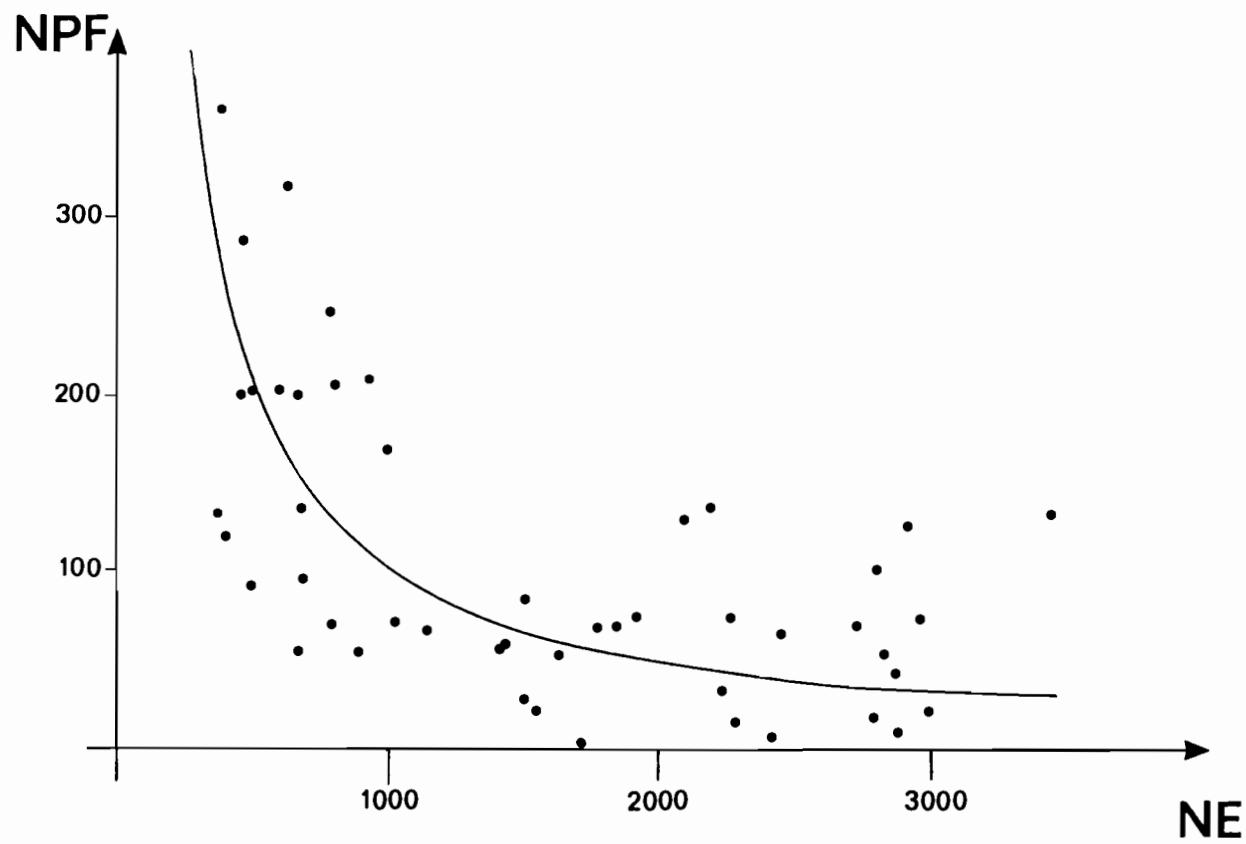
La figure 30 nous présente la relation entre le nombre total de panicules émises et le nombre moyen d'épillets par inflorescence chez les 50 clones observés. De toute évidence, cette liaison n'est pas linéaire. Elle est décroissante et s'ajuste bien à un modèle hyperbolique $y=(ax+b)/(x+c)$. Le modèle avec contraintes sur les coefficients a et c ($a=0$ et $c=0$) ne diffère pas dans notre cas du modèle général et possède de plus deux propriétés intéressantes. La première concerne la présence de deux asymptotes en $NPF=0$ et $NE=0$, la deuxième conduit à l'équation $NPF*NE=b$. **Le nombre total d'épillets émis est en moyenne constant.** Cette valeur moyenne est sensiblement égale à 100.000 épillets. Elle correspond à un compromis entre la nécessité et le coût de la reproduction par graines chez cette graminée pérenne. Ce compromis est réalisé par une stratégie de compensation entre le nombre de structures reproductive englobantes (les inflorescences) et le nombre d'épillets

par structure. Pourquoi existe-t-il un tel polymorphisme pour assurer le même compromis ?

Lors de la modélisation sur l'anthèse, nous avons vu que dans certaines conditions, les grandes panicules sont défavorisées en fertilité. Force est cependant de constater leur présence. La question se pose de connaître les conditions pour lesquelles elles présentent un avantage sélectif. La réponse est, comme pour la synchronisation de l'épiaison, en relation directe avec le mode de reproduction et les cycles évolutifs reliant les diploïdes et les tétraploïdes. On constate que tous les diploïdes sexués prospectés par PERNES et COMBES montrent des grandes panicules. Certes, leur faible nombre (20) peut prêter à discussion. Néanmoins, on remarquera qu'issus de deux régions différentes (Korogwe et Bagamoyo), ils diffèrent morphologiquement sur de nombreux points, exception faite justement de la taille de l'inflorescence. Pourquoi, les diploïdes sexués fortement autostériles ont-ils uniquement des grandes panicules ? D'après la relation hyperbolique établie, un quadruplement du nombre d'épillets équivaut à une division par quatre du nombre d'inflorescences, chacune d'entre-elles ayant un volume huit fois supérieur. De ce fait, le volume total est doublé. Un tel système ne présente aucun avantage sélectif en cas d'autopollinisation efficace et peut même montrer un désavantage lors de déficits hydriques. En revanche, dans un mode de reproduction allogame et anémophile, ce qui compte, c'est le rapport entre le volume du nuage pollinique et le vo-

lume engendré par les structures reproductives englobantes. Un tel rapport est à l'avantage des grandes panicules lors d'allopollinisation. Il est particulièrement intéressant de constater que les formes extrêmes de stratégie reproductive empruntées par P. maximum sont liées au mode de reproduction avec deux pressions de sélection : l'allopollinisation qui favorise les grandes panicules et la consommation hydrique qui avantage les petites inflorescences. La présence de flux géniques entre diploïdes sexués et tétraploïdes apomictiques explique chez ces derniers la distribution statistique homogène des tailles de panicules, entre les deux formes extrêmes, sans type préférentiel.

La même figure 30 nous montre autre chose : la relation mise en évidence n'est pas stricte. La variabilité résiduelle représente 60% de la variance du nombre de panicules émises. Il existe des souches pour lesquelles le produit NPF*NE est en dessous de 100.000 épillets, et d'autres au contraire où il se trouve au dessus. Ceci nous amène à la notion de vigueur de reproduction représentée par l'écart vis-à-vis de la constante moyenne. Cette vigueur de reproduction constitue le caractère intéressant le sélectionneur. Elle est en effet très liée au rendement potentiel.



RELATION ENTRE LE NOMBRE D'EPILLETS PAR PANICULE (NE)
ET L'INTENSITE D'EPIAISON (NPF)

A4. Le rendement grainier potentiel.

Le rendement grainier potentiel représente le nombre total d'épillets émis par la plante ; il diffère légèrement de la vigueur de reproduction étudiée ci-dessus par le fait que le nombre d'épillets d'une structure dépend de l'ordre et du rang de celle-ci. Si l'on s'en tient à une hypothèse simplificatrice où les inflorescences primaires et secondaires portent chacune deux fois moins d'épillets que les panicules principales, le rendement grainier potentiel peut être estimé par la formule suivante :

$$Rdt = NE(NTF+NPF)/2,$$

où NE représente toujours le nombre d'épillets moyen d'une panicule principale, NTF, le nombre d'inflorescences principales et NPF, le nombre de panicules émises.

Il est intéressant de comparer le rendement grainier potentiel au rendement potentiel lié aux seules panicules principales. Ce dernier est fourni par la formule :

$$Rdp = NE*NTF,$$

Le rapport des deux rendements nous indique l'efficacité relative de l'épiaison principale dans la reproduction.

Le rendement grainier potentiel varie de zéro (T85) à 368.080 épillets par plants chez T58. La distribution est très dissymétrique gauche avec une forme en i typique. Le coefficient de variation est de 77% et le quart des souches émettent

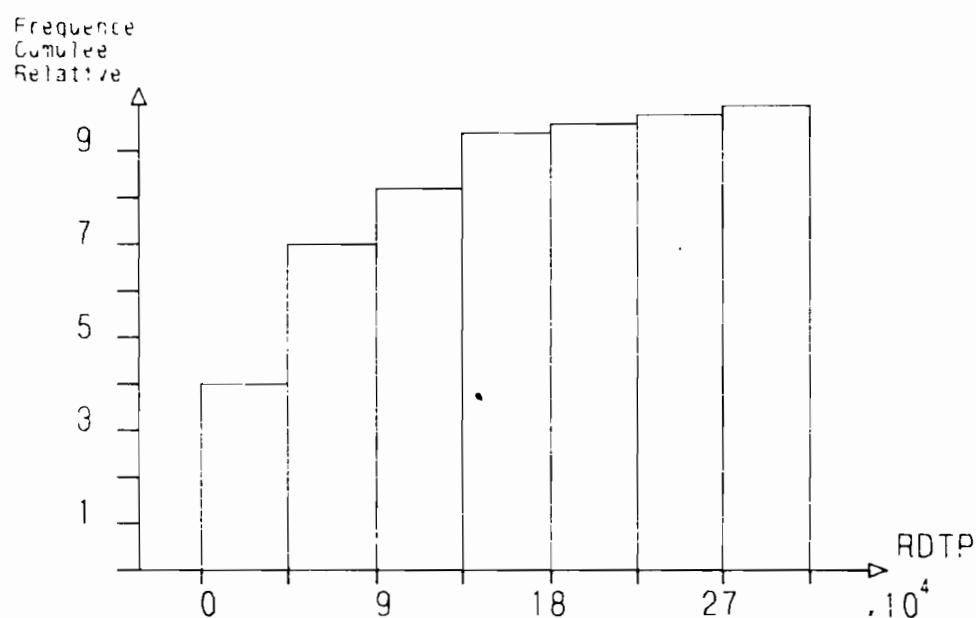
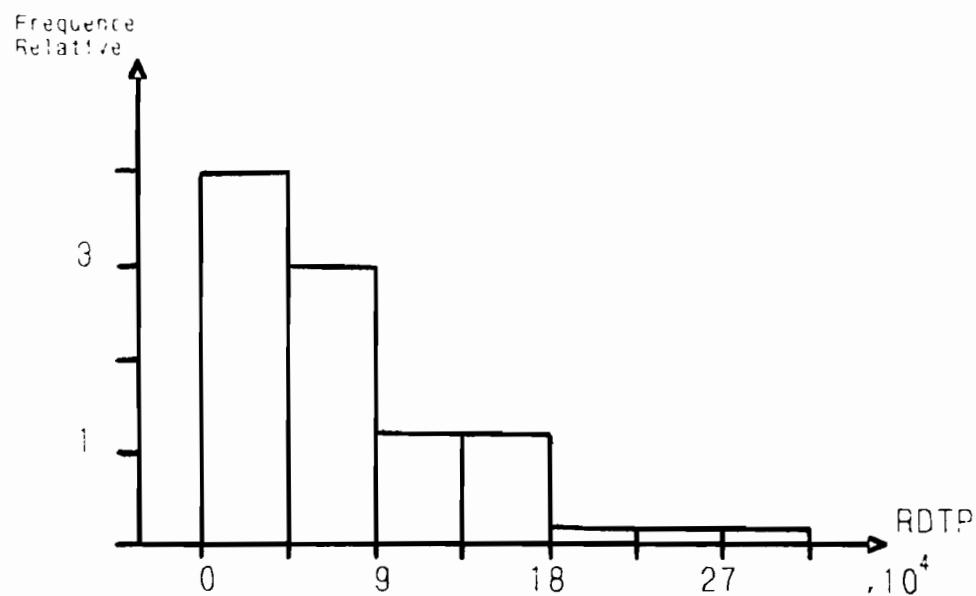
moins de 37.000 épillets. Sans prétendre donner une prévision du rendement hectare, il est plus parlant de s'exprimer en tonnes/hectare (transformation basée sur 10.000 pieds/hectare et 1000 graines/gr). Dans ces conditions, le rendement potentiel de T58 atteint 3,68 tonnes/ha. On est loin de la quantité réellement récoltée (350 à 450 kg/ha). Précisons aussi que la variation intraclone est importante puisque pour le couple T2-T7, le rendement grainier potentiel d'un plant varie du simple au triple et chez le couple T4-T9, du simple au double.

Le rendement potentiel des panicules principales est moins variable en valeurs absolues (0 à 282.080), néanmoins sa distribution est encore plus dissymétrique et le coefficient de variation plus élevé (82%) (fig. 31). Mais surtout, l'épiaison principale représente au moins 50% du rendement potentiel avec une moyenne située aux environs de 76%. Ceci dégage l'importance des panicules principales dans la reproduction par graines tant pour la plante que pour le producteur de semences.

B. VARIABILITE ET HERITABILITE DES COMPOSANTES DE LA POTENTIALITE SEMENCIERE.

Les variétés sélectionnées et vulgarisées actuellement en Côte d'Ivoire sont chacune constituées d'un génotype apomictique. Cette structure variétale présente l'avantage de maintenir au cours des générations de multiplication la vigueur et les caractéristiques fourragères et semencières retenues.

Fig. 31



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE

RENDEMENT POTENTIEL GRAINIER DES PANICULES PRINCIPALES

L'objectif du sélectionneur est la recherche de cet individu apomictique, qu'il reste ensuite à multiplier. Hybridations et sélection clonale constituent les moyens d'y parvenir (NOIROT, 1983). Dans un croisement, deux conditions rendent l'apparition d'un individu intéressant plus probable :

- la grande taille de la descendance,
- sa grande variabilité.

La première condition est maintenant remplie avec les nouvelles techniques d'hybridation en fécondation pseudolibre. La deuxième condition, la grande variabilité des descendances, fait l'objet de la présente étude. CHAUME (1985) apporte les premières réponses génétiques. Nos travaux confirment certains de ces résultats. Entre autre, la première composante d'une analyse effectuée à partir de caractères paniculaires (taille, longueur de ramifications, etc...) oppose petites et grandes inflorescences. Mais surtout, elle montre qu'indépendamment du niveau de ploidie, il existe un effet parental tant dans la moyenne de la descendance que dans sa variance. La variation intra-famille représente de 30 à 50% de la variation totale, mais l'amplitude de cette variabilité dépend du partenaire.

B1. Comparaison de grandes descendances pour quelques caractères liés au rendement semencier.

Les croisements étudiés ici comprennent de 134 à 392 hybrides, ce qui nous assure d'une certaine confiance dans la

forme, la variabilité et la position des distributions observées. Notre but est de comparer pour quelques caractères la variabilité de quatre croisements ayant en commun le même parent femelle (2S87).

Matériel végétal et notations.

Les quatre descendances proviennent des croisements suivants :

- 2S87 * C1,
- 2S87 * 2A4,
- 2S87 * 1A48,
- et 2S87 * T58.

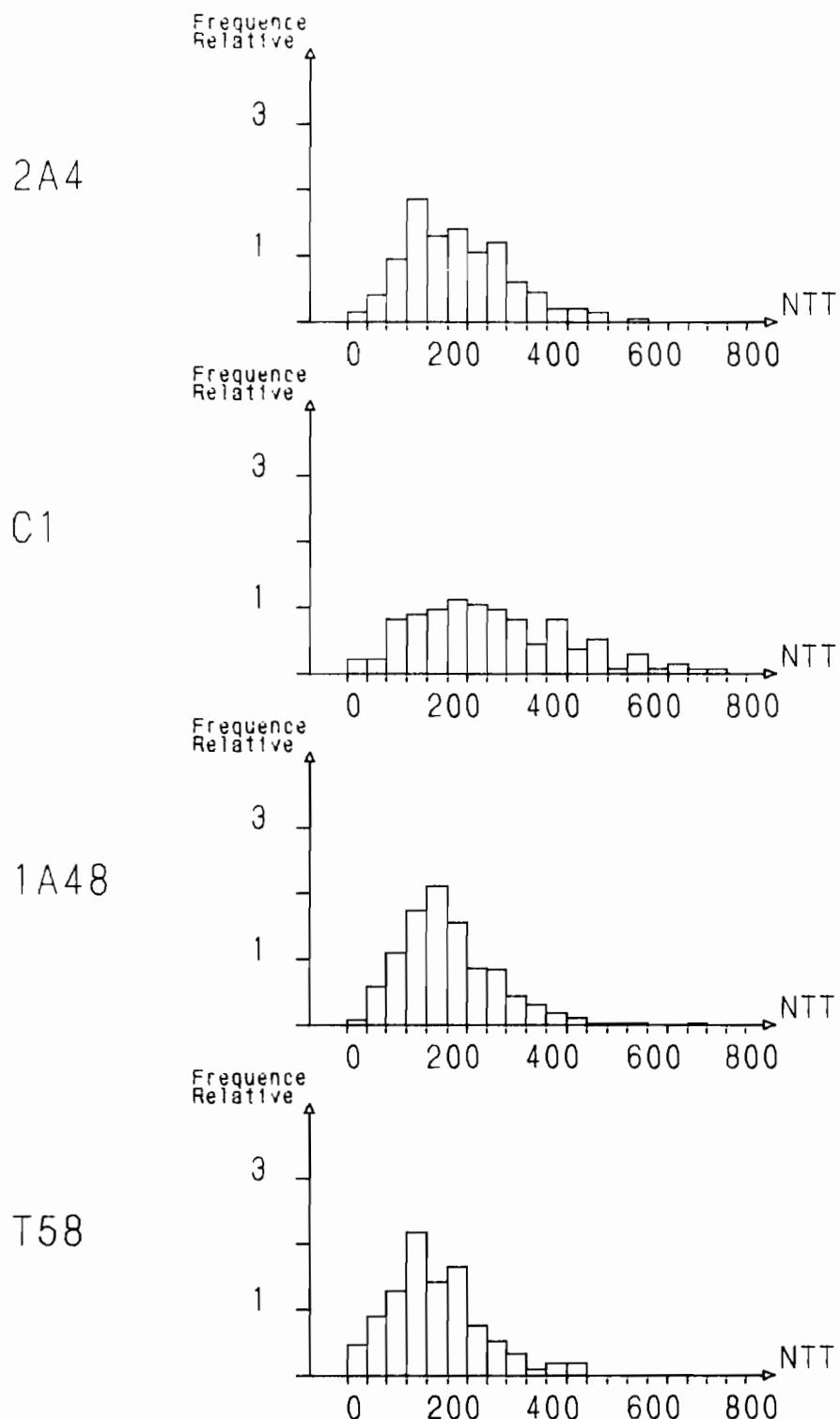
Les parents ont été choisis pour leur vigueur et leur comportement floral (voir le chapitre Matériel). Les croisements ont été fait à Bouaké en septembre-octobre 1980. Les descendances ont été installées en champs à Adiopodoumé, selon la procédure standard. Une coupe-pesée, pied par pied dans la deuxième quinzaine d'octobre 1981 a donné les résultats analysés ici. Trois caractères sont notés : le nombre total de talles (NTT), le nombre de talles fertiles (NTF) et la quantité de matière verte (MV) exprimée en kg. Ceci permet le calcul du pourcentage de talles fertiles (%TF) et du poids moyen d'une talle (PMT). Exceptée la matière verte, tous les autres caractères intéressent directement ou indirectement la production semencière : NTT, NTF, %TF pour l'épiaison et PMT pour la

taille de la panicule (les grosses tiges ont de grandes panicules). Précisons enfin, que les parents ne sont pas représentés sur le terrain, cette notation de coupe-pesée ayant lieu sur du matériel en cours de multiplication et non sur un essai structuré. Il n'y a pas non plus de randomisation (les descendances sont regroupées, néanmoins le terrain est homogène), ni de répétition (chaque plant est unique). Son intérêt réside dans le grand nombre de plants notés. Il nous fournit des indications sur la variabilité (intensité et forme) des descendances.

Résultats

1. Le tallage.

Le tableau XVIII résume l'information acquise pour le tallage, tandis que les différentes distributions sont représentées par la figure 32. La variabilité à l'intérieur d'une descendance est impressionnante et varie par exemple de 24 à 784 tiges pour les hybrides de C1. Ceci recouvre largement la variabilité observée au sein de la collection naturelle. Ainsi, un croisement entre un tétraploïde sexué et un apomictique est susceptible de restituer pour le nombre de tiges la variabilité générale du complexe. Ceci dénote une forte hétérozygotie des parents et une grande richesse allélique interne capable par sexualité de régénérer un polymorphisme impressionnant qui



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE :

NOMBRE TOTAL DE TALLES PAR PLANT

Tableau XVIII : Variabilité intra-descendance pour le nombre de talles lors de quatre croisements à parent constant.

	PARENTS APOMICTIQUES MALES			
	C1	2A4	1A48	T58
Moyenne	288	220	204	179
Minimum	24	32	14	7
Maximum	728	584	687	474
Coef.variation	53	48	47	53
Dissymétrie Aplatissement	0,62 0,13	1,34 1,78	0,98 1,76	0,78 0,64
Effectifs	134	199	392	211

Tableau XIX : Variabilité intra-descendance pour l'intensité d'épiaison lors de quatre croisements à parent constant.

	PARENTS APOMICTIQUES MALES			
	C1	2A4	1A48	T58
Moyenne	110	67	74	57
Minimum	0	0	0	0
Maximum	485	359	401	234
Coef.variation	91	101	93	84
Dissymétrie Aplatissement	1,26 1,85	1,34 1,78	1,30 2,06	0,93 0,60
Effectifs	134	199	392	211

s'oppose à l'homogénéité phénotypique des descendances originaires d'apomixie. Des différences de variabilité existent bien entre les descendances, mais celles-ci ne peuvent être imputées dans un premier temps à la structure génétique des parents. En effet, on constate qu'aux fortes moyennes (C1) correspondent les fortes variances. Ceci est une conséquence directe de la loi de distribution binomiale négative du tallage. Une transformation logarithmique annule cette liaison et rend alors possible une étude sur un éventuel effet parental.

On parlera de variance relative pour exprimer la variance sur les données transformées. Le test de Bartlett montre une hétérogénéité des variances relatives entre descendances avec le classement suivant :

	1A48	2A4	C1	T58
Variances relatives	0,226	0,287	0,379	0,499

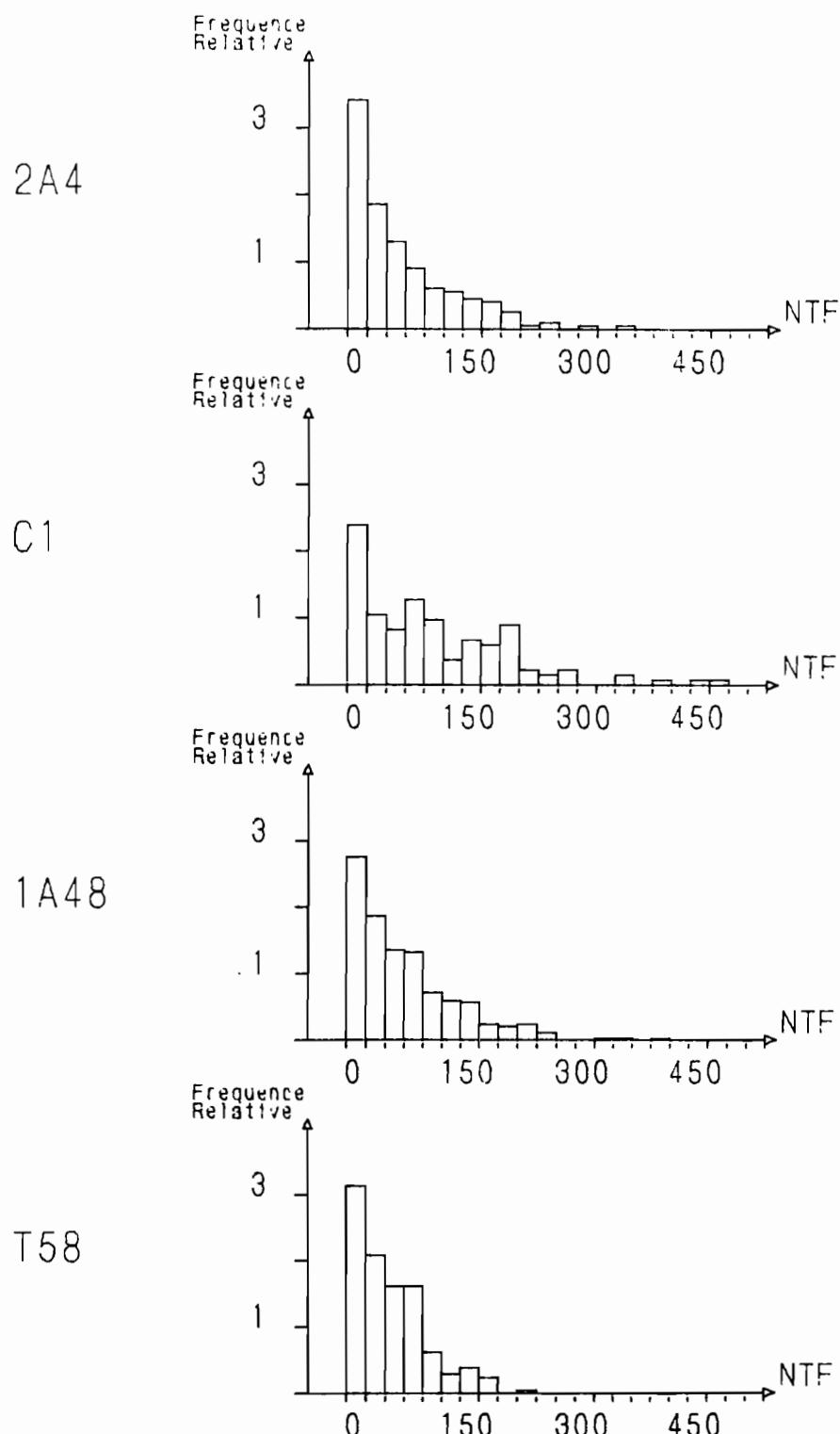
Les plus faibles variances relatives sont obtenues pour les descendances de 1A48 et 2A4. Ceci n'est guère surprenant, si nous nous référons à leur généalogie (voir chapitre Matériel). Les parents 1A48 et 2A4 sont consanguins de 2S87 : ils ont K189T comme aïeul commun. En dépit de cette hétérogénéité, nous avons aussi comparé les moyennes des descendances. L'analyse de variance et le test de Newman et Keuls montrent des effets très hautement significatifs et aboutissent au classement suivant :

	T58	1A48	2A4	C1
Moyennes géométriques	147	181	201	246
	[---]	[-----]	[-----]	[---]

Le classement des moyennes des hybrides correspond à celui des parents. Il est donc possible de choisir ces derniers pour leurs qualités phénotypiques de tallage. Nous retrouvons là des résultats en tout point semblables à ceux de CHAUME (1985). Néanmoins, comme il s'agit de retenir la meilleure formule apomictique, l'objectif principal du sélectionneur reste l'obtention de grandes descendances, les plus variables possibles. Le choix des parents portera donc aussi sur leur éloignement génétique.

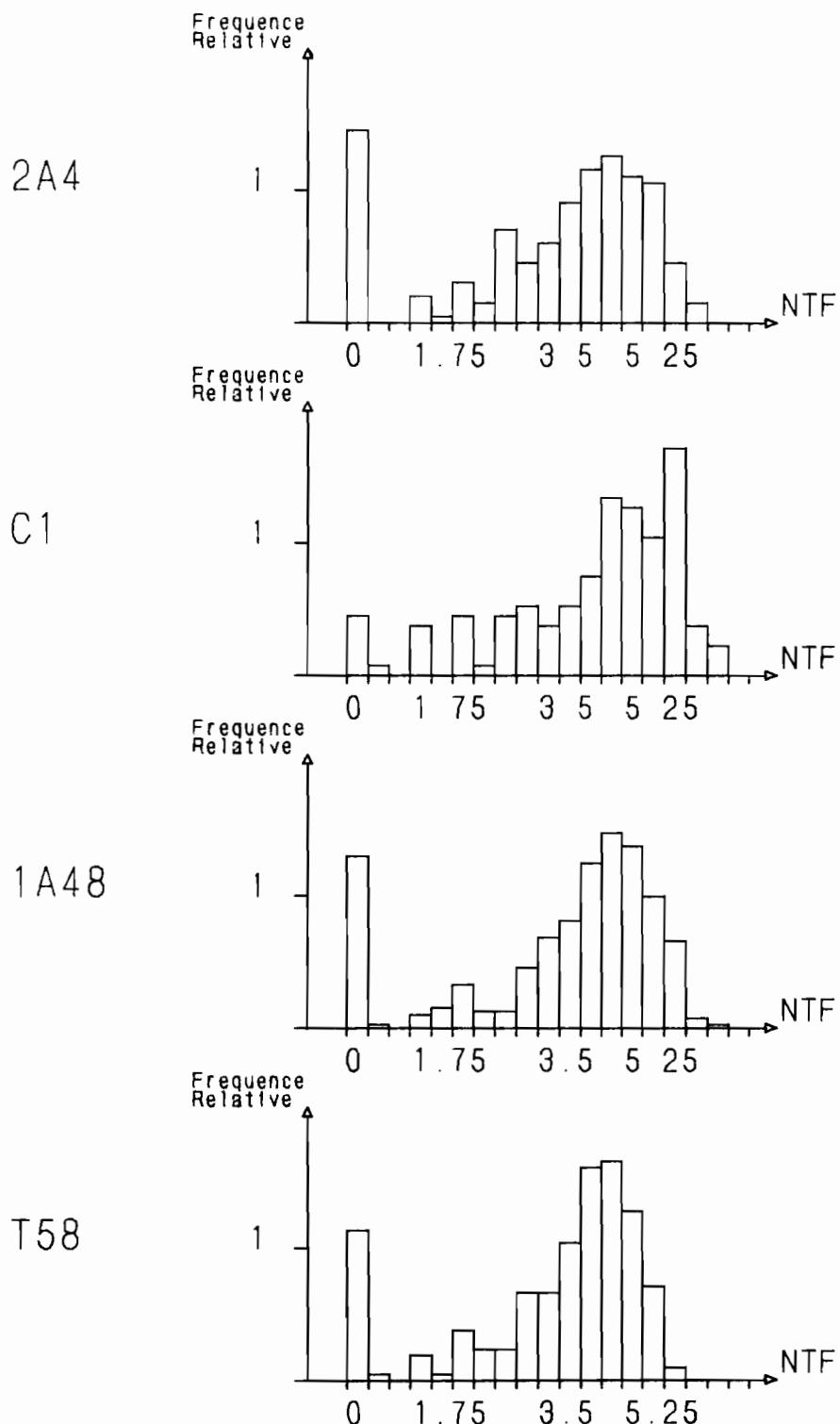
2. L'intensité d'épiaison.

Les différentes distributions de descendances pour le caractère "nombre de talles fertiles" sont résumées par le tableau XIX. Elles sont aussi représentées par la figure 33. Comme pour le tallage, on constate une impressionnante variabilité à l'intérieur d'une descendance, avec des valeurs extrêmes allant de 0 à 485 talles fertiles pour les hybrides de C1. Une nouvelle fois, ceci recouvre largement la variabilité observée au sein de la collection naturelle. Les distributions sont extrêmement dissymétriques et pointues. Elles s'ajusterait d'ailleurs bien à une loi binomiale négative de paramètre $k=1$, si ce n'est une surfréquence d'hybrides sans épiaison. Celle-ci est mise en évidence sur la figure 34 où sont représentées les distributions des transformées logarithmiques



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE :

NOMBRE DE TALLES FERTILES PAR PLANT



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE :

LOGARITHME DU NOMBRE DE TALLES FERTILES ($Y=\log(NTF+1)$)

($Y = \text{Log}(NTF+1)$). Il existe donc dans les descendances deux types de plantes : celles qui fleurissent et celles qui ne fleurissent pas. La proportion de cette dernière catégorie dépend du croisement : elle représente 4,5% des hybrides de C1, 11,4% des hybrides de T58, 14,6% des hybrides de 2A4 et enfin 15% des hybrides de 1A48. Ces trois dernières fréquences n'étant pas significativement différentes, ceci revient en fait une opposition entre C1 (4,5%) et les autres parents (13%). Ainsi, le croisement entre plantes à forte épiaison est susceptible de fournir des hybrides sans talles fertiles. Cette absence de montaison n'est pas liée à un type de morphologie bien précis et ne dépend pas non plus d'un quelconque manque de vigueur. D'un point de vue génétique, nous sommes en mesure d'admettre l'hypothèse de récessivité pour les allèles à l'origine de l'absence de floraison. Notons aussi qu'un modèle assez simple doit être susceptible d'expliquer les fréquences observées. Malheureusement, l'expérience n'a pas été conçue dans un but déterministe et cette hypothèse restera à vérifier avec d'autres croisements.

Chez les hybrides épiés, l'intensité absolue de l'épiaison est dépendante du tallage. De ce fait, il est difficile de poursuivre l'étude sur ce caractère sans retrouver des conclusions déjà émises pour le tallage. En revanche, le pourcentage de talles fertiles, qui représente l'intensité relative d'épiaison, va être pris en compte.

3. L'intensité relative d'épiaison.

Les plants non épiés sont dans un premier temps éliminés de cette étude. Les principales caractéristiques des descendances pour le pourcentage de talles fertiles sont résumées dans le tableau XX. Les quatre croisements présentent la même variabilité, toujours aussi impressionnante, et qui couvre quasiment toute l'amplitude de 0 à 100%. Les différences entre les moyennes existent cependant :

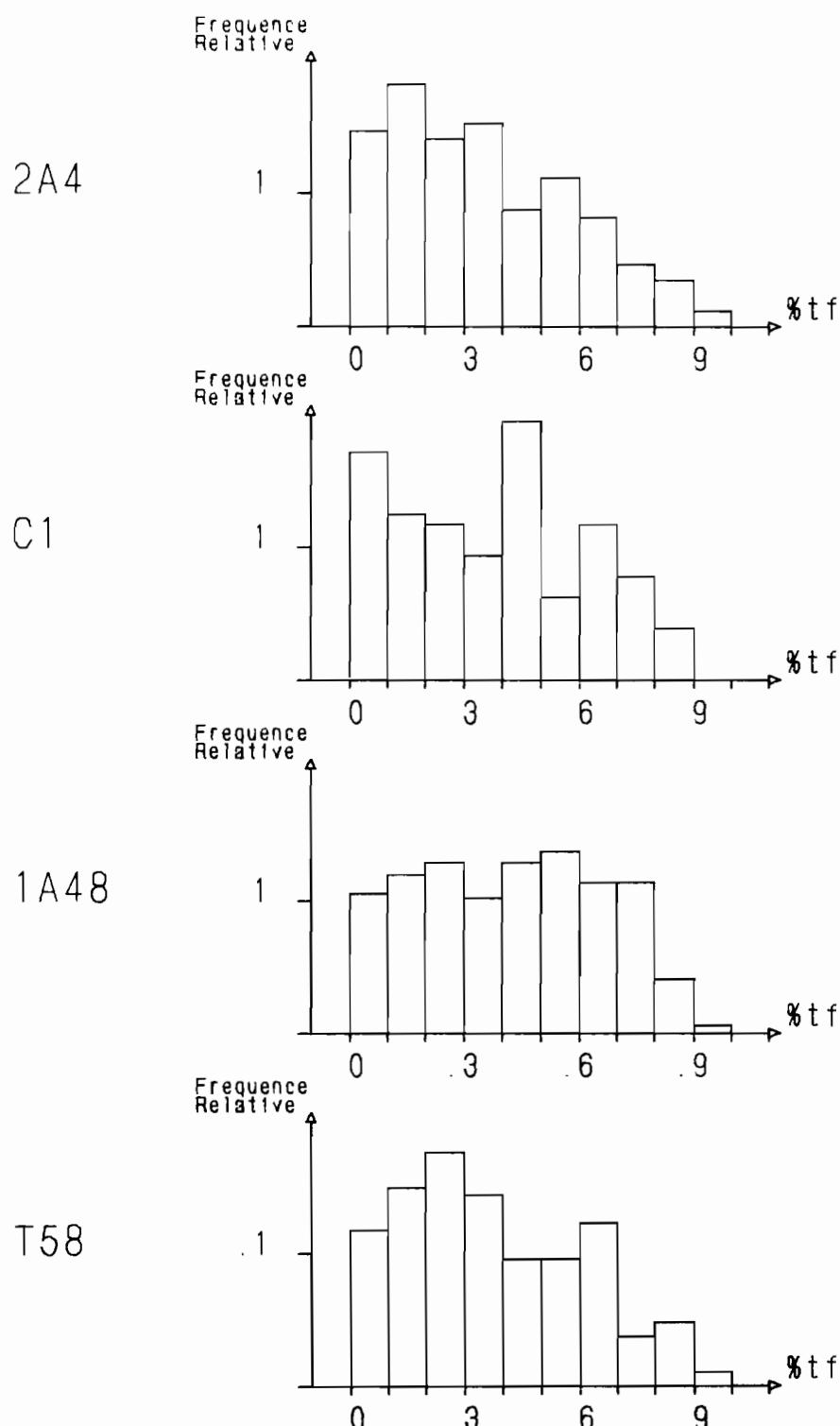
	2A4	C1	T58	1A48
Moyennes :	35,6	37,9	38,0	42,3

-----|-----|-----|-----|

Enfin, la forme de chacune des quatre distributions est singulière (fig. 35). Le test de Khi2 montre qu'elles ne sont pas identiques. Nous avons recodé le caractère en cinq classes d'amplitude égale à 20% (tableau XXI). L'étude de cette variabilité inter-distribution s'est alors poursuivie avec l'analyse factorielle des correspondances appliquée à ce tableau de contingence. Un seul facteur explique 76% des différences entre distributions. Il oppose les parents 2A4 et T58 au parent 1A48, les premiers étant associés à de fortes fréquences pour %TF1 et %TF2, le dernier à de fortes fréquences pour %TF3, %TF4 et %TF5. Ceci nous amène à regrouper les classes et à considérer le caractère %TF comme possédant 2 états : faible pourcentage de talles fertiles (<40%) et fort pourcentage de talles fertiles (>40%). Ce qui conduit au tableau XXII. Que constate-t-on ?

Fig. 35

160



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE :
POURCENTAGE DE TALLES FERTILES

Tableau XX : Variabilité intra-descendance du pourcentage de talles fertiles lors de quatre croisements à parent constant.

	PARENTS APOMICTIQUES MALES			
	C1	2A4	1A48	T58
Moyenne	37,9	35,6	42,3	38,0
Coef.variation	64	65	57	62
Ecart-type	0,242	0,233	0,241	0,234
Effectifs	128	174	341	187

Tableau XXI : Effectifs observés dans chaque descendance pour cinq classes d'intensité relative d'épiaison.

P A R E N T S		INTENSITE RELATIVE D'EPIAISON				
		%TF1	%TF2	%TF3	%TF4	%TF5
	C1	38	27	33	21	9
	2A4	56	47	34	25	8
	1A48	77	74	87	80	23
	T58	50	60	34	31	12

Tableau XXII : Effectifs intra-descendances pour deux états phénotypiques majeurs du pourcentage de talles fertiles.

	%TF<40	%TF>40
C1	65	63
2A4	103	71
1A48	151	190
T58	110	77

- une ségrégation 50%-50% chez les hybrides de C1,
- une ségrégation 59%-41% chez les descendants de 2A4 et T58,
- la ségrégation quasiment inverse pour 1A48.

Ceci suggère un déterminisme assez simple du caractère. Cependant, nous n'irons cependant pas plus loin dans ce sens. En revanche, nous insisterons sur la technique d'investigation des tableaux de contingence par l'analyse factorielle des correspondances, technique qui permet le regroupement de modalités recouvrant le même état phénotypique. Ainsi, un caractère quantitatif comme %TF comprend 2 phénotypes majeurs pour lesquels on constate une variabilité quantitative. Les différences entre descendances pour cette variabilité intraphénotypique sont expliquées par le deuxième facteur de l'analyse, indépendant du premier. Ainsi, la descendance de C1 présente, à l'intérieur de chacun des deux phénotypes majeurs, une surfréquence pour les classes à faibles pourcentages de tailles fertiles (respectivement les classes 0-10% et 40-50% de la figure 35) que l'on ne retrouve pas dans les autres descendances.

Une autre analyse factorielle des correspondances montre que l'absence d'épiaison est indépendante de l'intensité relative d'épiaison et ne constitue donc pas un état supplémentaire du même caractère.

4. Le poids moyen d'une talle.

Le poids moyen d'une talle est estimé pour chaque plante par le rapport : quantité de matière verte / nombre total de talles. Ce caractère contient des informations concernant la finesse de la talle (morphogénèse), le niveau d'épiaison (développement) et la vigueur (métabolisme). Les caractéristiques statistiques de chaque descendance sont réunies dans le tableau XXIII.

Il existe un effet parental significatif aussi bien pour la moyenne de la descendance que pour sa variance. Le classement des moyennes est le suivant :

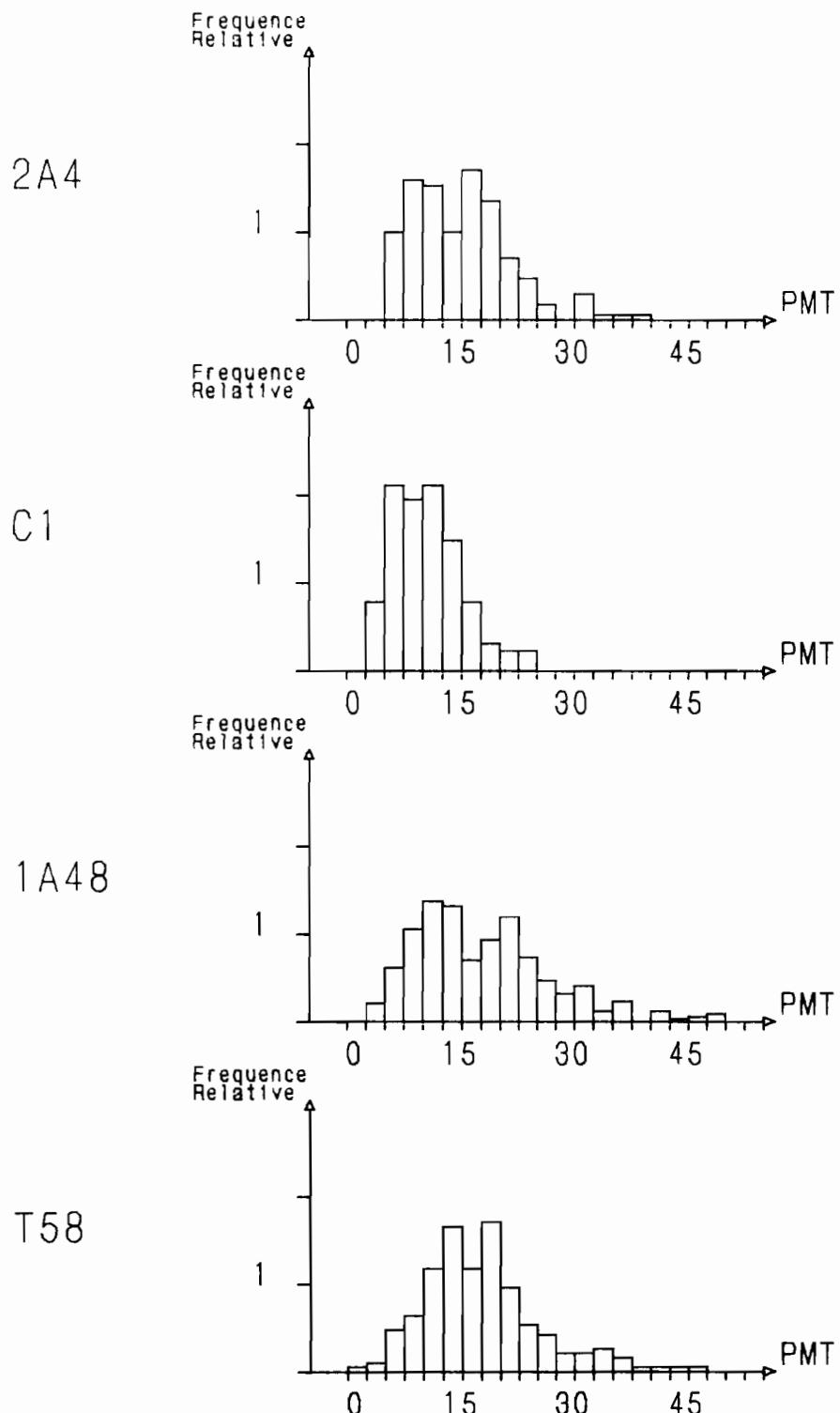
	C1	2A4	1A48	T58
Moyennes :	10,9	15,4	18,4	19,0

Les parents à talles fines donnent en moyenne des descendants à talles fines. Rien de bien nouveau, si ce n'est l'égal espace entre les trois groupes. Nous précisons bien "en moyenne", car la variabilité intra-descendance est encore une fois impressionnante (fig. 36), mais dépend, comme nous l'avons dit du parent utilisé. Le classement des variances est le suivant :

	C1	2A4	T58	1A48
Variances :	23,2	43,7	76,7	85,7

Il correspond au classement des moyennes. Les parents à talles fines donnent avec 2S87 des descendances plus homogènes pour le caractère étudié. Ceci suggère une relation entre moyennes et

Fig. 36



DISTRIBUTIONS DE FREQUENCES DE LA VARIABLE :

POIDS MOYEN D'UNE TALLE

Tableau XXIII : Variabilité intra-descendance pour le poids moyen d'une talle lors de quatre croisements à parent constant.

	PARENTS APOMICTIQUES MALES			
	C1	2A4	1A48	T58
Moyenne	10,9	15,4	18,4	19,0
Variance	23,2	43,7	85,7	76,7
Ecart-type	4,80	6,59	9,25	8,74
Coef.variation	44	43	49	48

Tableau XXIV : Effectifs observés dans chaque descendance pour cinq classes du poids moyen d'une talle.

P A R E N T S		POIDS MOYEN D'UNE TALLE				
		PMT1	PMT2	PMT3	PMT4	PMT5+
	C1	37	59	24	8	0
	2A4	22	54	55	27	12
	1A48	35	98	69	72	67
	T58	13	46	63	36	29

variances semblable à celle observée pour le tallage. Nous verrons que son origine est différente : il ne s'agit pas ici d'une caractéristique statistique liée à la distribution du caractère, comme c'est le cas pour la loi binomiale négative.

Comme pour l'intensité relative d'épiaison, le poids moyen d'une talle a été recodé en 5 classes d'amplitudes cette fois-ci inégales (PMT1 : < à 7,9g ; PMT2 : de 7,9 à 13,6g ; PMT3 : de 13,6 à 19,3g ; PMT4 : de 19,3 à 25g ; PMT5+ : > à 25g) et nous avons obtenu le tableau XXIV.

Un seul facteur explique plus de 80% de la variabilité observée entre les quatre descendances et oppose le parent C1 aux parents T58 et 1A48. Le croisement 2S87 x C1 montre une surfréquence d'hybrides à talles fines et ne présente pas de plantes à grosses talles (opposition des classes PMT1+PMT2 aux classes PMT4 et PMT5+). En fait, un nouveau regard sur la figure 36 fait ressortir la bimodalité des autres descendances. Ainsi, le premier facteur apparaît lié à l'absence ou à la présence du second mode, celui des hybrides à grosses talles. Ce dernier mode, tout comme celui de la talle fine, représente un phénotype majeur, modulé quantitativement par divers facteurs tel que le développement et le métabolisme. Ces influences étant indépendantes de la première composante, il est normal de les retrouver par exemple sur le deuxième axe de l'analyse (19% d'inertie). Celui-ci oppose en effet 1A48 à T58 et 2A4. L'introduction des différentes modalités d'intensité relative

d'épiaison (%TF1, %TF2, ...) en variables supplémentaires nous explique ces variations internes : les descendants d' 1A48 possèdent des talles en moyenne plus lourdes, car plus souvent épiées. Ainsi, pour ce caractère, comme pour le précédent, nous retrouvons la notion de phénotype "majeur" modulé quantitativement. Les différences de moyennes et la liaison moyennes-variances, voient leur origine dans la présence du phénotype "grosses talles" dans les descendances de 1A48, 2A4 et T58. Nous n'avons pas donné une estimation précise des divers types majeurs mis en évidence. Si leur existence ne peut être mise en doute, une étude plus fine, faisant intervenir l'ordre de la ramification et le stade de développement, s'avèrerait nécessaire pour leur définition.

B2. Composantes génétiques de l'épiaison et leurs héritabilités.

L'épiaison, nous l'avons vu précédemment, est variable dans son intensité et dans sa distribution temporelle. C'est une composante importante de la production potentielle de graines. Son impact sur la production réelle est liée à l'égrenage spontané et au mode de récolte. L'efficacité de la transformation sera d'autant plus grande que l'étalement de l'épiaison sera moindre. Sélectionner des variétés à hauts rendements grainiers revient à retenir les souches dont la vigueur de reproduction est intense et groupée sur un laps de temps le plus court possible. Cela consiste dans un premier temps à ne

prendre en considération que l'épiaison des panicules principales. Concernant celle-ci, trois composantes expliquent la variabilité des comportements observés chez les clones naturels :

- l'intensité,
- la précocité,
- et la synchronisation.

Retrouvons-nous les mêmes composantes dans les descendances ? Et si oui, quelles sont leurs heritabilités ? Autant de questions dont les réponses conditionnent les stratégies d'amélioration génétique et permettent de comprendre le polymorphisme naturel observé, l'un n'étant pas indépendant de l'autre.

Matériel et méthodes

Deux croisements à parents constants ("topcross") font l'objet de cette étude. Le premier utilise le clone apomictique T21 comme pollinisateur. Ses quatre partenaires sont S2.T, 1S30, 1S32 et 1S35. Chaque descendance est représentée par quatre hybrides apomictiques (l'apomixie de l'hybride provenant du parent mâle T21 nous assure contre l'autofécondation). Il y a donc 16 hybrides retenus. Enfin, chaque hybride, ainsi que les cinq parents, sont multipliés par éclats de souche à cinq exemplaires. Ce sont donc 105 plants dont l'épiaison fut suivie.

Le second "topcross" fait intervenir la variété T58 comme pollinisateur. Elle se trouve croisée avec K189.T, T33.T, T34.T et T41.T. Le nombre d'hybrides apomictiques retenus est de 11 par descendance (contre 4 dans le précédent topcross). Ici, la comparaison porte sur 44 hybrides. Les parents et les hybrides sont clonés à 2 exemplaires. Il y a donc au départ 98 plantes installées en champ. Malheureusement une mortalité d'origine cryptogamique a déséquilibré le dispositif, certains hybrides n'étant plus représentés qu'à un exemplaire, voire plus du tout.

Les deux topcross ont été installés la même année, sur des parcelles contigües d'un sol plat, sableux et homogène. Le plan d'expérience est le même :

- préparation des plants par éclats de souche en pots sous ombrrière,
- installation en mai à une densité de 2m sur 2m pour minimiser les interactions de compétition,
- choix d'un dispositif en randomisation totale,
- coupes de régularisation et fumure standard,
- dernière coupe le 1 septembre et début des notations chronologiques d'épiaison.

Une notation de coupe-pesée effectuée le premier août nous apporte des informations sur le tallage (N_{tt}), l'épiaison (N_{tf}), la quantité de matière verte (MV), le poids moyen d'une talle (P_{mt}) et le pourcentage de talles fertiles (%T_f) à cette

date. Cependant, l'objectif principal reste les observations chronologiques concernant l'épiaison. Elles utilisent toujours le même principe, c'est à dire le marquage quotidien des inflorescences principales nouvellement apparues. Les pieds sont arrachés le 1 novembre pour le topcross "T21" et le 10 novembre pour l'autre. Neuf variables sont prises en considération :

- le nombre total de tiges (NTT),
- le nombre de tiges fertiles (NTF),
- le pourcentage de tiges fertiles (%TF),
- la date moyenne d'apparition des inflorescences (Dm),
- la date du maximum (DM),
- l'étalement (ECTP),
- la dissymétrie du profil (DYSS),
- son aplatissement (APLT),
- et enfin la valeur du maximum.

Résultats

1. La coupe-pesée d'août.

L'analyse en composantes principales dégage les mêmes facteurs principaux quelque soit le topcross. Ce sont l'activité de biosynthèse et l'intensité d'épiaison. Ces composantes confirment des résultats observés par ailleurs dans des expérimentations fourragères (NOIROT M. et al., 1986), à savoir l'indépendance entre l'activité biosynthétique et l'intensité

florale relative. Dans le cas des croisements avec T21, les parents sont différents pour les deux composantes. Le classement de leurs moyennes dans l'ordre croissant est le suivant :

Biosynthèse : T21 S2.T 1S32 1S35 1S30
L-----J L---J L-----J

Epiaison : S2.T 1S30 1S32 1S35 T21
L-----J L---J L---J

Lors des croisements avec T58, les parents ne présentent de différences que pour la biosynthèse et on a alors le classement suivant :

Biosynthèse : T34T K189T T33T T41T T58
L-----J L-----J L---J

Les écarts entre parents, lorsqu'ils existent, ne se répercutent pas au niveau des moyennes des descendances. Ceci est la résultante du faible nombre d'hybrides et de la grande variabilité générée quelque soit le partenaire adopté. En revanche, un très important effet génotypique permet une bonne différenciation de chacun des hybrides. Pour les descendants de T21, l'héritabilité sens large est élevée (respectivement égale à 0,877 et à 0,711). En revanche, elle apparaît plus faible chez les hybrides de T58 (respectivement 0,423 et 0,557). Les différences environnementales, homogènes aux deux topcross, n'expliquent pas ces écarts qui proviennent en fait d'une plus grande sensibilité des hybrides de T58 aux aléas d'origine cryptogamique.

2. L'épiaison de septembre-octobre.

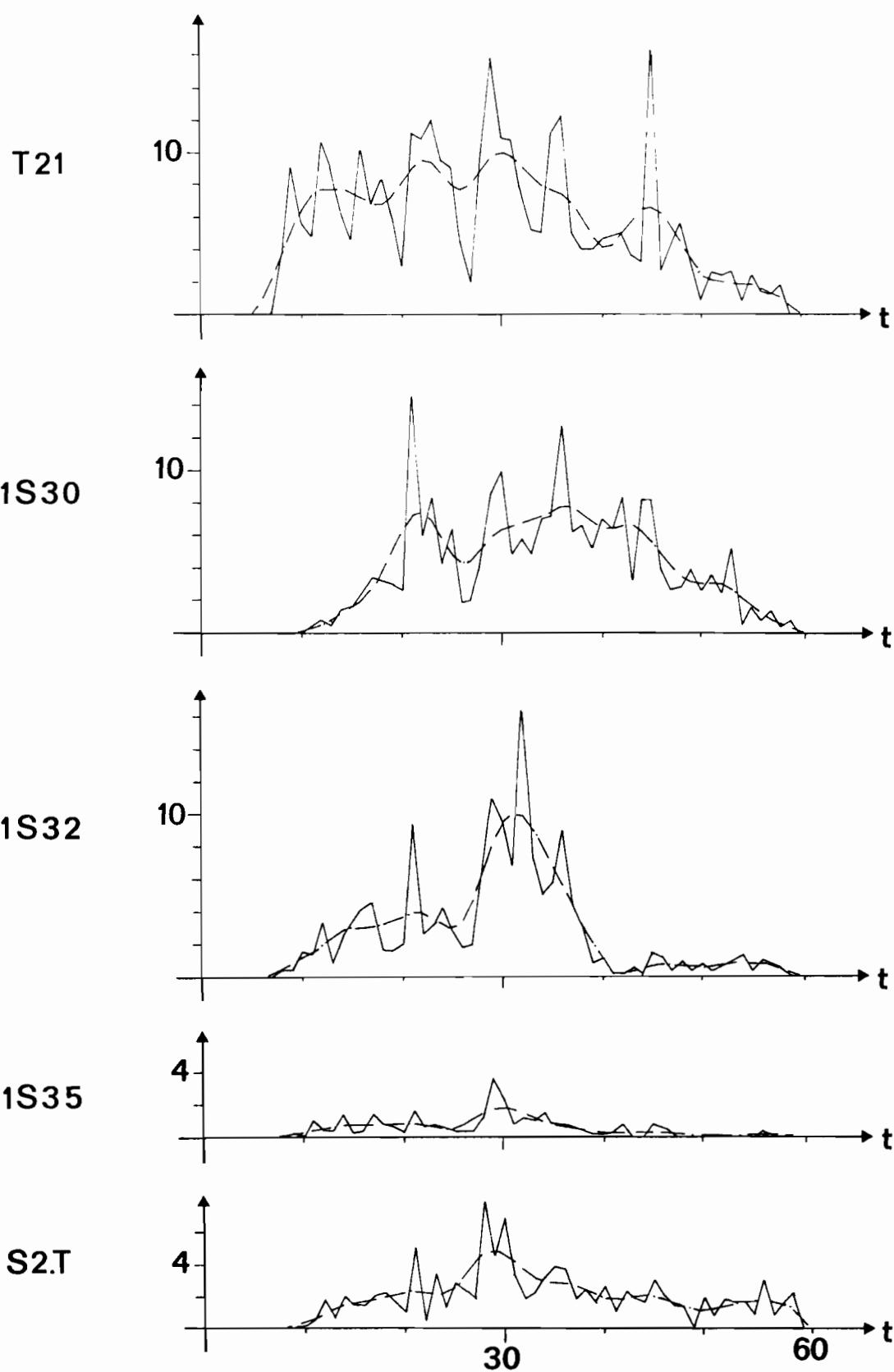
Les profils moyens d'épiaison des parents des deux "top-cross" sont représentés par les figures 37 et 38. Le lissage par la méthode de la régression polynomiale mobile (LEJEUNE, 1985) fait ressortir la tendance générale de chaque profil. On constate une variabilité tant quantitative que qualitative. Et c'est l'étude de cette variabilité et de sa transmission dans les descendances que nous allons aborder maintenant.

2.1 Les composantes de l'épiaison.

Pour chacun des deux "topcross", l'analyse en composantes principales fait ressortir les trois facteurs déjà observés sur les clones naturels, à savoir :

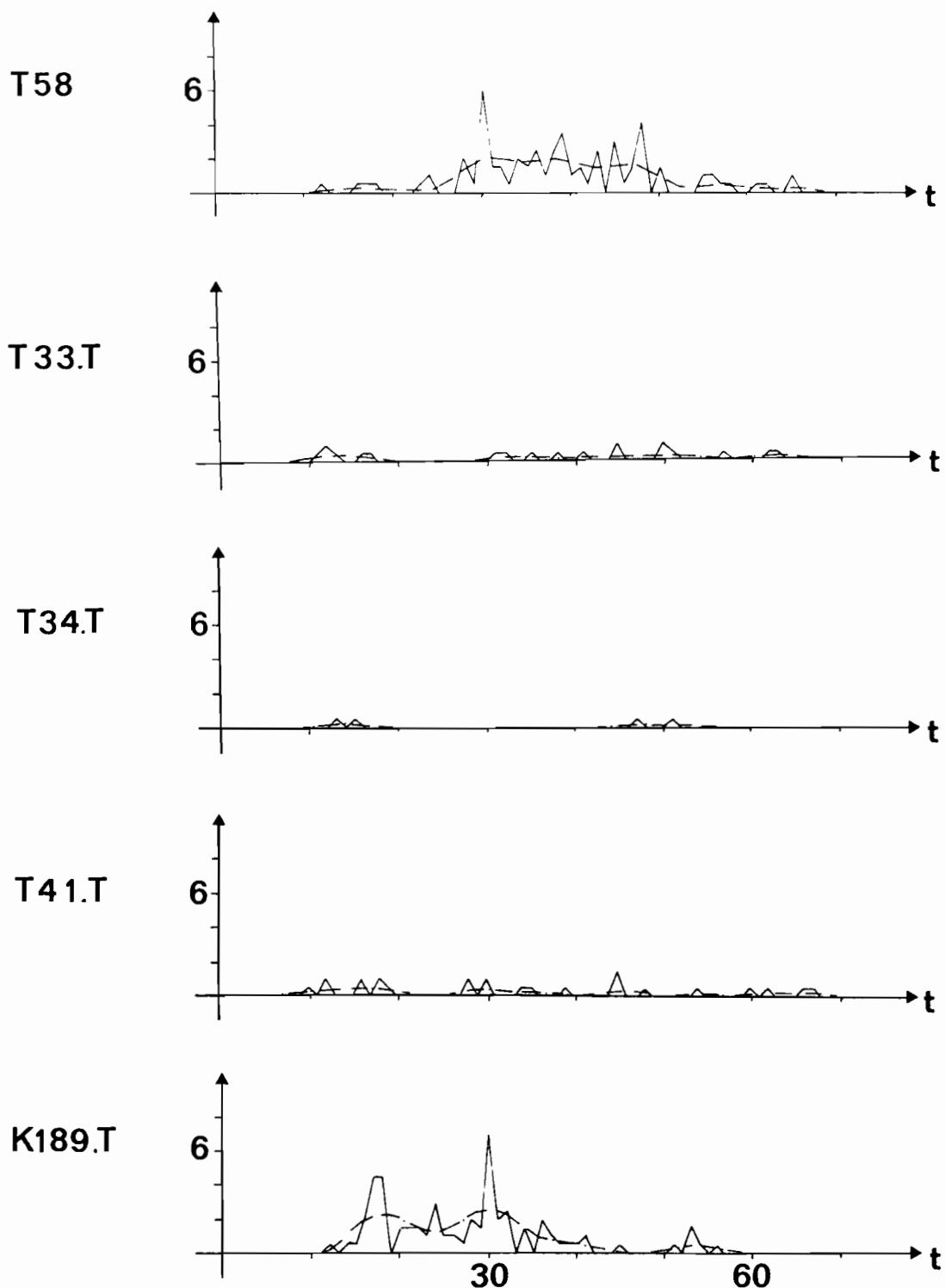
- l'intensité d'épiaison représentée par le nombre et le pourcentage de tiges fertiles (NTF et %TF),
- la synchronisation mesurée par l'écart-type (ECTP) et le coefficient d'aplatissement (APLT),
- et la précocité avec la DATE DU MAXIMUM (DM).

De ce fait, et pour acquérir plus de fiabilité, nous les avons réunis dans une même analyse. Les variables actives sont le nombre et le pourcentage de tiges fertiles (NTF, %TF), la date du maximum (DM), l'écart-type (ECTP), l'aplatissement (APLT) et la hauteur du pic (VM) ; les au-



EPIAISON DES PARENTS DU TOPCROSS

'T21'



EPIAISON DES PARENTS DU TOPCROSS

‘T58’

tres (Nombre total de talles, date moyenne et dissymétrie) étant introduites en variables supplémentaires. Enfin, les individus actifs ne sont plus les plants, mais les valeurs moyennes des hybrides et des parents. Précisons cependant que les plants du "topcross" avec T21, le seul équilibré, sont introduits en individus supplémentaires dans l'analyse afin d'estimer les héritabilités sens large de chacune des composantes.

Intensité, synchronisation et précocité ressortent une nouvelle fois, ce qui n'étonnera personne. Leurs contributions relatives sont réunies dans le tableau XXV.

2.2 L'importance relative du génotype et de l'environnement : l'héritabilité sens large.

Dans le cas du topcross avec T21, l'analyse de la variance appliquée aux nouvelles coordonnées des descendants montre des différences entre les génotypes, aussi bien pour l'intensité, que pour la synchronisation et la précocité. Le modèle est aléatoire (les hybrides sont tirés au sort et non choisis). Ceci nous conduit à une estimation des variances environnementales et génétiques et à l'héritabilité prise au sens large (tableau XXVI). La variabilité enregistrée entre les profils est expliquée par le génotype à 90% pour l'intensité d'épiaison, 63% pour la synchronisation et autant pour la précocité. La forte valeur observée pour l'intensité

Tableau XXV : Contributions relatives des trois composantes principales à la variabilité des caractères observés.

		Intensité	Synchron.	Précocité
VARIABLES	NTF	0.743 *	0.124	0.000
	%TF	0.581 *	0.130	0.042
	DM	0.004	0.038	0.933 *
	ECTP	0.261	0.381 *	0.031
	APLT	0.053	0.750 *	0.000
	VM	0.786	0.004	0.015

Tableau XXVI : Héritabilités prises au sens strict et large pour les trois composantes principales de l'épiaison. (NB : Les valeurs sens strict correspondent à un modèle fixe et ne concernent que les parents choisis pour le croisement).

	TOPCROSS T21		TOPCROSS T58	
	Strict	Large	Strict	Large
Intensité	0	0,899	0,171	?
Synchronis.	0,291	0,630	0	?
Précocité	0	0,626	0,179	?

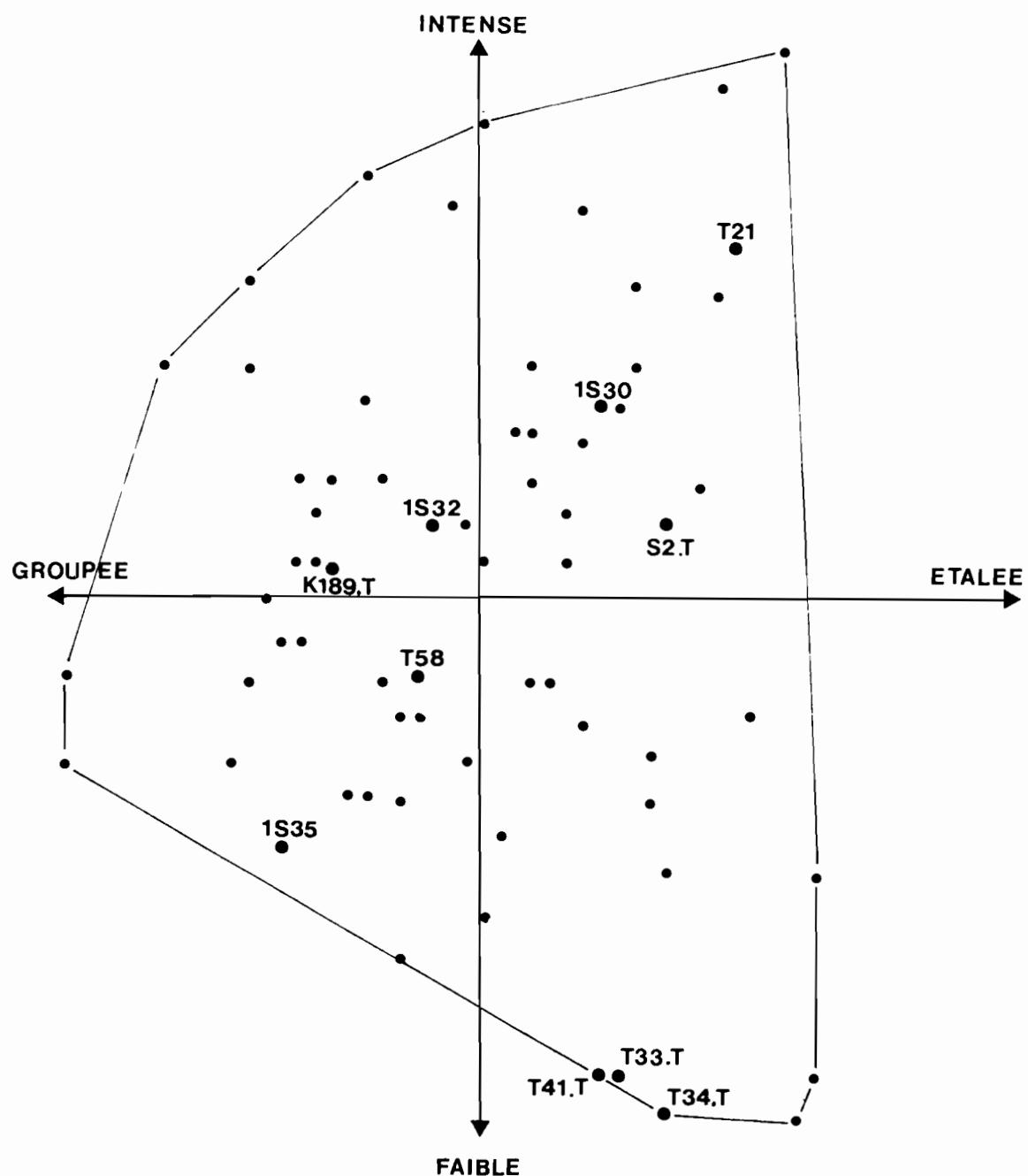
d'épiaison est le reflet de la grande homogénéité des conditions environnementales (sol sableux et plat, absence de compétition, préparation du matériel). Si de tels chiffres ne peuvent être extrapolés à des milieux plus variables, ils montrent néanmoins la sensibilité relative des différents caractères à l'environnement. La moindre valeur des deux dernières héritabilités provient des profils à faible intensité (moins de 20 panicules émises) chez lesquels les estimations de la date du maximum et du coefficient d'aplatissement sont fortement dépendantes des fluctuations purement aléatoires. Pour les clones à forte épiaison, ces valeurs d'héritabilité sont fortement sous-estimées.

2.3 Les parents : leurs différences.

La figure 39 visualise la position des parents sur le plan "intensité d'épiaison /synchronisation". Ceci aide à commenter les figures 37 et 38. On remarque la position marginale et groupée de T33.T, T34.T et T41.T. Ces trois clones à très faible épiaison s'opposent à la souche T21 caractérisée par une forte émission de panicules. De même, on constate l'absence de synchronisation pour T21 comme pour 1S30, S2.T, T33.T, T34.t et T41.T. Ce qui les différencie des souches 1S32, T58, K189.T et 1S35. Cette description est confirmée par les tests statistiques.

Fig. 39

178



PROJECTION DES PARENTS SUR LE PLAN DES
DEUX PRINCIPALES COMPOSANTES DE L'EPIAISON

En effet, l'analyse de la variance permet aussi la comparaison des moyennes pour les parents du topcross avec T21. Il s'agit ici d'un modèle fixe, les parents n'étant pas pris au hasard au sein d'une population infinie de parents possibles. L'existence de différences pour les trois composantes conduit aux classements suivants :

Faible	1S35	1S32	S2.T	1S30	T21	Intense
	-----J	-----J		-----J	-----J	
Etalée	S2.T	T21	1S30	1S32	1S35	Groupée
	-----J	-----J	-----J	-----J	-----J	
Précoce	T21	S2.T	1S32	1S35	1S30	Tardif
	-----J	-----J	-----J	-----J	-----J	

Pour le topcross avec T58, l'absence de certaines répétitions rend l'analyse impossible. Nous avons néanmoins effectué un pseudo-classement des parents en admettant la même variance environnementale pour les deux topcross.

Faible	T34.T	T33.T	T41.T	T58	K189.T	Intense
	-----J	-----J	-----J	-----J	-----J	
Etalée	T34.T	T33.T	T41.T	T58	K189.T	Groupée
	-----J	-----J	-----J	-----J	-----J	
Précoce	T34.T	T33.T	T41.T	K189.T	T58	Tardif
	-----J	-----J	-----J	-----J	-----J	

En fait dans ce topcross, il existe deux groupes de parents : T58 et K189.T d'une part, T33.T, T34.T et T41.T d'autre part. Il est nécessaire de préciser ici que le second groupe est un artefact statistique et expérimental. Les trois clones n'ont en commun qu'une faible épiaison de septembre à octobre. Mais cette caractéristique n'a pas les

mêmes origines comportementales. Ainsi, la souche T34.T n'épie pas en dehors de cette période : c'est un vrai "Faible épiaison". Les deux autres souches sont en fait des hyperprécoces, qui dans l'expérience ont été éteintes par la coupe de régularisation du premier septembre. Le clone T41.T est même connu pour avoir une épiaison au moins aussi intense que K189.T. Ceci pour l'artefact expérimental. Quelles en sont les conséquences statistiques ? Les valeurs de la date du maximum et du coefficient d'aplatissement n'ont guère de signification, surtout pour les souches éteintes qui présentent une émission synchrone d'inflorescences à la fin août et au début septembre. C'est le cas du T41.T et du T33.T. Il sera bon de se le rappeler lors de l'interprétation des résultats génétiques.

2.4 Les descendances et l'effet parental : l'héritabilité sens strict.

L'intensité d'épiaison ne présente pas de différences pour la variabilité intra-descendance. L'effet parental sur la moyenne, mesuré par l'héritabilité sens strict (XXVI), est nul à faible. En fait, cet effet n'apparaît que pour le T34.T qui marque ses descendants par sa faible épiaison. Ceci est une particularité de ce clone déjà rencontrée lors du diallèle de groupe étudié par CHAUME (1985). Il avait alors donné naissance à des hybrides particulièrement réfractaires à l'induction, surtout lorsque croisé avec K211.

Il convient de remarquer que la faible épiaison des digéniques T33.T et T41.T ne se retrouve pas au niveau de leurs descendances. Tout simplement parce qu'il s'agit, rappelons-le, d'une pseudo "faible épiaison" induite par l'étètage du 1 septembre.

Pour la synchronisation et quelque soit le croisement, la variabilité intra-descendance est identique. En revanche, les parents influent la moyenne de leurs descendants lors du "topcross" avec T21. Cette influence représente 46% des effets génétiques. On remarquera que de tels effets sont absents du second "topcross". Comment expliquer un tel antagonisme? Tout simplement en admettant que les quatre partenaires de T58, ont la même valeur réelle, les valeurs observées n'étant que des artefacts statistiques de la faible épiaison. Une telle hypothèse est vérifiée pour T41.T et T33.T. Elle est admise pour T34.T, faute de compléments d'information. On se retrouve avec quatre croisements du type "groupé x groupé". Et l'absence d'effet parental ne nous surprend plus.

La précocité, comme l'intensité, donne des descendances très variables, où l'effet parental sur la moyenne, est faible à nul. Chacun des croisements étudiés ici est susceptible de générer toute la gamme de précocité, depuis les hyper-précocees (étètés) jusqu'aux ultra-tardifs. Ceci

est le reflet d'une forte richesse allélique interne dont l'intérêt évolutif, au même titre que la sexualité résiduelle, est évident lors d'une rupture brutale des conditions de pérennité de la population monomorphe.

B3. Le nombre d'épillets par inflorescences : héritabilités.

Le nombre d'épillets par inflorescences est déterminé dès les premières étapes de la morphogénèse florale. C'est une fonction quadratique de la taille de l'inflorescence. Sa très grande variabilité est pour beaucoup liée aux différences de vigueur entre tiges lors de l'initiation. Elle dépend aussi profondément de la nature du génotype. Ce polymorphisme d'origine génétique est la résultante de contraintes liées à la consommation en eau et au mode de reproduction. Enfin, ce caractère est l'une des composantes de la potentialité semencière. D'où ... intérêt dans la stratégie d'amélioration génétique de la production semencière.

Matériel et méthodes

Un croisement à parent constant est à l'origine de cette étude. Il fait intervenir le clone 2S87 comme parent femelle, pollinisé par quatre souches apomictiques T58, 2A4, C1 et 1A48. Ces derniers ne sont pas pris au hasard. Ils sont retenus pour leur épiaison abondante. Ils représentent d'autre part la va-

riabilité extrême de P. maximum pour le nombre d'épilletts par inflorescence.

Chaque descendance comprend 18 hybrides dont le mode de reproduction n'est pas pris en considération. L'expérimentation est un essai en bloc de Fisher. Dans chaque bloc, chaque souche hybride constitue une seule ligne de 5 plants. En revanche, chaque parent y est représenté par trois lignes réparties aléatoirement.

L'espacement entre les plants est de 1 mètre en tous sens. L'essai est installé à Adiopodoumé à la mi-mai 1983. Il subit deux coupes de régularisation avec apport de fumure azotée à la mi-juin et à la mi-juillet (50 U. d'urée).

Les notations commencent courant août avec les souches les plus précoce et se poursuivent au fur et à mesure de l'apparition de nouvelles panicules. Elles concernent 2 inflorescences principales par ligne. Les caractères mesurés sont :

Hinfl : la hauteur de l'inflorescence, du dernier noeud de la talle, jusqu'au sommet de la panicule.

Hpan : la taille de la panicule du verticille au sommet.

Exer : le rapport Hpan/Hinfl qui mesure l'exertion relative.

Nram : le nombre de ramifications du verticille.

NEV : le nombre d'épilletts du verticille.

LV : la longueur totale des ramifications du verticille.

DENSV : la densité d'épillets du verticille exprimé par le rapport NEV/LV.

NET : le nombre d'épillets de la panicule.

LT : la longueur de l'ensemble des ramifications.

DENST : la densité moyenne en épillets.

Enfin, une notation effectuée à la fin-août nous fournit des informations supplémentaires concernant l'intensité de l'épiaison et du tallage avec les deux variables classiques :

NTT : le nombre total de talles.

NTF : le nombre de talles fertiles.

Deux plants par ligne pris au hasard sont observés.

Résultats

L'analyse en composantes principales confirme l'influence prépondérante de la taille de l'inflorescence dans le polymorphisme des panicules. Plus de 75% de la variabilité globale est expliquée par ce premier facteur. Ces résultats sont cohérents avec le modèle d'homothétie. Ainsi, le nombre total d'épillets est déterminé à 81% par cette première composante. Précisons aussi que la taille de l'inflorescence explique les variations du nombre de ramifications du verticille à 45%, celles de la densité à 20% et celles de l'exertion à 24%.

La deuxième source de variabilité concerne la densité relative d'épillets (9% de la variabilité) qui ne dépend pas de

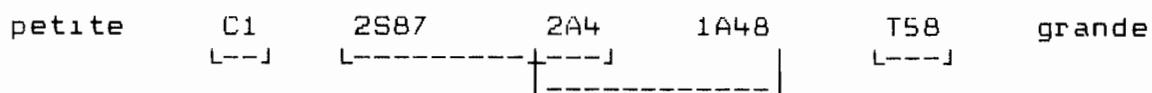
la taille. Pour une dimension donnée de panicule, l'organogénèse des ramifications est plus ou moins importante, d'où une densité variable. Il en résulte une répartition différente dans l'espace des structures reproductives que sont les épillets. Enfin, la densité relative n'intervient que pour 11% dans le nombre total d'épillets.

Le troisième facteur de variabilité est la part de la ramification du verticille (8% de la variabilité) non expliquée par la taille. Pour cette raison, nous parlerons de ramification relative. Un surplus de ramification au niveau du verticille représente en fait une agrégation de structures dans une surface et une augmentation des discontinuités dans l'espace.

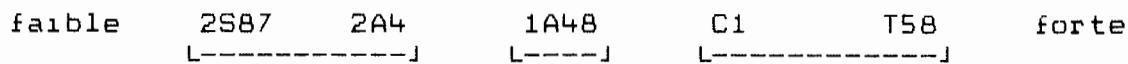
Enfin, l'exertion relative représente la dernière source interprétable. Elle permet le positionnement relatif des structures reproductives au dessus du couvert végétal. Elle n'est pas sans relation avec les contraintes en eau. C'est enfin un caractère intéressant le sélectionneur en raison de ses interactions avec les techniques de récolte.

L'analyse de la variance appliquée aux nouvelles coordonnées montre des différences très hautement significatives entre les parents, et ce pour les quatre composantes. Les classements sont les suivants :

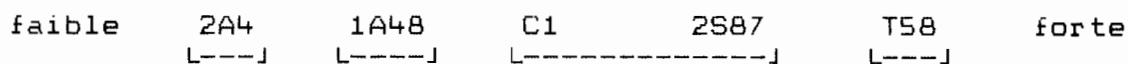
Taille de la panicule :



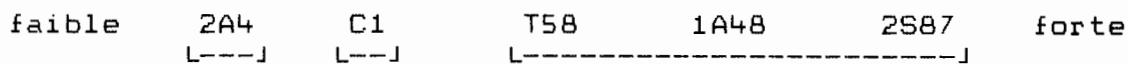
Densité relative d'épilletts :



Ramification relative du verticille :



Exertion relative :



L'analyse de la variance sur les descendances fait appel à un modèle partiellement hiérarchisé. Pour les quatre composantes, nous observons une importante variabilité entre les hybrides à l'intérieur d'une descendance. Ceci a permis l'estimation de l'héritabilité prise au sens large (tableau XXVII)

Les fortes valeurs sens large observées pour la taille de la panicule sont en contradiction apparente avec notre connaissance de la variabilité intragénotype. Ceci relève de notre échantillonnage qui a consisté à prélever les premières panicules apparues. Il en résulte une forte homogénéité dans leur vigueur. On notera néanmoins que les effets environnementaux ont un impact plus important sur les autres composantes et en particulier sur l'exertion relative. Ceci est le reflet de

Tableau XXVII : Héritabilités prises au sens strict et large pour les quatre composantes principales. (NB : Les valeurs sens strict ne concernent que les parents choisis pour le croisement).

TOPCROSS 2S87		
	Strict	Large
Taille de la panicule	0,478	0,815
Densité relative	0,477	0,773
Ramification relative	0,055	0,504
Exertion relative	0	0,376

l'importance relative des processus de régulation impliqués dans l'établissement du phénotype.

Nul pour l'exertion, l'effet parental est négligeable pour la ramification relative du verticille. En revanche, il influence la taille de la panicule et la densité relative d'épillets. Le classement est le suivant :

Taille de la panicule :

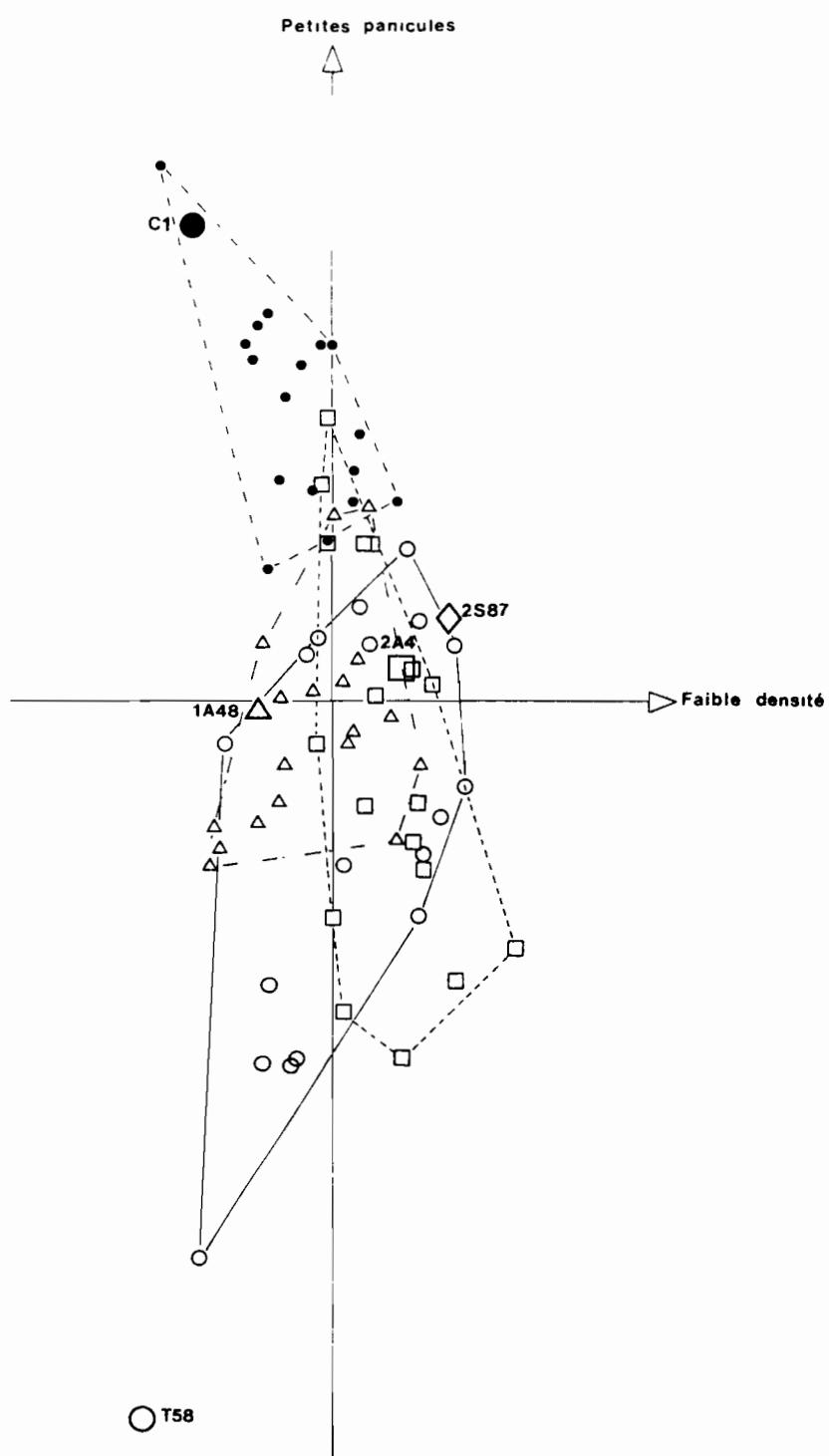
petite	C1	1A48	2A4	T58	grande
	-----	-----	-----	-----	

Densité relative d'épillets :

faible	2A4	T58	1A48	C1	forte
	-----	-----	-----	-----	

On constatera que la dimension moyenne des panicules dans une descendance est bien le reflet de la valeur phénotypique du parent. Les parents à grandes panicules comme T58 donnent des hybrides dont les panicules sont en moyenne plus grandes et vice-versa. Il est ainsi possible de choisir les parents sur le phénotype. En revanche, ce choix ne serait pas toujours judicieux pour la densité d'épillets. Vrai pour C1, 2A4 et 1A48, il s'avère faux pour T58 pour lequel la densité d'épillets de ses descendants est en moyenne plus faible que prévu par le phénotype parental.

La figure 40 représente les descendances sur le premier plan factoriel. Nous y constatons deux types de comportements : celui de T58 et C1 d'une part, de 2A4 et 1A48 d'autre part. Ces



VARIABILITE POUR LA TAILLE DE LA PANICULE
ET LA DENSITE D'EPILETS DANS 4 DESCENDANCES

deux groupes se différencient par leur écarts avec le parent femelle 2S87.

Ainsi T58 et C1 ont en commun leur éloignement morphologique, l'un vers les grandes panicules, l'autre vers les petites. Que remarque-t-on chez ces dernières descendances ? Une orientation de la variabilité intra-descendance de long de l'axe séparant les deux parents, avec une variabilité d'autant plus importante que l'écart est grand. D'autre part, un recouvrement uniquement vers le parent dont la panicule est la plus petite ; ainsi la descendance "2S87 x T58" englobe le parent 2S87 sans recouvrir le parent T58. La même observation est valable pour le croisement "2S87 x C1". Ceci s'accorde avec nos résultats sur le poids moyen des tiges et la dissymétrie des distributions au profit des tiges fines, sous-entendu à petites panicules. Ainsi, le croisement de plantes sexuées à grandes inflorescences par une plante apomictique à petites ou moyennes panicules donnera en plus grande proportion des hybrides dont le profil morphologique est proche du parent apomictique.

Les parents 1A48 et 2A4 diffèrent peu de 2S87 par la taille. L'impressionnante variabilité générée par croisement est perpendiculaire à l'axe des deux parents. Elle est le reflet de la richesse allélique interne. Les formes extrêmes des grands-parents (petites et grandes panicules) n'ont cependant pas été réobtenues. Ce désaccord avec nos observations sur le

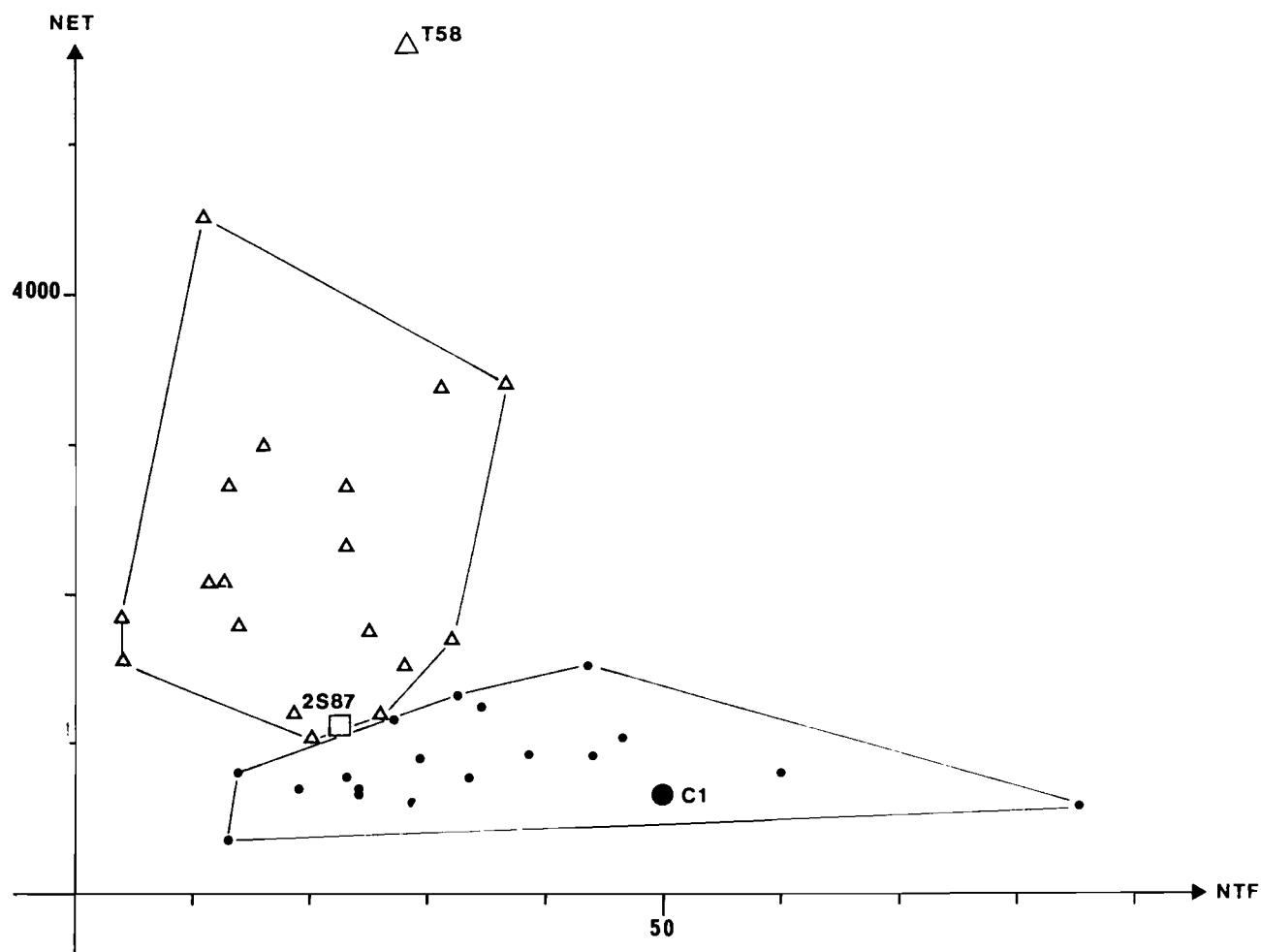
poids moyen d'une talle est probablement un artefact d'échantillonnage lié au faible effectif.

La question se pose alors de l'obtention de grandes panicules. En fait, cette forme extrême, caractéristique unijugitive de la sexualité diploïde, n'apparaît que lors de croisements "grandes panicules x grandes panicules" comme T41.T x T58 ou T34.T x T58, etc... Nos observations personnelles, non quantifiées ici, nous permettent de dire que de tels croisements ne donnent pas de panicules moyennes ou petites.

B4. Relation entre le nombre d'épillets par inflorescence et l'intensité d'épiaison.

La relation entre l'intensité d'épiaison et le nombre d'épillets par inflorescence est représentée par la figure 41. Nous avons retenu les descendances de C1 et de T58 ; ces deux parents représentant quasiment les formes extrêmes du polymorphisme naturel. Nous retrouvons la forme hyperbolique compensatoire que nous avions observée sur les clones naturels à Man. Il est remarquable de constater comment deux croisements arrivent à générer la majeure partie du polymorphisme naturel des structures reproductives chez P. maximum. Seule la zone des grandes panicules est sous-représentée (voir le paragraphe précédent).

Fig. 41



RELATION ENTRE INTENSITE D'EPIAISON ET NOMBRE D'EPILETS PAR PANICULE
DANS DEUX DESCENDANCES : 2S87 x C1 ET 2S87 x T58

Le rendement potentiel des panicules principales a été estimé. Les deux croisements ont la même vigueur reproductive moyenne. Ils diffèrent cependant pour leurs variances ; T58 présentant un domaine de variation plus important.

C. CONCLUSIONS.

La diversité des comportements floraux peut être scindée en deux groupes. Le premier, qui se rapporte au comportement à l'intérieur de la panicule est pour beaucoup déterminé par la taille de la panicule. Le second concerne la variation entre panicules et dépend de quatre facteurs principaux qui sont :

- l'intensité relative d'épiaison,
- le taux de tallage sous-paniculaire,
- la synchronisation,
- la précocité.

Trois de ces quatre composantes de l'épiaison dépendent de l'origine géographique. La première, l'intensité relative d'épiaison, présente naturellement deux classes d'intensité liées à l'inhibition de certains méristèmes. Cette hypothèse explicative s'accorde d'une part avec l'observation chez certains clones de méristèmes inhibés (COMBES, 1975), mais aussi avec le modèle de FRANQUIN (1972, 1985). Ce dernier montre que, chez les graminées, la compétition et le génotype aboutissent à des inhibitions de méristèmes qui modifient la structure temporelle de la plante. Ces modifications se concrétisent par des

déphasages entre ramifications de rangs différents. Ainsi, avec un même nombre de phytomères sur la tige principale, le nombre total de talles présentes lors des conditions inductives sera finalement très différent. Peut-être y-a-t-il une relation entre les deux groupes d'intensité d'épiaison observés dans la collection des souches prospectées et les deux phénotypes majeurs mis en évidence dans les descendances pour le pourcentage de talles fertiles, ce dernier caractère étant une des deux variables discriminant les deux groupes naturels. Enfin, des trois composantes de l'épiaison, elle offre la plus faible plasticité aux aléas environnementaux (héritabilité sens large très forte). Et c'est aussi la composante où l'effet de la sélection est le plus drastique avec une répartition régionale très tranchée.

La synchronisation de l'épiaison, liée aussi à l'origine géographique, ne présente pas de structure en groupes. C'est un caractère plus plastique que le précédent, mais où le choix des parents a une action plus prononcée sur la moyenne de la descendance. Ses effets directs sur la synchronisation de l'émission pollinique et sa relation régionale avec la sexualité met en évidence son intérêt sélectif en régime d'allopollinisation.

La dernière composante de l'épiaison liée à l'origine géographique, la précocité, a montré des groupes d'une finesse surprenante. Ceci peut paraître en désaccord avec les valeurs

très moyennes de l'héritabilité sens large. Il faut rappeler l'absence de précision sur la date d'épiaison maximale chez les plantes à faible épiaison. Or celles-ci sont présentes dans le cas des "topcross", et éliminées lors de l'étude de la variabilité naturelle. Nous retiendrons aussi l'opposition entre la finesse de réponse de chaque génotype et l'immense variabilité générée par sexualité lors de croisements entre tétraploïdes.

Autre caractère lié au rendement potentiel, la taille de l'inflorescence présente un polymorphisme sans mode préférentiel, mais dépendant de l'origine géographique. Ses relations avec la taille et la grosseur des tiges sont évidentes. La mise en évidence pour ce dernier caractère de phénotypes majeurs suggère la présence de ces derniers au niveau de la taille de l'inflorescence. De telles discontinuités sont impliquées par le modèle de FRANQUIN. Le nombre d'épilletts est une fonction linéaire du nombre de noeuds présents sur les ramifications primaires de l'inflorescence, ou mieux encore une fonction quadratique discrete du nombre de noeuds (ou étages) présents sur l'axe de la panicule. Une petite modification morphogène de ce nombre d'étages forme une discontinuité qui se trouve amplifiée lorsque le nombre d'épilletts ou le volume de la panicule sont pris en considération. On soulignera aussi l'importance des effets parentaux sur la moyenne des descendances et l'aspect partiellement dominant de la petite taille. Enfin, on rappellera la forme hyperbolique de la relation entre le nombre d'inflorescences émises et le nombre d'épilletts par

infrascience, qui aboutit à la notion de vigueur de reproduction. Plusieurs stratégies existent pour aboutir à cette même vigueur. Le choix de ces différentes stratégies est lui aussi lié à l'origine géographique et à la présence de diploïdes sexués sympatriques. Ainsi le polymorphisme comportemental et structural de la reproduction chez P. maximum apparaît comme la résultante de contraintes liées au mode de reproduction et à l'instabilité climatique des régions tropicales.

CHAPITRE IV

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION.

La connaissance des relations liant la morphologie des structures reproductives et leur fonctionnement chez P. maximum explique le polymorphisme des premières. Leurs conséquences seront examinées sous trois rubriques : 1) l'amélioration de la production semencière, tant du point de vue technique que génétique, 2) la compréhension des relations liant l'architecture, la morphogénèse et le comportement reproducteur chez les graminées, 3) le problème de la logique évolutive du complexe apomictique étudié.

A. CONSEQUENCES SUR L'AMELIORATION DE LA PRODUCTION SEMENCIERE.

Les améliorations techniques et génétiques de la production semencière ne sont pas indissociables. Jusqu'à présent, seul le rendement potentiel exprimé en nombre total d'épillets a été étudié ici. Sa transformation en rendement réel fait intervenir l'efficacité de la pollinisation et la fertilité. Mais ce rendement ne constitue à son tour qu'une potentialité de la récolte. La production grainière demande une dernière transformation : la technique de récolte dont l'efficacité n'est pas indépendante du comportement chronologique de la reproduction. Il existe diverses voies d'amélioration, classées en 3 groupes selon : 1) qu'elles augmentent le rendement potentiel, 2) qu'elles concernent la technique de récolte, 3) qu'elles pren-

nent en compte les interactions entre la technique de récolte et comportement reproducteur.

Les deux premiers groupes d'approche ont été largement explorés dans les centres de recherche fourragère des pays tempérés et tropicaux. Nous renvoyons aux travaux de LAMP, LANGER, HUMPHREYS, BOONMAN, etc... Le troisième groupe affecte principalement les graminées tropicales, et se trouve en rapport direct avec leur mauvaise synchronisation associée à un égrenage spontané important et rapide. Si la question a déjà été posée par BOONMAN (1971a) et HUMPHREYS (1975), ses réponses génétiques et techniques n'ont pas été apportées. L'une des originalités de nos travaux a consisté à l'aborder par l'observation chronologique des processus, leur quantification et la recherche des structures sous-jacentes à l'origine de l'organisation de la diversité.

A1. L'amélioration de la potentialité granière.

L'augmentation de la potentialité granière dépend de la vigueur générale de la plante et de l'allocation de ressources à la reproduction par graines. Dans notre étude, ces deux composantes s'appellent respectivement : activité biosynthétique et intensité relative d'épiaison. Elles sont indépendantes au sens statistique du terme.

A1.1. Facteurs technologiques.

Pour appréhender l'amélioration technologique de la potentialité granière, il convient de mentionner la présence de deux stades critiques chez la plante. Le premier concerne le tallage. En absence de compétition, celui-ci suit une fonction exponentielle à temps discret, le phyllochron, dont le modèle mathématique a été étudié par FRANQUIN (1966, 1970, 1972, 1985) chez le riz, l'arachide et le cotonnier. Cette croissance initiale et exponentielle du nombre de talles a été observée chez les graminées tempérées comme la fléole et la fétuque (LANGER, RYLE et JEWISS, 1963). La présence croissante de la compétition entre talles diminue leur vigueur individuelle : la mortalité et l'inhibition des bourgeons augmentent ; c'est le début de la phase linéaire. Cette date est importante, car la moindre vigueur des talles apparues après la phase exponentielle limite leur orientation vers le développement floral.

Le second stade important est défini par l'apparition de conditions favorables à l'induction florale. Les talles doivent posséder une certaine vigueur ou maturité pour être induites : cette vigueur minimale définit le seuil qui sépare la phase juvénile de la phase reproductive (BLONDON, 1968 ; BROUE, 1973 ; LAMP, 1952). Il s'agit d'un seuil qualitatif. S'il est dépassé, l'effet de la vigueur devient quantitatif et affecte le nombre d'épillets de la future inflorescence et sa taille.

(BEAN, 1970 ; RYLE, 1964 ; IKEGAYA, 1984). D'autre part, les talles induites vont cesser d'investir vers le tallage. En revanche, chez les talles non induites, celui-ci va se poursuivre selon le modèle de FRANQUIN. Si les ressources sont suffisantes, les nombres de talles végétatives et reproductrices vont continuer à croître parallèlement. En revanche, si la compétition entre talles est déjà à son équilibre, les différences de vigueur entre talles induites et non induites ne vont faire que s'accroître. Une diminution drastique de la vigueur moyenne des talles végétatives et une augmentation très importante de leur mortalité va s'ensuivre : c'est la crise du tallage (LAMP, 1952 ; LANGER, RYLE et JEWISS, 1963 ; GILLET et BREISCH, 1982).

Pour maximiser les potentialités semencières, il convient de faire coïncider la fin de la phase exponentielle avec la date d'induction. A partir de ces quelques considérations, on comprend le rôle de facteurs comme la fumure, la densité, l'âge de la parcelle, le mode d'implantation, la date et la densité de semis et leurs étroites interdépendances.

* INFLUENCE DE LA DATE D'IMPLANTATION SUR LA PRODUCTION SEMENCIERE DE P. MAXIMUM

Le rôle de la date d'implantation sur la production semencière des graminées fourragères tant européennes que tropicales est démontré par LEFEBURE (1961), MAKI et al. (1970) et HAGGAR (1966). Chez Panicum, plusieurs si-

tuations s'envisagent selon la position relative des dates critiques :

Ainsi, dans une parcelle de C1, installée après la mi-juillet, toute la phase exponentielle se déroule en conditions inductibles : les tiges acquièrent leur développement floral au fur et à mesure qu'ils dépassent le seuil qualitatif. Leur vigueur est alors sensiblement homogène et minimale. Le taux de tiges fertiles sera moyen, le pic d'épiaison assez étalé et les panicules peu chargées en épillets.

Si l'installation a lieu en avril-mai, l'apparition des conditions inductibles coïncide avec la fin de la phase exponentielle. Un grand nombre de tiges ont dépassé le seuil qualitatif et vont être initiées simultanément. Leur vigueur est forte mais hétérogène. La crise du tallage sera importante. De ce fait, le taux de tiges fertiles sera élevé et on observera un pic groupé de panicules dont la taille sera fonction de la vigueur acquise.

Dans le dernier cas, celui par exemple d'une parcelle installée l'année précédente, les conditions favorables à l'induction arrivent sur une population de tiges dont la densité est à l'équilibre. Pour beaucoup d'entre-elles, la vigueur se trouve, du fait de la compétition, en

dessous du seuil requis pour l'induction. Le pourcentage de talles fertiles sera faible et les panicules seront petites. Nous sommes passés de l'effet de la date d'implantation à celui de l'âge de la parcelle et de la densité, les trois facteurs n'étant pas indépendants. Nous retrouvons ici des résultats semblables à ceux énoncés par EVANS (1959, 1962) et LAMBERT (1963).

On remarquera que le comportement diffère selon les clones et doit dépendre de la valeur du phyllochrone. Chez les variétés à talles fines comme le C1, l'effet de la date de semis est plus important que chez la variété T58, chez laquelle les semis de mai, juin et juillet donnent la même production semencière en octobre.

* INFLUENCE DU MODE D'IMPLANTATION.

La prémultiplication des variétés, c'est à dire l'installation des premiers champs semenciers a lieu soit à partir d'éclats de souche, soit à partir d'un premier lot de semences. Le choix en Côte d'Ivoire de l'un ou de l'autre des deux modes a longtemps été le sujet de controverses quant à leurs effets respectifs sur le rendement semencier. Telle année, les résultats donnaient raison à l'usage de l'éclats de souche, telle autre année, on constatait l'effet inverse. Ceci est l'exemple type du faux problème : le résultat dépend es-

sentiellement des conditions climatiques qui règnent pendant les premières semaines de l'implantation au champ. Chaque mode d'implantation a ses points faibles qui se répercutent sur la densité des talles lors des conditions inductives. Les forts ensoleilllements limitent la reprise et l'enracinement des éclats de souche. A l'inverse, les orages trop violents provoquent l'ennoyage des jeunes semis.

* INFLUENCE DE LA DENSITE DE SEMIS

La densité de semis intervient, comme la date d'implantation, en modifiant la densité moyenne de talles lors des conditions inductives. LEFEBURE (1961) préconise pour les graminées tempérées des doses inférieures à 2 kg/ha de semences. LAMBERT (1963) préfère corriger ultérieurement la densité et recommande l'éclaircissement. Tous sont d'accord pour constater un pourcentage de talles fertiles plus élevé à faible densité. Chez P. maximum et si les conditions climatiques sont favorables au semis, il faut théoriquement environ 15.000 à 20.000 plants par hectare, également répartis pour obtenir le rendement optimal. Ici aussi, le nombre final de plants dépend de la variété et de la date d'implantation, les installations tardives supportant mieux une densité plus élevée d'installation. Le semis en poquet est alors la meilleure technique pour respecter l'équi-espacement.

Si on désire assurer pour 99% des poquets au moins une graine germante, le tableau suivant nous donne le nombre nécessaire de graines par poquet en fonction du taux de germination.

Germination:	90%	80%	70%	60%	50%	40%	30%	20%	10%	5%
Nombre :	2	3	4	5	7	9	13	20	44	90

Ainsi dans des conditions idéales de semis - profondeur égale à un demi centimètre (BOGDAN, 1964), sol saturé d'eau et absence de pluies supérieures à 20mm dans la quinzaine qui suit le semis -, il faut pour de bonnes semences (germination >80%) trois graines par poquet. Si les conditions deviennent défavorables et que seulement une graine sur quatre donne une plantule, le taux de germination efficace n'est plus que de 20%. Il faut alors 20 graines par poquet soit 300 à 400 grammes par hectare. En semis mécanisé, les rendements grainiers enregistrés restent identiques pourvu que la densité finale de talles lors des conditions inductives soit respectée. Si le semoir disponible n'autorise pas l'obtention d'une telle précision, la pratique de l'éclaircissement préconisée par LAMBERT (1963) et effectuée par disquages perpendiculaires aux lignes de semis est à retenir.

* LA FUMURE AZOTÉE ET SON MODE D'APPORT.

La fumure azotée est connue pour avoir un effet bénéfique sur le rendement des champs semenciers (CAMERON et

MULLALY, 1969 ; KLEBESADEL, 1970 ; LAMBERT, 1963 ; MAKI et al., 1970). Elle intervient sur la vigueur en augmentant à la fois le tallage, la grosseur des tiges et des inflorescences et le taux de tiges fertiles (BAHNISCH et HUMPHREYS, 1977b ; BOONMAN, 1972a ; HAGGAR, 1966 ; LANGER et LAMBERT, 1959 ; RYLE, 1964). Elle diminue l'effet de la compétition et recule la fin de la phase exponentielle : elle intervient alors en interaction avec la densité (BOONMAN, 1972a, b ; CALDER et COOPER, 1961 ; EVANS, 1959, 1962 ; HACKER et JONES, 1971 ; LANGER et LAMBERT, 1963). Enfin, son action est très liée à la date d'application (BAHNISCH et HUMPHREYS, 1977a ; BOONMAN, 1972c ; CHADHOKAR et HUMPHREYS, 1970 ; DEBRAND, 1980 ; HENTGEN, 1961 ; LEFEBURE, 1961). Tous ces auteurs s'accordent pour recommander un apport précoce : avec une application de fumure azotée avant et pendant l'induction, tous les paramètres de la potentialité semencière (nombre d'épillets par inflorescence et nombre d'inflorescences), mais aussi la synchronisation de l'épiaison et son effet sur la fertilité (BOONMAN, 1972a), se trouvent touchés positivement. A l'inverse, l'apport tardif lors de la montaison et de l'épiaison a un effet nul, voire négatif. Il augmente en effet les processus d'elongation et de consommation hydrique. Ceci se traduit par la verse, une augmentation de taille des inflorescences sans création nouvelle d'épillets et une baisse de la fertilité (BEAN, 1970 ; BOONMAN, 1972a).

La fertilité des épillets est par deux fois affectée par la fumure azotée. Appliquée au moment de la montaison, l'augmentation de l'exertion et de la taille de l'inflorescence se traduit par une chute de la fertilité. A l'inverse, on améliore la synchronisation et la fertilité en appliquant plus précocement la fumure. Elle diminue alors les effets de la compétition et permet ainsi une densité culturale plus importante. La relation avec une augmentation de la densité pollinique est évidente.

* EFFET DES DATES DE COUPE DE REGULARISATION.

Les coupes d'exploitation ou de régularisation effectuées entre la fin de la phase juvénile et la récolte ont toujours un effet négatif. La première, appliquée à la fin de juillet, c'est à dire en début d'induction florale, diminue de 12% la production. Il s'agit là d'un effet dépressif observé aussi par HUMPHREYS (1966) lié à la diminution de la surface foliaire et appelé "déprimage" par GILLET (1980). Quant à la dernière coupe (fin-août à début septembre), son action est plus conséquente avec 20 à 50% de pertes et d'autant plus importante que la date d'intervention est tardive. La coupe touche alors des talles en pleine montaison : c'est l'étage (GILLET,

1980). Il y a ici forte interaction entre la date de coupe et la précocité du clone.

A1.2. Facteurs génétiques.

L'amélioration génétique implique la définition des objectifs poursuivis. P.maximum est avant tout une graminée fourragère. Et si la reproduction par graines est nécessaire à la vulgarisation de la variété, elle a des effets indésirables sur la qualité du fourrage. Dans un premier temps, la montaison diminue le rapport "feuilles/tiges" ; ces dernières étant plus gorgées d'eau que les feuilles, il s'ensuit une diminution qualitative du taux de matière sèche. Dans un deuxième temps, l'épiaison augmente le taux de refus au pâturage. Enfin, si l'évolution du taux de matière sèche s'inverse de nouveau après l'anthèse, ceci ne doit pas faire illusion ; il s'accompagne d'une forte chute qualitative de la teneur en azote et d'une augmentation en produits lignifiés. L'objectif principal du sélectionneur sera donc de minimiser dans le temps les effets négatifs de la reproduction par graines. Les études de sélection réalisées à Adiopodoumé montrent que trois facteurs indépendants définissent une variété. Les deux premiers nous sont déjà connus : ce sont la vigueur de biosynthèse et l'intensité relative d'épiaison. Le troisième est le comportement floral au cours de l'année. Il oppose les plantes qui fleurissent semestriellement (avril-mai et septembre-octobre) à celles qui n'épient qu'en septembre-octobre. Les caractéristiques recher-

chées par le sélectionneur sont donc la forte vigueur et un comportement reproducteur intense, mais regroupé sur deux mois maximum. L'obtention d'un tel profil est possible du fait de l'indépendance des trois composantes (NOIROT, 1983). L'idéotype peut ensuite être affiné morphologiquement en interaction avec le type d'élevage envisagé. La variété sélectionnée pour l'élevage ovin s'opposera par divers caractères, dont la taille, aux formes retenues pour les bovins. Vis-à-vis de l'amélioration de la production granière, l'une et l'autre représentent deux stratégies différentes de la même potentialité.

L'amélioration génétique vers une taille donnée de panicules se fera, comme nous l'avons vu, en choisissant les parents. Pour obtenir des plantes à grandes panicules, il est moins efficace, voire vain de retenir des parents à moyennes ou petites inflorescences. En revanche, ce dernier choix est préconisé pour créer des formes à tiges fines et nombreuses. L'amélioration génétique vers un type morphologique est d'autant plus facilitée que deux de nos résultats montrent la simplicité de l'organisation des formes et de leur hérédité. Tout d'abord, un seul facteur morphogène explique 80% de la diversité des panicules, que ce soit à l'intérieur d'un génotype, qu'entre génotypes. D'autre part, le poids moyen d'une tige, qui n'est que le reflet indirect de la dimension de l'inflorescence, présente dans les descendances des phénotypes majeurs pour lesquels il est sans doute possible d'étudier le déterminisme génétique.

L'intensité de l'épiaison, donnée par le nombre de mérismes induits, dépend du nombre de talles, mais aussi du pourcentage de talles fertiles. Ce dernier se décompose lui-même en deux caractères indépendants : 1) la présence ou l'absence de talles fertiles et, 2) en cas de présence, la quantification avec la présence de deux phénotypes majeurs. L'absence d'induction et le phénotype à faible pourcentage de talles fertiles ne seront pas recherchés par le sélectionneur. Leur apparition au sein de descendances entre parents à forte intensité d'épiaison suggère 1) qu'ils font intervenir des allèles récessifs et 2) que la fréquence des génotypes indésirables dans les descendances dépendra de la structure génétique des parents pour ces caractères. La sélection préalable au niveau diploïde est susceptible d'apporter ici un gain rapide.

Enfin, à l'intérieur d'une stratégie, c'est à dire d'un type de croisements, le gain génétique dépendra essentiellement du nombre de descendants. Pour l'ensemble des caractères étudiés, la variabilité générée par croisement recourait souvent l'ensemble de la variabilité naturelle, mais surtout cette distribution était fortement dissymétrique, tant pour l'activité biosynthétique qui exprime la vigueur en général, que pour l'allocation à la reproduction par graines. Sur 1600 hybrides créés, 40 expriment visuellement, au travers de la vitesse de repousse après coupe, un dynamisme qui les font sélectionner pour les essais fourragers. Une trentaine confir-

ment cette prédisposition ; quatre présentent finalement une production semencière qui satisfait nos quotas actuels (plus de 250 kg/ha).

A2. La technique de récolte et la production semencière.

Plusieurs méthodes sont utilisées de par le monde (Kenya, Australie, Brésil, etc...) pour récolter la production semencière d'une variété. Deux d'entre-elles, testées en Côte d'Ivoire et pour lesquelles nous possédons des données comparatives tant qualitatives que quantitatives, seront développées ici. Ce sont la récolte par moissonneuse batteuse et l'ensachage. La première est largement utilisée pour la récolte des cultures porte-graines des graminées fourragères européennes. Elle constitue la voie d'avenir pour la vulgarisation dans la mesure où la quantité et la qualité des semences ne sont pas trop affectées. La seconde consiste à poser des sacs sur les panicules émises et à effectuer leur ramassage quinze jours plus tard. Jusqu'à présent, 90% des semences distribuées sont produites par ensachage ; cette technique qui permet une production importante de bonne qualité (taux de germination supérieur à 75%), est cependant limitée par des problèmes de main d'œuvre.

A2.1 La récolte par ensachage et ses conséquences.

* RELATION ENTRE LE RENDEMENT POTENTIEL ET LE RENDEMENT REEL.

La pose d'un sac permet théoriquement la récolte de toutes les graines portées par les panicules ensachées. Le rendement apparaît donc lié à priori au nombre de panicules ensachées et au nombre d'épillets par panicule au moment de l'ensachage. Nous possédons les données sur trois séries chronologiques : la récolte, le nombre de panicules et le nombre d'épillets portés par une panicule âgée de dix jours. En effectuant le produit à un instant donné entre le nombre de hampes florales, apparues entre le septième et le troisième jour avant la pose du sac, et le nombre potentiel d'épillets qu'elles portent, nous obtenons une nouvelle série chronologique : celle du nombre d'épillets théoriquement ensachés. La corrélation avec la récolte est très forte ($r=0,894$).

* INFLUENCE DE LA DATE D'ENSACHAGE SUR LE RENDEMENT DE LA RECOLTE.

La date d'ensachage apparaît comme le facteur principal du rendement. L'influence d'un ensachage trop tardif a été mis en évidence : un retard d'une semaine entraîne une baisse du rendement de 50% due à l'égrenage spontané. D'un autre coté, une intervention trop précoce aboutit aux mêmes résultats : les panicules ensa-

chées avant leur anthèse donnent peu ou pas de graines (il ne s'agit pas ici d'incompatibilité, mais de contraintes liées au sac). Il s'ensuit une période de courte durée, n'excédant pas trois jours, pour laquelle la production est maximale. Toute intervention en dehors de cet intervalle se traduit par des chutes de production granière qui peuvent être catastrophiques. Un délai de 7 à 10 jours doit être respecté entre le pic de floraison maximale et la pose des sacs (RENE, 1975 ; NOIROT et al., 1986). Ceci se déduit de la forme du profil d'épiaison (nos souches sélectionnées ont un pic prononcé) et des vitesses d'anthèse et de maturation des graines. Rappelons que le pic de floraison maximale correspond à l'anthèse du pic d'épiaison des panicules principales.

A2.2 La récolte mécanisée et ses conséquences chez P.maximum.

La production de graines viables est le produit de la quantité récoltée par le taux de germination. La récolte par fauche, suivie de battage, a des effets variables selon les clones et agit à la fois sur la quantité et sur la qualité des semences. Dans tous les cas, on constate une chute importante de la quantité récoltée de l'ordre de 75%. Elle est directement liée à l'égrenage. Mais l'effet négatif le plus important concerne son action sur la qualité des semences. Nos variétés vulgarisées donnent par récolte en moissonneuse batteuse des semences dont le taux de germination ne dépasse pas 1%. Il ne

s'agit pas ici d'une quelconque action mécanique due au battage. Des expériences consistant à prélever les inflorescences avec un ciseau et à recueillir manuellement les graines donnent les mêmes taux de germination. En fait, les graines récoltées, même si elles ont l'apparence (couleur, grosseur) de graines normales, ont des embryons incomplètement colorés au test du tétrazolium (MOORE, 1962). Elles sont immatures vis-à-vis de leur pouvoir germinatif. Ceci implique la simultanéité de la fin de maturation et de l'égrenage, les graines vraiment germantes ne pouvant être récoltées. Il existe une variabilité entre les clones de la collection pour le pourcentage de germination en récolte directe, certains clones pouvant atteindre 19% de germination. Il existe aussi ici des possibilités d'amélioration génétique.

A3. Interaction entre l'amélioration génétique des potentialités granières et la technique de récolte.

Les objectifs de l'amélioration génétique de la production semencière sont différents selon la technique de récolte envisagée. Augmenter la vigueur de reproduction n'est plus en soi un but suffisant. Il convient d'améliorer aussi la synchronisation de l'épiaison des panicules principales. Et cette amélioration sera d'autant plus importante pour le sélectionneur qu'on envisagera de récolter par moissonneuse batteuse. Elle a deux conséquences majeures :

- 1) la synchronisation de l'égrenage,

2) une amélioration de la fertilité.

On remarque tout de suite que l'amélioration de la densité de panicules et de leur synchronisation sont les principales caractéristiques observées lors de la domestication des graminées céréalières. Elles ont non seulement facilité les conditions de récolte, mais aussi permis une diminution de l'investissement vers la sexualité mâle au profit du nombre de grains. Un tel progrès n'est possible qu'avec une amélioration parallèle des techniques culturales. La synchronisation de l'épiaison implique en effet une augmentation rapide des besoins en eau, énergie et azote. Le problème revient alors à augmenter la densité sans effets pervers sur la reproduction par graines. On trouve ici des relations avec l'absence de pérennité de la plupart des graminées à grains cultivées par l'homme.

La synchronisation de l'épiaison étant une composante indépendante de l'intensité, il est possible d'améliorer les deux facteurs de front, ou séquentiellement, avec la même probabilité finale, et d'obtenir des souches ayant une épiaison intense et synchrone. Le choix des parents est ici très important et les croisements "groupé x groupé" sont recommandés.

Augmenter la synchronisation risque de poser des problèmes face aux aléas climatiques. Nous avons vu à Bouaké une année favorable à T58 et défavorable à C1, suivie d'une année inverse

où une descente inattendue de l'Harmattan (vent sec du Nord) a anéanti la récolte de T58 en pleine montaison, alors que C1, plus précoce, battait là ses propres records. Le producteur de semences aura alors tout intérêt à mettre en culture une gamme de variétés de diverses précocités. Ici aussi, l'indépendance de ce caractère avec les autres facilite la sélection. On peut toutefois se poser la question sur l'utilité de cultiver plusieurs variétés toutes très synchrones dont une ou deux chaque année (pas forcément les mêmes) montreront une production maximale, plutôt que de choisir une seule variété à l'épiaison intense mais étalée. La réponse est simple : la diversité des variétés minimise aussi tous les risques de stress et aléas phytosanitaires.

Enfin, la baisse qualitative des semences récoltées par moissonneuse batteuse pose le problème de l'égrenage spontané. Le fait que d'une part, le taux de germination reflète le temps qui sépare la fin de maturation des graines de l'égrenage, et que d'autre part, il existe une variabilité génétique pour ce caractère, suggère l'emploi d'une sélection récurrente sur un pool tétraploïde sexué. La méthode consisterait tout simplement à ressemer le produit des récoltes directes.

B. POUR UNE MEILLEURE COMPREHENSION DES RELATIONS ENTRE L'ARCHITECTURE, LA MORPHOGENÈSE ET LE DÉVELOPPEMENT DES STRUCTURES DANS LE TEMPS.

A deux reprises, le modèle de FRANQUIN est cité pour expliquer certaines composantes du rendement potentiel. Au niveau du tallage et en absence de compétition, ce modèle permet une prévision du nombre total de talles, mais aussi du nombre de talles synchrones ayant le même âge. Induites simultanément, elles contribuent à la forme du profil d'épiaison. À ce modèle simple, viennent se superposer des contraintes propres à la physiologie de chaque variété. La première d'entre-elles est l'intervention d'inhibitions sur certains bourgeons. Ces inhibitions sont des caractéristiques variétales, mais qui peuvent être modulées par la régulation en cas de compétition. Citons FRANQUIN (1985) sur cotonnier et MASLE-MEYNARD et SEBILLOTTE (1981) sur le blé. D'un modèle déterministe, on passe alors à un modèle probabiliste où chaque noeud est affecté d'une probabilité de ramification. Nos propres résultats sur la ramification sous-paniculaire montrent comment une petite modification probabiliste conduit à une diversité des configurations observées. Ceci rejoue de nouveau les résultats de MASLE-MEYNARD et SEBILLOTTE (1981) sur l'hétérogénéité de structure d'un peuplement de blé d'hiver.

L'arrêt des initiations au moment de la montaison constitue la deuxième contrainte susceptible de modifier le profil d'épiaison et indépendante de l'inhibition des bourgeons. Dans

un tel processus observé par LAMP (1952) chez le Brome inerme, le temps nécessaire à l'initiation de toutes les talles reproductiveuses est égal au temps qui sépare l'initiation d'une talle de sa propre montaison. En l'absence de ce type d'inhibition, toute nouvelle talle qui dépasse le stade juvénile en période de montaison est initiée. Chez P.maximum, l'arrêt et la poursuite de l'initiation ont été observés. Le premier caractérise les souches que nous avons qualifiées de synchrones comme Ci, T58, 2A4, le second, les profils étalés comme 267. Remarquons que la ramifications sous-paniculaire chez un clone à épiaison principale groupée comme le Ci conduit à un profil d'épiaison général étalé.

La deuxième implication du modèle de FRANQUIN concerne la panicule. Le nombre d'épillets et leur répartition sont déterminés dès le stade primordia de ramifications (BEAN, 1970). La répartition homogène des épillets sur les ramifications primaires de l'inflorescence a pour conséquence une relation quadratique entre le nombre d'épillets et le nombre d'étages de l'inflorescence. Ceci détermine le profil d'anthèse et d'égrangage, lorsque des contraintes ne viennent pas perturber le processus. De telles limitations apparaissent chez les grandes inflorescences et consistent à établir un quota journalier d'épillets en anthèse qui ne peut être dépassé. Dans un tel cas, une partie du surplus ne fleurit pas, le reste fleurissant les jours suivants. L'anthèse n'est donc pas un processus déterminé uniquement par la présence et la position de la struc-

ture. La non-floraison de certaines fleurs a été observée par BOGDAN (1970) chez Chloris gayana et par ANSLOW (1963) sur le ray-grass. L'analyse dimensionnelle des conséquences d'une augmentation de la taille des inflorescences explique en terme de consommation hydrique l'installation de telles contraintes et leurs répercussions sur la densité pollinique. La baisse de fertilité constatée parallèlement suggère que la densité pollinique nécessaire à la bonne fécondation se trouve normalement à un niveau optimal. Dans un tel système, toute diminution de cette densité se traduira par une chute de fertilité. Des relations négatives entre la taille et la fertilité ont été observées par DEWEY et LU (1959) chez Agropyron cristatus sans cependant que soit mentionnée une liaison avec le comportement de l'anthèse. L'effet négatif sur la fertilité d'un apport tardif d'azote observé par BOONMAN (1972) relève du même principe. En cours de montaison, la fumure azotée favorise les processus d'elongation. Ceci se traduit non seulement par une consommation hydrique accrue, mais aussi par un accroissement de taille de l'inflorescence. Le nombre correspondant d'épillets étant fixé dès le stade primordia, cette augmentation du volume n'est pas compensée au niveau de la densité pollinique. Chez P. maximum, les effets négatifs d'une augmentation de la taille des inflorescences sur la densité pollinique sont contrebalancés par un accroissement de la vitesse de descente de l'anthèse et une modification de la forme de la panicule : on assiste à un resserrement des ramifications le long de l'axe. On constatera avec intérêt que de nombreuses autres graminées ont uti-

lisé le même processus lors de la domestication. Chez le sorgho, par exemple, on note aussi un resserrement des ramifications. Ceci entraîne une augmentation de la densité pollinique et de fertilité. A la limite, elle autorise une baisse de la sexualité mâle au profit de la sexualité femelle, dont l'antagonisme a été mis en évidence par CHARNOV (1982) et vérifié entre autre chez le glaïeul par RAMEAU (1986) et chez le thym par GOUYON et VERNET (1982). L'interaction entre la forme, la taille de la panicule et les contingences de densité pollinique et de consommation en eau et énergie sont telles qu'elles peuvent conduire à ne retenir par la sélection que certains types morphologiques. Le sorgho cultivé nous fournit là un autre exemple : OLLITRAULT (1987) a montré que deux domestications d'origines génétiques différentes (Afrique de l'ouest et Afrique du Sud), ont abouti à des variétés morphologiquement semblables. Les mêmes contraintes ont les mêmes effets.

Toutes ces interdépendances programmées dès les premiers stades du développement floral n'ont qu'un but : empêcher un flux hydrique instantané trop important tout en assurant une réussite maximale. Les graminées doivent résoudre un dilemme pour assurer leur reproduction : elles ont besoin d'une réserve d'eau pour la montaison et l'anthèse, d'absence de pluies pour la pollinisation et d'ensoleillement pour la maturation des graines. Ce dilemme est résolu en plaçant la floraison en fin de saison humide et en début de saison ensoleillée. Tout réside en fait dans la stabilité de cette période. En zone tem-

pérée, au climat moins erratique, les graminées se sont adaptées à cette stabilité et présentent une anthèse et une épiaison très synchrones. A l'inverse, l'instabilité chronique des climats tropicaux pour la date de fin de saison des pluies a eu pour conséquence majeure une adaptation différente qui évite une consommation instantanée trop importante en eau et qui permet dans le cas de P. maximum une maturation très rapide en moins de 10 jours. Ceci ne fait évidemment pas le jeu du producteur de semences.

C. LOGIQUE EVOLUTIVE D'UN SYSTEME.

Le rôle de la pollinisation chez une plante apomictique, l'opposition entre la multiplication par tallage et par graines, la présence de modes de reproduction aussi différents que l'apomixie et l'allogamie et leur association à des niveaux de ploidie forment un tout : le système évolutif de P. maximum, dont nous allons discuter la logique du fonctionnement.

Que la quantité de pollen soit une contrainte à la fertilité implique une régulation de la quantité émise pour assurer un maximum de fertilité à un moindre coût. Il y aurait optimisation de la densité pollinique. Ceci soulève la discussion qui oppose CHARNOV (1982) à CRUDEN (1977). Pour le premier, il ne peut y avoir optimisation de la densité pollinique, du fait que la principale fonction du pollen est de transmettre de l'information. Dans un tel système, la sexualité mâle présente

un avantage en ce sens qu'elle assure théoriquement une meilleure multiplication de cette information. Pour le second, il constate que le rapport pollen/ovules varie selon le régime reproducteur de la plante. Chez les espèces cleistogames, il y a environ 4,7 grains de pollen par ovules. Ce rapport atteint 5859 chez les allogames. Pour CRUDEN, le nombre de grains de pollen par ovule est déterminé pour optimiser le coût de la fertilité. Il en déduit ainsi que chez les cleistogames, le chiffre de 4,7 représente le nombre de grains de pollen nécessaire à la fécondation de l'ovule par l'un d'entre-eux. En fait, l'opposition théorique sur la présence ou non d'une densité optimale de pollen revient à poser les questions sur le rôle du pollen. Certes, il est porteur d'une information. Mais est-ce là son unique fonction ? Sinon, pourquoi se maintient-il lors de l'apomixie ? Chez les plantes apomictiques de P. maximum, WARMKE (1951) montre que sa seule action est d'induire au travers de la fécondation des noyaux polaires, la création de l'embryon. Ainsi, il apporte toujours une information, mais celle-ci ne sera pas transmise à la génération suivante. En fait, le rôle du pollen se résume ici à celui d'un signal autorisant la transformation de l'ovule en graine, dont on remarque la nécessité. Ceci pose entre autre le problème théorique de la double fécondation, du rôle de l'albumen et de son avantage sélectif. Mais surtout, il montre que si une des deux fonctions du grain de pollen disparaît (apport génétique versus signal), c'est la première. On peut toujours argumenter sur le fait que le grain de pollen est nécessaire à la sexua-

lité résiduelle, et c'est vrai, pour expliquer sa présence. Ceci ne justifie en rien sa nécessité au niveau du sac embryonnaire apomictique, sauf si on accorde à sa fonction de signal une place prépondérante ; il devient un effecteur pour la transformation du nombre d'ovules en nombre de graines. Le coût de l'efficacité de la fonction mâle étant proportionnel au carré de la distance entre l'émetteur et le récepteur (d'après GLEAVES, 1973), théoriquement, la cleistogamie devrait être associée à l'apomixie. Ce n'est pas ce qu'on observe. Ceci pose alors le problème de l'utilité du signal, de la nécessité d'un effecteur. Et nous retrouvons CRUDEN qui montre une relation entre le mode de reproduction et le type de milieu en opposant autogamie et milieu très perturbé à allogamie et climax. Nous préférons y opposer autogamie-annuel à allogamie-pérenne. Dans ce cas, l'efficacité de la pollinisation est porteuse d'une information sur la structure spatiale et temporelle de la population. La transformation de l'ovule en graines sera favorisée par la forte densité de panicules synchrones et l'absence de contraintes hydriques.

Chez P. maximum, plante pérenne et apomictique, se reproduire par graines ou par tallage représente deux formes de multiplication du même génotype. Ici, il n'y a plus opposition entre multiplication végétative et multiplication générative. Le choix de l'une ou de l'autre des deux stratégies dépendra essentiellement de l'avantage qui en résulte pour la plante en termes de survie et de dispersion (CRAWLEY M.J., et MAY R.M.,

1987). La prairie est en fait constituée de deux types d'individus : les talles induites annuelles et les talles non-induites pérennes. Ces appellations peuvent paraître abusives ; elles sont voulues afin de se placer dans le contexte de CRAWLEY ET MAY. Toute allocation de ressources vers la production semencière se fait au détriment de la pérennité, c'est la crise du tallage ; c'est aussi la domestication des graminées à grains, via l'adaptation à des milieux très perturbés. En cas de compétition liée à la forte densité des talles pérennes, la stratégie de reproduction par graines est fortement compromise par le faible taux de survie de ces dernières. Ceci nous permet par exemple de considérer le rôle de l'inhibition de germination étudiée par SOUCIET (1978) comme autre chose qu'un moyen de passer les mauvaises conditions climatiques. En fait, l'inhibition de germination permet la poursuite de la stratégie "reproduction par graines" lorsque la densité de talles pérennes est à son minimum, après le double stress de la saison sèche et de la floraison. Dans ce comportement de plante annuelle, on remarque aussi que l'inhibition de germination et l'induction ne sont pas positionnées au hasard. Leur position dans le temps assure un maximum de talles inductibles à la fin de la phase exponentielle du tallage et donc une continuité de cette stratégie. L'évolution vers la pérennité a lieu lorsque les quelques pourcents de talles pérennes ayant échappé à l'induction poursuivent la conquête du milieu par tallage. L'inhibition du tallage observée chez P.maximum (COMBES, 1975) et chez les graminées comme le riz, le blé, le sorgho, etc...,

apparaît donc comme une option de l'allocation des ressources vers la reproduction par graines. Peut-être faut-il voir dans la répartition géographique de l'inhibition chez les populations naturelles d'Afrique de l'Est, une adaptation aux difficultés du maintien de la pérennité en zone de savanes internes.

Les réponses à une instabilité des conditions d'implantation ne se fait pas uniquement au travers d'une opposition de comportement reproducteur du type pérenne-annuel, mais aussi, au sein du mode annuel (reproduction par graines) par la dualité sexualité-apomixie. PERNES (1970) et WILLIAMS (1975) ont démontré que l'apomixie devait théoriquement éliminer la sexualité. Or celle-ci se perpétue en équilibre. C'est le fameux paradoxe de WILLIAMS. Chez P.maximum, la situation est d'autant plus complexe, que l'équilibre existe à deux niveaux : d'une part une opposition entre plantes diploïdes sexuées et plantes tétraploïdes apomictiques, et d'autre part, à l'intérieur d'une plante apomictique par l'opposition entre sacs embryonnaires apomictiques et sacs embryonnaires sexués. Les rôles respectifs de ces deux équilibres ne sont pas identiques, ne serait-ce que par la présence dans un cas de niveaux de ploidie différents. Quel est le rôle de la sexualité résiduelle ?

Celui-ci est mis en évidence par l'observation de la stérilité chez des plantes possédant des sacs embryonnaires apomictiques, mais où le dosage allélique du gène dominant A de l'apomixie est supérieur à 0,25 (NOIROT, à paraître). Le rôle

éolutif d'une telle stérilité est d'empêcher, au travers de la sexualité résiduelle, l'invasion de la population par des génotypes AAaa, AAAa et AAAA. La fréquence faible à nulle de ces génotypes dans les populations naturelles est ainsi expliquée. Pourquoi ? Dans un système où la pérennité est mise à mal, la reproduction par graines apporte une solution dans la mesure où elle crée de nouvelles structures. Si les 95% de graines issues d'apomixie présentent un désavantage sélectif, la sexualité résiduelle constitue alors la seule possibilité de réobtention de sexualité obligatoire. Une telle option est impossible à partir d'une population constituée uniquement de génotypes AAAA, mais possède une probabilité maximale si celle-ci ne contient que des génotypes Aaaa. Mais alors comment expliquer la faible vigueur relative des hors-types issus de sexualité résiduelle ? Dans une population monomorphe apomictique, le génotype est un "individu" sélectionné, à haute valeur sélective. Connaissant la dissymétrie très prononcée de la distribution d'une descendance pour la vigueur, l'apparition d'individus, dont la valeur adaptative a toutes les chances d'être inférieure à l'individu sélectionné, ne nous étonne pas. Il faut que les index qui dans le milieu naturel définissent la vigueur d'un individu changent brusquement pour que les valeurs adaptatives de l'apomictique sélectionné et d'un de ces hors-types s'inversent. La sexualité résiduelle apparaît bien comme une poursuite de la stratégie de reproduction par graines, lorsque l'allocation de ressources vers la pérennité et le tallage n'est plus possible.

Mais alors, quel est le rôle de la sexualité au niveau diploïde ? Si la sexualité est une source de variabilité, étonnons-nous de constater l'inclusion de la diversité des diploïdes sexués dans celle des apomictiques tétraploïdes !!! La présence de flux géniques (SAVIDAN et PERNES, 1982) doit théoriquement aboutir à une variabilité identique dans les deux groupes. Sauf si les pressions de sélection qui entretiennent la diversité chez les apomictiques produisent l'effet inverse chez les diploïdes. Un exemple nous est fourni par la variabilité du nombre d'épillets par panicule. Chez les apomictiques tétraploïdes, ce caractère est très variable (de 350 à 3500 épillets selon les clones), mais surtout, sans type préférentiel. A l'inverse, chez les diploïdes sexués, le nombre d'épillets par inflorescence est peu variable, avec un mode : la grande panicule. Ainsi, un caractère, qui dans un régime d'autopolinisation apparaît défavorisé par ses contraintes hydriques, présente un net avantage sélectif en allogamie. Chez les tétraploïdes, la variabilité observée s'explique par l'apport génique des diploïdes sexués sympatriques et la présence des contraintes hydriques et de densité pollinique qui, en apomixie, favorisent les petites panicules. L'absence de petites inflorescences chez les diploïdes implique en retour une forte sélection sur les flux géniques en provenance des tétraploïdes. Les diploïdes apparaissent dans cet exemple comme un centre de tri allélique. Le rôle de la sexualité est ici très lié au rôle évolutif des niveaux de ploidie. Nous retrouvons ici les idées émises par LUMARET (1984), selon lesquelles les

individus qui possèdent une diversité allélique maximale dans des zones où les conditions climatiques sont très fluctuantes et imprévisibles, ont un avantage sélectif. La structure tétraploïde est associée à une plus grande diversité de niches écologiques. Néanmoins, l'accumulation d'allèles récessifs léthaux et conservés par la structure, ou à l'inverse favorables, mais dilués, est un handicap à long terme. Le niveau diploïde présente alors plus d'efficacité dans le tri des allèles. Ainsi LUMARET en associant "diploïde-stabilité climatique" et en l'opposant à "tétraploïde-instabilité", nous permet de faire la liaison avec les statistiques de CRUDEN : "stabilité du milieu-allogamie" et "instabilité-autogamie". Chez P. maximum, on constate les associations : "niveau diploïde, homogénéité du milieu, variabilité restreinte, allogamie" d'une part, "niveau tétraploïde, diversité des milieux, polymorphisme, apomixie", d'autre part. Voilà un paradoxe bien singulier : l'allogamie associée à la variabilité restreinte et l'apomixie à la diversité. Nous retrouvons ici les conclusions de WILLIAMS (1975) et de PERNES (1973) sur le rôle de la sexualité. Celle-ci constituerait un frein à l'effet de la sélection en retardant l'évolution adaptative, ce qui forme un avantage à long terme.

D. CONCLUSION.

L'amélioration génétique, l'architecture, la morphogénèse et la logique évolutive du système ne sont pas indépendantes. Une meilleure connaissance de l'organisation du système permet

de mieux définir la structure variétale sous laquelle le sélectionneur vulgarisera la variété, et d'établir le schéma d'amélioration. Il est en effet important d'emprunter les voies naturelles du fonctionnement du complexe dans l'amélioration génétique. Ceci évite les situations de dysfonctionnement du génome. Le but du généticien est alors d'améliorer l'efficacité de ces voies. Ainsi le rôle du niveau diploïde dans l'amélioration génétique de P. maximum est strictement dépendant de sa place dans la logique évolutive du groupe des Maximae. Il sert dans les schémas à long terme au tri des balances internes (NOIROT, 1983).

Vouloir y introduire l'apomixie relèverait par contre de la gageure car contraire au fonctionnement naturel du complexe. En revanche, son utilisation dans le schéma d'amélioration nécessite l'intensification des flux géniques entre diploïdes et tétraploïdes. Si l'emploi de la colchicine facilite le passage dans un sens, l'haploïdisation naturelle, quoique observée (SAVIDAN et PERNES, 1982), n'est pas suffisamment fréquente pour être utilisée efficacement en l'absence d'un crible sûr et rapide. L'androgénèse reste alors la solution préconisée. Elle n'apparaît pas ici comme un outil pour obtenir des structures homozygotes, mais comme un moyen de transferts géniques vers le pool diploïde. A moyen terme, l'amélioration génétique de P. maximum utilise la sexualité au niveau tétraploïde par croisement entre génotypes sexués *aaaa* et apomictiques *Aaaa*. On remarquera, qu'ici aussi on simule une voie na-

turelle : celle où la pérennité est remise en question et où la sexualité réapparaît pour créer de la variabilité avec l'éclatement de la diversité allélique interne. De tels croisements, nous l'avons vu, sont susceptibles de générer pour de nombreux caractères la variabilité naturelle du complexe, et ce d'autant plus que les parents sont choisis pour leur éloignement tant morphologique que génétique. Reste la sélection à court terme, celle qui consiste à retenir l'individu exceptionnel apomictique au sein des descendances. C'est la sélection clonale, correspondance anthropomorphique de la pression de sélection naturelle, où les index de sélection, ici aussi ne peuvent être incompatibles avec les structures biologiques.

Ainsi la connaissance des relations de compensation entre le nombre de talles fertiles et le nombre d'épillets par inflorescence doit nous éviter la création d'index de sélection utopiques. En revanche, cette même connaissance nous permet le choix des parents en fonction de la destination finale de la production fourragère : ovins ou bovins. D'autre part, il apparaît évident que pour la production grainière, c'est le produit des deux caractères, la vigueur de reproduction, qui doit être pris en compte. On évite ainsi l'éternelle controverse sur les composantes du rendement grainier, à savoir le nombre de talles fertiles ou le nombre d'épillets par inflorescences (SPIERTZ et ELLEN, 1972 ; VAN WIJK, 1980) ; NIELSON et KALTON, 1959 ; HEARN et HOLT, 1969 ; LANGER et LAMBERT, 1963 ; BEAN, 1970 ; ACIKGOZ et TERELI, 1980 ; HUMPHREYS, 1975 ; LEWIS, 1966)

; controverse née de l'utilisation de la régression multiple ; de méthodes affines (analyse des coefficients de piste) sur des variables liées négativement selon une relation hyperbolique. Cette controverse résulte aussi de la méconnaissance de la chronologie de l'épiaison et de son interaction avec les techniques de récolte : importance des dates et de la valeur du pic, ont fait que le nombre total de tiges fertiles, bon critère du rendement potentiel peut apparaître non-corrélaté au rendement réel. Ici aussi, l'amélioration génétique est directement dépendante de notre connaissance de la chronobiologie de la reproduction. En particulier pour l'amélioration de la synchronisation. Cette synchronisation est d'ailleurs le problème majeur de la production semencière chez les graminées fourragères (HUMPHREYS, 1975 ; BOONMAN, 1971a ; STRICKLAND, 1971). Ceci est directement dépendant de l'interaction entre l'induction et le modèle de développement de FRANQUIN. La solution idéale consiste à ne récolter que sur des inflorescences synchrones de taille maximale. Une telle solution existe ; c'est celle des graminées à graines qui investissent le maximum de leur ressources sur la tige principale. On voit tout de suite l'incompatibilité avec la pérennité. Ceci constitue à terme les limites de l'amélioration grainière des fourrages pérennes.

Les relations entre l'architecture de l'inflorescence et la logique évolutive du complexe ne sont pas sans impact sur l'amélioration génétique et technologique de la production

grainière. La présence de contraintes hydriques et polliniques constitue autant de sujets de réflexion sur les voies à emprunter pour améliorer le rendement sans augmenter les risques. Une amélioration abusive de la taille des inflorescences entraîne une augmentation de la consommation hydrique. Elle nécessite aussi un accroissement corrélatif de la sexualité mâle, inutile en régime d'apomixie. De la même manière, une amélioration de la hauteur d'exertion, si elle apporte un avantage en récolte mécanisée, peut poser des problèmes de compétition hydrique avec l'anthèse et donc avoir un retentissement négatif sur la fertilité. En revanche, les recherches visant à modifier la forme de l'inflorescence afin de restreindre le volume interne ne peuvent qu'avoir des conséquences positives sur cette même fertilité dont nous savons qu'elle constitue une source de variation variétale importante chez P.maximum (WARMKE, 1951).

BIBLIOGRAPHIE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIKGOZ E.A. et TEKELI A.S. 1980. Seed yield and its components in smooth bromegrass (Bromus inermis Leyss.) cultivars. Euphytica 29 : 199-203.
- ANSLOW R.C. 1963. Seed formation in perennial ryegrass. I. Anther exertion and seed set. J. Br. Grassld. Soc. 20 : 90-96.
- BAHNISCH L.M. et HUMPHREYS L.R. 1977. Urea application and time of harvest effects on seed production of Setaria anceps cv. Narok. Aust. J. Exp. Agric. and Anim. Husb. 17 : 621-628.
- BAHNISCH L.M. et HUMPHREYS L.R. 1977. Nitrogen supply, tilling and floral initiation of Setaria anceps cv. Narok. J. Aust. Inst. Agric. Sci. : 167-168.
- BEAN E.W. 1970. Genotypic variation in inflorescence length in Phleum pratense. J. Agric. Sci. Camb. 75 : 169-174.
- BENZECRI J.P. 1973. L'analyse des données, Tome 2 : L'analyse des correspondances, Dunod.
- BLONDON F. 1968. Facteurs externes et déterminisme floral d'un clone de Dactylis glomerata L. Thèse de Doct. d'état, Faculté des Sciences de Paris.
- BOGDAN A.V. 1964. A study of the depth of germination of tropical grasses : a new approach. J. Br. Grassld. Soc. 19 : 251-253.
- BOGDAN A.V. 1970. Flowering habits of Chloris gayana. Proc. Linn. Soc. London. 170 : 154-158.
- BOONMAN J.G. 1971. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. I. General introduction and analysis of problems. Neth. J. Agric. Sci. 19 : 23-36.
- BOONMAN J.G. 1971. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. II. Tillering and heading in seed crops of eight grasses. Neth. J. Agric. Sci. 19 : 237-249.
- BOONMAN J.G. 1972. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. III. The effect of nitrogen and row width on seed crops of Setaria sphacelata cv. Nandi II. Neth. J. Agric. Sci. 20 : 22-34.

- BOONMAN J.G. 1972. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. IV. The effect of fertilizer and planting density on Chloris gayana cv. Mbarara. Neth. J. Agric. Sci. 20 : 218-224.
- BOONMAN J.G. 1972. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. V. The effect of time of nitrogen top dressing on seed crops of Setaria sphacelata cv. Nandi. Neth. J. Agric. Sci. 20 : 225-231.
- BROUE P. 1973. Flowering in Dactylis glomerata. I. Photoperiodic requirement. Aust. J. Agric. Res. 24 : 677-684.
- BOYER J. et GROUZIS M. 1977. Etude éco-physiologique de la productivité de quelques graminées fourragères cultivés au Sénégal. I. Influence de certains facteurs du milieu sur le comportement hydrique et la croissance. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 4 : 249-267.
- BURSON B.L., CORREA J. et POTTS H.C. 1983. Anatomical basis for seed shattering in kleingrass and guineagrass. Crop Sci. 23 : 747-751.
- BURTON G.W., MILLOT J.C. et MONSON W.G. 1973. Breeding procedures for Panicum maximum Jacq. suggested by plant variability and mode of reproduction. Crop Sci. 13 : 717-720.
- CALDER D.M. et COOPER J.P. 1961. Effect of spacing and nitrogen level on floral initiation in cocksfoot (Dactylis glomerata L.). Nature 4784 : 195-196.
- CAMERON D.G. et MULLALY Q.D.A. 1969. Effect of nitrogen fertilization and limited irrigation on seed production of molopo buffel grass. Queensld. J. Agric. and Anim. Sci. 26 : 41-47.
- CHADHOKAR P.A. et HUMPHREYS L.R. 1970. Effects of time of nitrogen deficiency on seed production of Paspalum plicatulum Michx. Proc. XIth Int. Grassld. Congr. : 315-319.
- CHARNOV E.L. 1982. The theory of sex allocation, Princeton university press, New Jersey, 344 p.
- CHAUME R. 1985. Organisation de la variabilité génétique du complexe agamique Panicum maximum en vue de son utilisation en amélioration des plantes. Travaux et Documents n°184, Ed. ORSTOM, 243 p.
- CHRESTIN H. et NOIROT M. 1982. Utilisation comparée de méthodes d'analyse des données dans l'étude de quelques composantes physiologiques et biochimiques du rendement chez Hevea brasiliensis. XIth Int. Biometrics Conf., Toulouse.

- COMBES D. 1975. Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre Panicum (Graminées) en Afrique. Mém. ORSTOM 77 : 1-99.
- CRAWLEY M.J. et MAY R.M. 1987. Population dynamics and plant community structure : compétition between annuals and perennials. J. theor. Biol. 125 : 475-489.
- CRUDEN R.W. 1977. Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31 : 32-46.
- CURTIS D.L. 1968. The relation between the date of heading of nigerian sorghums and the duration of the growing season. J. appl. Ecol. 5 : 215-226.
- DAGNELIE P. 1973. Théorie et méthodes statistiques, Vol. 2, Les presses agronomiques de Gembloux.
- DEBRAND M. 1980. Quelques données de physiologie pour raisonner la fumure azotée des graminées porte-graine. Bull. de la FNAMS. 69 : 15-24.
- DEWEY D.R. et LU K.H. 1959. A correlation and path-coefficient analysis of components of crested wheatgrass seed production. Agron. J. 51 : 515-518.
- EVANS G. 1959. Seed rates of grasses for seed production. I. Pasture varieties of ryegrass, cocksfoot and timothy. Emp. J. Exp. Agric. 27 : 291-299.
- EVANS G. 1962. Seed rates of grasses for seed production. II. Bred varieties of tall fescue, meadow fescue, cocksfoot (hay type) and phalaris hybrid. Emp. J. Exp. Agric. 30 : 181-191.
- FRANQUIN P. 1966. Le développement chez des espèces cultivées de jour court. Equations et déterminisme climatique. Cah. ORSTOM sér. Biol. 2 :
- FRANQUIN P. 1972. Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. II. Relations de structure. Cah. ORSTOM, sér. Biol. 17 : 3-21.
- FRANQUIN P. 1985. Compétition, développement morphogène du cotonnier et production de la plante. Oecol. Plant. 6 (20) : 153-167.
- GILLET M. 1980. Les graminées fourragères. Gauthier-Villars, Paris, 306 p.
- GILLET M., BREISCH H. 1982. Crise du tallage et remontaison chez les graminées fourragères : données complémentaires. Agron. 2 : 187-192.

- GLEAVES J.T. 1973. Gene flow mediated by wind borne pollen. Heredity 31 : 355-366.
- GOUYON P.H. et VERNET H. 1982. The consequences of gynodioecy in natural populations of Thymus vulgaris L. Theor. Appl. Genet. 61 : 315-320.
- HACKER J.B. et JONES R.J. 1971. The effect of nitrogen fertilizer and row spacing on seed production in Setaria sphacelata. Trop. Grassld. 5 : 61-73.
- HAGGAR R.J. 1966. The production of seed from Andropogon gayanus. Proc. Int. Seed Test Ass. 31 : 251-259.
- HANSON W.D. 1963. Heritability. in "Statistical genetics and plant breeding" Ed. HANSON W.D. et ROBINSON H.F.
- HATCH M.D., SLACK C.R. et JOHNSON H.S. 1967. Further studies on a new pathway of carbon dioxide fixation in sugar cane, and its occurrence in other plant species. Biochem. J. 102 : 417-422.
- HEARN C.J. et HOLT E.C. 1969. Variability in components of seed production in Panicum coloratum L. Crop Sci. 9 : 38-40.
- HENTGEN A. 1961. Fumure azotée des cultures porte-graines de graminées. Fourrages 5 : 171-179.
- HOPKINSON J.M. et ENGLISH B.H. 1982. Harvest efficiency in seed crops of gatton panic (Panicum maximum) and signal grass (Bracharia decumbens). Trop. Grassld. 16 : 201-205.
- HOTELLING H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. J. Educ. Psy. 24 : 417-441.
- HUMPHREYS L.R. 1966. Subtropical grass growth. 3. Effects of the stage of defoliation and inflorescence removal. Queensld J. of Agric. and Anim. Sci. 23 : 499-531.
- HUMPHREYS L.R. 1975. Tropical pasture seed production. F.A.O., Rome.
- IKEDA K. 1970. Studies on initiation of floral bud and subsequent development in rice plants. I. Floral development as influenced by the photoperiodic conditions. Bull. Fac. Agr. Mie Univ. 40 : 1-9.
- IKEGAYA F. 1984. Flowering control in orchardgrass (Dactylis glomerata L.). J.A.R.Q. 17 : 260-268.

- JAMBU M. et LEBEAUX M.O. 1978. Classification automatique pour l'analyse des données, Tome I, Méthodes et algorithmes. Dunod.
- JAVIER E.Q. 1970. The flowering habits and mode of reproduction of guinea grass (Panicum maximum Jacq.). Proc. XIth Int. Grassld. Congr. : 284-289.
- KLEBESADEL L.J. 1970. Effects of nitrogen on heading and other components of bromegrass seed yield in the subarctic. Crop Sci. 10 : 639-642.
- KNIGHT R.L. 1948. Dictionary of genetics. Waltham, Mass., Chronica botanica Co.
- LAMP H.F. 1952. Reproductive activity in Bromus inermis in relation to phases of tiller development. Bot. Gaz. 113 : 413-438.
- LAMBERT D.A. 1963. The influence of density and nitrogen in seed production stands of S37 cocksfoot (Dactylis glomerata L.). J. Agric. Sci. 61 : 361-373.
- LANGER R.H.M. et LAMBERT D.A. 1959. Ear bearing capacity of tillers arising at different times in herbage grasses grown for seed. J. Br. Grassld. Soc. 14 : 137-140.
- LANGER R.H.M. et LAMBERT D.A. 1963. The physiological significance of population density in grass-seed production. J. Br. Grassld. Soc. 18 : 177-180.
- LANGER R.H.M., RYLE S.M. et JEWISS O.R. 1963. The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards. I. Plant survival and the pattern of tillering.
- LEBART L., MORINEAU A. et TABART N. 1977. Techniques de la description statistique, méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Dunod.
- LEFEBURE R. 1961. Influence des techniques culturales sur les rendements en semences des graminées fourragères. Fourrages 5 : 180-192.
- LEWIS J. 1966. The relationship between seed yield and associated characters in meadow fescue (Festuca pratensis). J. Agric. Sci. Camb. 67 : 243-248.
- LUMARET R. 1984. The role of polyploidy in the adaptive significance of polymorphism at the GOT1 locus in the Dactylis glomerata complex. Heredity, 52 : 153-169.

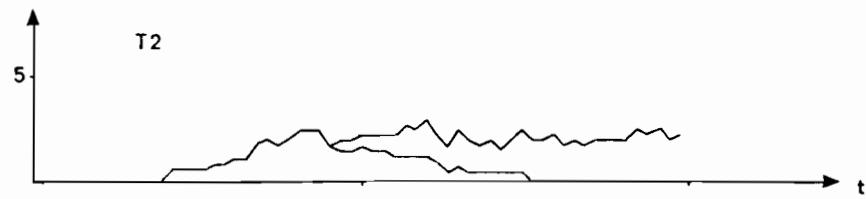
- MAC COSKER T.H. et TEITZEL J.K. 1975. A review of Guinea grass (Panicum maximum) for the wet tropics of Australia. Trop. Grasslds 9 : 177-190.
- MAKI Y., NAKAYAMA S., TANABE Y., AOTA T. 1970. The influence of sowing methods, levels of fertilization, defoliation and range of harvest dates on the yield and quality of timothy (Phleum pratense L.) and orchard grass (Dactylis glomerata L.) seed. Proc. XIth Int. Congr. : 322-325.
- MASLE-MEYNARD J. et SEBILLOTTE M. 1981. Etude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. II. Origine des différentes catégories d'individus du peuplement : éléments de description de sa nature. Agronomie 1 : 217-224.
- MOORE R.P. 1962. Tetrazolium as a universally acceptable quality test of viable seed. Proc. Int. Seed Test. Ass. 27 : 795-805.
- NAKAJIMA K. 1978. Comparison of major agronomic characters in guineagrass and colored guineagrass. JARQ 12 : 145-151.
- NIELSON A.K. et KALTON R.R. 1959. Combining ability for seed characteristics in Bromus inermis Leyss. Agron. J. 51 : 178-181.
- NISHIHARA T. et NISHIMURA S. 1977. Studies on the seed production of tropical grasses. 2. Judging the harvesting date of green panic seed crops in relation to the heading and ripening processes. J. Jap. Soc. Grassld Sci. 23 : 1-5.
- NOIROT M. 1983. L'amélioration génétique des variétés apomictiques de Panicum maximum Jacq. Garcia de Orta.
- NOIROT M., PERNES J., CHAUME R. et RENE J. 1986. Amélioration de la production fourragère en Côte d'Ivoire par l'obtention de nouvelles variétés de Panicum maximum. Fourrages 105 : 63-75.
- NOIROT M., MESSAGER J.L., DUBOS B., MIQUEL M. et LAVOREL O. 1986. La production granière des nouvelles variétés de Panicum maximum sélectionnées en Côte d'Ivoire. Fourrages 106 : 11-19.
- NOIROT M. (à paraître). Allelic dosage for apomixis and sterility in Panicum maximum : relations with residual sexuality and evolution.
- OLLITRAULT P. 1987. Evaluation génétique des sorghos cultivés (Sorghum bicolor L. Moench) par l'analyse conjointe des diversités enzymatiques et morphophysiologiques. Relations avec les sorghos sauvages. Thèse de l'Université Paris XI, Centre d'Orsay. 187 p.

- PEARSON K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. Phil. Mag. 2 : 559-572.
- PERNES J. 1970. Etude du mode de reproduction : apomixie facultative du point de vue de la génétique des populations. Travaux et Documents de l'ORSTOM n°9, 66p.
- PERNES J. et COMBES D. 1970. Incidence des systèmes de multiplication sur la répartition et la variabilité phénotypique du Panicum maximum Jacq. Cah. ORSTOM, sér. Biol. 14 : 13-34.
- PERNES J., CHAUME R. et SAVIDAN Y. 1973. Genetic analysis of sexual and apomict Panicum maximum. XIIIth Congress of Genetics, Berkeley.
- PERNES J., RENE J., CHAUME R., LETENNEUR L., ROBERGE G. et MESSAGER J.L. 1975. Panicum maximum Jacq. et l'intensification fourragère en Côte d'Ivoire. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop. 28 : 239-264.
- PERNES J., RENE J., CHAUME R., SAVIDAN Y. et SOUCIET J.L. 1975. Problèmes posés par la multiplication par graines des Panicum maximum. Cah. ORSTOM, sér. Biol. 10 : 127-133.
- RAMEAU C. 1986. Allocations des ressources à la croissance, la reproduction et la survie chez le glaieul. Thèse de l'Université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- RENE J. 1975. Note préliminaire concernant la mise au point d'une technique de récolte de graines sur Panicum maximum. Cah. ORSTOM, sér. Biol. 10 : 135-138.
- RYLE G.J.A. 1964. The influence of date of origin of the shoot and level of nitrogen on ear size in three perennial grasses. Ann. appl. Biol. 53 : 311-323.
- SAVIDAN Y. 1982. Nature et hérédité de l'apomixie chez Panicum maximum Jacq. Travaux et Documents ORSTOM n°153.
- SAVIDAN Y. et PERNES J. 1982. Diploid-tetraploid cycles and the evolution of Panicum maximum Jacq. Evolution 36 : 596-600.
- SAVIDAN Y., JANK L., DE SOUZA F.H.D. et BOOCK A. 1985. Preliminary evaluation of Panicum maximum germplasm in Brazil : an international agronomy research program. XVth Int. Grassld. Congr.
- SPIERTZ J.H.J. et ELLEN J. 1972. The effect of light intensity on some morphological aspects of the crop perennial rye-grass (Lolium perenne L. var. Cropper) and its effect on seed production. Neth. J. Agric. Sci. 20 : 232-246.

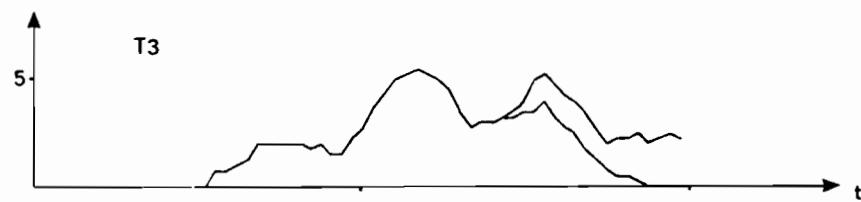
- STRICKLAND R.W. 1971. Seed production and testing problems in tropical and sub tropical pasture species. Proc. Int. Seed Test. Ass. 36 : 189-199.
- VAN WIJK A.J.P. 1980. Breeding for improved herbage and seed yield in Setaria sphacelata (Schumach) Stapf and Hubbard ex Moss. Thesis, Wageningen.
- WARMKE H.E. 1951. Cytotaxonomic investigations of some varieties of Panicum maximum and of P.purpurascens in Puerto Rico. Agron. J. 43 : 143-149.
- WARMKE H.E. 1954. Apomixis in Panicum maximum. Amer. J. Bot. 41 : 5-11.
- WILLIAMS G.C. 1975. Sex and evolution, Princeton university press, New Jersey, 193 p.

ANNEXES

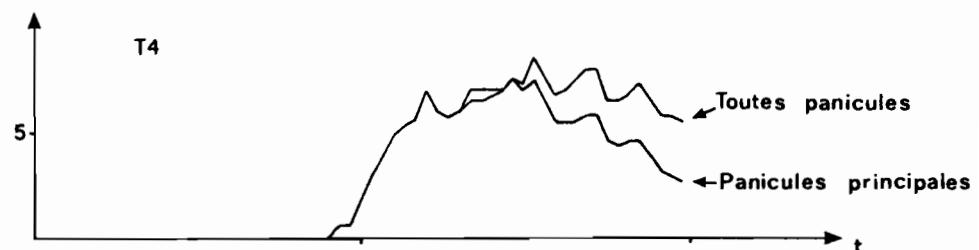
NPF



T2



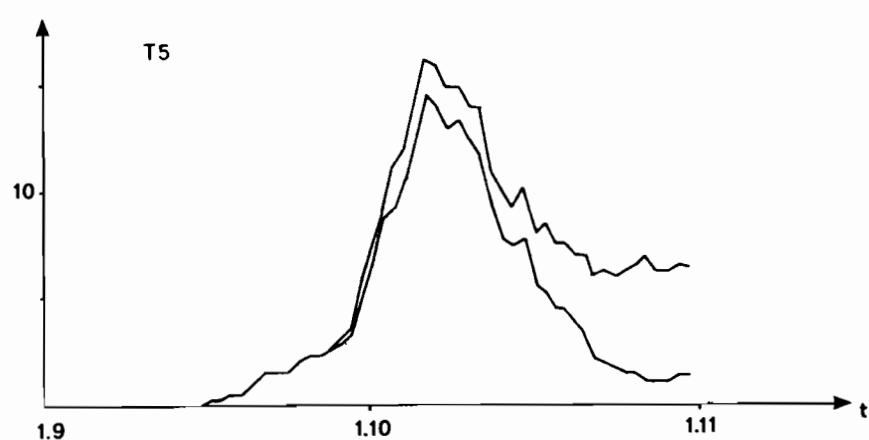
T3



T4

Toutes panicules

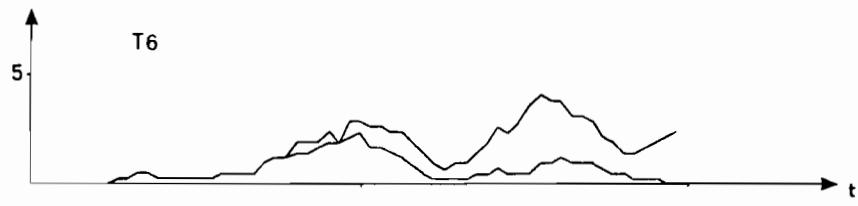
Panicules principales



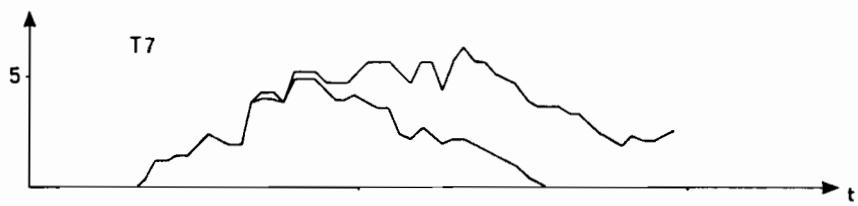
T5

VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON CHEZ PANICUM MAXIMUM
(Moyennes mobiles sur 7 jours)

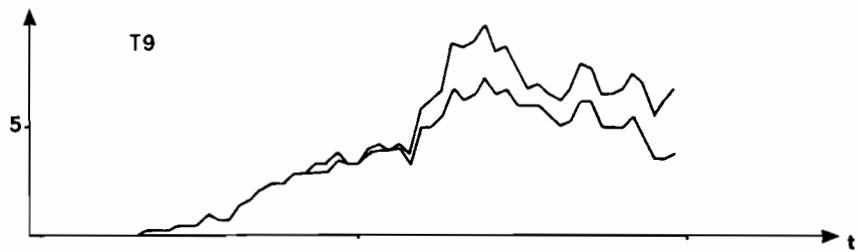
NPF



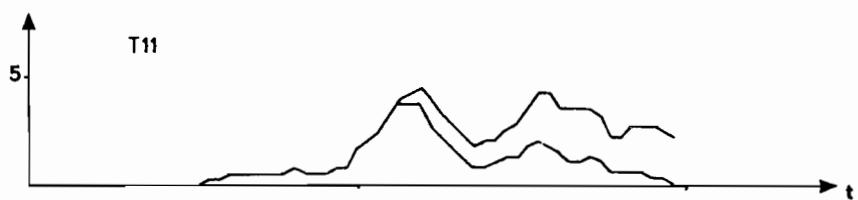
T6



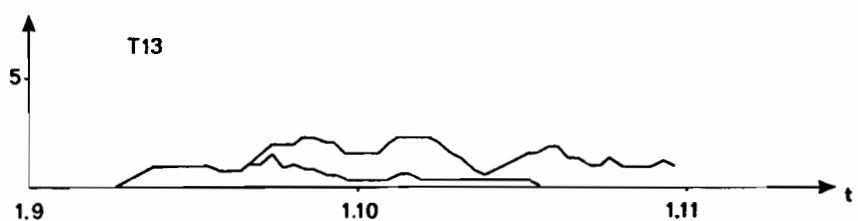
T7



T9

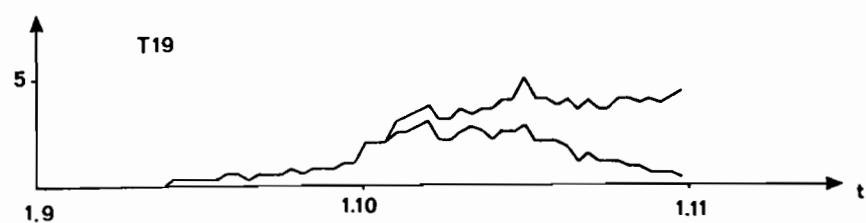
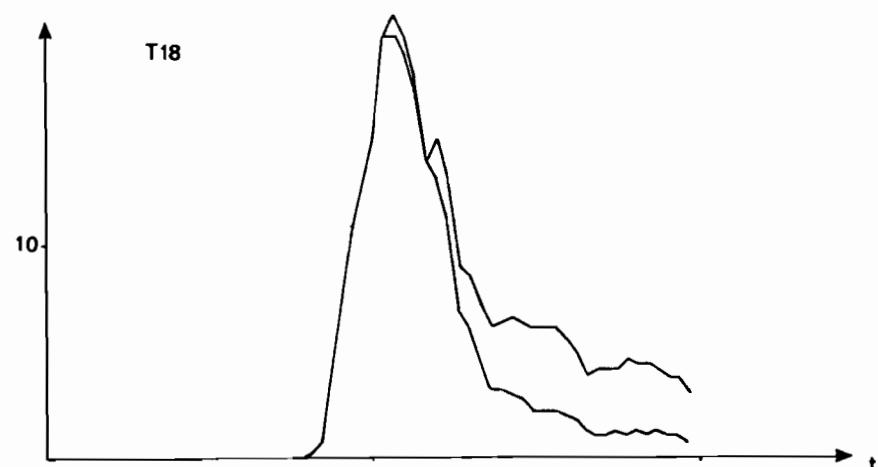
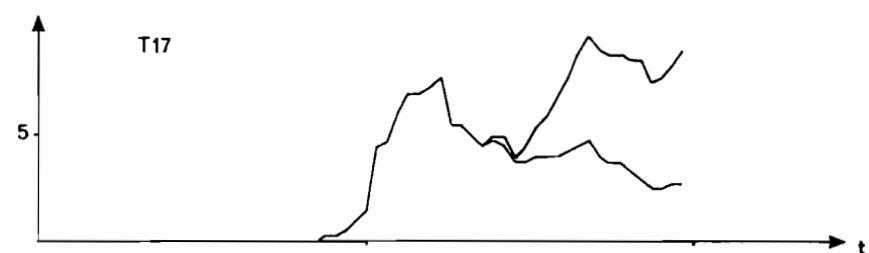
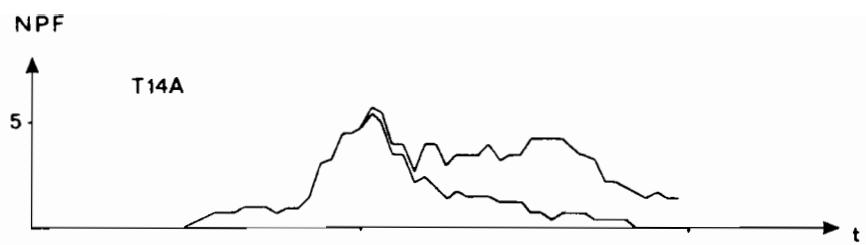


T11



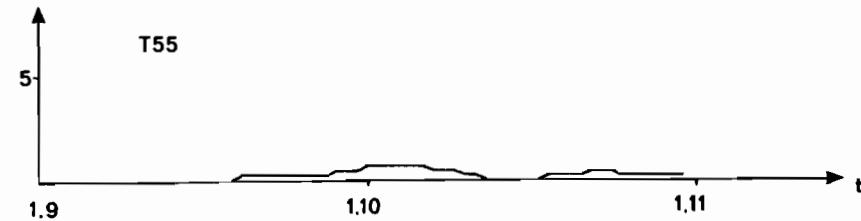
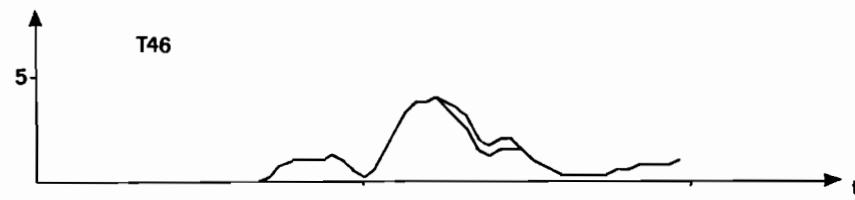
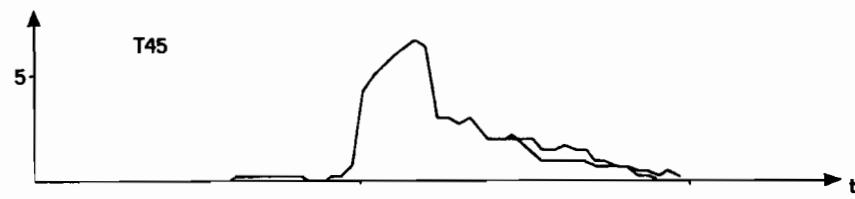
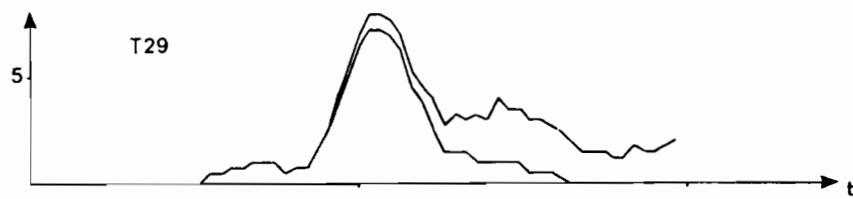
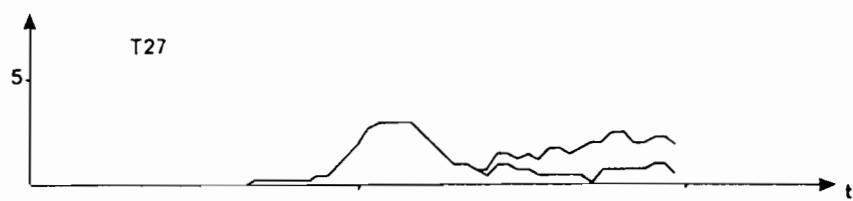
T13

VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON (Suite)



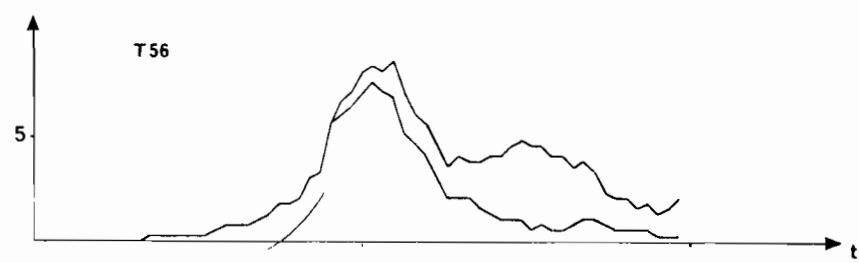
VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON (Suite)

NPF

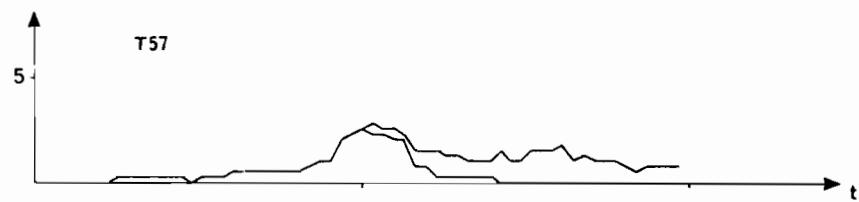


VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON (Suite)

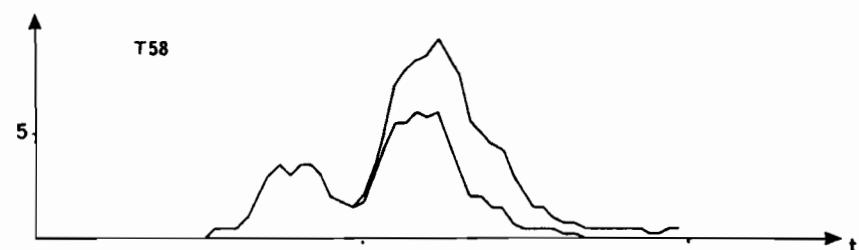
NPF



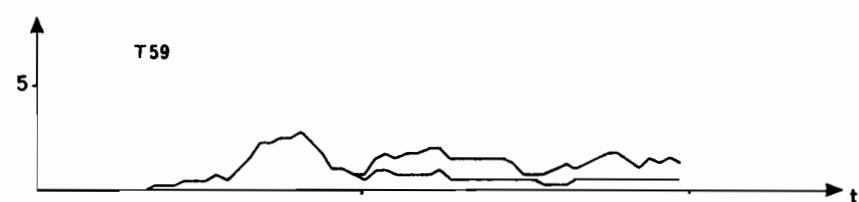
T56



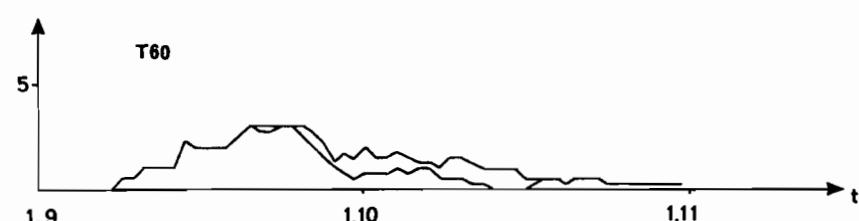
T57



T58



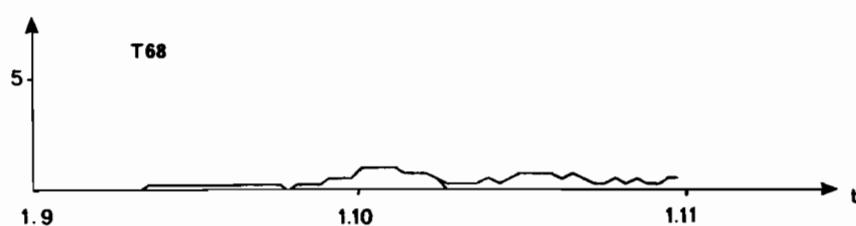
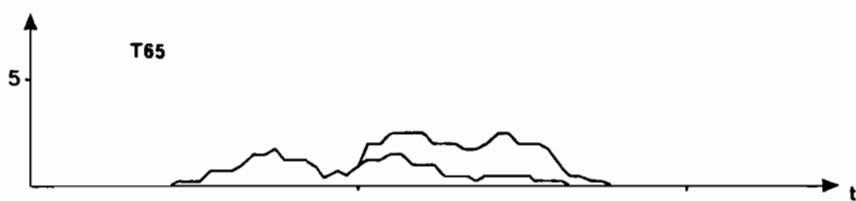
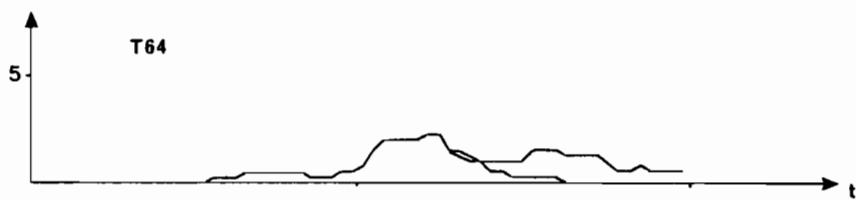
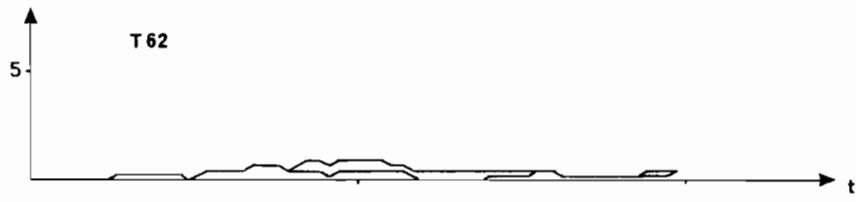
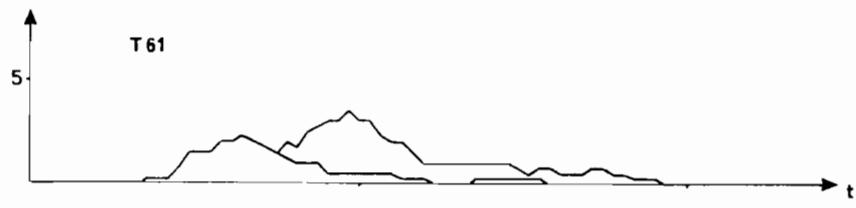
T59



T60

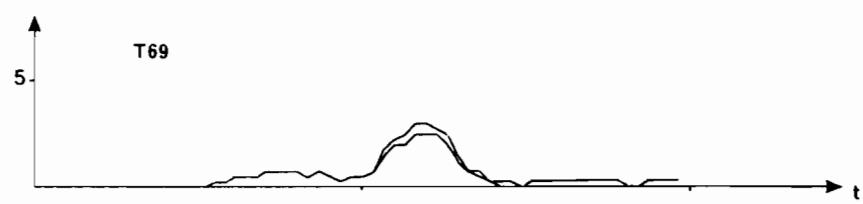
VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON

NPF

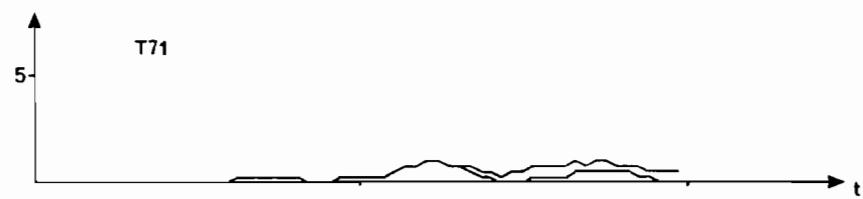


VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON

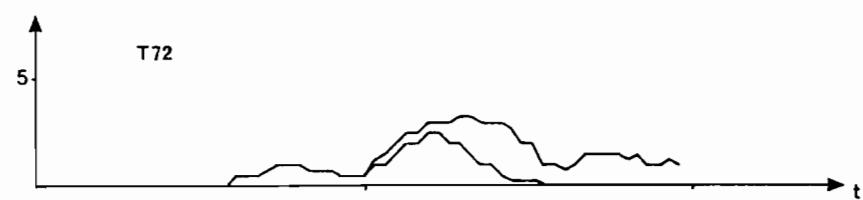
NPF



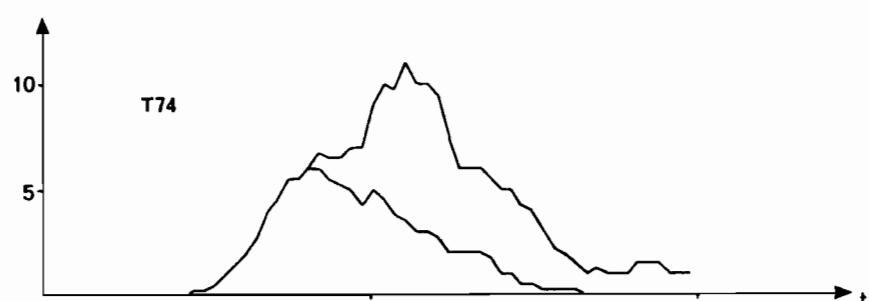
T69



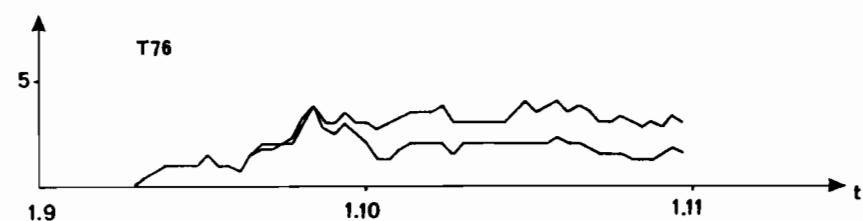
T71



T72

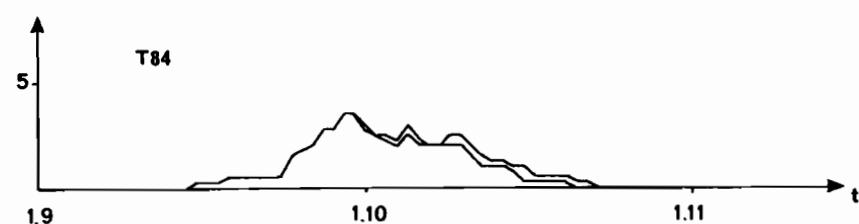
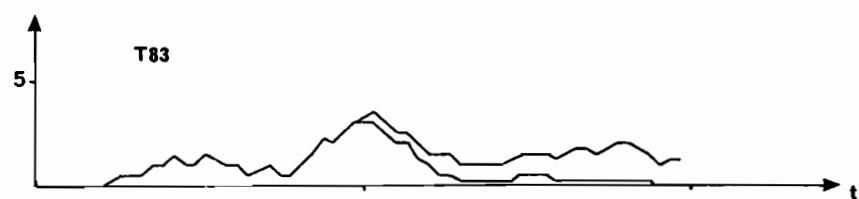
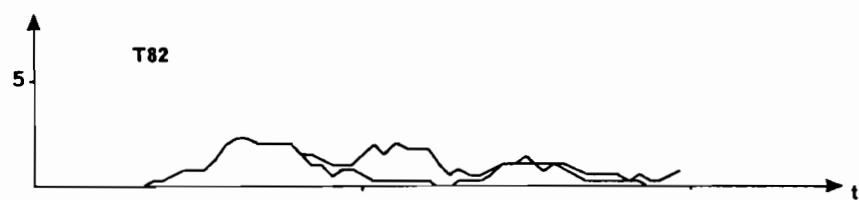
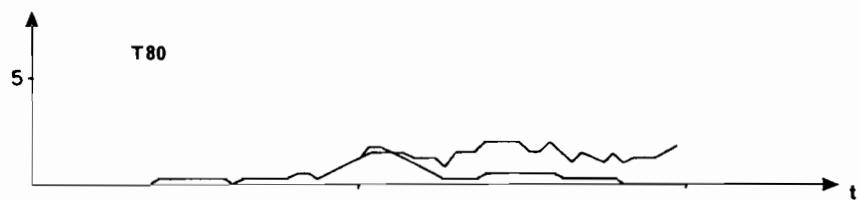
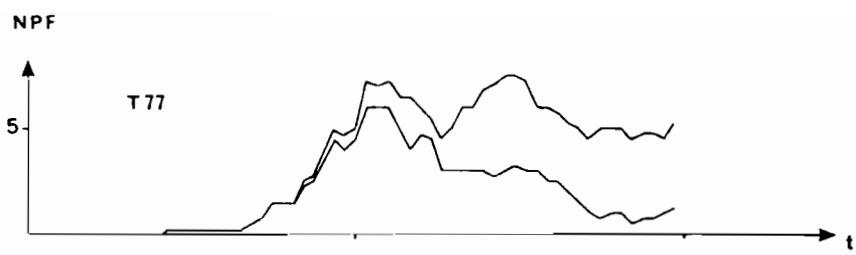


T74



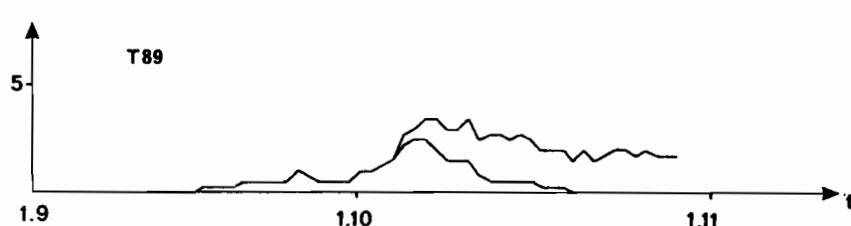
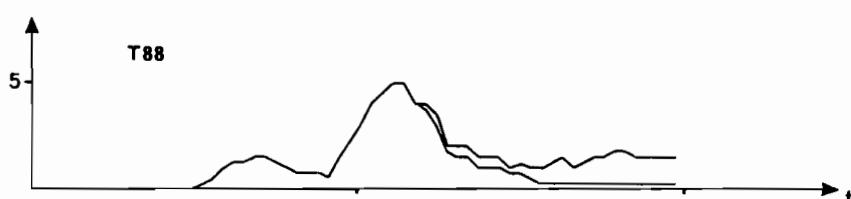
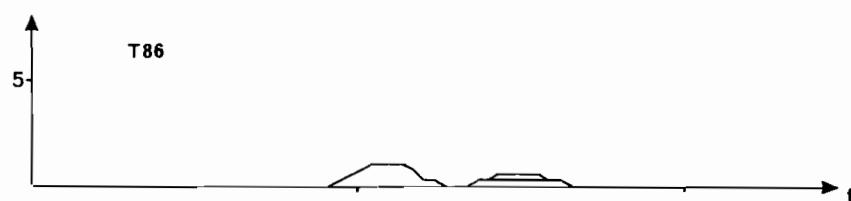
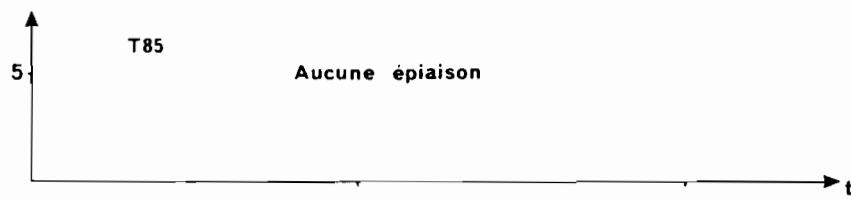
T76

VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON



VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON

NPF



VARIABILITE DU PROFIL D'EPIAISON