

ORSAY

n° d'ordre :

UNIVERSITE DE PARIS - SUD

CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée
Pour obtenir

Le grade de DOCTEUR ès-sciences

PAR

Jacques LOUARN

**SUJET : LA FERTILITE DES HYBRIDES INTERSPECIFIQUES ET LES
RELATIONS GENOMIQUES ENTRE CAFEIERS DIPLOIDES
D'ORIGINE AFRICAINE (Genre *COFFEA* L. sous-genre *COFFEA*).**

soutenue le 11 décembre 1992 devant la commission d'examen

MM. JC MOUNOLOU	Président
A. CHARRIER	Directeur
D. COMBES	Examineur
G. DUCREUX	Rapporteur
M. NOIROT	Examineur
C. POISSON	Rapporteur

à Jocelyne

à Pierre, Stanie et Eric

à mes Parents

Remerciements

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été entrepris en Côte-d'Ivoire sur la Station ORSTOM de Man, sur les Stations I.R.C.C. de Divo et d'Abengourou. L'analyse des résultats et la rédaction ont été effectués en France à l'IBEAS à Pau. J'adresse mes remerciements aux responsables de ces Instituts, à leurs représentants locaux et aux responsables de la Recherche Scientifique Ivoirienne.

Je tiens de A. Charrier, ma passion pour l'hybridation interspécifique, je devais étudier les hybrides innombrables qu'il avait réalisés à Madagascar avec les caféiers malgaches. Pour des raisons historiques, il en a été autrement. J'ai réalisé un pool hybride équivalent avec les caféiers africains, je le lui dédie en remerciement pour son soutien, sa patience, la liberté de conception qu'il m'a toujours accordée, ses conseils et corrections pour présenter mes idées et pour l'élaboration de ce mémoire.

Ce travail a pu être mené à son terme grâce au soutien de G. Rizet qui a défendu le programme caféier. Je lui en témoigne ma plus profonde gratitude. J'espère qu'il verra en ce mémoire matière à une bonne base de discussion.

J'adresse mes remerciements à J. C. Mounolou qui préside ce jury et à G. Ducreux et C. Poisson qui ont accepté d'en être rapporteurs malgré leurs nombreuses responsabilités.

Mes remerciements vont également à D. Combes, mon logeur mentor, sans doute trop discret, et qui m'a accueilli sans mesurer le temps au pied des Pyrénées. J'y associe M. Noirot, mon bizut sur les caféiers à Madagascar, adepte fervent des analyses multivariées. Tous deux ont accepté de juger ce travail.

Ce travail doit beaucoup aux chercheurs ayant entrepris les prospections de matériel spontanés, en particulier J. Berthaud, installé les collections et assuré leur gestion, D. Le Pierres et F. Anthony. Je les remercie tous chaleureusement, à double titre pour D. Le Pierres qui fut mon mentor volubile en Côte-d'Ivoire.

E. Couturon qui a supervisé le sauvetage des jeunes hybrides et la colchipoïloïdisation a largement contribué à ce travail, je lui en suis très reconnaissant.

Je n'oublie pas tous les collègues biologistes de l'ORSTOM et de l'I.R.C.C. qui de près ou de loin ont été concernés par mon programme de recherche, en particulier A. Yapou, qui poursuit les études sur les hybrides de seconde génération, et C. Parot (V.S.N) seul chercheur ayant participé activement à mes recherches.

J'associe à ces remerciements les personnels de la Station de Man, tout particulièrement D. Zongo et C. Koulibaly, qui ont effectué un travail intense souvent obscur pour eux. Ils n'ont pas ménagé leurs efforts aux moments des hybridations, y compris les dimanches et les jours fériés. Nous leur devons des milliers et des milliers d'hybrides. A mes remerciements, j'ajoute ma sympathie et la ferme intention d'aller plus loin avec eux.

J'ai fonctionné dans des endroits variés. J'exprime ma reconnaissance à ceux qui m'ont partout épaulé par leur attention et leurs capacités, en particulier le secrétariat du L.R.G.A.P.T. dans la phase finale de ma rédaction, M. P. Obede surtout qui a assuré la frappe des tableaux sans oublier M. Sophy et V. Nardini.

RESUME

48 combinaisons interspécifiques entre douze espèces de caféiers diploïdes africains ($2n = 22$ chromosomes) ont été réalisées. L'étude des relations méiose-fertilité chez les hybrides F1 diploïdes et les amphiploïdes montre la parenté des génomes et l'appartenance des espèces à un même complexe. Pour une combinaison interspécifique diploïde donnée, la viabilité pollinique et la fertilité femelle sont de même niveau. Entre combinaisons, toutes les situations sont observées depuis la quasi stérilité jusqu'à des fertilités analogues à celle des parents. Les différences de fertilité sont liées aux variations de régularité méiotique et à la présence ou non de différences de structures entre génomes. La dépression hybride est généralement importante en seconde génération. Comparés aux autotétraploïdes artificiels, les amphiploïdes ont des méioses plus irrégulières. Trois groupes d'espèces recouvrant les distributions géographiques sont mis en évidence sur la base de viabilités polliniques faibles chez les hybrides intergroupes : le groupe Ouest (Afrique occidentale, centrale et Angola) ; le groupe central (dorsale est-africaine) ; le groupe Est (façade est-africaine). La différenciation entre le groupe Ouest et les deux autres groupes fait intervenir des différences de structure. Ces résultats sont pour la plupart originaux. La classification biosystématique qui peut en être déduite rejoint la classification botanique de Chevalier (1942). Des stratégies d'amélioration de l'espèce cultivée *C. canephora* par hybridation interspécifique au niveau diploïde sont discutées : seule *C. congensis*, semble faire partie de son pool génétique primaire. De nouvelles perspectives de recherche sur les descendances hybrides recombinaisonnelles sont présentées ; elles concernent les limites de la recombinaison entre espèces et la cartographie des génomes.

MOTS CLES

Coffea, *Eucoffea*, *Mozambicoffea*, espèces diploïdes africaines, complexe d'espèces, hybrides interspécifiques, cytogénétique, fertilité femelle, amphiploïdes, pool génétique de *C. canephora*.

INTRODUCTION

Les travaux d'hybridation interspécifique entrepris par les sélectionneurs des plantes cultivées, dans un but d'amélioration, et par les biosystématiciens, pour définir les catégories systématiques, ont mis en évidence l'existence de différences importantes entre groupes de plantes pour la réussite des croisements et la fertilité des hybrides. Dans l'ensemble, les études de portée générale sur les relations entre espèces ont surtout concerné et concernent des plantes à cycle reproductif court : citons par exemple au niveau diploïde les genres *Arachis* (Singh et Moss, 1984), *Brassica* (Quiros et Coll., 1988), *Cicer* (Ahmad et Coll., 1988), *Cuphea* (Ray et Coll., 1989), *Gossypium* (Ndungo et Coll., 1988, pour une revue), *Hordeum* (Bothmer et Coll., 1986), *Parthenium* (Hashemi et Coll., 1986), *Ranunculus* (Rendle et Murray, 1989), *Solanum* (Singh et Coll., 1989) ou les *Triticineae* (Lucas et Jahier, 1988). Du fait surtout de la longueur des cycles, elles sont comparativement peu nombreuses pour les arbres et les plantes pérennes arbustives qui très tôt ont montré leur spécificité (Stebbins, 1950, et Grant, 1981). Parmi les plus étudiés chez ces derniers, citons les genres *Ceanothus* (Nobs, 1963), *Erythrina* (Neil, 1988), *Eucalyptus* (Griffin et coll., 1988 ; Ellis et coll., 1991), *Prosopis* (Hunziker et coll., 1986), *Quercus* (Stebbins, 1950, Grant, 1981, et Jonsson et Eriksson, 1989, pour des revues), *Ribes* (Keep et Coll., 1978), *Salix* (Mosseler, 1990). et *Ulmus* (Mittempergher et La Porta, 1991). D'autres genres ont été abordés mais ils font intervenir des séries polyploïdes comme le genre *Prunus* (Salesses, 1978).

Les recherches que nous allons présenter sur l'hybridation interspécifique dans le sous-genre *Coffea*, constituent un nouvel exemple de relation chez des plantes pérennes arbustives. Elles ont été entreprises avec pour double objectif : 1) d'établir une classification biosystématique des caféiers diploïdes d'origine africaine ; 2) de reconnaître différentes voies d'amélioration de l'espèce cultivée diploïde *C. canephora*. Le premier thème de recherche s'impose du fait de la difficulté d'effectuer des regroupements chez les caféiers à partir des seuls caractères botaniques : Bridson et Verdcourt (1988) qui viennent de redéfinir le genre *Coffea*, sans faire de nouvelles propositions, récusent la classification de Chevalier (1947) la plus usitée jusqu'à présent. Le second thème est lié au manque de compétitivité de *C. canephora* dont la qualité du café ne peut rivaliser avec celle de l'autre espèce cultivée *C. arabica*, tétraploïde.

Les travaux ont été réalisés en Côte-d'Ivoire où depuis 1968 l'ORSTOM et le C.I.R.A.D. ont développé en coopération avec la Recherche Ivoirienne un centre de ressources génétiques pour les caféiers. Les collections dans ce pays rassemblent des matériels d'origine spontanée collectés dans huit pays africains (Berthaud, 1986 ; Anthony, 1992) et d'importantes collections de cultivars de *C. canephora*. Nous avons débuté nos recherches en 1975 : douze espèces diploïdes représentant les caféiers d'Afrique occidentale, centrale et orientale ont été hybridées entre elles. L'étude des hybrides a précédé la caractérisation et l'évaluation des espèces parentes, encore inachevées.

Quatre thèses ayant une portée générale ont déjà été soutenues sur l'évaluation des ressources génétiques des caféiers et la diversité des *Coffea* spontanés. Elles portaient sur les collections de caféiers rassemblées à Madagascar et en Côte-d'Ivoire et concernaient :

- la structure génétique des caféiers de la région malgache (*Mascarocoffea*) et leurs relations avec les caféiers d'origine africaine (*Eucoffea*) (Charrier, 1978) ;
- la diversité biochimique des *Mascarocoffea* (Rakotomalala, 1992) ;
- la richesse génétique des populations de caféiers d'Afrique occidentale et centrale (Berthaud, 1986) ;
- la diversité génétique des caféiers d'Afrique de l'Est et leurs relations (Anthony, 1992).

Parmi les autres travaux sur la génétique des caféiers, quatre autres thèses sont plus particulièrement en rapport avec notre sujet. Elles concernent les relations entre espèces diploïdes (Louarn, 1976 ; Lanaud, 1979) et deux méthodes originales d'analyse de la fertilité des hybrides interspécifiques tétraploïdes Arabusta (*C. arabica* x *C. canephora* 4x) (de Reffye, 1975 ; Grassias, 1980).

En dehors des travaux effectués à Madagascar (Charrier, 1978), les informations antérieures sur les relations interspécifiques dans le genre *Coffea* sont peu nombreuses. Elles viennent surtout, d'Indonésie où les chercheurs hollandais se sont intéressés dès la fin du siècle dernier à quelques hybrides naturels puis contrôlés (Cramer, 1957), et du Brésil où les résultats de 35 ans d'hybridation entre dix espèces africaines dont *C. arabica* ont été récapitulés (Carvalho et Monaco, 1968). Les quelques données cytogénétiques ont été passées en revue par Sybenga (1960), puis par Charrier (1978) qui y a joint ses propres résultats. Elles concernent pour la plupart des hybrides faisant intervenir l'une ou l'autre des deux espèces cultivées.

Dans ce contexte, nos recherches sur les hybrides interspécifiques constituent pour les caféiers africains diploïdes le pendant de celles engagées à Madagascar sur les caféiers

malgaches. En dehors des taux de réussite des croisements, aucune étude n'a été publiée sur les hybrides diploïdes obtenus par les chercheurs brésiliens, nos résultats seront dans la plupart des cas originaux.

Dans une approche globale de l'étude des relations entre espèces, nous avons surtout : à déterminer dans quelle mesure la diversité taxinomique est le reflet d'une différenciation génétique se traduisant par des barrières reproductives internes entre espèces ; à voir comment se structure cette diversité d'après les niveaux de différenciation ainsi mis en évidence ; à en comparer le résultat aux groupes de diversité établis selon d'autres critères. Dans une optique d'amélioration des plantes, le produit à améliorer étant la graine, nous avons surtout à déterminer si la fertilité des hybrides F1 autorise une sélection à leur niveau et à tenter de restaurer la fertilité si ce n'est pas le cas. Les deux démarches nécessitent l'étude de la fertilité des hybrides F1 et la recherche des causes de stérilité totale ou partielle. Elles font largement appel aux méthodes d'analyse méiotique.

Avec Stebbins (1950, 1958), Grant (1981) prend en considération quatre sortes de barrières reproductives internes entre espèces : des barrières d'incompatibilité qui peuvent être de nature prézygotique ou postzygotique, l'inviabilité des hybrides F1, leur stérilité et la dépression hybride des secondes générations.

Pour tenter de mettre en évidence de telles barrières et reconnaître différentes voies possibles d'amélioration de *C. canephora*, au fur et à mesure de l'avancement de nos travaux, nous avons été amené à nous poser successivement les questions suivantes :

- 1) Est-il possible d'obtenir entre espèces, des hybrides de première génération susceptibles de se reproduire ?
- 2) Ces hybrides sont-ils fertiles ?
- 3) Quelles sont les causes principales de leur stérilité ?
- 4) Les hybrides de seconde génération sont ils fertiles ?
- 5) Peut-on restaurer la fertilité des hybrides F1 par duplication chromosomique ?

Notre mémoire est développé en sept parties :

- la première partie a trait au matériel végétal et aux méthodes d'étude. En ce qui concerne le matériel végétal, nous tenterons tout d'abord de faire une synthèse sur la classification botanique des caféiers. Cette synthèse est nécessaire car la validation des conceptions sur les caféiers est récente et limitée à la définition des genres et sous genres (Bridson, 1987). Nous présenterons ensuite les ressources génétiques disponibles en Côte d'Ivoire

et les caractéristiques morpho-physiologiques des espèces intervenant dans le programme d'hybridation.

- la seconde partie concerne l'obtention des hybrides interspécifiques F1. La récapitulation des résultats des croisements entre les douze espèces africaines permettra d'établir leur appartenance à un même ensemble de compatibilité génomique.
- la troisième partie porte sur la fertilité mâle des hybrides F1. La diversité des situations observée chez les hybrides sera mise à profit pour proposer une ébauche de regroupements entre les espèces.
- la quatrième partie a trait aux relations génomiques chez les hybrides F1. A ce niveau nous relierons la viabilité du pollen à la régularité méiotique. Nous en déduisons que la différenciation génétique entre les espèces n'est pas homogène et qu'elle présente des discontinuités.
- la cinquième partie est consacrée à l'étude de la fertilité femelle des hybrides F1 comparativement à celle de quelques populations parentales. Nous analyserons divers exemples représentant toute la gamme de viabilité pollinique relevée chez les hybrides F1. Dans ces analyses la fertilité, sera étudiée en rapport avec l'inviabilité des ovules et la dégénérescence des albumens.
- la sixième partie aborde les problèmes de restauration de la fertilité aux niveaux diploïde et tétraploïde. Au niveau diploïde, nous présenterons les effets de la recombinaison des génomes sur la vigueur et la fertilité des secondes générations hybrides. Dans une optique d'amélioration des plantes, les études portent sur des hybrides interspécifiques avec *C. canephora*. Au niveau tétraploïde, nous analyserons les effets de la duplication chromosomique des combinaisons interspécifiques F1 sur la fertilité et le comportement cytogénétique.
- la septième partie comporte une synthèse de nos résultats sur les contrôles de flux de gènes entre espèces diploïdes africaines. Nous en discuterons les conséquences en rapport avec la structure génétique des *Coffea* et les possibilités d'amélioration des caféiers cultivés en basse altitude.

PREMIERE PARTIE :

PRESENTATION DU MATERIEL VEGETAL ET DES METHODES D'ETUDE

CHAPITRE 1 : TAXINOMIE ET RESSOURCES GENETIQUES DES CAFEIERS

A / DONNEES TAXINOMIQUES

Le genre *Coffea* L. a été décrit par Linné en 1785. Malgré cette ancienneté, les conceptions taxinomiques qui prévalent pour les Caféiers sont relativement récentes.

1) Systématique des Caféiers *sensu lato*

Sur le plan botanique les Caféiers se rangent dans la famille des Rubiacées-Cinchonoidées-Coffées. Ils sont caractérisés par leur placentation, qualifiée de "cofféenne", qui transparaît sous forme d'un sillon longitudinal, invaginé, sur la face ventrale des graines plan-convexes. A partir des structures florales Bridson (1987) les répartit en deux genres: le style et les étamines sont exserts dans le genre *Coffea*, inclus dans le genre *Psilanthus* Hook.f.. Les *Coffea* se partagent en deux sous-genres: *Coffea*, avec des fleurs axillaires et un mode de développement monopodial; *Baracoffea* (Leroy) Leroy, avec des fleurs terminales portées par des rameaux à croissance sympodiale. Les *Psilanthus* sont aussi rangés selon ce critère dans deux sous-genres, *Psilanthus* et *Afrocoffea* (Moens) Bridson.

Cette nomenclature des caféiers repose largement sur les propositions de Leroy (1980 a et b, 1982), desquelles est écarté le genre *Nostolachma* Durand (Robbrecht et Puff, 1986, cité par Bridson et Verdcourt, 1988). L'aire de répartition des *Coffea* est strictement africano-malgache; les *Psilanthus* sont originaires d'Afrique, d'Asie et d'Océanie.

2) Le genre *Coffea* L.

Les caféiers, au sens le plus usuel du terme, se rattachent au genre *Coffea*.

Leroy (1980 a et b; 1982) le définit comme suit: "genre africano-malgache; fleurs longistylées, généralement glabres ou finement duvetées, ou avec un revêtement pileux très lâche, à anthères exsertes; 2 loges ovariennes 1-ovulées; fruit drupacé; graine plan-convexe à

sillon ventral contourné (placentation cofféenne). Développement monopodial ou mixte (monopodial-sympodial)". Il le découpe en trois sous-genres:

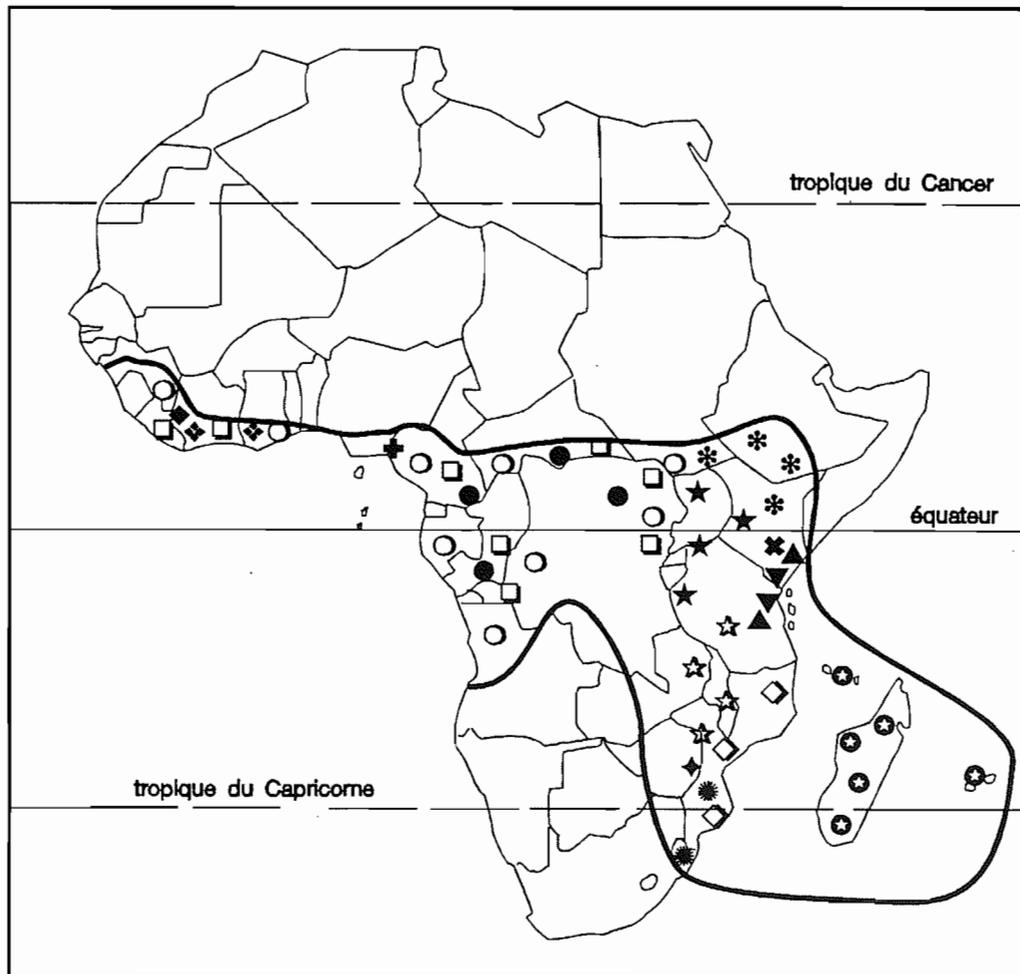
- *Coffea*, endémique sur le continent africain et dans la région malgache, avec plus d'une soixantaine d'espèces;
- *Psilanthopsis* (A. Chev.) Leroy, africain, qui se différencie du précédent par des variations au niveau du calice, monotypique;
- *Baracoffea* (Leroy) Leroy, africain et malgache qui ne renferme que "deux-trois" espèces croissant de part et d'autre du canal du Mozambique.

Le sous-genre *Psilanthopsis* est créé à partir du genre *Psilanthopsis* (Chev.) décrit par Chevalier (1947); pour ce dernier il s'agissait d'un genre de "faux caféier" très proche des *Coffea*, avec une seule espèce *P. kapakata* (Hirschfeldt) Chev.. Bridson (1987) qui n'a pas pris en considération le sous-genre proposé par Leroy sans diagnose, admet que l'espèce spontanée en Angola présente des affinités avec certaines espèces est-africaines du sous-genre *Coffea*. Nous utiliserons *C. kapakata*, binôme sous lequel elle a d'abord été décrite. Notons que sur la base des résultats d'hybridation avec diverses espèces du sous-genre *Coffea*, Carvalho et Monaco (1959) proposaient sa réintégration dans le genre. Pour Clifford et coll. (1989) ses particularités biochimiques sont compatibles avec un affichage dans un sous-genre différent.

3) Le sous-genre *Coffea*

A l'exception peut être de *C. kapakata*, les espèces que nous avons utilisées dans nos travaux se rattachent au sous-genre *Coffea*. Leurs regroupements en sections ne sont pas fiables: Bridson et Verdcourt (1988), sans faire de nouvelles propositions, n'accordent aucune valeur taxinomique pratique à la classification la plus usitée, celle de Chevalier (1940, 1947).

Les conceptions de Chevalier (1940, 1947), appliquées au sous-genre *Coffea*, semblent surtout privilégier au premier rang l'origine géographique: la section "*Eucoffea*" recouvre les caféiers spontanés du continent africain, la section "*Mascarocoffea*" ceux de la région malgache. Cette partition en deux groupes allait de pair avec la présence de caféine dans les graines des caféiers d'origine africaine et l'absence presque totale de cet alcaloïde chez les *Mascarocoffea*. Elle semble moins probante depuis que l'absence de caféine a été signalée chez une espèce d'Afrique de l'Est, *C. pseudozanguebariae* Bridson (Hamon et Coll., 1984; Clifford et coll., 1989), et que des taux relativement élevés de caféine, jusqu'à 0,8% de la matière sèche, ont été découverts chez des espèces malgaches (Clifford et coll., 1991; Rakotomalala et coll., 1992).



OUEST et CENTRE

+	<i>C. brevipes</i>
○	<i>C. canephora</i>
●	<i>C. congensis</i>
◆	<i>C. humilis</i>
□	<i>C. liberica</i>
◇	<i>C. stenophylla</i>

EST

*	<i>C. arabica</i>
★	<i>C. eugenioides</i>
✱	<i>C. fadenii</i>
☆	<i>C. mufindiensis</i>
▼	<i>C. pseudozanguebariae</i>
⊙	<i>C. racemosa</i>
✦	<i>C. salvatrix</i>
▲	<i>C. sessiliflora</i>
◇	<i>C. zanguebariae</i>

MADAGASCAR

⊙	> 50 taxons
---	-------------

Figure 1: Répartition des principales espèces du sous-genre *Coffea* (d'après Anthony, 1992)

Chacune des deux sections est divisée en sous-sections. Nous citerons pour mémoire celles rattachées aux *Eucoffea*, elles sont caractérisées à grands traits par: la couleur des fruits à maturité, "*Erythrocoffea*" (rouge), "*Melanocoffea*" (noir), la taille des individus, "*Pachycoffea*" (grande), "*Nanocoffea*" (petite), et l'origine géographique, "*Mozambicoffea*" (façade est-africaine). Elles sont au nombre de huit pour les *Mascarocoffea*.

L'absence de proposition de Bridson et Verdcourt (1988) semble justifiée par le fait que seuls les caféiers d'Afrique de l'Est ont été pris en considération (Bridson, 1982).

4) Les espèces d'origine africaine (*Eucoffea*)

La taxinomie des espèces d'origine africaine a surtout été étudiée par trois auteurs: Chevalier (1947) qui a eu accès à l'ensemble des caféiers, Lebrun (1941) qui s'est limité aux caféiers du Zaïre, puis Bridson et Verdcourt (1988) qui ont inventorié les caféiers de l'est africain. Après regroupement, le nombre d'espèces bien identifiées présentes sur le continent approche la vingtaine:

- douze espèces sont décrites par Chevalier (1947): *C. arabica* L, *C. brevipes* Hiern, *C. canephora* Pierre, *C. congensis* Froehner, *C. eugenioides* Moore, *C. humilis* Chev., *C. liberica* Hiern, *C. ligustroides* Moore, *C. racemosa* Lour., *C. salvatrix* Swynn. et Phill., *C. stenophylla* Don., *C. zanguebariae* Lour.;
- une par Lebrun (1941): *C. eugenioides* var. *kivuensis* Lebrun, taxon considéré comme une espèce distincte par Bridson et Verdcourt (1988);
- cinq par Bridson et Verdcourt (1988): *C. fadenii* Bridson, *C. mongensis* Bridson, *C. mufindiensis* Bridson, *C. pseudozanguebariae* Bridson, *C. sessiliflora* Bridson.

D'autres noms d'espèces (*C. mayombensis*, *C. togoensis*,...) sont avancés par Chevalier (1947), mais à partir d'échantillons incomplets. D'autres échantillons incomplets sont décrits par Bridson et Verdcourt (1988) et classés comme étant des *C. species* (*C. sp F*,...).

La répartition géographique des espèces est présentée dans la figure 1. Six sont originaires de régions comprises entre la façade atlantique de l'Afrique occidentale et la bordure orientale du bassin du Congo: *C. brevipes*, *C. canephora*, *C. congensis*, *C. humilis*, *C. liberica* et *C. stenophylla*. Les autres sont originaires d'Afrique de l'Est, de l'Ethiopie au Mozambique.

La moitié des espèces d'Afrique de l'Est croît dans les forêts de montagne vers 1500m d'altitude ou plus, *C. arabica*, *C. eugenioides*, *C. fadenii*, "*C. kivuensis*", *C. ligustroides* et *C. mufindiensis*. Deux se trouvent généralement autour de 1000m, *C. salvatrix* et *C. mongensis*, les quatre dernières sont planitiaires.

D'après ces éléments la diversité taxinomique décrite semble globalement plus importante en Afrique de l'Est.

Remarquons que pour Bridson (1985) et Bridson et Verdcourt (1988), le concept de *C. liberica* recouvre un groupe complexe de taxons dont l'appartenance aux rangs spécifique ou infraspécifique n'est pas tranchée. N'ayant à rendre compte que de la diversité des caféiers cultivés de ce groupe en Afrique de l'Est, ils adoptent la position simplificatrice de Lebrun (1941) qui ne conserve dans la sous-section *Pachycoffea* de Chevalier (1947), qu'un seul binôme, *C. liberica*. Deux variétés sont définies: *C. liberica* sensu stricto (spontanée en Afrique occidentale) et *C. liberica* variété *dewevrei* De Wild et Dur. (spontanée en Afrique centrale).

B / LES RESSOURCES GENETIQUES DES CAFEIERS EN COTE D'IVOIRE

Les collections de caféiers africains rassemblées sur les stations de recherche de Côte d'Ivoire sont de deux ordres. Au départ elles étaient surtout constituées de cultivars de *C. canephora* auxquels venaient s'ajouter quelques représentants de *C. liberica*. A partir de 1967 elles ont été diversifiées au fur et à mesure des apports de matériels d'origine spontanée par l'ORSTOM.

1) Les collections de caféiers cultivés

Elles sont surtout implantées sur les stations nationales de recherches de Divo et d'Abengourou.

C. canephora

Les collections de *C. canephora* rassemblent des introductions de divers pays et des souches prospectées dans les plantations de Côte d'Ivoire.

Les introductions sont en provenance directe ou indirecte du centre de l'Afrique. Selon la terminologie de Portères (1959), elles se rattachent le plus souvent aux formes Robusta, originaires du Zaïre, et Kouilou surtout représentées par une origine du Gabon. L'appellation Kouilou regroupe des formes dites mineures (feuilles, fleurs, fruits, graines) par rapport au

Tableau 1 : Prospections de caféiers spontanés africains à l'origine des collections de Côte d'Ivoire.

Pays prospecté	Année	Espèce	Source
Ethiopie	1966	- <i>C. arabica</i>	Guillaumet et Hallé, 1967
Centrafrique	1975	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i>	Berthaud et Guillaumet, 1978
Kenya	1977	- <i>C. arabica</i> - <i>C. eugenioides</i> - <i>C. pseudozanguebariae</i> - <i>C. sessiliflora</i> - <i>C. fadenii</i>	Berthaud <i>et al.</i> , 1980
Côte d'Ivoire	1975-81	- <i>C. canephora</i> - <i>C. liberica var. liberica</i> - <i>C. humilis</i> - <i>C. stenophylla</i>	Berthaud, 1986 Le Pierres <i>et al.</i> , 1989
Tanzanie	1982	- <i>C. pseudozanguebariae</i> - <i>C. sessiliflora</i> - <i>C. mufindiensis</i> (1)	Berthaud <i>et al.</i> , 1983
Cameroun	1983	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i> - <i>C. brevipes</i> (= <i>C. staudtii</i>) - <i>C. species</i> (4 taxons)	Anthony <i>et al.</i> , 1985
Congo	1985	- <i>C. canephora</i> - <i>C. congensis</i> - <i>C. liberica var. dewevrei</i> - <i>C. species</i> (3 taxons)	de Namur <i>et al.</i> , 1987
Guinée	1987	- <i>C. canephora</i> - <i>C. liberica var. liberica</i> - <i>C. humilis</i>	Le Pierres <i>et al.</i> , 1989

(1) espèce non introduite en Côte d'Ivoire

Robusta.

Les souches prospectées localement proviennent de plantations constituées par des descendances d'introductions anciennes des types Robusta et Kouilou, ou de formes spontanées locales se rattachant aux types Kouilou et Robusta "Ebobo" (Portères, 1959; Cordier, 1961). Compte tenu de la diffusion par graines, il convient d'y ajouter des niveaux de recombinaison variés entre ces différentes origines.

La diversité des matériels en collection a été confirmée par Berthaud (1985, 1986) sur la base de marqueurs enzymatiques, et par référence aux profils des populations spontanées originaires d'Afrique occidentale "groupe guinéen" et d'Afrique centrale "groupe congolais".

C. liberica sensu lato

Les caféiers du groupe *C. liberica*, ou Liberio-excelsoïdes (Portères, 1937), sont les plus anciennement cultivés en Côte d'Ivoire. Les individus en collection sont des cultivars et des origines spontanées ou subsponnées (collections Portères et Robinet) apparentés pour la plupart aux formes locales de type "*C. abeokutae*", taxon qui se rattache au *C. liberica sensu stricto*. Ces matériels sont des survivants ou des descendances des survivants aux attaques de trachéomycose des années cinquante.

Notons que la trachéomycose, maladie vasculaire due à un champignon parasite *Fusarium xylarioides*, a plus particulièrement décimé les Liberio-excelsoïdes dans la totalité de leur aire de diffusion. En Guinée, certaines populations du taxon Dewevrei dérivées d'une origine centrafricaine introduite en 1917 semblent en avoir peu souffert (Portères, 1962). Des échantillons de ces populations cultivées de Guinée viennent d'être introduits en Côte d'Ivoire; des échantillons similaires ont été ramenés de Centre-afrique. Les formes rattachées au groupe guinéen de *C. canephora* s'y sont aussi souvent révélées très sensibles (Portères, 1959, 1962; Cordier, 1961).

2) Les collections de caféiers spontanés

Les collections de caféiers spontanés installées en Côte-d'Ivoire résultent des prospections effectuées dans huit pays d'Afrique (tab. 1). Elles sont implantées sur la station de Divo pour les espèces adaptées aux conditions de basse altitude et près de la station ORSTOM de Man, à 1100 mètres au Mont Tonkoui, pour les espèces d'altitude.

a) Les espèces d'Afrique occidentale et centrale

C. canephora

Les provenances sont diverses. L'espèce a été collectée à l'état spontané dans cinq pays, Centre-africain, Côte d'Ivoire, Cameroun, Congo et Guinée. Les effectifs les plus nombreux proviennent des deux premiers pays. En Centre-africain c'est surtout l'origine "Caféiers de la Nana" qui a été prélevée. En Côte d'Ivoire seules les formes Kouilou ont été retrouvées.

C. congensis

L'espèce croît naturellement sur les berges du fleuve Congo et de ses affluents. Elle a été récoltée en Centre-africain, au Cameroun et au Congo dans une dizaine de populations principales.

C. liberica sensu lato

Les caféiers du groupe *C. liberica* ont une aire de répartition qui chevauche pour une large part celle de *C. canephora*. Par comparaison avec les adaptations de cette dernière espèce, ils semblent moins exigeants à l'égard de la pluviosité et inadaptés aux zones trop humides.

Les formes spontanées se rattachant au taxon *liberica* proviennent des prospections effectuées en Côte d'Ivoire et en Guinée. Les formes correspondant au taxon *dewevrei* ont été abondamment récoltées en Centre-africain et dans une moindre mesure au Cameroun et au Congo.

C. stenophylla

C'est une espèce de l'Afrique l'ouest. Les matériels introduits en collection proviennent de Côte d'Ivoire et de Guinée. En Côte d'Ivoire des populations spontanées ont été retrouvées à l'est et à l'ouest du pays. En Guinée il s'agissait surtout d'anciens cultivars recombinant à divers degrés des introductions de Sierra Leone et des formes subspontanées locales.

C. humilis

D'abondantes populations de cette espèce ont été prospectées dans l'ouest de la Côte d'Ivoire ainsi qu'une population à l'extrême sud-ouest de la Guinée. L'aire de répartition de l'espèce s'étend au Liberia. D'après Berthaud (1986) une forme affine de *C. humilis* existerait au Cameroun et au Gabon.

C. brevipes

C. brevipes est originaire de l'ouest du Cameroun où elle a été collectée dans quatre populations entre le Mont Cameroun et la ville de Loum (Anthony et coll. 1985). Les

introductions ont été faites en Côte d'Ivoire sous le nom de *C. staudtii* (Berthaud, 1986), elles ont été par la suite formellement identifiées comme appartenant à l'espèce *C. brevipes* après comparaison avec le spécimen type de l'herbier de Kew (Anthony, 1992).

C. species

Il s'agit de caféiers non identifiés provenant des prospections du Cameroun et du Congo. Sur la base des caractères morphologiques et des marqueurs enzymatiques huit formes distinctes sont reconnues par Anthony (1992): *C. sp.* "Bakossi", *C. sp.* Nkoumbala, *C. sp.* "Song-Mbong", *C. sp.* "Moloundou", *C. sp.* "Mayombe", *C. sp.* "Congo", *C. sp.* "Cg45" et *C. sp.* "Cg46".

b) Les espèces d'Afrique de l'Est

b1) Les espèces d'altitude

C. arabica

C'est l'espèce la plus anciennement prospectée par l'ORSTOM (1966). La collection est constituée par une soixantaine d'origines spontanées ou subspontanées collectées dans le sud-ouest éthiopien entre 1300 et 2000 m d'altitude et au Mont Marsabit au Kenya (1500m). En 1980 il y a été adjoint des descendance du matériel provenant de la prospection réalisée en 1964 en Ethiopie par la F.A.O. (1968).

C. eugenioides

L'espèce vit dans les forêts de montagne de la dorsale est-africaine principalement en Ouganda et au Kenya. Elle est signalée au Soudan, au Rwanda, en Tanzanie et sur la marge orientale du Zaïre. Elle a été récoltée au Kenya sur le rebord oriental du lac Victoria entre 1600 et 2200 mètres d'altitude. Il s'agissait essentiellement de jeunes plants et de graines appartenant à six populations.

C. fadenii

Il s'agit d'une espèce connue dans un seul peuplement, au Kenya. Elle croît vers 1500 mètres d'altitude dans la forêt sommitale d'un petit massif de collines. Elle semble inadaptée aux conditions écologiques de Côte d'Ivoire, y compris à 1100m au Mont Tonkoui où elle survit sur des porte-greffes variés. Les quelques génotypes en collection n'ont toujours pas fleuri.

b2) Les espèces de basse altitude

C. pseudozanguebariae

L'espèce vit dans la zone côtière au sud-est du Kenya et jusqu'à une altitude de 800 mètres en Tanzanie. Sept populations ont été prospectées dans les deux pays.

C. sessiliflora

A partir d'échantillons incomplets, Bridson (1982) décrit sous l'appellation de *C. sp. A* un taxon affine de *C. pseudozanguebariae*. Ce taxon est par la suite élevé au rang d'espèce sous le nom de *C. sessiliflora* (Bridson, 1986).

C. sessiliflora est spontanée au Kenya et en Tanzanie. Deux populations bien typées ont été prospectées, une par pays. Au Kenya, cette espèce a été récoltée en mélange avec *C. pseudozanguebariae*. D'après Anthony (1992) une autre population de Tanzanie, identifiée *C. sp. E* par Bridson et Verdcourt (1988), appartient à *C. sessiliflora*.

C. sp. F

Il s'agit de deux populations prospectées en Tanzanie et qui ont été rattachées par Anthony (1992) aux échantillons incomplets identifiés *C. sp. F* par Bridson et Verdcourt (1988)

3) Les reliquats de jardins botaniques

Il s'agit de matériels échangés le plus souvent au titre de curiosités botaniques entre les stations de recherches agronomiques. Ils ont en commun une faible variabilité génétique et une origine spontanée ancienne et peu précise. Quatre formes non présentées ci-dessus entrent dans cette catégorie; elles viennent compléter la liste des ressources génétiques des caféiers africains disponibles en Côte d'Ivoire.

C. racemosa

L'aire de répartition de *C. racemosa* se situe dans la moitié sud du Mozambique; elle s'étend au sud-est du Zimbabwe et dans quelques localités d'Afrique du Sud au Natal (Bridson, 1982). L'introduction en Côte d'Ivoire s'est faite depuis la Centre-afrique et le Portugal.

C. salvatrix

L'espèce est spontanée à la frontière du Mozambique et du Zimbabwe vers 20° de latitude sud. Les introductions sont en provenance du Brésil et de Tanzanie.

C. kapakata

Comme nous l'avons vu ci-dessus *C. kapakata* est la seule espèce du sous genre *Psilanthopsis*. Elle croit à l'état spontané en Angola. Les introductions sont en provenance du Brésil et de Tanzanie.

C. sp. X

Par l'appellation *C. sp. X*, nous recouvrons un taxon qui reste à identifier et a d'abord été rapproché d'un échantillon incomplet de *C. brevipes* variété *heterocalyx* Chev. par N. Hallé (*in litt.*, 1976). Il n'a manifestement aucune affinité avec les représentants de l'espèce *C. brevipes* récemment introduits en Côte d'Ivoire. Il ne semble pas non plus se rattacher à l'un des taxons décrits à partir d'échantillons complets. Son origine est toujours inconnue.

CHAPITRE 2 : MATERIEL VEGETAL ET METHODES

A / ESPECES UTILISEES DANS LE PROGRAMME D'HYBRIDATION INTERSPECIFIQUE

Les géniteurs que nous avons utilisés dans le cadre du programme d'hybridation entre espèces de *Coffea* africains diploïdes se rattachent à douze taxons de rang spécifique. Ils proviennent des collections de cultivars et de jardins botaniques, ou font partie des matériels spontanés récoltés en Centre-afrique, en Côte d'Ivoire et au Kenya. L'entrée en floraison en 1985-86 des introductions de Tanzanie et du Cameroun ne nous a pas permis d'en tirer parti si ce n'est quelques tentatives de croisements avec *C. brevipes*.

1) Historique du programme d'hybridation

Quatre phases se dégagent dans le développement du programme d'obtention des hybrides de première génération:

- de 1975 à 1977, tentatives d'hybridation des cinq espèces représentées dans les collections de l'I.R.C.C. comprenant *C. canephora* (cultivars), *C. liberica* (cultivars), *C. stenophylla* (cultivars), *C. racemosa* et *C. sp. X*;

- à partir de 1978, élargissement des croisements aux matériels d'origine spontanée en provenance de Centre-afrique et de Côte d'Ivoire, *C. canephora*, *C. congensis*, les deux taxons de *C. liberica*, *C. stenophylla* et *C. humilis*;

Tableau 2 : Origine et diversité des géniteurs utilisés dans les tentatives de croisements interspécifiques.

Espèces	Variabilité disponible		Nb de géniteurs utilisés	
	origine	Nb pieds	femelle	mâle
<i>C. canephora</i>	Côte d'Ivoire	330	3	1
	Centre-afrique	184	22	11
	Coll-IRCC	> 400	42	30
<i>C. congensis</i>	Centre-afrique	430	18	45
<i>C. eugenioides</i>	Kenya	996	93	42
<i>C. humilis</i>	Côte d'Ivoire	354	6	mel
<i>C. kapakata</i>	Coll-IRCC	1	1	1
<i>C. liberica</i> - <i>liberica</i> - <i>dewevrei</i>	Côte d'Ivoire	171	23	10
	Coll-IRCC	> 50	30	21
	Centre-afrique	576	46	31
	Coll-IRCC	> 10	1	1
<i>C. pseudozanguebariae</i>	Kenya	88	27	17
<i>C. racemosa</i>	Coll-IRCC	50	19	6
<i>C. salvatrix</i>	Coll-IRCC	> 40	2	mel
<i>C. sessiliflora</i>	Kenya	12 + desc	14	17
<i>C. stenophylla</i>	Côte d'Ivoire	73	3	3
	Coll-IRCC	> 10	10	6
<i>C. sp. X</i>	Coll-IRCC	1 + desc	8	mel

- à partir de 1980, utilisation de trois des espèces originaires du Kenya, *C. eugenioides*, *C. pseudozanguebariae* et *C. sessiliflora*, suivie de l'exploitation de deux espèces de jardin botanique, *C. salvatrix* et *C. kapakata* entrées en floraison l'année suivante;

- en 1983, tentatives en vue de compléter la grille de croisements entre les douze espèces ci-dessus, avec arrêt début 1984 du fait des conditions climatiques particulièrement défavorables jusqu'en 1986 (sécheresse).

2) Origine et diversité du matériel végétal

L'origine et la diversité génétique des taxons auxquels se rattachent les géniteurs effectivement utilisés dans les croisements interspécifiques sont rassemblées dans le tableau 2. Quatre espèces dominent par le nombre de géniteurs utilisés:

- *C. canephora*, surtout des cultivars, clones sélectionnés ou non, et l'origine caféier de la Nana de Centre-afrique;
- *C. congensis*, représentants des populations de Centre-afrique et de quelques descendances contrôlées;
- *C. liberica*:
 - * taxon *liberica*, matériel de Côte d'Ivoire, "Gros indeniés" des collections Portères et Robinet, cultivars de type "*C. abeokutae*", et matériel spontané local;
 - * taxon *dewevrei* de la prospection en Centre-afrique, descendances de plantations villageoises, et matériel spontané local;
- *C. eugenioides*: représentants des populations prospectées au Kenya.

En ce qui concerne les autres espèces trouvées à l'état spontané, les géniteurs proviennent, d'un seul pays mais de plusieurs populations pour *C. humilis* (Côte d'Ivoire) et *C. pseudozanguebariae* (Kenya), d'une seule population pour *C. sessiliflora* (Shimba, Kenya) et *C. stenophylla* (Ira, Côte d'Ivoire). Pour *C. stenophylla* il s'y ajoute des cultivars issus de vieilles plantations de Côte d'Ivoire.

Les espèces issues de jardins botaniques sont représentées par quelques individus apparentés pour trois d'entre elles, un seul génotype pour *C. kapakata*.

Des études sur le polymorphisme enzymatique des matériels spontanés ont été entreprises par Berthou et Trouslot (1977), Berthaud et Berthou (1977), Berthou et coll.

Tableau 3 : Caractéristiques et phénologie des espèces entrant dans le programme d'hybridation.

	CAN	CON	EUG	HUM	KAP	C. LIBERICA		PSE	RAC	SAL	SES	STE	SPX
						LIB	DEW						
Feuilles													
-longueur (cm)	21,5 ± 2,5	13,5 ± 1,4	10,3 ± 0,9	16,3 ± 2,7	5,7	20,0 ± 3,4	23,6 ± 1,9	9,0 ± 1,2	5,0 ± 0,8	12,9 ± 1,5	9,6 ± 1,6	11,7 ± 1,6	9,2 ± 1,1
- largeur (cm)	8,2 ± 1,3	4,3 ± 0,5	3,6 ± 0,5	5,8 ± 1,2	2,2	8,1 ± 1,7	10,1 ± 1,2	3,6 ± 0,5	2,5 ± 0,4	4,4 ± 0,6	4,1 ± 0,7	2,8 ± 0,5	3,3 ± 0,3
Fleurs													
- inflorescence	pluri	pluri	pluri	uni	uni	pluri	pluri	uni	uni	pluri	uni	pauci	pauci
- pédoncule	-	-	-	subsess	moyen	-	-	long	moyen	-	subsess	-	-
- nb. de pétales	<u>5</u> - 6	5 - <u>6</u> - 7	<u>5</u> - 6	5 - <u>6</u> - 7	<u>5</u> - 6	6 - <u>7</u> - 8	<u>5</u> - <u>6</u>	5 - <u>6</u> - 7 - 8	5 - 6 - <u>7</u> - 8	<u>5</u> - 6	4 - <u>5</u> - 6	5 - 6 - <u>7</u> - 8	<u>5</u> - 6
Fruits													
- taille	moyen	moyen	petit	grand	moyen	gros	moyen	petit	petit	petit	petit	moyen	gros
- disque	petit	petit	petit	moyen	petit	grand	petit	petit	petit	petit	petit	petit	grand
- couleur	rouge	rouge	rouge	rouge	saumon	rouge	rouge	viol. f.	viol. f.	viol. f.	viol. f.	noir	rouge
Phénologie													
- floraison *	7	<u>6</u> - 7	8 - <u>9</u> - 10	6	7 - <u>8</u> - 9	6	6	7 - <u>8</u>	6	7 - <u>8</u>	<u>6</u> - 7	6	7 - <u>8</u> - 9
- fructification (mois)	8 1/2 - 10	10 - 12	7 - 8	6 - 7 1/2	9 - 10	11 - 14	10 - 11	2 1/2 - 3 1/2	1 3/4 - 2	3 - 4	2 - 2 1/2	9 - 10	8 - 9
Caféine (%)	1,4 - 4,0	0,8 - 2,0	0,3 - 0,8	2,0	1,0	1,0 - 1,8	0,5 - 1,8	<0,02	0,8 - 1,2	0,1 - 0,3	0,5 - 0,7	0,9 - 1,9	0,8

* En nombre de jours après la pluie déclencheuse

(1980), Hamon et coll. (1984), Berthaud (1986) et Anthony (1992). Elles montrent dans l'ensemble, une bonne liaison entre la diversité génétique et l'origine géographique au niveau intraspécifique et, autant qu'on puisse en juger, des distances génétiques variées entre espèces.

3) Caractéristiques et phénologie des espèces

Des évaluations morpho-physiologiques et agronomiques ont été engagées pour les matériels d'origine spontanée. Elles sont récapitulées pour l'origine caféier de la Nana de *C. canephora* (Berthaud et coll., 1984), *C. pseudozanguebariae* et *C. sessiliflora* (Hamon et coll., 1984; Anthony, 1992), et pour *C. congensis* (Anthony et Le Pierrès, 1987).

Les principales caractéristiques et la phénologies des espèces observées en Côte d'Ivoire sont présentées dans le tableau 3.

a) Nombres chromosomiques et modes de reproduction

D'après la littérature, en dehors de *C. arabica* tétraploïde, les huit espèces les plus répandues dans les collections sont diploïdes, avec $2n = 2x = 22$ chromosomes (Sybenga, 1960 a pour une revue; Bouharmont, 1959 et 1963; Medina et coll., 1969, 1977). Pour deux des quatre taxons inconnus de ce point de vue, nous avons observé 22 chromosomes, à la méiose chez *C. sessiliflora*, sur pointes racinaires chez *C. sp. X*. Des nombres équivalents peuvent être avancés indirectement pour les deux derniers, *C. humilis* et *C. pseudozanguebariae*, puisque leurs hybrides avec les autres espèces possèdent 22 chromosomes en méiose.

En ce qui concerne les modes de reproduction, il semble que les onze espèces décrites soient virtuellement autostériles (Mendes, 1949; Conagin, 1961; Conagin et Mendes, 1961; Medina et Conagin, 1959; Monaco, 1972; Anthony, 1992). Chez *C. canephora*, l'auto-incompatibilité serait de type gamétophytique et contrôlée par une série d'allèles S (Devreux et coll. 1959; Berthaud, 1980). Pour le douzième taxon, *C. sp. X*, l'autofertilité du pied à l'origine de la descendance présente en Côte d'Ivoire a été démontrée après isolement des fleurs sous manchon (Le Pierrès, *C.p.*).

b) Morphologie

Caractères végétatifs

Dans la plupart des cas il s'agit d'arbustes ou de petits arbres; les moins développées sont *C. humilis* et *C. sp. X*. Les ramifications secondaires sur les plagiotropes sont

généralement abondantes, sauf chez *C. humilis* et chez les cultivars de *C. canephora*, en particulier Robusta, où elles sont presque inexistantes dans des conditions normales de végétation.

Les feuilles sont petites chez *C. racemosa* et *C. kapakata* (5 à 6cm de long), elles sont grandes pour les deux taxons de *C. liberica* et pour les formes Robusta (20cm et plus); le caféier de la Nana et *C. humilis* viennent ensuite (autour de 16cm), les autres sont intermédiaires (9 à 13cm). Les feuilles sont plus arrondies chez *C. racemosa*, plus allongées chez *C. stenophylla*, elles sont lancéolées et subsessiles chez *C. humilis*. *C. racemosa* perd ses feuilles en saison sèche.

Caractéristiques florales

Les inflorescences sont pluriflores (4 fleurs et plus) chez cinq espèces, *C. canephora*, *C. congensis*, *C. liberica*, *C. eugenioides* et *C. salvatrix*; elles sont pauciflores (autour de 3 fleurs) pour *C. stenophylla* et *C. sp. X*; elles sont de type uniflore pour les cinq restantes, avec des pédoncules floraux subsessiles pour *C. humilis* et *C. sessiliflora*.

Les corolles sont de type pentamère dominant pour la moitié des espèces, hexamère dominant pour *C. congensis*, *C. humilis*, *C. pseudozanguebariae*, 7-8 mère dominant pour *C. liberica* sensu stricto, *C. stenophylla* et *C. racemosa*.

Fruits

Dans l'ensemble, les fruits les plus petits s'observent chez les cinq espèces est-africaines. Parmi les autres, trois taxons ont de gros fruits qui sont plutôt, subglobuleux pour *C. liberica* sensu stricto et *C. sp. X*, ovoïdes chez *C. humilis*; le disque est grand et bombé chez les deux premiers, parfois saillant chez *C. liberica* sensu stricto, grand et plan (ou creux) chez *C. humilis*. *C. kapakata* se distingue par des fruits à côtes très prononcées "10-ailé".

D'une manière générale la couleur des fruits à maturité est violet-foncé pour les espèces est-africaines exceptée *C. eugenioides* (rouge), rouge pour les espèces d'Afrique occidentale et centrale exceptées *C. stenophylla* (noir) et *C. kapakata* (saumon). Elle est rouge pour *C. sp. X*.

Notons qu'au plan morphologique les deux taxons de *C. liberica* sont caractérisés, pour *liberica* par une corolle 6-9mère, à tube très évasé à la gorge et des fruits généralement gros; pour *dewevrei* par une corolle 5-6mère, à tube peu évasé et des fruits de grosseur moyenne.

c) Phénologie

Chaque année deux grosses floraisons ont généralement lieu sur la station de Man, avant l'installation de la saison sèche début décembre, et au milieu de la saison sèche courant février. *C. canephora* et *C. congensis* fleurissent abondamment en décembre. Elles reflorissent avec toutes les autres espèces en février, aussi abondamment pour *C. canephora*, limité aux quelques pieds n'ayant que peu ou pas fleuri pour *C. congensis*. La phénologie a été observée à partir de déclenchements floraux de début mars qui correspondaient à la seconde floraison.

Les floraisons se déroulent du sixième au dixième jour après la pluie déclencheuse. La moitié des espèces fleurit surtout le sixième jour, *C. canephora* le septième, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* le septième et le huitième, surtout le huitième pour *C. kapakata* et *C. sp. X*; *C. eugenioides*, la plus tardive, fleurit du huitième au dixième jour (du dixième au treizième à 1100m d'altitude).

Les durées de fructification s'étalent entre 8 semaines et 14 mois. Elles ne dépassent pas 4 mois pour les quatre espèces est-africaines à fruits violet-foncés, les plus précoces étant *C. racemosa* et *C. sessiliflora* avec moins de 11 semaines. *C. eugenioides* fructifie en 8-9 mois. Pour les autres espèces les délais les plus courts sont de 6-7 mois pour *C. humilis* et de 8-9 mois pour *C. sp. X* ensuite la plus rapide. Les plus longs dépassent dix mois pour *C. liberica* et *C. congensis*. Notons que ces délais peuvent se trouver prolongés d'un mois si les floraisons ont lieu plus tôt en saison sèche par exemple vers la fin janvier.

d) Teneur en caféine

Les teneurs en caféine sont dans l'ensemble plus faibles chez les caféiers est-africains, elles varient de l'état de trace chez *C. pseudozanguebariae* (<0,02%) jusqu'à 1% chez *C. racemosa*. Elles sont comprises le plus souvent entre 1% et 2% chez les autres espèces, entre 1,4% et plus de 4% chez *C. canephora* espèce la plus riche en cet alcaloïde (Charrier et Berthaud, 1975; Clifford et coll., 1989; Hamon et coll., 1984; Lopes, 1973).

B / OBTENTION ET MULTIPLICATION DU MATERIEL VEGETAL

1) Croisements contrôlés

a) Choix des géniteurs

D'une façon générale lors du choix des géniteurs, en l'absence le plus souvent d'autres données, nous avons tenu compte des origines géographiques et privilégié les individus ou les clones d'après leur intensité de floraison et leur aspect végétatif général. Pour les matériels nouvellement introduits la rapidité de mise à fleur, d'avantage liée aux accélérations de végétation par greffage qu'à la précocité des géotypes, a joué un rôle important.

Au fur et à mesure de l'avancement de nos travaux nous avons tenu compte aussi des résultats d'hybridation, utilisant dans la mesure du possible les géniteurs et les espèces les plus féconds. Il en est découlé une limitation de la variabilité exploitée. Il en a été de même lorsque nous avons joué sur le sens des croisements, après que nous nous soyons rendu compte que certaines espèces ne donnaient pratiquement pas de descendance interspécifiques dans un des sens.

b) Réalisation des croisements

Nous avons utilisé les méthodes d'hybridation décrites dans la littérature (Sybenga, 1960 a; Capot, 1964; Charrier, 1978). Les fleurs sont castrées la veille ou l'avant veille de la floraison principale, les styles sont isolés du milieu extérieur par un manchon de tissu blanc ou de couleur claire à maille serrée; la pollinisation est effectuée le lendemain ou le surlendemain de la floraison; les manchons sont enlevés trois à quatre jours plus tard, les styles encore réceptifs sont supprimés.

Les hybridations sont réalisées sur les branches les plus florifères préalablement nettoyées des jeunes ovaires et des boutons floraux non déclenchés. Les techniques de castration sont liées à la structure florale des caféiers, la corolle soudée sur une partie de sa longueur forme un tube, les étamines en position exserte sont fixées à la gorge; la castration est acquise après rupture du tube et enlèvement de la corolle qui libère le style et les stigmates.

Les fleurs des géniteurs mâles sont prélevées la veille de la floraison et mises à s'épanouir. Le pollen est extrait au pinceau le jour de la floraison. Il est utilisé frais ou conservé entre deux floraisons jusqu'à deux mois à 4° C au fond de tubes à hémolyse placés dans une ambiance sèche sur silicagel. La pollinisation est effectuée au pinceau, le pollen frais étant le plus souvent dilué avec du talc.

c) Réussite des croisements

L'obtention d'hybrides entre espèces exprime d'une manière générale la compatibilité des génomes rapprochés à fonctionner ensembles. La réussite des croisements est estimée par le rendement en hybrides viables pour cent fleurs hybridées, paramètre synthétique qui ne permet pas de dissocier les causes de stérilité (incompatibilités prézygotique et postzygotique, inviabilité des jeunes plantules, stérilités intraspécifiques, ...).

Pour un croisement interspécifique donné entre une espèce prise comme parent femelle et une espèce prise comme parent mâle, nous faisons apparaître:

- le nombre de parents utilisés pour chacune d'elles;
- les nombres de croisements réalisés et de descendances obtenues;
- la distribution des rendements des croisements;
- le rendement maximal;
- les rendements moyens par rapport aux nombres de croisements et de descendances;
- les nombres de fleurs hybridées, de fruits récoltés, de graines semées et d'hybrides viables;
- le nombre moyen d'hybrides pour cent fleurs hybridées.

Les descendances relevant d'une combinaison interspécifique entre deux espèces sont présentées en plaçant en tête, le nom de l'espèce prise comme parent femelle quand le sens du croisement est pris en considération, et d'une manière générale celui de "l'espèce parent-femelle" ayant donné les meilleurs résultats lorsqu'on s'adresse à l'ensemble des hybrides obtenus entre les deux espèces.

2) Semis et cycles de génération

a) Semis

Après récolte des fruits à maturité et dépulpage, les graines sont démucilaginées par fermentation sous eau pendant 24 à 36 heures. Elles sont ensuite rincées et mises à sécher pour atteindre une teneur en eau de l'ordre de 40%. Pour homogénéiser les semis, elles peuvent être conservées jusqu'à quatre mois dans un conteneur isotherme autour de 18° C en humidité saturante, selon la méthode préconisée par Couturon (1980).

Les graines sont déparchées avant les semis qui sont effectués dans des bacs remplis de sciure de bois rouge décomposée, à l'air libre sous auvent. Les durées de germination varient entre 1 et 2 mois; les plantules sont repiquées en pot ou greffées à partir du stade "feuilles cotylédonnaires étalées".

b) Cycles de génération: le caféier plante pérenne arbustive

Dans des conditions naturelles de végétation sur la station de Man, les cycles de génération, observés de la fleur à la fleur, sont au moins de trois ans pour les matériels qui fructifient rapidement, au moins de quatre ans pour les autres.

Après les repiquages en pot, des délais de l'ordre de 8 à 10 mois en pépinière sont nécessaires pour que les plants atteignent une taille suffisante permettant leur transfert aux champs. Compte tenu des contraintes climatiques, les plantations doivent avoir lieu au début de la saison des pluies et au plus tard vers la mi-juillet. Dans ces conditions, les plantations sont effectuées près d'un an et demi après les floraisons pour les produits récoltés sur les matériels à fructification rapide, un an plus tard pour les autres. Les premières petites floraisons ont lieu 18 à 20 mois après les plantations, les travaux d'hybridation ne peuvent généralement être envisagés que l'année suivante.

3) Greffage

Le greffage est utilisé en routine, pour sauvegarder les jeunes plants et plantules chétifs ou à croissance lente provenant des hybridations, pour multiplier les hybrides peu nombreux dans certaines combinaisons interspécifiques, pour accélérer les cycles de génération. Les différentes techniques ont été décrites par Charrier (1978) à Madagascar et adaptées par Couturon (*C.p.*) aux conditions de Côte d'Ivoire.

Pour la sauvegarde et la multiplication des hybrides, le greffage est effectué sur des porte-greffes vigoureux de *C. canephora* issus de semis et dont la taille est adaptée à celle des greffons. Pour les accélérations de mise à fleur, le greffage est fait aux champs sur des rejets de vieilles souches de *C. canephora* ou d'hybrides Arabusta; cette technique nécessite le recépage préalable des souches 5 à 6 mois avant le greffage, et le tri des rejets; jusqu'à quatre génotypes sont greffés par souche. Dans tous les cas les greffons taillés en biseau sont insérés en fente sur le côté et ligaturés avec du raphia, le point de greffe est stratifié dans de la sciure décomposée gardée humide, sous châssis transparent en bac pour les porte-greffes en pot, sous manchon en plastique pour les rejets aux champs. Les greffes sont très ombragées au départ; le sevrage est effectué progressivement après que les tissus du greffon et du porte-greffe se soient soudés.

Deux points sont à remarquer en ce qui concerne l'accélération des cycles de génération.

Le greffage sur souches aux champs est une technique lourde qui ne peut être appliquée qu'à un effectif limité d'individus chaque année, au détriment de la variabilité si les combinaisons interspécifiques sont nombreuses.

Il a lieu en juillet et en novembre: ceci permet une accélération d'un an pour les matériels à cycle long, bien marquée au point de vue intensité de floraison pour les greffes de juillet, mais donne des résultats très contrastés pour ceux à cycle court qui, au mieux, ne peuvent être greffés qu'en novembre à un stade encore juvénile.

Les graines obtenues en quantité dans certains croisements ne germaient pas. Pour tenter de lever d'éventuels blocages de la part des tissus environnants, des greffages d'embryon ont été effectués. Les embryons prélevés dans des graines immatures sont excisés au niveau de la tigelle-radicule et insérés en fente latérale sur de jeunes plants selon la technique de Couturon et Berthaud (1979), puis traités comme les autres greffes en pot.

4) Polyploïdisation

Deux méthodes de duplication chromosomique par la colchicine ont été utilisées au départ sur les axes orthotropes de plants vigoureux. Après levée de la dominance apicale par décapitation, les bourgeons axillaires étaient traités soit avec une solution de colchicine à 2% (Berthou, 1975), soit au moyen d'une émulsion de colchicine à 2% et de lanoline (Noirot, 1978). La seconde méthode moins efficiente en Côte d'Ivoire a été abandonnée. Les rejets sont progressivement sélectionnés d'après l'intensité des caractères polyploïdes (feuilles plus épaisses, forme plus arrondie, épiderme plus granuleux, stomates moins nombreux par unité de surface,...).

La duplication chromosomique est surtout utilisée pour tenter de restaurer la fertilité des hybrides F1 diploïdes. Chez les espèces diploïdes elle permet d'effectuer des croisements au niveau tétraploïde.

B / ETUDE DU MATERIEL VEGETAL

1) Vigueur

Les études de vigueur ont surtout concerné les descendance de seconde génération. De telles études envisagées au niveau des hybrides F1 se sont révélées inexploitable du fait de leur obtention échelonnée dans le temps, des faibles effectifs ou de leur disparité, et du greffage d'une partie des matériels.

En pépinière, la vigueur des plants est déterminée dix mois après les repiquages d'après la hauteur, le diamètre au collet et le nombre de noeuds. Ces paramètres étant bien corrélés la vigueur est le plus souvent affichée par la hauteur.

En parcelle de comportement aux champs, la vigueur et l'activité morphogène sont estimées après un an et deux ans de plantation à partir de huit caractères:

- hauteur orthotrope HAUT;
- diamètre au collet DICO;
- nombre d'étages plagiotropes NPLA;
- plus grand rameau plagiotrope:
 - * niveau d'insertion:
 - noeud RGPL (après un an de plantation),
 - hauteur de la zone ramifiée CORT,
 - * rameau
 - longueur PLAL,
 - nombre de noeuds PLNO,
 - nombre de ramifications secondaires NSEC.

Plusieurs rapports en sont déduits:

- PLAL/PLNO ou ENPL longueur moyenne des entre-noeuds plagiotropes;
- CORT/PLAL ou RCOP rapport des croissances orthotrope et plagiotrope;
- NSEC/PLNO ou TSEC taux de ramification secondaire.

2) Comportement méiotique

Après une période sèche d'au moins 2 à 3 semaines, une pluie de 5mm est suffisante pour déclencher la sporogénèse et la floraison des boutons floraux ayant atteint le stade "pause florale". Des résultats équivalents sont obtenus artificiellement en bassinant à douze heures d'intervalle deux fois 60 litres d'eau sur les arbres à déclencher.

Dans des conditions normales pour la station de Man, la méiose se déroule selon les matériels entre 24 et 60 heures après la pluie déclencheuse. Pour *C. canephora* par exemple, le stade métaphase 1 a généralement lieu entre 38 et 40 heures. Des accélérations ou des retards de l'ordre d'une douzaine d'heures ont toutefois été observés à la suite de températures nocturnes respectivement supérieures à 28° C et inférieures à 16° C.

Les prélèvements méiotiques sont effectués toutes les heures, les étamines sont extraites des boutons floraux et immergées dans le fixateur. Les stades sont contrôlés au fur et à mesure sur quelques génotypes par type de combinaison hybride, et récoltés sur un maximum de plants pour chacune d'elles, de la métaphase 1 jusqu'au stade tétrade.

Les techniques sont adaptées de Kammacher et Capot (1972). Les étamines sont plongées dans du fixateur de Carnoy (6 volumes d'éthanol absolu + 3 volumes de chlorophorme + 1 volume d'acide acétique glacial) et accumulées au réfrigérateur à 4° C. Contrairement à ces auteurs, nous n'ajoutons pas d'hydrate de chloral, ce produit censé faciliter la dispersion des figures chromosomiques en métaphase 1, s'est révélé favoriser des associations secondaires entre bivalents (Louarn, 1976). La conservation des étamines se fait dans le fixateur à 4° C; le fixateur est renouvelé après 1 à 2 jours de fixation.

La coloration des chromosomes des cellules mères du pollen est effectuée après écrasement des anthères dans un mélange de carmin acétique de Belling et d'hématoxyline ferrique en solution acétique préparée selon la technique d'Henderson et Lu (1968). La différenciation des chromosomes est assurée par chauffage rapide sur une lampe à alcool. L'étalement des chromosomes est obtenu par une forte pression sur la lamelle, les observations sont faites immédiatement sans recours à des montages permanents. Les lamelles lutées avec du verni incolore permettent une exploitation d'une dizaine de jours entrecoupée de passages au réfrigérateur.

3) Fertilité

a) Viabilité du pollen

Traditionnellement la valeur de la composante mâle de la fertilité est exprimée par la viabilité des gamétophytes. Différentes techniques d'estimations ont été comparées par Grassias (1980) sur des hybrides Arabusta, deux tests de coloration des constituants cytoplasmiques (carmin acétique, colorant d'Alexander), un test de coloration vitale (sel de tétrazolium) et un test de germination in vitro sur agar. Les colorations par le carmin acétique et les sels de tétrazolium donnent des résultats assez similaires entre eux, plus élevés mais hautement corrélés avec ceux du test de germination. L'auteur trouve là des arguments pour appliquer en routine la méthode de coloration au carmin acétique, beaucoup plus simple d'emploi et utilisée par les autres auteurs travaillant sur les caféiers.

Pour les études de viabilité pollinique nous avons repris ici la coloration par le carmin acétique que nous avons déjà utilisée à Madagascar (Louarn, 1976). Avec cette technique quatre types principaux de grains de pollen peuvent être observés selon que le cytoplasme est homogène, granuleux, vésiculé à vacuolisé, ou inexistant. Par référence aux espèces sont considérés comme viables chez les hybrides, les grains de pollen dont le cytoplasme est coloré de façon dense et homogène ou présente de légères granulations non vésicules.

Techniquement les fleurs sont récoltées au stade "chandelle" et isolées la veille de la floraison. Après l'épanouissement elles peuvent être conservées à 4° C pendant une semaine.

Le pollen est extrait des étamines en les touillant dans une goutte de carmin acétique de Belling à 2%. Les pourcentages de grains de pollen viables sont déterminés par fleur sur 50 ou 100 grains, à raison de trois fleurs par individu pour une floraison.

Nous remarquerons que les conditions climatiques défavorables au moment des floraisons de décembre (déclenchement floral limite suivi d'une faible hygrométrie conjuguée par de basses températures), ou précédant celles de février-mars (déclenchement limite succédant à une sécheresse prolongée), ne nous ont pas permis de tirer un plein parti des trois dernières campagnes. Ces aléas qui se traduisaient par l'atrophie plus ou moins marquée des fleurs pour certains types de combinaisons interspécifiques, nous ont amené à ne prendre en considération dans ce cas pour un type donné que la floraison pour laquelle nous avons obtenu globalement les valeurs les plus élevées.

b) Fertilité femelle

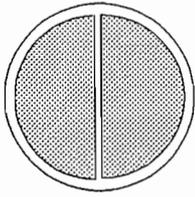
b1) Fructification chez les caféiers

Après la fécondation trois périodes sont généralement relevées dans le développement des fruits : une période dite de repos au cours de laquelle la taille des ovaires ne varie pratiquement pas; une période de croissance rapide conduisant aux fruits, la nouaison; une période de croissance lente correspondant à la maturation.

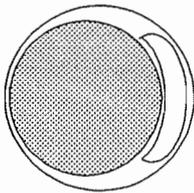
Par référence aux études effectuées chez *C. arabica* (Mendes, 1941, cité par Sybenga, 1960 a), on peut considérer que la période de repos et la nouaison qui durent chacune près de deux mois chez cette espèce, correspondent pour l'essentiel à un développement lent et régulier de l'albumen par multiplication cellulaire (16 cellules à 45 jours, de 44 à 120 au bout de 60 jours). Les effets de cette multiplication se font surtout sentir au moment de la nouaison, relayés à la fin du stade par un début de croissance des cellules. La maturation est marquée par l'arrêt de croissance des cellules de l'albumen et l'accumulation de réserves à leur niveau. Le développement des embryons commence avec la nouaison et déborde assez largement sur la période de maturation; les embryons sont bien visibles deux mois avant la maturité des fruits qui intervient sept à huit mois après l'anthèse chez *C. arabica*.

Les ovaires de caféier renferment normalement deux ovules séparés. Après la fécondation le développement des albumens est susceptible de donner des fruits à deux loges renfermant chacune une graine. La stérilité des ovules, un défaut de pollinisation ou un avortement très précoce des jeunes albumens entraînent une atrophie des loges appelées dans ce cas "écailles". La dégénérescence des jeunes albumens vers la fin de la nouaison des fruits

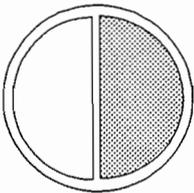
Types de fruits



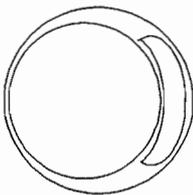
A deux loges pleines



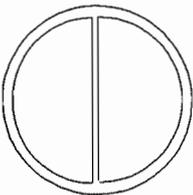
B une loge pleine + une écaille (caracol)



C une loge pleine + une loge vide



D une loge vide + une écaille



E deux loges vides

Paramètres de fertilité

$$\text{CREM} = (2A + B + C) / (\text{Nb de fruits})$$

$$\text{FECA} = (B + D) / (\text{Nb de fruits})$$

$$\text{TVID} = (C + D + 2E) / (2(A + C + E) + B + D)$$

$$\text{TCAR} = B / (2A + B + C)$$

$$\text{TFT} = (\text{Nb de fruits}) / (\text{Nb de fleurs})$$

$$\text{TUOV} = (2A + B + C) / (2 \text{ Nb de fleurs})$$

ou par défaut d'accumulation de réserves, conduit à des loges de taille à peu près normale mais vides.

Bien avant la maturité cinq catégories de fruits sont présentes sur les branches (tab. 4). Elles sont déterminées par tranchage après que l'albumen des graines soit devenu pâteux. Pour reprendre la terminologie de de Reffye (1974) les fruits sont dits de type:

- A avec deux graines normales (2 loges);
- B avec une graine "caracoli" et une écaille (1 loge);
- C avec une graine normale et une loge vide (2 loges);
- D avec une loge vide et une écaille;
- E avec deux loges vides.

Une sixième catégorie (F) avec deux écailles est susceptible d'être rencontrée. Les ovaire-fruits de ce type ne grandissent pas et chutent en général avant ou pendant la nouaison; ils peuvent résulter d'une double stérilité mais sans qu'on puisse vraiment les distinguer de ceux avortant plus ou moins tard pour des raisons considérées chez les espèces comme étant d'ordre physiologique. (Par chute physiologique on sous-entend une certaine inaptitude de l'individu à porter autant de fruits qu'il a eu de fleurs, cette inaptitude pouvant varier avec les conditions du milieu).

Les effectifs des fruits de type D et E sont parfois perturbés: des carences physiologiques tardives après la nouaison peuvent en augmenter le nombre, des maturations plus précoces en entraîner la chute. Le tranchage des fruits avant maturité limite le dernier risque.

b2) Base bibliographique des méthodes d'estimation de la fertilité femelle

L'existence des grains caracoli, des écailles et des loges vides est connue depuis le début du siècle (Cramer, 1957; Sybenga, 1960 a). Bien que ces anomalies aient été assez rapidement associées à la stérilité partielle des hybrides interspécifiques, leur utilisation pour étudier la fertilité est récente et a surtout été développée chez les hybrides tétraploïdes Arabusta (*C. arabica* x *C. canephora* 4x).

L'étude de la fertilité femelle nécessite des effectifs importants, des productions de fruits conséquentes et une large étendue de variation des paramètres. De ce point de vue Capot (1972, 1973), avec les hybrides Arabusta, a sans doute été le premier à disposer de "populations" se prêtant favorablement à une telle étude chez les caféiers. A partir des cinq

classes de fruits définies ci-dessus cet auteur détermine les taux de grains caracolis et de loges vides et s'en sert pour estimer la fertilité de ses hybrides.

De Reffye (1974) assimile la fertilité à l'aptitude d'un ovule à donner une graine. Disposant du matériel Arabusta cet auteur entreprend l'analyse quantitative des différentes catégories de fruits. Il en déduit un modèle de formation des fruits et des graines s'appuyant sur la loi binomiale. Les deux ovules d'un ovaire sont considérés comme génétiquement indépendants (produits de la recombinaison méiotique), mais couplés au plan physiologique (portés par un même pédoncule). Deux paramètres de fertilité sont définis, P1 le taux d'apparition d'un jeune albumen à partir d'un ovule, et P2 le taux d'apparition d'une graine à partir du jeune albumen; $(1-P1)$ conduit à une écaille, $(1-P2)$ à une loge vide. D'après l'étude effectuée au niveau d'un clone, les deux paramètres pourraient être considérés comme des caractéristiques des individus. En l'absence de déviations d'ordre physiologique, la fertilité d'un individu serait égale au produit $P1 \times P2$.

Grassias (1980) aborde elle aussi la fertilité ovulaire des Arabusta et s'appuie sur les pourcentages des différentes catégories de fruits des individus. Sans formuler d'hypothèses préalables sur les distributions de ces paramètres, elle les soumet à des analyses en composantes principales. Elle met en évidence que les deux premiers axes des analyses expriment des significations biologiques différentes. Un axe serait en relation avec la fertilité gamétique femelle, le second exprimerait la fertilité zygotique qu'elle soit d'origine génétique ou physiologique.

Le Pierres et Charmetant (1985) cherchant à relier la production et la fertilité des Arabusta analysent trois paramètres, le pourcentage d'écailles dans les fruits, le taux de graines caracoli et le taux de loges vides. La notion de remplissage des fruits est avancée au sens large sans être prolongée par un paramètre.

Louarn (1987) introduit le coefficient de remplissage des fruits comme paramètre synthétique pour présenter la fertilité des hybrides interspécifiques diploïdes. Ce coefficient qui est défini ci-dessous, est repris par Yapo (1987) chez les hybrides Arabusta.

b3) Position adoptée

La détermination de la fertilité femelle a été effectuée pour chaque type de plantes, espèce ou combinaison hybride, sur des fructifications provenant de fécondations libres d'individus en condition d'interpollinisation prépondérante. En particulier les espèces n'étaient pas représentées dans les parcelles de comportement des hybrides. En fait par ce moyen on ne peut vraiment étudier que la fertilité femelle des combinaisons hybrides ayant des effectifs importants et présentant des viabilités polliniques assez élevées. Il est possible que des

pollinisations forcées par des mélanges de pollen aient pu ponctuellement déboucher sur de meilleurs résultats, mais cette procédure ne se prêtait pas à étudier des effectifs importants.

La fertilité est décrite à l'aide de six paramètres directement appréciables: le coefficient de remplissage des fruits CREM, le taux de fruits à une écaille FECA, le taux de loges vides TVID, le taux de graines caracoli TCAR, le taux de fructification TFT et le taux d'utilisation des ovules TUOV. Ces paramètres sont déterminés après récolte et tranchage des fruits immatures sur la base des cinq classes de fruits définies ci-dessus. Les quatre premiers ne font pas intervenir le nombre de fleurs présentes au départ (tab. 4):

- CREM est le rapport du nombre de graines au nombre de fruits, c'est un paramètre de fertilité synthétique qui ne tient pas compte des causes de stérilité. Lorsque les conditions sont optimales, il doit être proche de 2 chez les caféiers susceptibles d'exprimer une fertilité presque complète. Par comparaison les deux paramètres suivants sont des indices de stérilité permettant de préciser CREM;
- FECA est le rapport du nombre d'écailles au nombre de fruits. Il est tributaire de bonnes conditions de pollinisation; dans ce cas il fournit une représentation globale de la stérilité des mégaspores et des sacs embryonnaires (stérilité gamétique), de la stérilité des ovules fécondés et des jeunes albumens (stérilité zygotique précoce);
- TVID est le rapport du nombre de loges vides au nombre de loges total; il donne une représentation de l'avortement tardif des albumens, c'est pour l'essentiel un indice de stérilité zygotique (tardif), il peut être perturbé par des dégénérescences physiologiques tardives;
- TCAR est le rapport du nombre de graines caracoli, c'est à dire du nombre de graines ovoïdes issues de fruits uniloculés, au nombre total de graines; il s'agit d'un paramètre agronomique qui au niveau des graines après traitement des récoltes permet d'avoir une estimation des proportions d'écailles dans les fruits;
- TFT est le rapport du nombre de fruits au nombre de fleurs, ce paramètre est très sensible aux chutes d'ovaires et de fruits (chutes physiologiques et traumatismes au moment des comptages de fleurs surtout);
- TUOV est le rapport du nombre de graines au nombre d'ovules; c'est le paramètre de fertilité globale, il est particulièrement sensible à toutes les causes de stérilité d'ordre physiologique.

Pour étudier la diversité des situations rencontrées au niveau de la fertilité femelle des hybrides entre espèces diploïdes, nous avons choisi l'approche de Grassias (1980). Nous venons de voir qu'elle consiste à soumettre les proportions relatives des différentes catégories de fruits à des analyses en composantes principales, sans faire d'hypothèses préalables sur leurs distributions. Comme le préconise Noirot (1990) d'une manière générale, des variables supplémentaires ont été introduites dans toutes ces analyses pour aider à la compréhension des facteurs principaux. Nous avons retenus pour cela les paramètres directs CREM, FECA et TVID, qui nous paraissent les plus adaptés pour décrire la fertilité.

Notons qu'en complément de ces approches nous avons aussi recherché si le modèle de formation des fruits et des grains de de Reffye (1974) pouvait s'appliquer à certains de nos matériels.

4) Traitement des données

Les analyses statistiques, tant classiques à une et deux dimensions que multivariées, ont été effectuées au moyen du logiciel NDMS (Noirot, c.p.). Pour l'analyse inférentielle classique nous avons adopté l'approche pragmatique de Noirot (1990) qui consiste à privilégier la valeur relative d'un effet plutôt que son niveau de signification.

DEUXIEME PARTIE :

OBTENTION DES HYBRIDES INTERSPECIFIQUES F1

D'après Grant (1981), les mécanismes d'isolement qui préviennent ou limitent l'hybridation et l'échange de gènes entre espèces peuvent être ramenés à trois types principaux qualifiés de géographique, écologique et reproducteur (tab. 5). Les deux premiers types sont liés à des habitats et/ou des adaptations différents. Le troisième regroupe les mécanismes impliquant les différences de modalités de reproduction des espèces et la fertilité de leurs relations. Selon le niveau des blocages, les facteurs d'isolement reproducteur sont dits externes lorsqu'ils interviennent avant la phase de germination du pollen sur les styles (décalages de floraison, autofertilité du parent femelle,...), internes au delà.

Chez les caféiers, l'existence de populations multispécifiques ou la contiguïté des espèces dans les mêmes forêts est rapportée par de nombreux auteurs (Thomas, 1944; Charrier, 1978; Berthaud, 1986; Anthony, 1992). Dans aucun cas la présence d'hybrides interspécifiques n'est signalée. Exceptionnellement de tels hybrides ont été trouvés à partir de lots de graines ou de plantules récoltés en forêt (Berthaud, c. p.; Anthony, 1992), leur absence in situ donne une idée de l'efficacité des barrières reproductives entre espèces à l'état spontané.

Le regroupement des espèces en collection permet de surmonter l'isolement géographique, leur greffage sur des porte-greffes adaptés aux conditions locales atténue dans une certaine mesure les différences d'adaptation. Nombre de combinaisons interspécifiques semblent pouvoir être obtenues naturellement dans un tel contexte, mais elles restent potentiellement limitées par les barrières reproductives externes (Cramer, 1957; Charrier, 1978). Sans négliger les informations que peut fournir l'hybridation naturelle, nous avons basé notre étude sur les croisements contrôlés.

Dans un premier chapitre nous présentons les résultats des croisements par espèce. Ces résultats sont repris puis discutés en terme de tentatives de combinaisons interspécifiques dans deux autres chapitres. Les comparaisons sont effectuées en tenant compte de l'origine géographique des espèces et des spécificités de *C. kapakata* et de *C. sp. X*. Les comportements en croisements des deux taxons de *C. liberica* étant très différents, leurs résultats sont individualisés; ils sont affichés par leur identificateur (*liberica* = LIB, *dewevrei* = DEW).

Tableau 6 : Tentatives d'hybridation entre les douze espèces de caféiers africains diploïdes : récapitulation par espèce et selon le sens du croisement.

	Identificateurs	Parent femelle			Parent mâle		
		Nb comb. intersp. tentées	Nb croisements	Nb fleurs	Nb comb. intersp. tentées	Nb croisements	Nb fleurs
<i>C. canephora</i>	CAN	11	380	92433	11	522	110643
<i>C. congensis</i>	CON	10	100	20168	9	347	65070
<i>C. eugenioides</i>	EUG	10	304	53059	9	185	41667
<i>C. humilis</i>	HUM	3	12	1445	4	35	4755
<i>C. kapakata</i>	KAP	8	23	2762	7	25	4583
<i>C. liberica</i>		9			11		
- <i>liberica</i>	LIB	7	249	44204	9	95	26153
- <i>dewevrei</i>	DEW	9	318	77972	11	168	54957
<i>C. pseudozanguebariae</i>	PSE	10	103	17059	6	50	10189
<i>C. racemosa</i>	RAC	9	82	41647	7	37	8187
<i>C. salvatrix</i>	SAL	3	3	475	9	21	3621
<i>C. sessiliflora</i>	SES	11	100	18564	6	69	15131
<i>C. stenophylla</i>	STE	6	66	14852	9	137	29621
<i>C. sp. X</i>	SPX	6	12	1630	8	61	11693

Tableau 7 : Réussite des croisements entre les douze espèces de caféiers africains diploïdes en distinguant les deux variétés de *C. liberica*, ND/NC : rdt moy - rdt max.

Taxons de l'ouest et du centre							Taxons de l'est					Autres	
mâl.	CAN	CON	HUM	LIB	DEW	STE	EUG	PSE	RAC	SAL	SES	KAP	SPX
fem.													
CAN	-	112/132 27,5-114	0/10	12/49 0,7-10	18/45 2,2-27	2/27 0,2-3	13/65 1,9-50	2/8 0,12-1	0/10	2/3 10,1-26	0/12	2/5 1,8-5	5/14 2,1-19
CON	12/17 19,0-75	-	1/4 1,0-4	2/5 5,8-15	17/22 12,2-44	3/13 0,6-4	9/20 1,6-7		0/4	1/2 1,3-3	0/4	0/2	2/7 1,4-5
HUM	3/5 1,9-8		-	3/3 1,9-3	1/3 0,6-2	1/1 25,2							
LIB	81/131 8,2-54	21/40 5,2-32	0/10	-	(3/11) 7,7-46	14/31 11,1-113	12/21 10,2-49		0/2				0/14
DEW	9/177 0,05-2	4/52 0,13-2	0/7	(6/9) 3,7-13	-	13/20 2,9-15	14/41 0,6-4	0/3	0/7		0/2		0/9
STE	2/25 0,09-1	1/7 0,16-1		13/21 7,9-46	4/5 1,6-5	-			0/4	0/1			0/3
EUG	59/126 0,8-6	28/68 1,4-16		2/2 6,1-9	47/49 13,4-63	15/19 9,6-59	-	8/8 7,9-19	0/4	3/3 6,1-7	0/10	7/7 25,1-58	8/8 25,8-62
PSE	7/15 0,9-5	2/14 0,3-3		1/2 0,6-1	5/5 18,8-64	2/9 1,3-10	6/9 4,3-23	-	0/4	5/5 30,0-62	0/33	3/5 5,3-12	0/2
RAC	5/12 0,7-5	2/3 0,7-1		0/8	1/21 0,01-0,3	0/1	0/17	5/10 2,7-15	-	0/1	7/8 9,8-37	0/1	
SAL	0/1				0/1		0/1			-			
SES	5/5 5,8-18	13/26 5,3-37	1/4 0,8-3	1/3 0,5-2	5/13 0,8-2	2/14 0,07-1	3/3 11,7-22	8/20 1,1-7	2/2 87,2-95	0/3	-	1/4 9,2-37	1/3 1,3-4
KAP	1/6 0,6-4	3/3 8,6-11			0/3 *	0/2	5/5 26,2-41	0/1 **		2/2 7,1-13			1/1 18
SPX	0/2	2/2 0,9-1		0/2	0/1		3/3 11,7-15			1/1 26,2		1/1 6,6	

ND : nombre de descendances obtenues

NC : nombre de croisements réalisés

rdt moy - rdt max : rendement moyen et maximum

* Des hybrides ont été obtenus après pollinisation extensive.

** Des hybrides ont été trouvés dans des semis.

CHAPITRE 1 / REUSSITE DES CROISEMENTS PAR ESPECE

Après avoir donné un aperçu des travaux d'hybridation entrepris, nous récapitulons les résultats des croisements interspécifiques réalisés sur chacune des espèces prise comme parent femelle. Un premier bilan permet d'estimer l'aptitude des espèces à donner des descendance interspécifiques. Les résultats des tentatives d'hybridation entre *C. canephora* et *C. congensis* nous ont été communiqués par Berthaud (c. p.), ceux de la combinaison *C. sessiliflora* x *C. pseudozanguebariae* viennent d'Anthony (1992 et c.p.).

A / ETENDUE DU PROGRAMME D'HYBRIDATION

Si l'on ne tient pas compte du sens des croisements, il y a 66 combinaisons interspécifiques possibles entre les douze espèces. 59 ont été tentées dont 37 dans les deux sens. Le sens étant considéré, la moitié des tentatives reposent sur au moins sept croisements et sur plus de cent pour les combinaisons les plus travaillées. Au total 1.752 croisements ont été réalisés pour l'obtention des hybrides F1 diploïdes, ils concernent plus de 380.000 fleurs.

Le tableau 6 récapitule les tentatives d'hybridations effectuées avec chaque taxon pris comme parent femelle et parent mâle. Les travaux les plus nombreux impliquent l'espèce cultivée *C. canephora*: toutes les combinaisons possibles ont été tentées et elles représentent la moitié des croisements. *C. liberica*, *C. eugenioides* et *C. congensis* sont ensuite les plus utilisées. Dans l'ensemble 60% des croisements ont été effectués entre ces quatre espèces. A l'opposé nous trouvons *C. humilis*, *C. salvatrix* et *C. kapakata*, qui interviennent chacune dans moins de 3% des croisements.

B / BILAN

Les résultats des croisements sont donnés pour chaque espèce prise comme parent femelle annexe (A1 à A12). Le bilan présenté ici concerne 112 tentatives d'hybridation interspécifique déterminées en tenant compte du sens du croisement et de la distinction entre les deux taxons de *C. liberica*.

Sur les 112 tentatives d'hybridation interspécifique (tab. 7):

- 75 ont réussi. Parmi elles, 38 combinaisons, soit la moitié, sont représentées par une à trois descendance, 17 en ont de quatre à huit; pour les autres, les plus nombreuses sont dans l'ordre: *C. canephora* x *C. congensis* avec plus d'une centaine de descendance, LIB

Tableau 8 : Distribution des rendements des croisements pour quatre combinaisons interspécifiques et chez *C. canephora* (rendement en hybrides pour 100 fleurs).

	CAN x CON	LIB x CAN	EUG x DEW	SES x CON	CAN x CAN
Rendements					
0	20	50	2	13	6
Σ - 4,9	17	30	16	9	-
5 - 9,9	14	14	10	-	3
10 - 19,9	20	17	8	-	7
20 - 29,9	13	8	6	2	5
30 - 39,9	11	7	4	2	7
40 - 49,9	8	2	2	-	6
50 - 59,9	7	3	-	-	9
60 - 69,9	7	-	1	-	4
70 - 99,9	13	-	-	-	13
≥ 100	2	-	-	-	4
TOTAL	132	131	49	26	64
rend. max *	114,0	54,1	63,1	36,6	133,3
rend. moy.	27,5	8,2	13,4	5,3	47,6

* Il y a deux ovules par fleur.

x *C. canephora* (81), *C. eugenioides* x *C. canephora* (59) et *C. eugenioides* x DEW (47); on passe ensuite à moins de trente descendances;

- 37 se sont révélées stériles. Si dans deux tiers des cas moins de cinq croisements ont été réalisés, rendant les résultats peu significatifs, la stérilité est établie sur la base d'une quarantaine de croisements pour *C. pseudozanguebariae* x *C. sessiliflora*, d'une vingtaine pour *C. racemosa* x *C. eugenioides*.

Dans l'ensemble la moitié des tentatives d'hybridation portant sur moins de cinq croisements ont échoué, contre un quart entre cinq et quinze, et seulement le treizième au dessus. Dans certains cas "l'acharnement pollinisateur" a permis d'aboutir: la réussite des combinaisons *C. racemosa* x DEW (2 hybrides pour 19.000 fleurs) et DEW x *C. canephora* (9 descendances pour 177 croisements) est de ce point de vue exemplaire. Loin de ces extrêmes, des hybrides avec *C. pseudozanguebariae* (naturels) et DEW (après pollinisation extensive) ont été trouvés dans les semis de *C. kapakata* alors que les quelques croisements contrôlés par ces deux taxons n'avaient rien donné. Ces éléments suggèrent qu'une des premières causes d'échec découle dans nos conditions d'un trop petit nombre de croisements.

Pour une tentative d'hybridation interspécifique donnée entre deux espèces, la réussite des croisements varie en général de façon importante. Le tableau 8 donne un aperçu des distributions des rendements pour quelques combinaisons parmi les plus travaillées et à rendement maximal élevé (*C. canephora* x *C. congensis* 0 à 1,1 hybride par fleur, *C. eugenioides* x DEW 0 à 0,6). Les larges étendues de variation se retrouvent au niveau intraspécifique chez *C. canephora* (0 à 1,3); elles ne relèvent donc pas exclusivement du domaine de l'hybridation interspécifique. Elles peuvent tenir aussi bien aux conditions techniques de réalisation des croisements (traumatismes au moment des castrations, mauvaise viabilité du pollen), aux effets du milieu en particulier climatiques (époques de floraison, stress hydrique) qu'aux géniteurs utilisés.

Bien que nous n'ayons pas cherché à mettre en évidence les parts de variation attribuables à ces différents facteurs (la plupart des croisements n'ont pas été répétés) nos résultats suggèrent des effets:

- "viabilité du pollen" chez *C. canephora* x *C. congensis*, LIB x *C. congensis*;
- "climatiques" pour certains croisements sur des géniteurs *C. canephora*, *C. congensis* et LIB pris comme parents femelles;
- "géniteurs femelle" chez *C. canephora* x DEW, LIB x *C. canephora*.

En dehors de ces facteurs d'ordre général pouvant jouer sur la réussite des croisements, certaines situations semblent relever de la différenciation entre espèces. Elles mettent en évidence différents niveaux d'incompatibilité prézygotique ou postzygotique et se traduisent par:

- l'absence ou la quasi absence de fruits dans les croisements sur DEW;
- des fruits vides ou ne renfermant que des graines malformées, inviabilés dans la plupart des croisements où *C. racemosa* et *C. sessiliflora* sont utilisés comme parent mâle;
- le défaut de germination des graines (*C. racemosa* x *C. eugenioides*) ou des taux de germination très faibles (*C. eugenioides* croisé par *C. canephora* ou *C. congensis*);
- l'arrêt précoce du développement (LIB x *C. sp. X*);
- le nanisme ou le blocage de végétation des jeunes plantules (les deux sens de croisement entre *C. kapakata* et *C. sp. X*).

Compte tenu des multiples facteurs de variation, nous limiterons l'interprétation de la réussite des croisements à quelques constatations reposant surtout sur les rendements maximums relevés pour chaque combinaison interspécifique. Pour une combinaison donnée, le rendement maximum observé fournit une estimation de l'optimum pouvant être obtenu dans nos conditions expérimentales.

C / EFFET DU SENS DU CROISEMENT

1) Taxons pris comme parent femelle

Utilisés comme parent femelle, douze des treize taxons ont donné des descendance interspécifiques avec des succès variés. Le treizième, *C. salvatrix*, ne peut être pris en considération du fait que la population introduite du Brésil s'est révélée stérile dans les conditions de Côte d'Ivoire.

C. sessiliflora avec onze combinaisons réalisées sur douze tentées est le taxon qui semble le plus réceptif aux pollens étrangers. Les résultats sont ici d'autant plus remarquables qu'ils reposent en majorité sur de petits nombres de croisements et que la combinaison ayant échoué, avec *C. salvatrix*, tentée seulement trois fois ne semble pas hors de portée.

C. eugenioides et *C. canephora* viennent ensuite avec neuf combinaisons réussies pour respectivement onze et douze tentées. Les deux espèces ont été hybridées avec les mêmes partenaires. *C. eugenioides* montre une plus grande régularité d'obtention des descendance et des rendements en moyenne nettement plus élevés.

Huit combinaisons sur onze ont été réussies sur *C. congensis* et *C. pseudozanguebariae*. Dans l'ensemble *C. congensis* a un comportement assez semblable à celui de *C. canephora*.

Sur les autres taxons quatre ou cinq combinaisons ont pu être réalisées. Globalement LIB a donné les meilleurs rendements. Quoique très peu travaillés, *C. humilis*, *C. kapakata* et *C. sp. X* donnent des résultats prometteurs, surtout *C. kapakata* avec lequel deux combinaisons ont par ailleurs été trouvées hors croisements contrôlés. A l'opposé, DEW abondamment utilisé paraît être le taxon le plus réfractaire à l'hybridation interspécifique, quatre tentatives sur neuf ont réussi et avec de très faibles rendements. On retrouve des situations approchantes avec *C. racemosa* et *C. stenophylla*.

Les meilleurs rendements atteignent un hybride par fleur pour les parent-femelles *C. canephora* (1,1), LIB (1,1) et *C. sessiliflora* (0,95) contre 0,15 pour DEW le moins bien placé. A l'exception de *C. eugenioides* et *C. pseudozanguebariae*, ils sont obtenus dans des combinaisons impliquant des espèces de la même zone géographique, par exemple *C. canephora* x *C. congensis* ou *C. sessiliflora* x *C. racemosa*.

Pour un même taxon, de hauts rendements peuvent être trouvés dans plusieurs combinaisons, chez *C. eugenioides* par exemple où les maximums sont de l'ordre de 60% pour quatre combinaisons, ou encore chez LIB où tous les maximums sont supérieurs à 30%.

Nous remarquerons les comportements opposés des deux taxons de *C. liberica*. Les mauvais résultats en croisement trouvés pour DEW (0,15 hyb/fl), associés à de très faibles production de fruits, pourraient être liés à des problèmes d'incompatibilité prézygotique ou postzygotique précoce.

Dans l'ensemble les différences de comportement montrées par DEW, *C. racemosa*, *C. eugenioides* et *C. sessiliflora* suggèrent que les taxons utilisés comme parent femelle n'ont pas les mêmes aptitudes pour donner des descendance interspécifiques.

2) Taxons pris comme parent mâle

Utilisés comme parent mâle tous les taxons ont donné des descendance interspécifiques.

Les plus représentés sont *C. canephora* et *C. congensis*, parties prenantes dans dix combinaisons, suivis par *C. eugenioides*, les deux variétés de *C. liberica* et *C. stenophylla* impliqués chacun sept à huit fois. Bien que femelle stérile *C. salvatrix* s'est révélé un pollinisateur efficace avec six combinaisons réussies sur neuf tentées.

Tableau 9 : Réussite des combinaisons entre les treize taxons : rendement maximum (en hybrides pour 100 fleurs) selon le sens du croisement. A chaque case correspond une combinaison, la diagonale délimite les deux sens du croisement, un taxon placé en ligne ou colonne intervient comme parent femelle devant la diagonale, comme parent mâle derrière.

	Autres		Afrique de l'Est					Afrique occidentale et centrale				
	SPX	KAP	SES	SAL	RAC	PSE	EUG	STE	DEW	LIB	HUM	CON
CAN	0	4	18	0	5	5	6	1,2	2	54	8	75
CON	19	5	0	26	0	0,7	50	3	27	10	0	114
HUM	5	1,0	11	37	0	1,0	3	16	1,1	2	32	
LIB				3				4	44	15	4	
DEW				3				25	2	3	0	
STE				1,6				9	46	13		
EUG	0	0		0	0	1,2	9	46	13			
PSE	0	0	0*	6	0	0,3	64	63	5			
RAC	0			0	0	0	4	15				
SAL	0			0,5			10	59				
SES	0			0	0							
KAP	15	41	22	0	0	0	23					
	62	58	0	7	0	0	18					
	0	12	0	7	0	15						
		0**		0								
			95									
			37	0								
	26	13	0									
	4	37										
	7											
	18											

* Des hybrides ont été obtenus à la suite de pollinisations extensives.

** Des hybrides naturels ont été trouvés dans des semis.

Les moins bien placés sont *C. racemosa* et *C. sessiliflora* qui pris comme parent mâle n'ont donné aucune descendance sauf entre eux. *C. humilis* peu utilisé n'a été efficace que sur *C. congensis* et *C. sessiliflora*.

La plupart des tentatives d'hybridation avortées avec *C. racemosa* et *C. sessiliflora* (7 et 5 respectivement) ne portent que sur un nombre limité de croisements. Au plan individuel les stérilités sont donc peu significatives. Il n'en va pas de même si on considère l'ensemble des croisements effectués avec le pollen de chacune de ces espèces. Les échecs répétés joints à la mauvaise qualité des fructifications pourraient traduire un mode de différenciation particulier. C'est d'autant plus frappant au niveau de *C. sessiliflora* que les croisements réciproques donnent des descendance.

D'une manière générale, les taxons semblent avoir des comportements différents selon qu'ils sont pris comme parent mâle ou comme parent femelle. En dehors de *C. salvatrix*, les cas extrêmes sont représentés par DEW qui se révèle être un piètre parent femelle mais un bon pollinisateur, et *C. sessiliflora* avec lequel la situation est inversée.

CHAPITRE 2 / REUSSITE DES COMBINAISONS INTERSPECIFIQUES

Nous dressons ici le bilan des tentatives de combinaisons interspécifiques indépendamment du sens des croisements. Les hybrides n'ayant d'intérêt que dans la mesure où ils peuvent être étudiés, nous donnerons quelques éléments sur leur vigueur et leur développement en fin de chapitre.

A / BILAN

Indépendamment du sens des croisements et sur la base de treize taxons, 55 types d'hybrides, y compris la combinaison entre les deux variétés de *C. liberica*, ont été obtenus dont 22 sont représentés par les deux sens. Les résultats sont présentés dans le tableau 9. Les affinités entre taxons sont déterminées en tenant compte de la réussite des croisements dans les deux sens et, pour chaque taxon pris comme parent femelle, du classement des rendements maximums.

1) Les croisements entre taxons d'Afrique occidentale et centrale

Toutes les combinaisons ont été obtenues, dans les deux sens de croisements entre *C. canephora*, *C. congensis*, les deux taxons de *C. liberica* et *C. stenophylla*, dans un seul sens entre ces cinq taxons et *C. humilis*.

Dans cet ensemble, deux combinaisons *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. stenophylla* se distinguent. Elles constituent chacune ce que nous appellerons un optimum de croisement. A leur niveau, chacun des taxons pris comme parent femelle donne le meilleur rendement individuel en croisement avec l'autre partenaire (respectivement 114-75% et 112-46% dans les sens direct et réciproque pour chaque combinaison).

DEW qui utilisé comme parent femelle s'hybride très difficilement avec les autres taxons produit ses meilleurs résultats avec LIB et *C. stenophylla* (maximum 15%), ils sont très inférieurs à ceux des croisements intra-taxon (60% en moyenne). Le maximum relevé pour DEW dans le sens réciproque avec LIB (46%) est faible par rapport à celui de LIB x *C. stenophylla* (112%). S'agissant pour LIB x DEW d'une combinaison intraspécifique, il est étonnant qu'il n'y corresponde pas un optimum de croisement. Les résultats que nous avons sur elle auraient besoin d'être confirmés.

Le fait que *C. humilis* ait donné des descendance comme parent mâle avec *C. congensis* et comme parent femelle avec les autres taxons, laisse supposer que des réussites dans les deux sens de croisement ne sont pas ici hors de portée.

2) Les croisements entre taxons d'Afrique de l'Est

Des cinq espèces est-africaines, seule *C. pseudozanguebariae* a été hybridée avec les quatre autres. Sept combinaisons ont été réalisées, parmi elles *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. eugenoides* x *C. pseudozanguebariae* sont représentées par les deux sens de croisement.

Les meilleurs résultats viennent de la combinaison *C. sessiliflora* x *C. racemosa* qui constitue un optimum de croisement, avec des maximums de 96% et 37% dans les sens direct et réciproque. Ils sont de l'ordre de 20% seulement pour *C. eugenoides* x *C. pseudozanguebariae* quel que soit le sens. Pour *C. eugenoides*, la combinaison optimale fait intervenir une espèce hors Afrique de l'Est: *C. kapakata*. Pour *C. pseudozanguebariae*, un optimum pourrait être trouvé avec *C. salvatrix* (62%) mais la combinaison reste à réaliser dans l'autre sens.

Les combinaison de *C. sessiliflora* et *C. racemosa* avec *C. pseudozanguebariae* ont été tentées dans les deux sens et réussies seulement lorsque cette dernière espèce était le parent

mâle. Des deux croisements réciproques, celui avec *C. sessiliflora* a donné le résultat négatif le plus significatif avec 40 tentatives entre des géniteurs variés et plus de 8.000 fleurs hybridées.

3) Les autres croisements

Des croisements interzones géographiques émerge la position originale de *C. eugenoides* qui s'hybride dans les deux sens avec la plupart des autres taxons. Prise comme parent femelle elle donne des maximums de l'ordre de 60% avec DEW, *C. stenophylla*, *C. kapakata* et *C. sp. X*. La combinaison *C. eugenoides* x *C. kapakata* est en position d'optimum avec des maximums respectivement de 58% et 41%.

En fait malgré sa localisation est-africaine, *C. eugenoides* s'hybride dans l'ensemble moins facilement avec les autres taxons de l'Est. Notons aussi que parmi les taxons d'Afrique occidentale et centrale, *C. canephora* et *C. congensis* pourraient constituer une voie de différenciation particulière par rapport à *C. eugenoides*; lorsque cette dernière espèce est parent femelle, les croisements sont caractérisés par de très faibles taux de germination des graines: moins de 10% contre 50% avec les autres taxons.

C. sessiliflora et *C. pseudozanguebariae*, comme *C. eugenoides*, donnent ou semblent à même de donner des hybrides avec les autres taxons, mais avec des rendements dans l'ensemble moins élevés. Toutes les descendance avec *C. sessiliflora* ont été obtenues lorsque cette espèce était prise comme parent femelle, les meilleurs résultats viennent de *C. congensis* et *C. kapakata* (37%). En ce qui concerne *C. pseudozanguebariae* des hybrides ont été produits dans les deux sens avec *C. canephora* et *C. kapakata*, ou quand elle était parent-femelle; relevant de ce dernier cas de figure, la combinaison avec DEW donne alors le rendement le plus élevé (63%), similaire à celui obtenu pour le croisement intrazone *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*.

Prise comme parent femelle *C. racemosa* a donné quelques descendance, aucune comme parent mâle. C'est l'inverse avec *C. salvatrix*.

C. kapakata et *C. sp. X*, en dehors des combinaisons avec *C. eugenoides*, se sont hybridés sans trop de difficultés dans l'un et/ou l'autre sens avec des espèces relevant des deux zones géographiques considérées. Les hybrides *C. kapakata* x *C. sp. X* obtenus dans les deux sens sont atteints de nanisme; compte tenu de la très faible variabilité génétique, ce caractère qui pourrait tenir aux géniteurs utilisés, devra être confirmé dans d'autres croisements.

En définitive, *C. canephora* et *C. congensis* ont pu être hybridés avec douze taxons, *C. sessiliflora* avec onze, *C. eugenioides*, *C. pseudozanguebariae* et DEW avec dix, LIB, *C. stenophylla* et *C. kapakata* avec huit, les autres sont combinés avec au moins cinq taxons.

B / VIGUEUR DES HYBRIDES

La vigueur a surtout été considérée en rapport avec l'implantation des hybrides aux champs. Les combinaisons peu vigoureuses en pépinière ou représentées par de faibles effectifs ont été greffées précocement.

D'une manière générale la vigueur ne semble pas influencée par le sens du croisement. C'est particulièrement flagrant pour les deux taxons de *C. liberica* qui donnent des descendances vigoureuses dans tous les types de croisements où ils interviennent; globalement pour une espèce donnée les hybrides avec *C. liberica* ont des vigueurs comparables ou supérieures à celles observées pour les autres combinaisons.

Ces taxons étant écartés, les combinaisons *C. canephora* x *C. congensis* et *C. sessiliflora* x *C. racemosa* qui correspondent à des optimums de croisement donnent pour chacune de ces quatre espèces les hybrides les plus vigoureux. Réalisé dans un seul sens, *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix* semble s'aligner sur ce modèle avec une très bonne vigueur, comparable à celle de *C. pseudozanguebariae* x DEW.

Il n'en va pas de même pour les hybrides *C. eugenioides* x *C. kapakata* qui bien que constituant un optimum sont peu vigoureux dans les deux sens. Une bonne vigueur est par contre trouvée pour *C. eugenioides* dans les croisements avec *C. pseudozanguebariae* et pour *C. kapakata* dans ceux avec *C. salvatrix*.

La plupart des autres combinaisons présentent des vigueurs moyennes. Les hybrides de *C. sessiliflora* croisé par *C. humilis*, *C. pseudozanguebariae* et *C. sp. X*, et *C. eugenioides* x *C. stenophylla* sont parmi les moins vigoureux. A l'opposé les hybrides *C. sessiliflora* x *C. kapakata* se rangent avec les plus vigoureux. Remarquons ici que les premiers hybrides *C. eugenioides* x *C. sp. X* non greffés avant les repiquages sont morts précocement à la suite d'une maladie cryptogamique; les suivants ont tous été greffés et ont survécu présentant une vigueur satisfaisante comparée à celle des descendances intraspécifiques parentales.

D'une manière générale lorsque des combinaisons hybrides ont été implantées aux champs greffées sur des porte-greffes *C. canephora* et non greffées, les plants greffés étaient plus vigoureux. Dans tous les cas où la vigueur des hybrides pouvait être un facteur limitant, le greffage s'est révélé suffisant pour atteindre le stade reproducteur. Le fait que les hybrides soient greffés n'a rien d'anormal si l'on considère que dans les conditions de la station de Man,

nombres d'espèces parentes ont dû l'être pour assurer leur survie (*C. humilis*, *C. congensis*, *C. eugenoides*), ou tout du moins pour qu'elles présentent une vigueur satisfaisante (*C. kapakata*, *C. racemosa*, *C. stenophylla*, *C. sp. X*).

CHAPITRE 3 : DISCUSSION SUR L'OBTENTION DES HYBRIDES F1

A / COMPARAISON AVEC LES TRAVAUX ANTERIEURS D'HYBRIDATION

1) Les hybrides obtenus au Brésil

Les travaux antérieurs les plus complets concernant l'hybridation interspécifique entre caféiers africains diploïdes ont été effectués au Brésil, dans des conditions climatiques propices à la culture de *C. arabica*. Carvalho et Monaco (1968) ont récapitulé les résultats de trente cinq années d'hybridations dans ce pays, neuf taxons y sont impliqués, les deux variétés de *C. liberica* étant considérées comme des espèces à part entière. Sur les 31 tentatives de combinaison entre les neuf taxons, 17 ont donné des descendance dont deux dans les deux sens, *C. canephora* associé à *C. congensis* et *C. eugenoides*.

Par rapport au matériel végétal dont nous avons pu disposer, il manquait aux brésiliens *C. humilis*, *C. pseudozanguebariae*, *C. sessiliflora* et *C. sp. X*. Si l'on considère le sens du croisement, 50 tentatives sont communes aux deux études et nous avons réussi deux fois plus de combinaisons. Au Brésil comme en Côte d'Ivoire, il semble qu'une des premières causes d'échec soit d'ordre quantitatif (petits nombres de croisements ou de fleurs hybridées). La nature du matériel paraît elle aussi intervenir; nombre de tentatives avortées impliquaient *C. racemosa*. Une seule combinaison obtenue au Brésil n'est pas représentée chez nous sinon par des hybrides issus de pollinisations pas entièrement contrôlées; il s'agit de DEW x *C. kapakata* que nous n'avons pas tenté dans ce sens de croisement.

En ce qui concerne les rendements des hybridations, Carvalho et Monaco (1968) rapportent des résultats nettement supérieurs aux nôtres pour trois combinaisons, DEW x *C. stenophylla*, *C. canephora* x *C. kapakata*, et DEW x *C. eugenoides*. Les moyennes y sont trois à quatre fois plus élevées que les maximums que nous avons observés. Ces différences pourraient être liées aux conditions du milieu et aux géniteurs utilisés dans chaque pays. Elles confirment la relativité des taux d'hybridations, montrant que si des parentés peuvent être suggérées quand les rendements d'hybridation sont élevés, il est risqué d'avancer l'idée inverse en présence de rendements faibles ou nuls.

2) Les hybrides obtenus dans d'autres pays

Les informations les plus anciennes ayant trait à l'hybridation interspécifique viennent d'Indonésie. Dans ce pays la plupart des hybrides ont été obtenus par hybridation naturelle. Ils associaient *C. canephora* à *C. congensis*, *C. kapakata* et *C. liberica* ou relevaient de la combinaison *C. liberica* x *C. stenophylla*. Des descendances *C. canephora* x *C. congensis* et *C. kapakata* x *C. canephora* furent par la suite obtenues en croisement contrôlé (Cramer, 1957).

Les plus connus sont les hybrides Congusta, représentant différentes générations du croisement entre *C. canephora* et *C. congensis*. Un doute subsiste pourtant quant à la réalisation d'hybrides F1 entre les deux espèces dans ce pays, les pieds introduits sous l'appellation de *C. congensis* étant peut être déjà eux mêmes des hybrides avec *C. canephora*. Les mêmes réserves pourraient s'appliquer aux hybrides Congusta de Madagascar (Cramer, 1948; Charrier, 1972).

A Madagascar, Charrier (1978 et c.p.) a réussi à combiner *C. canephora* et *C. eugenioides* entre elles et avec des Liberio-excelsoïdes. Des combinaisons similaires sont rapportées en Inde par Narasimhaswamy et Vishveshwara (1961, 1967) et Chinnappa (1970).

3) Conclusion

Ces données bibliographiques, sans être exhaustives, rapportent les principaux travaux d'hybridation interspécifique antérieurs à notre étude, elles reposent sur des collections limitées en espèces diploïdes.

La nouveauté des matériels hybrides F1 obtenus en Côte d'Ivoire vient de l'emploi de géniteurs et d'espèces originaux:

- pour une large majorité des combinaisons hybrides il s'agit d'une première obtention;
- quand il s'agit de combinaisons connues, elles sont dans l'ensemble mieux représentées dans nos matériels où elles impliquent des géniteurs d'origines variées, souvent sauvages, et généralement les deux sens de croisement.

B / ANALYSE DE NOS RESULTATS

L'obtention d'hybrides interspécifiques dans les deux sens de croisement, avec des rendements élevés se rapprochant de ceux observés au niveau intraspécifique, est l'indice d'une proche parenté entre les espèces associées. Néanmoins, compte tenu des différences de rendements mises en évidence entre géniteurs chez certaines espèces et des petits nombres de croisements entrepris pour l'obtention des combinaisons, on ne peut accorder une signification trop importante aux échecs et aux faibles taux de réussite pris individuellement. Malgré cet handicap et même si tous les croisements interspécifiques n'ont pas été tentés, nos résultats se prêtent à quelques commentaires.

1) Homogénéité de comportement des caféiers de l'Ouest

Les cinq taxons d'Afrique occidentale et centrale entre lesquels toutes les combinaisons ont été obtenues dans les deux sens de croisement sont en position de constituer un groupe homogène (groupe de l'Ouest). Il devrait s'y rattacher *C. humilis* après vérification que ce taxon peut bien se combiner dans les deux sens avec au moins une partie des précédents

Dans ce groupe deux optimums de croisement sont mis en évidence: *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. stenophylla*. Par référence à la classification de Chevalier (1947), la première combinaison implique deux espèces classées dans une même sous-section (*Erythrocoffea*), la seconde fait intervenir deux taxons rangés dans des sous-sections différentes (respectivement *Pachycoffea* et *Melanocoffea*). Ces deux situations pourraient donc avoir des significations différentes.

Les rendements des croisements effectués sur DEW utilisé comme parent femelle, y compris les croisements intraspécifique avec LIB, sont faibles. D'autres hybridations sont nécessaires, en particulier à ce dernier niveau, pour savoir si ces résultats sont circonstanciels ou expriment une incompatibilité générale de DEW vis à vis des autres taxons.

2) Hétérogénéité de comportement des caféiers de L'Est

Comparativement, les cinq taxons d'Afrique de l'Est semblent former un groupe génétique hétérogène caractérisé par:

- deux espèces, *C. sessiliflora* et *C. racemosa* qui combinées entre elles constituent un optimum de croisement et qui manifestent une compatibilité large lorsqu'elles sont prises comme parent femelle avec les autres taxons qu'ils soient de l'Est ou de l'Ouest;

- une espèce, *C. eugenoides*, qui s'hybride dans l'ensemble plus facilement et dans la plupart des cas dans les deux sens, avec les taxons n'ayant pas une origine est-africaine. Les résultats sont tels qu'elle pourrait être regroupée avec les caféiers de l'Ouest;
- les deux dernières espèces, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*, qui au moins dans un sens s'hybrident bien entre elles, sont par ailleurs assez efficaces lorsqu'elles sont utilisées comme parent mâle, et pour *C. pseudozanguebariae* comme parent femelle.

Cette partition en trois groupes recoupe la phénologie des espèces. D'après leurs délais de floraison et de fructification *C. racemosa* et *C. sessiliflora* peuvent en effet être qualifiées de précoces, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* de semi-précoces, et *C. eugenoides* de semi-tardive (tab. 3). Les fruits vides ou renfermant des graines malformées récoltés dans la plupart des croisements lorsque *C. sessiliflora* et *C. racemosa* sont parent-mâles suggèrent que l'inviabilité des hybrides pourrait être liée à des incompatibilités postzygotiques plus ou moins tardives s'exprimant au niveau de l'albumen.

Notons qu'à l'origine Chevalier (1942) classait les trois espèces est-africaines connues *C. eugenoides*, *C. racemosa* et *C. salvatrix*, dans une même sous-section (*Mozambicoffea*) et qu'il envisageait par la suite (Chevalier, 1947) d'en exclure *C. eugenoides* considérée comme plus proche de *C. canephora* et de *C. congensis*.

3) Regroupement possible de *C. kapakata* et *C. sp. X* avec les caféiers de l'Ouest.

C. kapakata et dans une moindre mesure *C. sp. X* ont pu être hybridées sans trop de difficulté avec *C. canephora*, *C. congensis*, *C. eugenoides* et d'autres espèces est-africaines. L'optimum de croisement *C. eugenoides* x *C. kapakata* montre l'affinité des deux espèces; il tranche cependant avec la faible vigueur des hybrides. *C. sp. X* n'affiche pas d'affinité particulière, si ce n'est que tous les croisements tentés avec *C. eugenoides* ont donné des descendances dans les sens direct et réciproque, avec de hauts rendements quand cette dernière espèce était le parent femelle.

Les deux taxons ont des fructifications plutôt tardives, ils ont pu être hybridés dans les deux sens avec des espèces de l'Ouest. Tout comme *C. eugenoides*, ils pourraient se rattacher au groupe des caféiers de l'Ouest.

C / CONCLUSION

48 combinaisons interspécifiques sur les 66 possibles ont été réalisées entre les douze espèces de caféiers africains diploïdes (55/78 si l'on distingue les deux taxons de *C. liberica*); parmi elles 17 (22) sont représentées par les deux sens de croisement. Deux de ces espèces ont été combinées avec toutes les autres: l'espèce cultivée *C. canephora* et *C. congensis*.

Compte tenu des résultats déjà acquis dans nos conditions, il ne semble pas y avoir d'obstacle majeur à l'obtention d'hybrides interspécifiques contrôlés dans au moins un sens de croisement entre les treize taxons. Un choix plus judicieux des géniteurs, ou leur diversification, et d'une manière générale l'augmentation des tentatives devraient permettre de réaliser une bonne part des combinaisons manquantes, ainsi que l'autre sens de croisement pour celles déjà obtenues et qui n'impliquent pas *C. racemosa*, *C. sessiliflora* ou *C. salvatrix*.

Sur cette base on peut considérer que les caféiers diploïdes africains étudiés ici relèvent d'un même ensemble de compatibilité génomique. La diversité dans cet ensemble est exprimée par la variation des taux de réussite des hybridations selon les taxons pris comme parent femelle, les taxons pris comme parent mâle, les géniteurs utilisés, le sens des croisements et les combinaisons qu'on veut réaliser. Lorsqu'ils ont pu être comparés, les rendements des croisements interspécifiques étaient pour la plupart inférieurs ou au mieux équivalents à ceux des croisements intraspécifiques.

Des optimums de croisement correspondant aux meilleurs résultats d'hybridation pour chacun des taxons parent-femelles concernés ont été relevés au niveau de quatre combinaisons: *C. canephora* x *C. congensis*, LIB x *C. stenophylla*, *C. eugenoides* x *C. kapakata*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa*. On pourrait y ajouter *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix* obtenue dans un seul sens. Ces optimums suggèrent la proche parenté des espèces associées. En dehors de *C. eugenoides* x *C. kapakata*, ils impliquent des taxons ayant la même origine géographique.

Dans l'ensemble, d'après les résultats d'hybridation, les caféiers d'Afrique occidentale et centrale semblent constituer un groupe assez homogène. A ce groupe pourrait venir se rattacher l'espèce est-africaine d'altitude *C. eugenoides* et, autant qu'on puisse en juger, les deux taxons non classés *C. kapakata* et *C. sp. X*, avec lesquels elle se croise sans difficulté. Par comparaison les caféiers est-africains à fructification rapide forment un groupe hétérogène où les espèces précoces, *C. sessiliflora* et *C. racemosa*, et semi-précoces, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*, paraissent séparées par une barrière d'incompatibilité au niveau de l'albumen. Cette barrière liée au sens des croisements et qui intervient quand les deux espèces précoces sont parent-mâle se retrouve aussi dans les croisements intergroupes.

Lorsque les combinaisons interspécifiques étaient peu vigoureuses le greffage a permis de corriger cet handicap. Parmi toutes les combinaisons réalisées en Côte d'Ivoire seuls les hybrides *C. kapakata* x *C. sp. X* montraient des anomalies de développement touchant

l'ensemble des individus; ce sont aussi les seuls qui n'ont pu être implantés aux champs.

En définitive, par comparaison avec les travaux antérieurs d'hybridation, il s'avère que pour une large majorité des combinaisons hybrides F1 présentées ici il s'agit d'une première obtention.

Tableau 10 : Viabilité pollinique de quelques représentants des différentes espèces de caféiers diploïdes africains (en %).

Matériel végétal	Nombre de géotypes	Variation
<i>C. canephora</i>		
- clones sélectionnés	17	68 à 97
- 3 descendances	41	48 à 99
<i>C. congensis</i>		
- clones spontanés	28	36+78 à 97
- 6 descendances	112	41 à 99
<i>C. humilis</i>	2	86 et 94
<i>C. liberica</i> LIB		
- clones sélectionnés	8	76 à 92
- 1 population spontanée	28	43 à 92
<i>C. liberica</i> DEW	37	24 à 97
<i>C. stenophylla</i>	6	79 à 92
<i>C. eugenioides</i>	15	77 à 95
<i>C. pseudozanguebariae</i>	6	82 à 97
<i>C. racemosa</i>	9	91 à 95
<i>C. salvatrix</i>	2	87 et 93
<i>C. sessiliflora</i>		
- clone 08009	1	63 à 83
- 1 descendance	11	86 à 95
<i>C. kapakata</i>	1	87
<i>C. sp X</i>	2	83 et 92

TROISIEME PARTIE :

VIABILITE POLLINIQUE DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

Une très large majorité des tentatives de combinaisons entre les treize taxons de caféiers diploïdes a réussi. En dehors des hybrides *C. kapakata* x *C. sp. X* qui présentaient des anomalies de développement dès le stade jeune, toutes les combinaisons interspécifiques installées aux champs ont atteint le stade reproducteur. Parmi ces dernières seule *C. kapakata* x *C. salvatrix*, malgré une bonne vigueur, n'a pas différencié de boutons floraux. A ces deux exceptions près, nous avons là une confirmation de la compatibilité globale des génomes de caféiers africains diploïdes.

L'obstacle que représente l'obtention d'hybrides F1 aptes à se reproduire étant écarté, l'étude de la composante mâle de la fertilité constitue l'étape suivante dans la reconnaissance des barrières reproductives internes entre espèces. Nous avons choisi de scinder cette étude en deux parties, elles concernent respectivement la fertilité mâle et la recherche des causes de stérilité quand la fertilité est différente de celle des espèces. L'étude de la fertilité mâle, estimée par la viabilité du pollen, est développée ci-dessous. La recherche des causes de stérilité, en relation avec le comportement méiotique dans les cellules mères des grains de pollen, sera abordée dans la quatrième partie.

La viabilité pollinique est déterminée après coloration au carmin acétique. Après avoir présenté rapidement la variation du caractère chez les espèces nous développons et nous discutons la viabilité pollinique chez les hybrides.

CHAPITRE 1 / VIABILITE POLLINIQUE CHEZ LES ESPECES

La viabilité du pollen chez les espèces n'a pas fait l'objet de relevés systématiques, elle a surtout été considérée sous l'angle du contrôle de la validité des géniteurs utilisés dans les croisements, elle n'a pas toujours été chiffrée. La variabilité de quelques descendance n'en a pas moins été abordée chez *C. canephora* et *C. congensis*. Les résultats sont récapitulés dans le tableau 10.

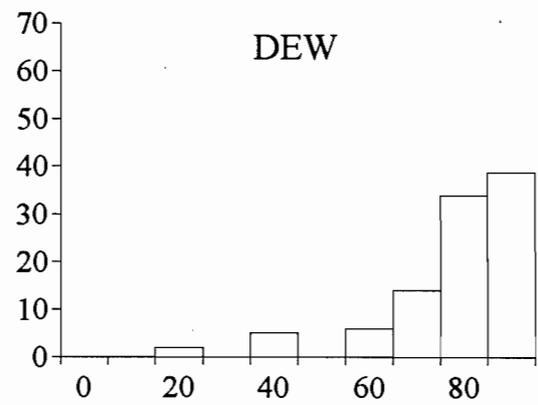
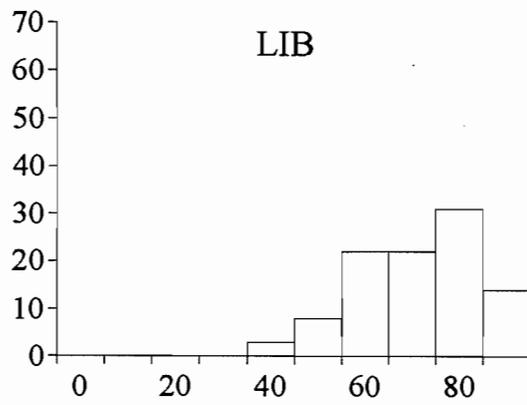
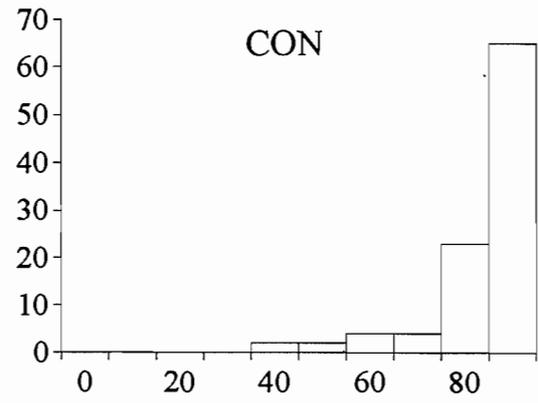
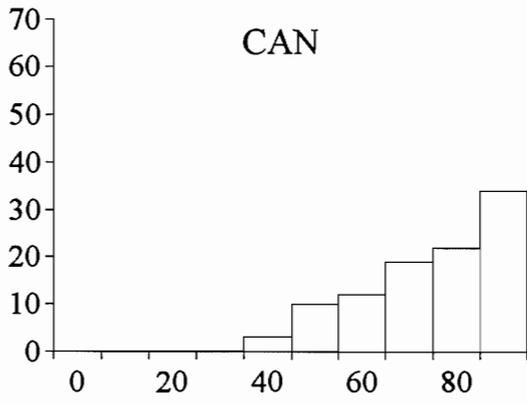


Figure 2: Distributions des viabilités polliniques chez les espèces

A / LES GENITEURS ET LES POPULATIONS PARENTALES

D'une manière générale, le pourcentage de grains de pollen à cytoplasme coloré de façon dense et homogène, ou présentant de légères granulations, dépasse 80% pour les géniteurs utilisés dans les croisements.

Ce seuil semble convenir aussi pour les matériels représentatifs des populations d'origine spontanée présents dans nos collections. Chez *C. eugenoides* une notation extensive effectuée sur près de deux cents individus n'a permis de relever que trois pieds ayant des valeurs sensiblement plus faibles. Chez *C. liberica* la distribution du paramètre est différente pour les deux variétés observées lors d'une même floraison, 70% des pieds pour l'origine DEW contre 45% pour LIB ont des valeurs supérieures au seuil de 80%; cette différence de comportement pourrait toutefois traduire une moins bonne tolérance de LIB aux conditions de sécheresse (fig. 2). Notons qu'Anthony (1992) rapporte des moyennes autour de 90% pour les collections de *C. pseudozanguebariae* et *C. sessiliflora*.

L'influence du milieu n'est pas à écarter. Pour l'origine DEW par exemple, des viabilités polliniques nettement plus faibles que celles présentées ci dessus ont été observées lors de conditions de floraison peu favorables: moins de 20% des individus avaient des valeurs supérieures à 80% (variation 35-91%).

B / LES DESCENDANCES INTRASPECIFIQUES

Chez *C. canephora* la variabilité dans des descendances été abordée à deux reprises. Il s'agissait de:

- trois descendances issues de fécondation libre intraspécifique pour trois souches ayant servi de géniteurs. Les viabilités polliniques des individus établies à partir de trois mesures, sont comprises entre 48% et 99% (fig. 2). Une analyse de variance hiérarchisée à deux critères de classification montre que s'il n'y a pas de différences entre les trois descendances, il y a par contre un effet individuel dans les descendances (annexe B). Les parts respectives à attribuer au génotype et au milieu dans cette variation restent à déterminer, les bonnes conditions de floraison (novembre) semblent écarter une influence prépondérante du milieu;
- vingt descendances contrôlées entre cinq parents femelles et quatre parents mâles, chacune étant représentée par un échantillon de dix individus. Les données relèvent d'une notation effectuée lors d'une floraison faisant suite à une longue période de sécheresse (mars). Pour chaque fleur on a attribué une note allant de zéro à six, celle d'un individu est déterminée

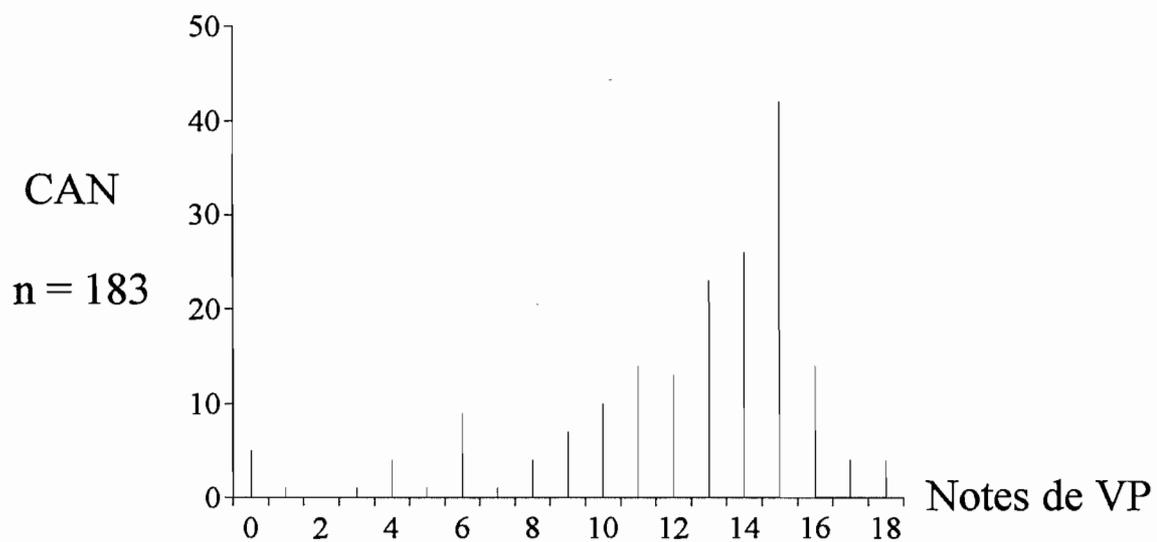


Figure 3: Distribution des notes de viabilité pollinique chez *C. canephora*; la note 11 correspond à des valeurs de viabilité pollinique de l'ordre de 50%

par la somme des notations de trois fleurs: les notes 7, 11 et 14 correspondent à des viabilités polliniques de l'ordre respectivement de 30%, 50% et 70%. Dans l'essai les notes vont de 0 à 18, elles sont égales ou supérieures à 11 chez 80% des pieds, 50% ont des notes de 14 et plus, 10% des notes inférieures ou égales à 7 (fig. 3).

Chez *C. congensis* six descendance contrôlées ayant un parent mâle commun ont été étudiées dans de bonnes conditions de floraison (novembre) (fig. 2). Pour cinq d'entre elles les viabilités polliniques sont supérieures à 80% chez la plupart des individus. La quasi totalité de l'effectif de la dernière (03553 x 03190) a des valeurs inférieures à ce seuil. Notons que les viabilités polliniques des deux parents, égales à 92%, ne laissaient pas présager celles de leurs descendants 67% en moyenne. Cette situation suggère qu'un déterminisme d'origine génétique est ici impliqué dans la stérilité des gamétophytes mâles.

C / CONCLUSION

Les résultats fragmentaires rassemblés ici sur la viabilité pollinique des espèces montrent l'aptitude générale des individus à se reproduire selon leur composante mâle. L'observation de quelques descendance laisse supposer qu'une part de la variabilité relevée pour ce caractère est d'origine génétique. La stérilité partielle du pollen des descendants n'est pas toujours le reflet d'une stérilité équivalente chez les parents. En définitive, on peut considérer que la viabilité du pollen est supérieure à 50% chez les espèces avec de fortes proportions d'individus chez lesquels elle dépasse 80%, voire 90%.

CHAPITRE 2 / VIABILITE POLLINIQUE CHEZ LES HYBRIDES

43 combinaisons hybrides avaient fleuri lorsque nous avons suspendu nos observations. Avant de comparer les viabilités polliniques des hybrides selon l'origine des espèces parentes nous donnons un aperçu des qualités florales, puis trois exemples d'étude de combinaisons où ont été abordés quelques aspects de la variation du caractère viabilité pollinique.

A / QUALITE FLORALE

D'une manière générale les floraisons se sont révélées abondantes. Deux types d'anomalies ont été relevées: l'absence de pollen dans les étamines, et des atrophies florales plus ou moins prononcées des corolles et des étamines, pouvant entraîner l'étoilement des

Tableau 11 a : Etude de la viabilité du pollen des descendances entre les clones IF126, IF197 et IF202 de *C. canephora* pris comme parent femelle et les clones 03190 et 03390 de *C. congensis* : analyse de la variance (données transformées $y = 2 \arcsin \sqrt{x}$).

Origine de la variation	SCE	ddl	CM	F	
Totale	129,9748	269	0,4832		
Descendances	83,5504	5	16,7101	34,9	***
- parents mâles	35,2998	1	35,2998	73,8	***
- parents femelles	48,0638	2	24,0319	50,3	***
- interaction	0,1968	2	0,0984	< 1	NS
Pieds dans descendances	40,1667	84	0,4782	13,7	***
Résiduelle	6,2577	180	0,0348		

Tableau 11b : Moyennes des descendances interspécifiques et témoins intraspécifiques des clones IF126, IF197 et IF202 de *C. canephora*, 03190 et 03390 de *C. congensis* ($\bar{x} \pm$ écart type en %)

Parents mâles femelles	03190	03390	Fécondation libre intraspécifique
IF126	70,1 (54,7-83,4)	36,6 (18,9-56,4)	84,0 (66,9-95,6)
IF197	59,3 (37,8-79,1)	22,1 (8,0-38,5)	
IF202	95,3 (92,4-97,5)	71,7 (46,1-91,3)	
03390	94,2 (91,0-96,8)		

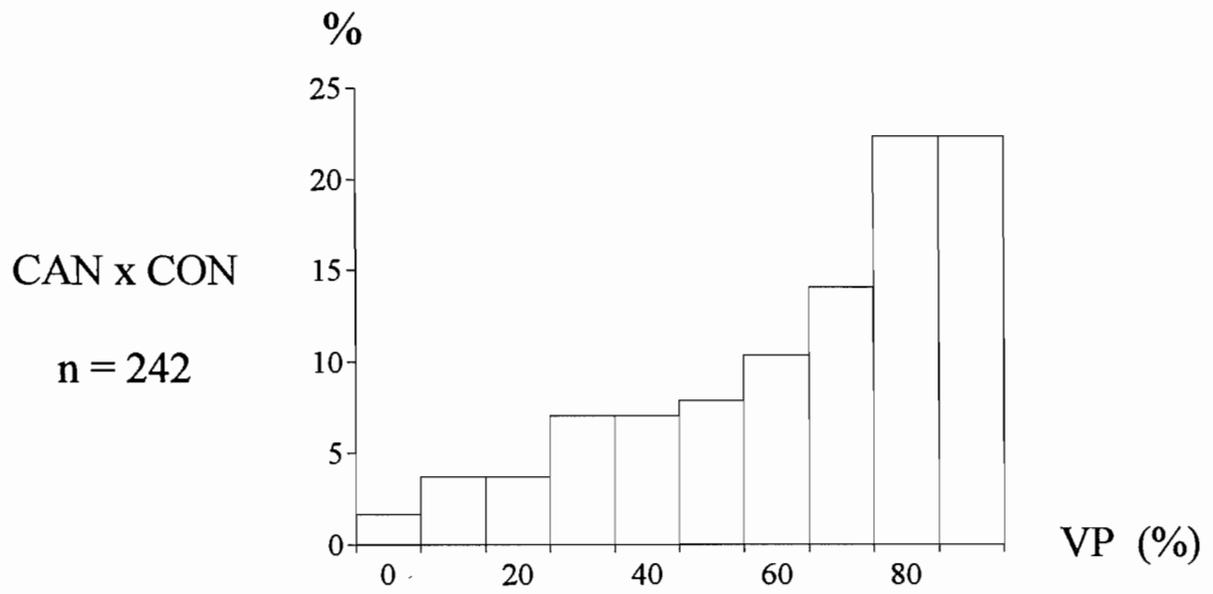


Figure 4: Distribution des viabilités polliniques chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*

fleurs et dans des cas extrêmes la virescence. Une seule combinaison *C. canephora* x *C. salvatrix* conjugait à la fois les deux types d'anomalies chez tous les individus observés. Cette combinaison exceptée, l'absence de pollen se présente comme un caractère peu fréquent concernant moins de 5% des individus.

Les anomalies florales étaient par contre plus courantes, touchant la plupart des individus chez certaines combinaisons où *C. canephora*, *C. congensis* et *C. eugenioides* interviennent comme parent femelle, et parfois même les deux sens de croisement avec cette dernière espèce. Ces anomalies sont parfois liées aux géniteurs utilisés dans les croisements. Chez les hybrides *C. congensis* x DEW par exemple, sept descendances ayant un parent mâle commun DEW présentaient des anomalies de développement et des atrophies florales alors que les autres descendances en étaient indemnes. Cet aspect ne relève donc pas obligatoirement, ou tout du moins pas directement du domaine des relations entre espèces.

B / MISE EN EVIDENCE DE QUELQUES FACTEURS DE VARIATION DE LA VIABILITE POLLINIQUE DANS LES COMBINAISONS INTERSPECIFIQUES

Ce sont les combinaisons interspécifiques ayant des viabilités polliniques élevées qui se prêtent le mieux à la mise en évidence des facteurs de variation du caractère. Trois combinaisons ont fait l'objet d'études plus détaillées: *C. canephora* x *C. congensis*, LIB x *C. canephora* et *C. sessiliflora* x *C. racemosa*.

1) *C. canephora* x *C. congensis*

La viabilité pollinique des hybrides *C. canephora* x *C. congensis* a été observée dans une douzaine de descendances. La distribution du paramètre est présentée dans la figure 4 : 45% des individus ont des valeurs qui dépassent 80%.

Les comparaisons ont été effectuées lors d'une même floraison (novembre) pour six descendances obtenues entre trois géniteurs femelles *C. canephora* (IF126, IF197 et IF202) et deux géniteurs mâles *C. congensis* (03190 et 03390). L'analyse de la variance des résultats porte sur quinze pieds par descendance. Outre des effets "individus" et "descendances", elle met en évidence des effets "parentaux" mâle et femelle (tab. 11a).

Les viabilités polliniques moyennes des descendances sont comprises entre 22% et 95% (tab. 11b). Pour ce caractère les plus mauvais géniteurs sont les souches 03390 et IF197, et dans une moindre mesure IF126. Plus de la moitié des descendants des deux premiers ont des valeurs inférieures à 50%. A l'opposé la descendance IF202 x 03190 donne les meilleurs résultats (variation 83-99%).

La faible variabilité relevée au niveau du croisement entre les deux géniteurs *C. congensis* (03390 x 03190, variation 83-99%, pour 33 pieds), ainsi que l'homogénéité globale des descendance intraspécifiques des géniteurs *C. canephora*, ne laissait pas présager de telles différences entre descendance chez les hybrides entre les deux espèces.

Une seconde série d'observations, entreprise sur les mêmes hybrides un an plus tard alors que les conditions climatiques étaient défavorables (petite pluie suivie d'une forte baisse des températures et de l'hygrométrie), fait ressortir une diminution de la viabilité du pollen de l'ordre de vingt à cinquante points en valeur absolue. Cela se traduit par exemple par des valeurs comprises entre 50% et 81% au niveau de la descendance IF202 x 03190, et la stérilité ou la quasi stérilité (VP<10%) des individus ayant des viabilités polliniques inférieures à 50% lorsque les conditions de floraison étaient correctes. En particulier la descendance IF197 x 03390 est entièrement stérile.

Ces résultats dénotent l'influence du milieu sur la viabilité pollinique et la sensibilité du pollen des hybrides *C. canephora* x *C. congensis* au stress hydrique. La simple translation de l'ensemble des valeurs d'une floraison sur l'autre qui respecte le classement initial des descendance, suggère l'origine génétique des différences entre descendance. Dans cette hypothèse, les stérilités partielles d'origine parentale paraissent s'additionner.

Parmi les autres descendance étudiées lors de la même floraison, trois ont la souche 03390 comme parent femelle. Les viabilités polliniques de deux d'entre elles sont du même ordre de grandeur que celles trouvées dans les mêmes conditions pour la descendance IF202 x 03190 (70% en moyenne) considérée comme fertile dans des conditions de floraison normale; elles sont plus faibles pour la troisième (48%). Dans l'ensemble trois quarts des individus ont des valeurs supérieures au maximum de 42% observé pour les descendants de la souche 03390 parent-mâle.

Ces différences de comportements entre les descendants de la souche 03390 selon qu'elle est prise comme parent mâle ou parent femelle, pourraient suggérer une influence du sens du croisement, influence qu'il faudrait confirmer en comparant les vraies descendance réciproques. Il n'en reste pas moins que dans les deux sens de croisement les descendance peuvent présenter un bon niveau de viabilité pollinique.

Nous déduisons de l'ensemble de ces observations que les cas de stérilité pollinique partielle relevés chez certaines descendance hybrides entre *C. canephora* et *C. congensis* doivent tenir davantage à la médiocrité génétique des géniteurs qu'à une différenciation des génomes. De telles descendance n'ont pas à être prises en compte pour l'étude des relations entre espèces. Les descendance ayant les souches IF197 pour parent femelle et/ou 03390 pour parent mâle ou femelle étant écartées, 65% des individus ont des viabilités polliniques supérieures à 80%.

Tableau 12 : Fréquences relatives des classes de viabilité pollinique chez les hybrides LIB x *C. canephora* observés sur quatre floraisons (A = saison sèche déclenchement limite, B = saison sèche, C = fin de saison des pluies, D = début de saison sèche).

Floraisons	Nb de pieds	Classes de viabilité pollinique %									max
		1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	
A	57	1,8	5,3	15,8	26,3	17,5	14,0	14,0	3,5	1,8	
B	145	1,4	2,1	2,1	9,7	19,3	31,0	20,0	13,8	0,7	88
	70*	1,4	1,4	1,4	8,6	15,7	31,4	25,7	14,3	-	
C	48	-	-	-	-	10,4	10,4	29,2	31,3	18,8	89
D	119	-	0,8	2,5	6,7	8,4	17,6	31,9	21,8	10,1	89
	70*	-	1,4	2,9	4,3	5,7	20,0	28,6	22,9	14,3	

* mêmes génotypes

Tableau 13 : Viabilité du pollen chez les hybrides LIB x C. canephora : analyse de la variance (données transformées $y = \text{arc sur } \sqrt{x}$).

a) Individus observés lors des floraisons principales de milieu de saison sèche (B) et saison des pluies (D) (analyses portant sur respectivement 70 et 69 pieds).

Origine de la variation	ddl	CM	F	ddl	CM	F
Totale	404	0,0291		399	0,0280	
Floraisons	1	0,5900	44,70 ***	1	0,6937	78,19 **
Pieds	69	0,1143	12,24 ***	68	0,1109	12,32 **
Interaction flor x pieds	69	0,0132	1,48 *	68	0,0083	< 1 NS
Résiduelle	265	0,0089		262	0,0090	

b) Descendances observées lors de la floraison principale de milieu de saison sèche (B).

Origine de la variation	SCE	ddl	CM	F
Totale	5,9773	246	0,0243	
Descendances	0,5013	7	0,0716	1,27 NS
Pieds/descendances	4,3026	76	0,0566	7,86 ***
Résiduelle	1,1734	163	0,0072	

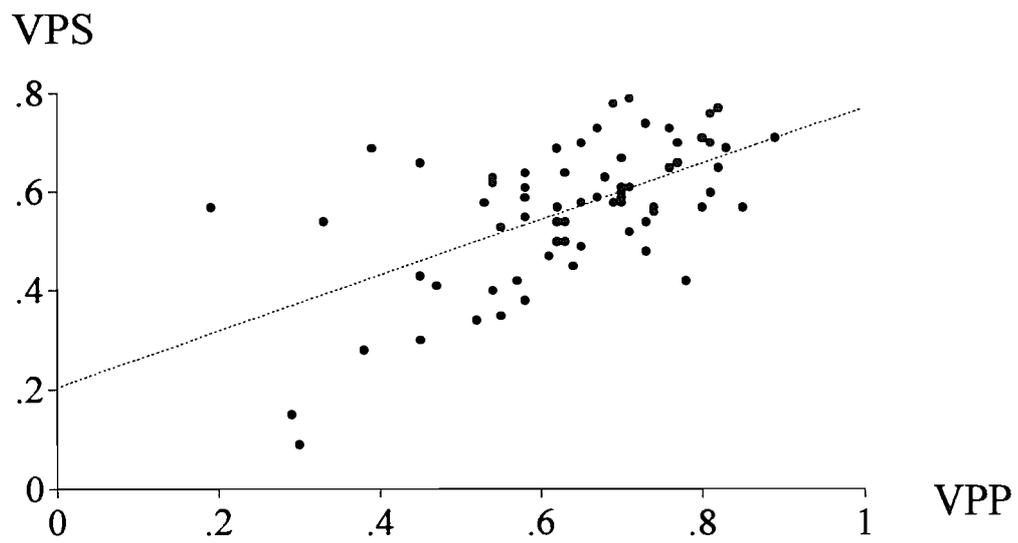


Figure 5: Relation entre les viabilités polliniques de saison sèche (VPS) et celles d'après la saison des pluies (VPP)

Remarquons qu'en dehors des aléas climatiques, des différences peuvent être observées entre floraisons de saison sèche et de fin de saison des pluies, comme tendent à l'indiquer les données de Berthaud (c.p.) où, tous parents confondus, respectivement 30% des individus contre 50% ont des viabilités polliniques supérieures à 80% (annexe C).

2) LIB x *C. canephora*

Des lectures de viabilité du pollen ont été effectuées sur les hybrides LIB x *C. canephora* lors de quatre floraisons successives situées: au milieu de la saison sèche après un déclenchement floral limite, floraison "A" (janvier), quinze jours plus tard après un déclenchement correct, floraison "B" (février), et après la saison des pluies suivante, floraisons "C" et "D" (octobre et novembre). Les fréquences relatives des classes de viabilité pollinique sont récapitulées par floraison dans le tableau 12. La floraison "B" correspond ici à la floraison principale, selon les pieds la viabilité du pollen varie de 9% à 88% (53% en moyenne) avec une distribution proche de la normalité.

Malgré des différences de niveau dues aux conditions du milieu, les résultats des floraisons de saison sèche (A et B) ou suivant la saison des pluies (C et D) sont chacun de leur côté assez bien corrélés ($r^2 > 0,45$).

70 individus observés lors des floraisons principales des deux périodes climatiques, "B" et "D", permettent des comparaisons. Comme précédemment les résultats sont assez bien corrélés ($r^2=0,36$; fig. 5). Une analyse de variance sur ce matériel met en évidence des effets "individus" et "floraisons" ainsi qu'une interaction "individus-floraisons" significative (tab. 13). Cette interaction paraît liée à la présence d'un arbre qui en sens inverse des autres voit sa viabilité pollinique chuter de 59% à 19%; c'est du moins ce qui ressort de l'analyse où cet arbre étant mis de côté, le carré moyen de l'interaction devient inférieur au carré moyen résiduel. Dans ces conditions, la variation liée aux génotypes ($s_B^2= 0,017$) est deux fois plus grande que la variation résiduelle ($s^2= 0,009$) accreditant l'hypothèse d'un polymorphisme.

Il reste que les valeurs sont nettement plus élevées juste après la saison des pluies qu'au milieu de la saison sèche avec des moyennes respectivement de 65% et 57%, et un pied sur trois contre un sur six chez lesquels la viabilité pollinique dépasse 70%. Ces résultats montrent à nouveau la sensibilité du caractère aux conditions hydriques entourant les floraisons.

La recherche d'un polymorphisme au niveau des descendance a été effectuée à partir des données de la floraison principale de saison sèche "B". L'analyse de la variance des résultats porte sur huit descendance variées ayant de sept à seize pieds. Deux individus situés

Tableau 15 : Etude de la viabilité du pollen des hybrides entre un géniteur *C. sessiliflora* et plusieurs géniteurs *C. racemosa* : analyse de la variance (données transformées $y = \arcsin \sqrt{x}$)

1) Groupe de plantes à viabilité pollinique élevée.

Ensemble des individus :

Origine de la variation	SCE	ddl	CM	F	
Totale	5,1179	190	0,0269		
Floraisons	0,1078	1	0,1078	5,08	**
Pieds	2,9191	33	0,0885	7,83	**
Interaction flor x pieds	0,7010	33	0,0212	2,12	**
Résiduelle	1,3900	123	0,0113		

Deux descendance :

Origine de la variation	SCE	ddl	CM	F	
Totale	3,0266	109	0,0278		
Floraisons	0,0205	1	0,0205	< 1	NS
Descendances	0,0215	1	0,0215	< 1	NS
Pieds/descendances	1,7999	18	0,1000	9,80	**
Interaction flor x desc.	0,0139	1	1,0139	< 1	NS
Interaction flor x pieds/desc.	0,4567	18	0,0254	2,49	**
Résiduelle	0,7141	70	0,0102		

2) Groupe de plantes à faible viabilité pollinique.

Origine de la variation	SCE	ddl	CM	F	
Totale	1,1554	86	0,0134		
Floraisons	0,0007	1	0,0007	< 1	NS
Pieds	0,4175	15	0,0278	3,37	***
Interaction flor x pieds	0,2831	15	0,0129	2,28	*
Résiduelle	0,4541	55	0,0083		

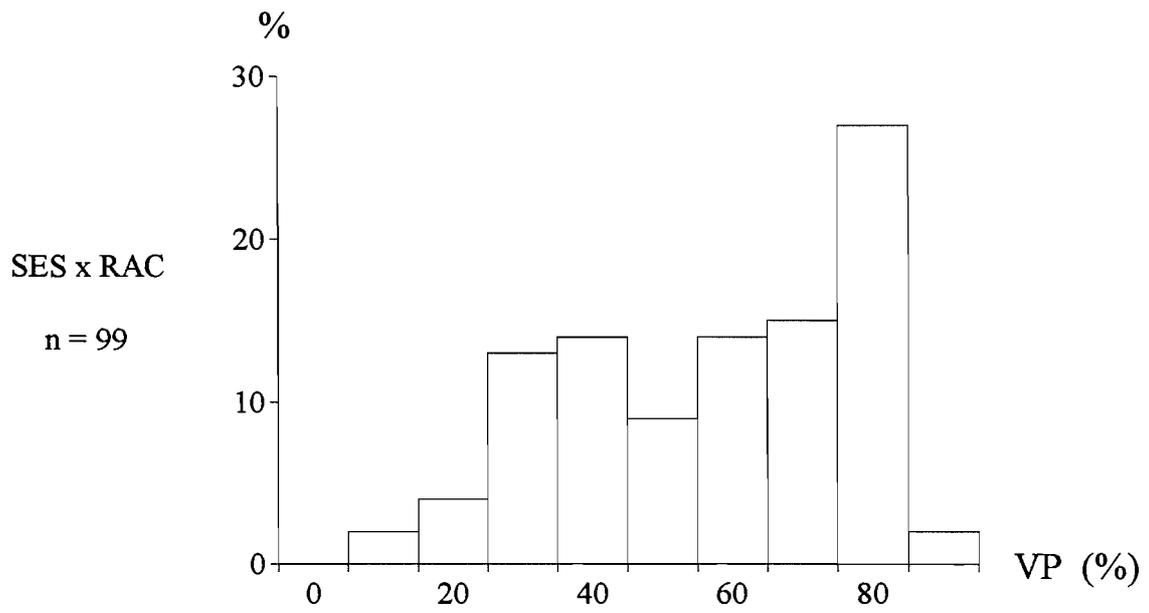


Figure 6: Distribution des viabilités polliniques chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa*

à plus de trois écarts types de la moyenne ont été écartés ($VP < 10\%$). La variation entre les descendances n'est pas significative, il y a par contre un effet individuel (tab. 14).

Ces résultats semblent se retrouver lors des floraisons suivant la saison des pluies "D". Les deux descendances les plus étudiées (27 et 34 pieds) ont, outre des viabilités polliniques moyennes égales entre elles avec 61%, des étendues de variation qui recouvrent pratiquement celle de l'ensemble des individus (respectivement 24-81%, et 31-82% contre 17-88%).

Ces observations sur les hybrides LIB x *C. canephora* mettent en évidence l'existence d'un polymorphisme entre individus à l'intérieur des descendances pour la viabilité du pollen. L'absence de variation entre descendances et la distribution proche de la normale de l'ensemble des individus montrent l'homogénéité de comportement des géniteurs tout en suggérant leur bonne qualité génétique. Les stérilités polliniques partielles relevées ici chez les hybrides semblent donc surtout liées à la différenciation des génomes.

3) *C. sessiliflora* x *C. racemosa*

Six descendances ont été obtenues entre un géniteur *C. sessiliflora*, la souche 08009, et cinq géniteurs *C. racemosa*. Les résultats proviennent d'une étude confiée à C. Parot (1984), ils sont repris et adaptés en partie ici.

Les viabilités polliniques d'une centaine d'individus varient de 11% à 92%. La moitié a été suivie sur deux floraisons successives (décembre), il y a une bonne corrélation entre les deux séries de mesures ($r = 0,82$ coefficient de corrélation de rang de Spearman).

Pour l'ensemble des pieds le caractère se répartit selon une distribution de type bimodal (fig. 6). Le minimum intermédiaire se situe vers 50%, un tiers des arbres a des viabilités polliniques inférieures à cette valeur. Cette situation se retrouve dans chaque descendance, en particulier au niveau d'un croisement direct-réciproque où respectivement neuf et dix arbres sur vingt-trois dans chaque sens présentent des viabilités polliniques inférieures à 50%.

En ce qui concerne les individus observés sur deux floraisons, des analyses de variances effectuées séparément pour les groupes à forte et à faible viabilités polliniques montrent des effets "individus" et des interactions "individus-floraisons" significatives (tab. 15). Il en va de même à l'intérieur des descendances pour les arbres relevant du premier groupe, sans qu'on puisse faire état de différences entre les deux plus nombreuses. Ces résultats mettent en évidence l'existence d'un polymorphisme dans les descendances. Ils indiquent aussi des réponses différentes des génotypes aux variations du milieu.

Si ce n'est un arbre dont la viabilité du pollen passe de 58% à 36%, le suivi des

individus sur deux floraisons ne remet pas en cause leur partition en deux groupes de moyennes respectives 76% et 37%. Tout se passe ici comme si un déterminisme génétique simple entraînait chez le tiers des individus la stérilité de la moitié des grains de pollen susceptibles d'être viables. Comme toutes les descendances ont un parent commun on peut envisager que l'augmentation de stérilité du pollen chez ces individus soit lié à ce parent.

Les viabilités polliniques des parents *C. racemosa* sont supérieures à 90%. Celle du parent commun *C. sessiliflora* est plus faible et plus instable, elle varie selon les floraisons entre 63% et 83%. La distribution bimodale observée chez les hybrides entre les deux espèces n'est peut être pas sans relation avec ce comportement du parent commun. Remarquons à titre de comparaison que les viabilités polliniques de onze descendants intraspécifiques d'une autre souche de *C. sessiliflora* sont comprises entre 86% et 95%.

Dans l'hypothèse d'une influence déterminante du parent commun, l'hétérogénéité de comportement des individus dans ses descendances suggère la présence d'un facteur de stérilité à l'état hétérozygote ou d'une hétérozygotie de structure chez ce parent. Les stérilités polliniques partielles surnuméraires qui sont induites de ce fait ne semblent pas relever de la différenciation des espèces. Elles ne sont pas prises en compte dans l'étude des relations entre *C. sessiliflora* et *C. racemosa*. Les pieds faisant parti du groupe à faibles valeurs (moins de 50 %) étant écartés, 43% des individus ont des viabilités polliniques supérieures à 80%.

4) Conclusion

D'après les résultats que nous venons de présenter, les causes principales de variation de la viabilité pollinique dans les combinaisons hybrides sont d'origine génétique ou liées aux conditions du milieu. En fait dans toutes nos analyses une autre cause de variation, liée aux différences entre fleurs chez un même individu, était sous-jacente. Nous en avons minimisé les effets en remplaçant les valeurs aberrantes par de nouvelles lectures de la viabilité pollinique lorsque des variations très importantes entre fleurs étaient détectées au moment des mesures, ou en les traitant comme des données manquantes au moment des analyses. De telles situations se sont toutefois révélées peu fréquentes.

a) Effets génétiques

Deux causes de variation d'origine génétique ont pu être mises en évidence, elles reposent sur des différences:

- entre individus dans les descendance, à tous les niveaux où cet aspect a pu être testé et qui s'exprime selon des modalités diverses, avec pour exemples:
 - * les hybrides LIB x *C. canephora*, pour lesquels nous n'avons pas relevé de différences entre descendance et où la distribution des viabilités polliniques se rapproche d'une loi normale pour l'ensemble des individus;
 - * les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa*, où la distribution du caractère est bimodale et où les viabilités polliniques moitié-moindres du groupe d'individus à faibles valeurs paraissent liées à un facteur de stérilité d'origine parentale;

- entre descendance, liées aux géniteurs comme c'est le cas chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* où des stérilités sont induites par certains parents, avec des effets additifs et qui semblent affecter tous les individus des descendance.

En définitive ces quelques exemples d'étude de la viabilité pollinique se ramènent à deux cas de figure: soit le comportement des hybrides est homogène, soit il est hétérogène. Dans le premier cas on peut considérer que l'échantillon retenu est représentatif du comportement de la combinaison interspécifique (LIB x *C. canephora*). Dans le second on peut supposer qu'on est en présence de situations particulières et qu'en conséquence les descendance (*C. canephora* x *C. congensis*) ou les groupes d'individus (*C. sessiliflora* x *C. racemosa*) à faible viabilité pollinique qui relèvent de géniteurs particuliers, ne doivent pas être pris en considération pour caractériser les relations entre espèces. Remarquons d'autre part qu'aucune de ces situations n'exclut la présence occasionnelle d'individus peu fertiles exprimant des combinaisons géniques rares.

b) Effets du milieu

Parmi les effets du milieu pouvant influencer sur la viabilité du pollen, deux ont pu être mis en évidence, ils tiennent aux époques de floraison et aux aléas climatiques, ils semblent liés aux conditions hydriques entourant les floraisons.

Les viabilités polliniques sont dans l'ensemble nettement plus élevées en fin de saison des pluies qu'au milieu de la saison sèche chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. canephora*. Comme nous l'avons observé chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* des interactions pieds-floraisons ne sont pas à exclure. Confrontées à un stress hydrique très marqué, les viabilités polliniques des hybrides *C. canephora* x *C. congensis* inférieures à 50% dans des conditions climatiques normales, tombent en dessous de 10%.

Tableau 16 : Distributions des viabilités polliniques dans les combinaisons hybrides entre taxons d'Afrique occidentale et centrale.

Hybrides	Nb. de pieds	Classes de viabilité pollinique (%)										$\bar{x} \pm s$	Observations
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99		
CAN x CON	117	-	-	0,9	4,3	3,4	3,4	6,8	16,2	28,2	36,8	80 ± 17	+ effets parentaux
LIB x CON	172	-	1,8	1,8	5,8	5,2	9,3	20,3	37,2	18,0	0,6	68 ± 16	2 desc. surtout
CON x DEW	35	-	-	2,9	5,7	8,6	31,4	31,4	14,3	5,7	-	60 ± 13	1 desc. surtout (1)
LIB x CAN	146	1,4	2,0	2,0	9,6	19,2	31,5	19,9	13,7	0,7	-	53 ± 15	pas d'effet desc.(2)
CAN x DEW	43	2,3	4,6	11,6	16,3	23,3	23,3	16,3	2,3	-	-	45 ± 17	(2)
LIB x DEW	33	3,0	12,1	12,1	9,1	15,2	27,3	15,2	3,0	3,0	-	44 ± 20	
STE x DEW	33	-	6,1	21,2	18,2	18,2	21,2	15,1	-	-	-	42 ± 15	
LIB x STE	44	6,8	9,1	18,2	18,2	9,1	15,9	13,6	6,8	2,3	-	40 ± 21	
HUM x LIB	7	-	-	1	-	1	2	3	-	-	-	51 ± 15	
HUM x STE	12	-	-	16,7	33,3	33,3	16,7	-	-	-	-	37 ± 10	
STE x CAN	4	-	-	2	-	1	1	-	-	-	-	38 ± 15	(2)
HUM x CAN	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	32	

(1) Anomalies florales dans certaines descendance.

(2) Anomalies florales lorsque CAN est parent femelle.

Tableau 18 : Distributions des viabilités polliniques dans les combinaisons hybrides entre taxons est-africains.

Hybrides	Nb. de pieds	Classes de viabilité pollinique (%)										$\bar{x} \pm s$	Observations
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99		
SES x RAC	67	-	-	-	-	-	13,4	20,9	22,4	40,3	3,0	75 ± 11	+ effet parental
PSE x SAL	71	-	-	-	-	1,4	11,3	22,5	42,3	22,5	-	72 ± 9	
SES x PSE	35	-	-	-	8,6	11,4	45,7	34,3	-	-	-	56 ± 8	Anthony (1992)
RAC x PSE	18	-	11,1	33,3	33,3	11,1	11,1	-	-	-	-	32 ± 12	1 desc.
SES x EUG	19	10,5	31,6	57,9	-	-	-	-	-	-	-	19 ± 7	1 desc. surtout
PSE x EUG	13	23,1	46,1	23,1	7,7	-	-	-	-	-	-	16 ± 8	
EUG x SAL	4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	14 ± 6	

Tableau 19 : Distributions des viabilités polliniques dans les combinaisons hybrides entre taxons de l'Est et de l'Ouest.

Hybrides	Nb. de pieds	Classes de viabilité pollinique (%)					$\bar{x} \pm s$	Observations
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49		
SES x CAN	17	58,8	29,4	11,8	-	-	10 ± 7	
SES x CON	2	1	-	1	-	-	11	
SES x DEW	4	1	2	-	1	-	18 ± 13	
SES x STE	1	-	1	-	-	-	10	
RAC x CAN	33	93,9	6,1	-	-	-	< 5	
RAC x CON	3	1	2	-	-	-	12	
RAC x DEW	2	-	2	-	-	-	16	
PSE x CAN	5	2	2	1	-	-	11 ± 8	anomalies florales
PSE x CON	2	2	-	-	-	-	8	
PSE x DEW	61	19,7	42,6	23,0	13,1	1,6	18 ± 10	
PSE x LIB	1	-	-	1	-	-	28	
CAN x SAL	10	-	-	-	-	-	-	an. fl. pas de pollen
EUG x CAN	96	41,7	44,8	6,2	4,2	3,1	12 ± 9	
EUG x CON	54	27,8	48,1	16,7	5,6	1,8	15 ± 10	
EUG x DEW	35	68,6	17,1	5,7	8,6	-	<10	anomalies florales
EUG x LIB	25	96,0	4,0	-	-	-	<5	anomalies florales
EUG x STE	15	15	-	-	-	-	< 5	anomalies florales

Tableau 20 : Distributions des viabilités polliniques dans les combinaisons hybrides avec *C. kapakata* et *C. sp. X*.

Hybrides	Nb. de pieds	Classes de viabilité pollinique (%)							$\bar{x} \pm s$	Observations
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69		
CAN x KAP	8	-	-	-	-	3	4	1	53 ± 7	
KAP x DEW	1	-	-	-	1	-	-	-	30	
EUG x KAP	39	5,1	12,8	35,9	28,3	12,8	5,1	-	29 ± 11	anomalies florales
SES x KAP	15	53,3	40,0	6,7	-	-	-	-	8 ± 7	1 desc.
PSE x KAP	4	2	2	-	-	-	-	-	14 ± 6	
KAP x SAL	20	-	-	-	-	-	-	-	-	pas de fleurs
CAN x SPX	12	66,7	25,0	8,3	-	-	-	-	8 ± 7	anomalies florales
EUG x SPX	23	8,7	47,8	39,2	-	4,3	-	-	19 ± 9	

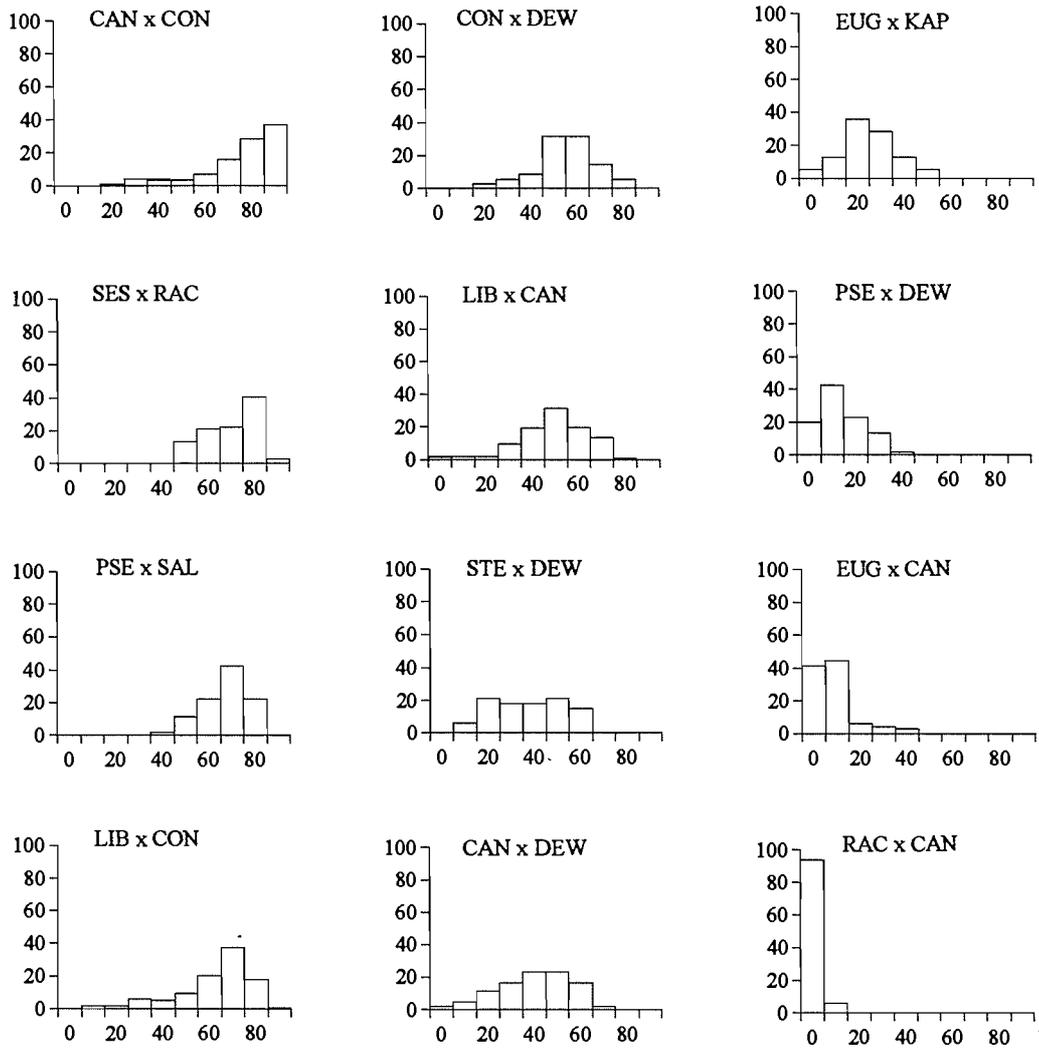


Figure 7: Distribution des viabilités polliniques chez les combinaisons hybrides

Ces situations soulèvent deux problèmes:

- la comparaison des viabilités polliniques de combinaisons interspécifiques fleurissant à des époques différentes et pour lesquelles nous n'avons retenu généralement que les résultats des floraisons principales; cet aspect a été traité cas par cas;
- l'incertitude qui pèse sur les mesures de viabilité pollinique effectuées chez les hybrides à faible niveau de fertilité lorsqu'elles sont déterminées dans des conditions climatiques peu favorables, surtout contraignante pour les hybrides ne fleurissant qu'en saison sèche; nous avons tenté d'y remédier en multipliant les lectures et en ne tenant compte que des floraisons donnant globalement les valeurs les plus élevées.

C / VIABILITE POLLINIQUE DES HYBRIDES SELON L'ORIGINE DES ESPECES PARENTES

Les combinaisons hybrides étant considérées d'après leurs moyennes, on relève parmi elles toute une gamme de situations depuis des viabilités polliniques du même ordre de grandeur que celles rencontrées chez les espèces, jusqu'à la quasi stérilité des individus. Deux niveaux de discontinuité apparaissent dans cette gamme: en dessous de 70%, et entre 20% et 30%. Ils nous permettent de délimiter ici trois grandes classes de fertilité avec des moyennes: supérieures à 70%, comprises entre 29% et 68%, et inférieures à 20%. Par référence au comportement des espèces, nous les qualifions respectivement de fertiles à subfertiles, moyennement fertiles, et peu fertiles à quasi stériles.

Les viabilités polliniques des différentes combinaisons interspécifiques sont présentées d'après l'origine des espèces parentes dans les tableaux 16, 18, 19 et 20. Les distributions des combinaisons ayant des effectifs importants, sont rassemblées dans la figure 7.

1) Les hybrides entre taxons de l'Ouest

Douze combinaisons hybrides entre les six taxons d'Afrique occidentale et centrale ont été étudiées. Les viabilités polliniques moyennes varient entre 37% et 80%, la valeur minimale est de 32% si l'on tient compte de la seule mesure effectuée pour la combinaison *C. humilis* x *C. canephora* (tab. 16).

Les valeurs les plus élevées proviennent des trois combinaisons avec *C. congensis* dont les maximums de floraison se situent en novembre-décembre avant la saison sèche. Les

Tableau 17 : Distribution des viabilités polliniques des hybrides LIB x DEW et de descendances intraspécifiques témoins de DEW (valeurs absolues).

Matériel	Nb de pieds	Classes de viabilité pollinique									
		1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	> 90%
Témoins	33	-	-	-	3	3	5	8	8	5	1
Hybrides	33	2	4	3	3	6	8	5	1	1	-

hybrides *C. canephora* x *C. congensis* chez lesquels hors facteur de stérilité d'origine parentale 65% des individus ont des valeurs supérieures à 80%, sont les mieux placés. Les hybrides LIB x *C. congensis* et *C. congensis* x DEW arrivent ensuite avec respectivement 19% et 6% des individus qui dépassent ce seuil, et des moyennes de 68% et 60%. Pour les hybrides avec LIB, les résultats sont nettement plus faibles que ceux relevés au niveau de descendance intraspécifiques parentales, même lorsqu'elles sont étudiées dans des conditions de floraison peu favorables (78% en moyenne pour LIB).

Déterminées en saison sèche les viabilités polliniques des hybrides entre *C. canephora*, les deux taxons de *C. liberica*, *C. stenophylla* et *C. humilis*, ne semblent pas entre elles très différentes. LIB x *C. canephora* est la mieux placée avec une moyenne de 54% et près de 15% des pieds ayant des valeurs supérieures à 70%. Les hybrides entre *C. canephora*, *C. humilis* et *C. stenophylla* ont les valeurs les plus faibles, 52% au maximum, mais elles ne concernent que peu d'individus.

Notons que les viabilités polliniques des hybrides LIB x DEW entre les deux taxons de *C. liberica* ont été comparées à celles d'une population témoin DEW placée dans la même parcelle. Les conditions de floraison étaient peu favorables, les hybrides paraissent nettement moins fertiles avec une moyenne de 44% contre 67% pour les témoins (tab. 17).

En définitive parmi toutes les combinaisons entre les taxons de l'Ouest, seuls les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* ont un niveau de viabilité du pollen du même ordre de grandeur que celui des populations parentales observées dans des conditions similaires.

Etudiés avant la saison sèche, les hybrides LIB x *C. canephora*, ont des comportements sensiblement équivalents à ceux des combinaisons entre *C. congensis* et les deux taxons de *C. liberica*. Compte tenu de la baisse des viabilités polliniques en saison sèche, on ne peut donc pas considérer que les deux dernières combinaisons ont des valeurs plus élevées.

En conséquence hormis les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, fertiles à subfertiles, nous retiendrons qu'il n'y a pas de différence de niveau bien marquée pour la viabilité des gamétophytes mâles des combinaisons entre taxons de l'Ouest. Ces combinaisons, y compris les hybrides LIB x DEW, relèvent du niveau moyennement fertile.

Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* étant écartés, notons par ailleurs que dans chacune des combinaisons ayant des effectifs importants, la variabilité d'une descendance recouvre pratiquement celle trouvée pour l'ensemble des individus. Ceci va dans le sens des observations effectuées chez LIB x *C. canephora* où nous n'avons pas trouvé d'effet descendance.

2) Les hybrides entre taxons de l'Est

Les sept combinaisons hybrides obtenues entre les taxons d'Afrique de l'Est ont été étudiées. Les viabilités polliniques moyennes varient entre 14% et 75%, elles reposent sur des conditions de floraison de saison sèche (tab. 18).

Hors stérilité d'origine parentale, les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* montrent les valeurs les plus élevées avec selon les floraisons de 30% à 40% des individus qui ont des viabilités polliniques supérieures à 80%. Ce seuil est dépassé par 22% des individus chez les hybrides *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*. Malgré un décalage vers des valeurs moindres, ces situations sont encore assez proches de celles relevées par Anthony (1992) dans d'autres conditions pour les populations parentales *C. sessiliflora* et *C. pseudozanguebariae*.

Les hybrides *C. sessiliflora* x *C. pseudozanguebariae* sont moyennement fertiles avec des viabilités polliniques comprises entre 35% à 69% (Anthony, 1992). Nos propres observations sur des matériels similaires rejoignent les précédentes (40% et 55%). Par comparaison, les résultats de la seule descendance étudiée pour la combinaison *C. racemosa* x *C. pseudozanguebariae* sont nettement moins bons avec des valeurs qui varient de 12% à 53% (32% en moyenne).

Les hybrides avec *C. eugenioides* sont peu fertiles. Ils se démarquent des précédents par des viabilités polliniques au mieux de l'ordre de 30%, et en moyenne inférieures à 20%.

3) Les hybrides entre taxons de l'Est et de l'Ouest

Seize combinaisons hybrides entre taxons de l'Est et de l'Ouest ont été étudiées. Pour chacune d'elles il s'agit des résultats concernant les floraisons les plus favorables, d'avant la saison sèche pour les hybrides avec *C. sessiliflora* et *C. racemosa*, de saison sèche pour ceux avec *C. pseudozanguebariae*, indifféremment pour *C. eugenioides*. Aucune n'a une viabilité pollinique moyenne qui atteint 20% (tab. 19).

Dans cet ensemble les comportements semblent varier entre deux types extrêmes représentés par les combinaisons:

- *C. pseudozanguebariae* x DEW, peu fertile, où les viabilités polliniques varient de moins de 1% à 45%, selon une distribution log-normale de moyenne 18%; les hybrides de *C. eugenioides* croisé par *C. canephora* et *C. congensis* se comportent de manière similaire;

- *C. racemosa* x *C. canephora*, proche de la stérilité, où les valeurs sont généralement inférieures à 10% dans les cas les plus favorables, ce que l'on retrouve par exemple chez les hybrides de *C. eugenioides* croisé par LIB et *C. stenophylla*.

Notons que dans la plupart des combinaisons impliquant ici *C. eugenioides* ou *C. sessiliflora* nous avons observé chez certains individus la présence courante de grains de pollen de grande taille, généralement bien colorés, pouvant constituer jusqu'à la moitié du pollen viable. La fréquence d'apparition de ces gros grains est variable: chez l'hybride 34117 *C. congensis* x *C. eugenioides* par exemple, elle peut passer d'une fleur à l'autre de 2% à 14% en valeur absolue.

4) Les hybrides avec *C. kapakata* et *C. sp. X*

Les viabilités polliniques ont ici été déterminées en saison sèche (tab. 20).

Parmi les hybrides faisant intervenir *C. kapakata*, ceux avec *C. canephora* donnent les viabilités polliniques les plus élevées, elles sont comprises entre 41% et 63%. La seule observation effectuée pour *C. kapakata* x DEW, 30%, n'en est pas très éloignée. Les hybrides avec *C. eugenioides* sont ensuite les mieux placés, 29% en moyenne, avec une distribution normale. Pour les hybrides avec *C. sessiliflora* et *C. pseudozanguebariae*, les valeurs tournent autour de 10%.

Deux types d'hybrides avec *C. sp. X* ont été étudiés. Le plus fertile est celui avec *C. eugenioides* où les viabilités polliniques vont de 8% à 46%, 19% en moyenne. Les valeurs sont beaucoup plus faibles chez les hybrides *C. canephora* x *C. sp. X*, elles varient entre moins de 1% et 21%.

CHAPITRE 3 / DISCUSSION SUR LA VIABILITE POLLINIQUE

Globalement trois combinaisons, *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*, peuvent être considérées comme fertiles à subfertiles avec des proportions importantes d'individus ayant des viabilités polliniques du même ordre de grandeur que celles généralement observées chez les espèces. Par comparaison, chez les autres combinaisons l'état hybride se traduit par une baisse de l'aptitude générale des individus à se reproduire selon leur composante mâle, baisse qui peut aller jusqu'à la quasi stérilité. Arrivé à ce stade de l'analyse, nous avons surtout à voir si les différences de viabilité pollinique entre combinaisons chez les hybrides peuvent aboutir à des regroupements chez les parents et voir dans quelle mesure ces regroupements sont conciliables avec les résultats des croisements. A partir des observations effectuées sur la variabilité du paramètre dans les

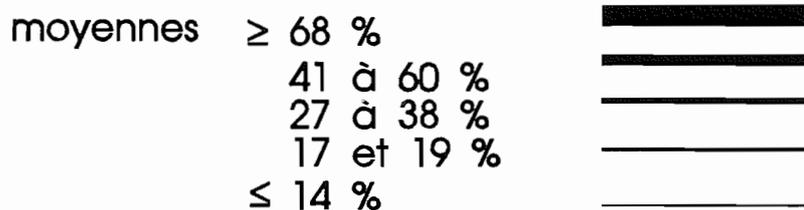
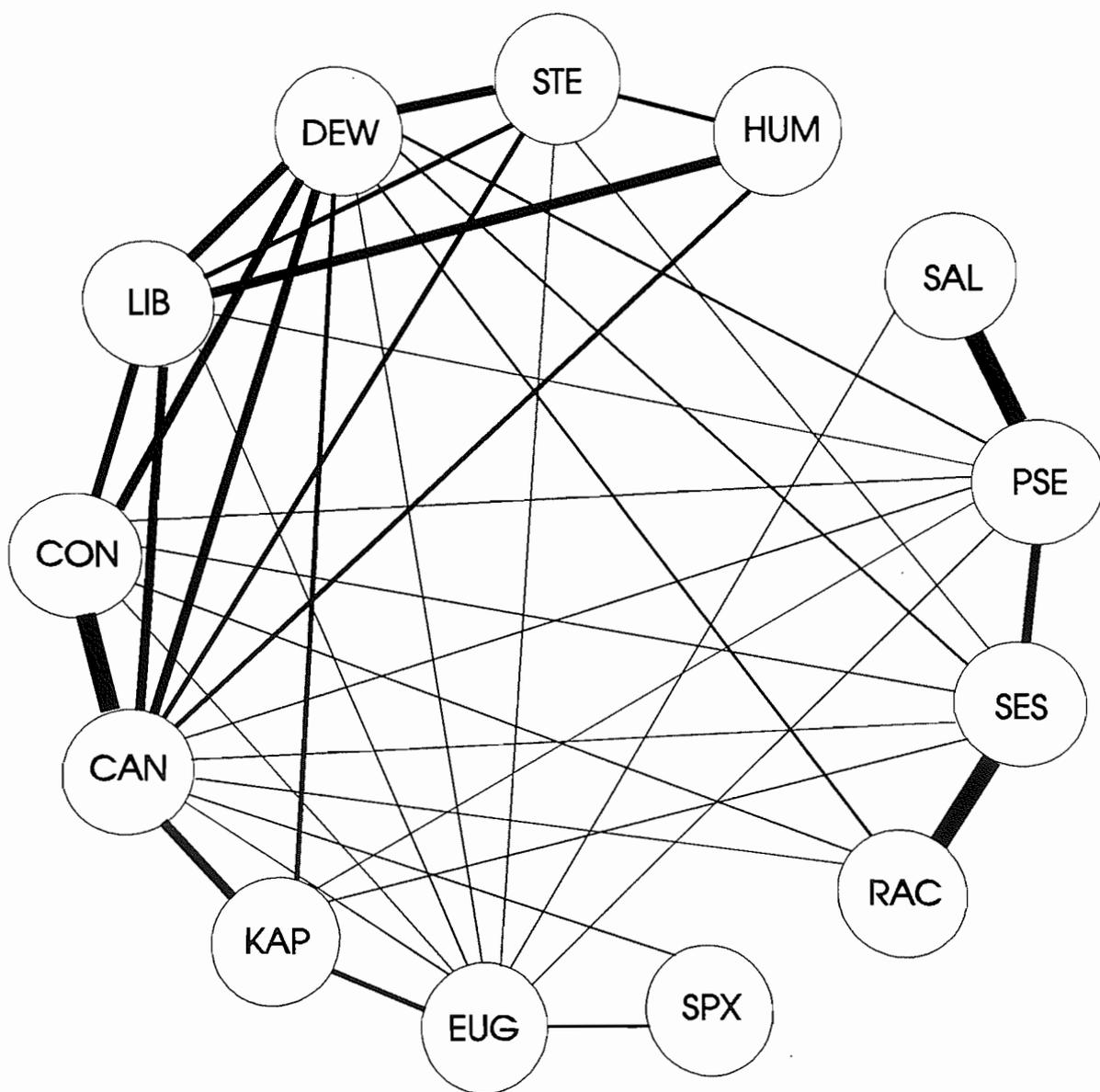


Figure 8: Viabilité pollinique des hybrides F1 entre caféiers diploïdes africains.

combinaisons, nous tenterons ensuite de justifier une démarche pour aborder l'étude des causes de stérilité vue sous l'angle des relations entre espèces, ou appliquée aux variations de la fertilité dans une combinaison interspécifique particulière.

A / LES REGROUPEMENTS ENTRE TAXONS (fig. 8)

1) Les taxons de l'Est et de l'Ouest

Deux observations peuvent être faites à leur niveau: les combinaisons subfertiles à fertiles et moyennement fertiles associent des taxons ayant la même origine géographique ou de l'Ouest, ou de l'Est; les combinaisons peu fertiles à quasi stériles proviennent de croisements entre taxons de l'Est ou entre taxons de l'Est et de l'Ouest.

Sur la base de viabilités polliniques moyennes inférieures à 20% pour les combinaisons hybrides intergroupes, les parents semblent se répartir en trois groupes:

- les quatre taxons est-africains à fructification rapide *C. sessiliflora*, *C. racemosa*, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*;
- le taxon est-africain d'altitude *C. eugenioides*;
- les six taxons de l'Ouest *C. canephora*, *C. congensis*, *C. humilis*, les deux variétés de *C. liberica* et *C. stenophylla*.

2) *C. kapakata* et *C. sp. X*

C. kapakata est combiné avec des représentants de chacun des groupes précédents. Compte tenu du seuil de 20% retenu ci-dessus, ce taxon montre des affinités avec le groupe de l'Ouest et avec *C. eugenioides*. Elles sont toutefois plus marquées avec les taxons de l'Ouest, en particulier *C. canephora*.

C. sp. X n'a été étudié qu'au travers des combinaisons avec *C. canephora* et *C. eugenioides*. Par rapport à ces deux taxons et même s'il semble moins éloigné du second, *C. sp. X* est en position de constituer un quatrième groupe.

B / RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LA REUSSITE DES HYBRIDATIONS

1) Le groupe de l'Ouest

Les viabilités polliniques des combinaisons hybrides entre les taxons de l'Ouest relèvent toutes au moins du niveau moyennement fertile. Ceci renforce la notion de groupe que suggérait la réussite des hybridations dans les deux sens de croisement pour cinq d'entre eux, et donne un nouvel argument pour y rattacher le sixième, *C. humilis*, avec lequel les combinaisons n'ont pas encore été réalisées dans les deux sens.

C. canephora x *C. congensis* constitue ce que nous avons défini comme un optimum de croisement. Cette combinaison, représente aussi ce qu'on peut appeler par analogie un optimum de fertilité. Le cumul de ces optimums et les viabilités polliniques élevées traduisent la très bonne affinité des deux taxons parentaux. LIB x *C. stenophylla* constitue dans le groupe le second optimum de croisement, cette situation ne semble pas se répercuter au niveau de la fertilité, les hybrides sont moyennement fertiles comme les autres combinaisons intra-groupe avec chacun des deux taxons.

Les rendements des croisements LIB x DEW paraissent relativement faibles pour des croisements intraspécifiques. D'après les lectures de viabilité pollinique, ces hybrides entrent dans la catégorie moyennement fertile. La juxtaposition de ces résultats pourrait signifier un début de différenciation entre les deux taxons de *C. liberica*.

2) Les taxons de l'Est et leurs relations avec les autres caféiers

L'hétérogénéité de comportement dans la réussite des croisements entre taxons de l'Est se retrouve au niveau des viabilités polliniques des hybrides. En particulier les combinaisons avec *C. eugenoides* sont peu fertiles confirmant l'isolement de ce taxon par rapport aux autres caféiers de l'Est.

a) Les taxons à fructification rapide

Les deux combinaisons *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*, fertiles à subfertiles, constituent chacune des optimums de fertilité. La première correspond à un optimum de croisement, la seconde peut y prétendre de par le niveau de réussite du croisement direct mais n'a pas été tentée dans l'autre sens.

Si l'on se réfère aux résultats obtenus avec *C. pseudozanguebariae*, ces deux ensembles de taxons pourraient se distinguer par l'asymétrie de la réussite des hybridations: comme nous l'avons vu plus haut ils ne sont interféconds que lorsque les premiers sont utilisés comme parent femelle. Malgré cette particularité leurs hybrides, tout du moins ceux avec *C. pseudozanguebariae*, sont moyennement fertiles, accréditant l'hypothèse d'un ensemble plus large où se regrouperaient les quatre taxons.

Toutes les combinaisons avec les caféiers de l'Ouest sont peu fertiles à quasi stériles, même celles qui comme *C. pseudozanguebariae* x DEW présentaient des taux très élevés de réussite des croisements.

b) L'espèce d'altitude *C. eugenoides*

Les bons résultats d'hybridation entre *C. eugenoides* et les taxons de l'Ouest, caractérisés par l'obtention des hybrides dans les deux sens de croisement et des rendements élevés lorsque cette espèce est utilisée comme parent femelle, contrastent avec les mauvaises fertilités des hybrides dont les niveaux varient de peu fertile à quasi stérile. Les hybrides *C. eugenoides* x *C. sp. X*, peu fertiles, sont dans la même situation.

De toutes les combinaisons avec *C. eugenoides*, seule celle avec *C. kapakata* qui atteint le niveau moyennement fertile, s'écarte de ce schéma. Elle correspond à un optimum de croisement. Si par rapport à *C. eugenoides* elle est en position de constituer un optimum de fertilité, ce ne semble pas être le cas du côté de *C. kapakata* qui combiné avec *C. canephora* donne aussi des hybrides moyennement fertiles, mais avec des viabilités polliniques en moyenne deux fois plus élevées. En fait malgré son aptitude à accepter les pollens étrangers, et en dehors d'une affinité toute relative avec *C. kapakata*, *C. eugenoides* semble isolée au milieu des autres taxons.

3) Conclusion

En définitive il apparaît que les hauts niveaux de viabilité pollinique chez les hybrides sont associés à une bonne réussite des hybridations entre les parents. Pour les niveaux moyen ou faible il y correspond toutes sortes de résultats d'hybridation. *C. eugenoides* étant écarté, les petits nombres de croisements surtout dans le cas de bas rendements s'opposent à une interprétation par espèce.

Globalement il ressort de ces éléments que le niveau de réussite des hybridations s'avère, dans nos conditions expérimentales, un faible prédicteur de la fertilité des hybrides, surtout quand un seul sens de croisement est considéré. Hormis semble-t-il les combinaisons

fertiles, les résultats suggèrent une indépendance assez marquée entre les facteurs impliqués dans chaque processus.

C / VIABILITE POLLINIQUE ET DESCENDANCES

Chez la plupart des combinaisons ayant des effectifs importants, nous avons observé que pour la viabilité pollinique, la variabilité d'une descendance recouvre pratiquement celle trouvée pour l'ensemble des individus. Dans quelques cas, comme chez LIB x *C. canephora*, l'absence de différences entre descendances a pu être mise en évidence. Lorsque de telles différences ont été révélées chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, elles étaient rattachées à des géniteurs particuliers qui induisent la stérilité partielle du pollen chez leurs descendants. Ces stérilités ne relèvent pas, au moins directement, du domaine des relations entre espèces.

Hors stérilités d'origine parentale, il semble donc que d'une manière générale pour une combinaison interspécifique donnée une descendance soit représentative de la variabilité de la combinaison. Une conséquence est que l'étude d'un nombre limité de descendances, voire même d'une seule descendance par combinaison pourrait être suffisante pour déterminer l'origine des causes de stérilité du pollen relevant de la seule hybridation des espèces.

Des différences entre individus dans les descendances ont été mises en évidence partout où cela a pu être testé. La répétition des mesures comme chez les hybrides LIB x *C. canephora*, nous a conduit à avancer l'hypothèse d'un polymorphisme à ce niveau. Chez ces hybrides où les moyennes des descendances sont de l'ordre de 50%, les valeurs varient en continuité du simple au double, voire au triple. S'agissant de descendances obtenues chacune entre deux géniteurs ces variations sont considérables: elles montrent côte à côte depuis des individus peu fertiles jusqu'à des individus de type fertile, en tous les cas semblables à ceux couramment rencontrés au niveau spécifique.

La viabilité pollinique dont la distribution est proche de la normale chez les hybrides précédents, semble d'une manière générale se comporter dans les combinaisons comme un caractère quantitatif. Il peut venir s'y superposer des variations d'ordre qualitatif sous forme de stérilités partielles surnuméraires d'origine parentale, à l'image de ce qui a été observé inter-descendances chez *C. canephora* x *C. congensis* et intra-descendance chez *C. sessiliflora* x *C. racemosa*.

Que ce soit pour rechercher les causes de stérilité chez les hybrides d'espèces ou pour aborder le déterminisme des variations de fertilité dans une combinaison interspécifique particulière, il semble donc bien que l'unité d'analyse optimale soit la descendance. La présence de stérilités induites par les parents souligne par ailleurs à quel point, tous caractères

confondus, l'étude des relations entre espèces est tributaire de la qualité génétique des géniteurs utilisés lors des hybridations.

D / CONCLUSION

L'étude de la viabilité pollinique des hybrides interspécifiques entre caféiers diploïdes africains montre toute une gamme de situations, depuis des fertilités analogues à celles des espèces jusqu'à la quasi stérilité de tous les individus.

Trois combinaisons hybrides sont fertiles à subfertiles: *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*. Les viabilités polliniques élevées et la facilité d'obtention des individus expriment chez elles la proche parenté des espèces associées. Les autres combinaisons sont moyennement fertiles ou peu fertiles à quasi stériles; par comparaison avec les hybrides précédents, la baisse de fertilité traduit chez elles la présence de barrières reproductives internes entraînant la stérilité d'une partie plus ou moins grande du pollen. Cette baisse de fertilité n'est pas toujours le reflet d'une mauvaise réussite des hybridations.

Sur la base de viabilités polliniques relevant du niveau peu fertile à quasi stérile dans les combinaisons hybrides intergroupes, trois groupes d'affinités principaux peuvent être proposés chez les parents: les six taxons d'Afrique occidentale et centrale, les quatre taxons est-africains à fructification rapide, l'espèce est-africaine d'altitude *C. eugenioides*. En position intermédiaire entre *C. eugenioides* et les caféiers de l'Ouest, *C. kapakata* semble plus proche de ces derniers. Peu impliqué *C. sp. X* qui n'exprime pas d'affinité particulière, pourrait constituer un quatrième groupe.

Dans l'ensemble pour une combinaison interspécifique donnée une descendance semble représentative de la variabilité de la combinaison. Chez la plupart des combinaisons, le paramètre viabilité pollinique se comporte comme un caractère quantitatif; hors effets du milieu, il peut être perturbé par des variations d'ordre qualitatif liées à des stérilités surnuméraires d'origine parentale touchant l'ensemble des individus de la descendance ou seulement une fraction d'entre eux. Tout ces éléments font de la descendance l'unité d'analyse optimale pour étudier la fertilité et les causes de stérilité chez les hybrides d'espèces ou dans une combinaison particulière.

QUATRIEME PARTIE :

COMPORTEMENT MEIOTIQUE ET RECHERCHE DES CAUSES DE STERILITE DU POLLEN CHEZ LES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

Nous venons de voir que pour le caractère viabilité pollinique, les combinaisons hybrides expriment entre elles toute une gamme de situations entre des fertilités analogues à celles des espèces et la quasi-stérilité de la plupart des individus. L'étude des comportements méiotiques dans les cellules mères des grains de pollen (CMP) doit nous permettre maintenant de mieux cerner les causes de stérilité et les parentés génomiques des espèces. On attend de cette étude des informations sur la régularité des appariements et des ségrégations chromosomiques, et sur l'existence de remaniements structuraux de grande amplitude entre génomes tels que translocations ou inversions. En présence d'une régularité méiotique suffisante, la comparaison avec la viabilité du pollen nous montrera dans une seconde étape dans quelle mesure la stérilité des gamétophytes peut découler de l'irrégularité des disjonctions chromosomiques, et/ou si des différences de structures entre les génomes rapprochés sont à envisager.

Les grandes lignes du comportement méiotique chez les espèces et les hybrides sont présentées dans un premier chapitre. La comparaison avec la viabilité pollinique fait l'objet d'un second chapitre.

CHAPITRE 1 / DONNEES GENERALES SUR LE COMPORTEMENT MEIOTIQUE

Nous avons essentiellement à comparer l'appariement chez les espèces et chez les hybrides.

Le contrôle des appariements chromosomiques a été effectué au stade métaphase 1. La régularité à ce stade est figurée par les cellules mères renfermant onze bivalents. En dehors du pourcentage de ces cellules, pour décrire les situations les plus couramment rencontrées nous avons repris les paramètres utilisés par Essad (1962): le rapport du nombre de bivalents au nombre de paires de chromosomes étudiés que nous appellerons "p" ou "fréquence d'association", et le rapport du nombre de bivalents en anneau au nombre total de bivalents que nous appellerons "l" ou "intensité de liaison". Comme cet auteur, nous avons choisi de ne considérer à ce stade que la présence ou l'absence d'une liaison par paire de bras de chromosomes. Un troisième paramètre pourrait être déterminé à partir des précédents, la

"fréquence de liaison par paire de chromosomes homologues (ou homéologues)" qui est égale à " $p(1+1)$ ".

A / LES ESPECES PARENTES

Dans le cadre de notre travail, nous n'avons pas entrepris d'étude préliminaire sur la méiose des espèces parentes. Nous nous en sommes tenu aux résultats des observations que nous avons effectuées à Madagascar sur des matériels similaires (Louarn, 1976). Ces résultats rejoignent ceux trouvés dans la littérature qui pour l'ensemble des *Coffea* diploïdes fait état de comportements réguliers dans la plupart des cas (Sybenga, 1960b; Vishveshwara, 1963; Medina et Rijo, 1969; Chinnappa, 1970; Medina et coll., 1977; Charrier, 1978).

En dehors des quelques pieds de *C. eugenioides* étudiés à Madagascar, ces données sur les espèces ne concernent que des individus isolés, retenus comme géniteurs et/ou sélectionnés. En particulier on ne possède pas d'informations sur le comportement méiotique de descendances ou de populations spontanées.

1) La régularité méiotique

L'aspect régulier du comportement méiotique chez les espèces est caractérisé au stade métaphase 1 par la présence quasi systématique de onze associations chromosomiques bivalentes dans les CMP. Il s'ensuit des montées équilibrées de onze chromosomes clivés de part et d'autre de la plaque équatoriale au cours de l'anaphase 1. La cytokinèse, simultanée chez les caféiers, marque la fin de la méiose; elle individualise quatre cellules filles à onze chromosomes à l'issue du stade télophase 2.

Les irrégularités les plus souvent observées sont, à la métaphase 1, la présence occasionnelle d'une paire d'univalents, parfois deux paires ensembles dans les CMP comme nous l'avons relevé dans une famille de *C. eugenioides* (Louarn, 1976). Elles peuvent entraîner à l'anaphase 1 des disjonctions chromosomiques déséquilibrées, avec ou sans chromosomes traînants sur la plaque équatoriale, et qui touchent de 5% à 10% des CMP (Medina et coll., 1977). Une autre irrégularité observée assez couramment lors de l'anaphase-télophase 1 est la présence d'un pont de chromatine entre les amas de chromosomes aux deux pôles; elle peut concerner plus de 10% des CMP, jusqu'à 30% pour la seule souche de *C. sessiliflora* étudiée. Les disjonctions déséquilibrées se retrouvent à l'anaphase 2, il en va de même pour les chromosomes traînants. Ces derniers sont sans doute à l'origine des tétrades anormales renfermant plus de quatre tétraspores (jusqu'à 5%).

Tableau 21 : Associations chromosomiques en métaphase 1 chez les espèces de *Coffea* diploïdes.

Matériel végétal	Nb de pieds	Univalents I	Bivalents II	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>flpc</i>	Sources et observations
<i>C. canephora</i>	11	0,00 - 0,36	10,32 - 11,00	0,984 - 1,000	0,485 - 0,698	1,47 - 1,67	Leliveld (1940) * (1)
	1	0,60	10,70	0,972	0,205	1,17	Mendes (1950) *
	5	0,04 - 0,16	10,92 - 10,98	0,993 - 0,928	0,305 - 0,524	1,30 - 1,52	Louarn (1976) (2)
<i>C. congensis</i>	1	0,12	10,94	0,995	0,570	1,56	(1)
	1	0,12	10,94	0,995	0,382	1,38	03390 (50 CMP)
<i>C. eugenioides</i>	5	0,15 - 0,75	10,62 - 10,92	0,966 - 0,993	0,574 - 0,703	1,52 - 1,69	(2)
	1	0,00	11,00	1,000	0,439	1,44	Medina et coll. (1977) (3)
<i>C. kapakata</i>	1	0,04	10,98	0,998	0,730	1,73	(1)
	1	0,00	11,00	1,000	0,419	1,42	(3)
<i>C. liberica</i> <i>DEW</i>	2	0,40 - 0,46	10,54 - 10,60	0,979 - 0,982	0,537 - 0,543	1,51	(1)
	1	0,00	11,00	1,000	0,305	1,30	Medina (1952) *
<i>LIB</i>	1	0,00	11,00	1,000	0,654	1,65	(1)
	1	0,22	10,89	0,990	0,359	1,35	(3)
	1	0,06	10,97	0,997	0,504	1,50	051077 (30 CMP)
<i>C. racemosa</i>	1	0,00	11,00	1,000	0,391	1,39	(3)
	1	0,00	11,00	1,000	0,494	1,49	(30 CMP)
<i>C. salvatrix</i>	1	0,22	10,89	0,990	0,368	1,35	Medina et Rijo (1969) (4)
<i>C. sessiliflora</i>	1	0,28	10,86	0,987	0,479	1,46	08009 (50 CMP)
<i>C. stenophylla</i>	1	0,00	11,00	1,000	0,417	1,42	(4)
<i>Mascarocoffea</i> 8 espèces	12	0,04 à 0,36	10,82 - 10,98	0,984 à 0,998	0,423 à 0,795	1,40 à 1,77	Charrier (1978)

p : rapport du nombre de bivalents au nombre de paires de chromosomes étudiées

l : rapport du nombre de bivalents au nombre total de bivalents

flpc : $p(1 + l)$

* cités par Sybenga (1960)

2) Variation des paramètres d'association chromosomique

Les variations des formules méiotiques d'appariement relevées dans la littérature pour les différentes espèces sont rassemblées avec nos propres résultats dans le tableau 21. Les observations ont été effectuées au stade diacinèse pour Leliveld (1940, cité par Sybenga, 1960b), au stade métaphase 1 pour les autres auteurs. Nos résultats concernent quatre souches souvent impliquées comme géniteurs dans les croisements interspécifiques; parmi elles nous remarquerons un représentant de *C. sessiliflora*, espèce pour laquelle il s'agit d'une première détermination du nombre chromosomique.

Pour le paramètre "p", il n'y a pas de différences entre les moyennes des observations effectuées, toutes espèces africaines confondues, en diacinèse et en métaphase 1 par les différents auteurs [$p = 0,992$ ($s = 0,008$) en moyenne]. Indépendamment des stades, neuf individus sur dix ont des valeurs de "p" supérieures à 0,980. Ceci veut dire qu'à leur niveau moins de deux appariements sur cent échouent ou se disjoignent de manière anticipée. La valeur la plus faible (0,966) a été observée chez *C. eugenioides*, avec dans ce cas 70% des CMP à onze bivalents.

Pour le paramètre "l", dans les mêmes conditions, les valeurs moyennes sont beaucoup plus élevées en diacinèse qu'en métaphase 1 [respectivement 0,60 ($s = 0,02$) contre 0,47 ($s = 0,13$)]. Il en va évidemment de même pour la fréquence de liaison par paire de chromosomes (1,58 et 1,46). Ceci rejoint les observations de Mendes (1958, cité par Sybenga, 1960a) qui relève chez *C. canephora* une réduction du nombre de chiasmas par bivalent entre les mêmes stades (respectivement 1,44 contre 1,32). Si nous nous en tenons à nos propres observations et à celles de Charrier (1978) sur des espèces malgaches, nous pouvons somme toute considérer que généralement chez les espèces de caféiers diploïdes au stade métaphase 1, il y a autant, ou plus, de bivalents en anneau que de bivalents droits. A ce stade, les intensités de liaison les plus hautes pour les caféiers africains ont été observées chez *C. eugenioides* (0,7).

De la combinaison des deux paramètres précédents, il ressort des valeurs moyennes de fréquence de liaison par paires de chromosomes plus élevées en diacinèse [$1,58$ ($s = 0,07$) contre $1,46$ ($s = 0,13$)].

3) Conclusion

D'après ces quelques données, le comportement méiotique semble caractérisé chez les espèces par un haut niveau de régularité des associations chromosomiques en diacinèse et en métaphase 1. Généralement les valeurs de p sont supérieures à 0,980 avec plus de 80% de CMP à onze bivalents, et il y a autant ou plus de bivalents en anneau que de bivalents droits. A

Tableau 22 : Variation des associations chromosomiques en métaphase 1 et des viabilités polliniques dans les différentes combinaisons interspécifiques.

Hybrides	Nb de pieds	Univalents I	Bivalents II	Multivalents III et IV	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>flpc</i>	CMP 11 II %	VP %
CAN x CON	20	0,07-1,27	10,37-10,97	-	0,942-0,997	0,286-0,506	1,21-1,48	57-97	12-88
LIB x CAN	18	0,80-2,48	9,76-10,60	-	0,887-0,964	0,240-0,458	1,12-1,40	28-70	20-74
STE x CAN	2	2,32-2,88	9,56-9,84	-	0,869-0,895	0,246-0,316	1,08-1,18	16-19	27-50
HUM x CAN	1	0,88	9,60	0,52	0,954	0,435	1,36	(58)	32
STE x LIB	5	1,28-4,13	8,93-10,36	-	0,812-0,942	0,287-0,457	1,05-1,33	7-50	8-44
HUM x STE	3	1,48-3,40	9,30-10,26	-	0,845-0,933	0,202-0,249	1,02-1,15	6-44	34-61
HUM x LIB	2	1,08-1,34	10,38-10,46	-	0,944-0,951	0,268-0,329	1,21-1,26	50-56	54-67
SES x RAC	14 *	0,07-0,80	10,60-10,97	-	0,964-0,997	-	-	67-97	27-90
SES x RAC	2	0,36-1,48	10,26-10,82	-	0,933-0,987	0,346-0,363	1,27-1,32	50-82	42-55
RAC x CAN	11	1,50-5,96	8,02-10,10	0,00-0,07	0,729-0,932	0,154-0,368	0,85-1,26	0-45	1-8
RAC x CON	1	5,04	8,34	0,08	0,771	0,175	0,91	0	17
RAC x DEW	2	2,57-4,76	8,52-9,55	0,05-0,09	0,784-0,885	0,291-0,326	1,01-1,17	6-27	13-15
SES x CAN	7	2,64-5,72	8,04-9,68	0,00-0,06	0,740-0,880	0,172-0,324	0,87-1,16	0-24	4-22
SES x DEW	3	1,68-4,68	8,66-10,16	-	0,787-0,924	0,192-0,317	0,94-1,22	8-34	4-28
PSE x CAN	2	3,46-3,60	9,20-9,27	-	0,836-0,843	0,216-0,366	1,02-1,14	3-13	3-6
PSE x DEW	12	1,34-3,34	9,33-10,33	-	0,848-0,939	0,290-0,423	1,12-1,32	7-43	4-35
EUG x CAN	8	1,27-3,73	9,03-10,37	0,00-0,13	0,830-0,942	0,317-0,472	1,09-1,37	10-57	4-31
EUG x CON	20	1,20-3,00	8,00-10,40	0,00-0,87	0,864-0,945	0,179-0,572	1,03-1,38	11-53	6-34
EUG x DEW	2	2,00-3,33	9,33-10,00	-	0,848-0,909	0,243-0,293	1,05-1,17	13-37	2-4
CAN x KAP	6	1,00-2,00	10,00-10,50	-	0,909-0,955	0,397-0,485	1,32-1,40	27-57	45-59
EUG x KAP	6	0,74-2,86	9,57-10,63	-	0,870-0,967	0,360-0,426	1,20-1,36	20-63	18-38
CAN x SPX	13	2,00-7,53	7,23-10,00	-	0,658-0,909	0,186-0,383	0,87-1,26	0-30	0-21
EUG x SPX	11	0,07-1,73	10,13-10,97	-	0,921-0,997	0,421-0,604	1,34-1,59	37-97	10-46

* Parot (1984)

la régularité des appariements succède la régularité des disjonctions qui sont parfois perturbées par la présence de chromosomes traînants ou d'un pont de chromatine en anaphase 1.

B / LES HYBRIDES

Les comportements méiotiques ont été étudiés chez 157 hybrides représentant 22 combinaisons interspécifiques. Dans la mesure du possible nous avons privilégié une approche par descendance, avec un prélèvement aléatoire des individus. Les observations ont surtout porté sur les stades métaphase et anaphase de la première division (annexe D).

1) Comportement en métaphase 1

La variation des paramètres suivis en métaphase 1 est récapitulée par combinaison dans le tableau 22.

a) La régularité métaphasique

Au stade métaphase 1, le pourcentage de CMP à onze bivalents varie entre les hybrides de 0% à 97% avec tous les intermédiaires possibles.

Le maximum, 97%, est atteint dans trois combinaisons: *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. eugenoides* x *C. sp. X*. Pour les deux premières on est proche des comportements observés chez les espèces avec en moyenne plus de 80% de CMP à onze bivalents; on s'en éloigne pour la dernière avec une moyenne de 71% (s=18). Le maximum de régularité, 70%, est observée ensuite chez LIB x *C. canephora* [46% (s=12)].

Le minimum, 0%, a été trouvé dans quatre combinaisons: *C. racemosa* x *C. canephora*, *C. racemosa* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. sp. X*. Ces valeurs nulles pourraient toutefois être liées aux petits nombres de CMP étudiées (26 à 50). Chez *C. canephora* x *C. sp. X*, trois pieds sur treize sont dans cette situation. En dehors de *C. racemosa* x *C. congensis*, étudiée sur un seul individu, des maximums de régularité allant de 24% à 45% sont observés dans les trois autres combinaisons.

L'irrégularité métaphasique se traduit par la présence de paires d'univalents et parfois d'un multivalent aux côtés des bivalents.

Tableau 23 : Distributions des CMP selon le nombre de paires d'univalents par combinaison (%) ; tests d'indépendance sur les différentes catégories de CMP observées par individu dans les combinaisons, et sur deux catégories (zéro paire d'univalents et les autres).

Hybrides	Nb. de pieds	Nb. CMP	CMP 11 II %	Nb de paires d'univalents par CMP								Tests d'indépendance			
				0	1	2	3	4	5	6	7	χ^2	3 à 5 catégories signif	ddl	2 catégories signif
CAN x CON	20	600	57-97	81,5	16,7	1,8	-	-	-	-	-				***
SES x RAC	16	520	50-97	80,6	16,1	3,1	0,2	-	-	-	-				***
EUG x SPX	11	330	37-97	71,2	24,2	4,2	0,4	-	-	-	-				***
LIB x CAN	18	900	28-70	45,9	36,8	13,6	3,4	0,3	-	-	-	87	***	34	***
PSE x DEW	12	360	7-43	32,5	41,4	20,0	5,0	1,1	-	-	-	33	NS	22	*
EUG x CAN	8	240	10-57	31,7	33,7	28,1	10,0	2,1	0,4	-	-	44	**	21	***
EUG x CON	20	880	18-53	28,5	41,3	21,6	7,3	0,9	0,3	0,1	-	85	***	38	***
RAC x CAN	11	607	0-45	18,5	30,3	26,2	14,8	7,1	2,1	0,8	0,2	237	***	30	***
SES x CAN	7	350	0-24	14,0	30,6	30,6	15,4	8,3	0,8	0,3	-	83	***	24	*
CAN x SPX	13	410	0-30	8,8	20,0	27,1	24,1	12,7	5,4	1,7	0,2	129	***	36	**

b) Les paires d'univalents

Les proportions relatives des différents types de cellules d'après le nombre de paires d'univalents qu'elles renferment sont présentées pour les combinaisons les plus travaillées dans le tableau 23. Ce nombre augmente au fur et à mesure que diminue la régularité métaphasique. Il atteint jusqu'à cinq et même sept paires d'univalents par cellule chez les combinaisons ayant les métaphases 1 les plus irrégulières.

Ces situations globales masquent dans la plupart des cas des variations entre individus qui ont pu être mises en évidence à l'aide de tests d'indépendance. Dans la combinaison LIB X *C. canephora* par exemple, le test portant sur les trois catégories de cellules à zéro, une et deux paires ou plus d'univalents montre que les 18 individus étudiés n'ont pas un comportement homogène ($\chi^2 = 87,6$ ***, pour 34 d.d.l.). Citons encore les hybrides *C. sessiliflora* x *C. canephora* avec cinq classes de cellules considérées ($\chi^2 = 83,1$ ***, pour 24 d.d.l.). Seuls les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW ont des comportements où l'hétérogénéité ne semble pas franchement établie avec un χ^2 inférieur au seuil de probabilité 0,05 d'être dépassé.

Les variations entre individus se retrouvent pour toutes les combinaisons dans les tests portant sur deux classes de cellules et qui opposent les cellules ayant des univalents à celles qui en sont dépourvues.

Notons que l'hétérogénéité peut se retrouver aussi intra-descendance: chez *C. canephora* x *C. congensis* où les individus se partagent entre deux descendance ($\chi^2 >$ au seuil 0,01 chez chacune avec 9 d.d.l.), ou encore chez LIB x *C. canephora* où seize des individus étudiés relèvent d'une seule descendance (χ^2 de 31,2 ** et 65,5 ***, pour respectivement 2 et 3 catégories de CMP avec 15 et 30 d.d.l.). Ces résultats ne semblent toutefois pas généralisables, comme tend à le montrer le cas de dix individus appartenant à une même descendance *C. congensis* x *C. eugenioides* (χ^2 de 7,1 et 36,7 respectivement inférieurs aux seuils 0,4 et 0,9 pour 9 et 27 d.d.l.). Le fait que les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW présentés ci-dessus constituent une seule descendance pourrait aussi expliquer leur relative homogénéité.

c) Les multivalents

La présence d'un multivalent dans les cellules s'apparente généralement à un caractère fortuit: il touche 15% des individus et chez eux moins de 10% des CMP. Trois individus s'écartent de ce schéma avec plus de 50% des CMP montrant un multivalent: un hybride

Tableau 24 : Configurations méiotiques en métaphase I chez les hybrides 34115 et 34119 *C. congensis* x *C. eugenioides* et 72001 *C. humilis* x *C. canephora*.

Hybrides	34115	34119	72001
Nb de cellules mères	76	100	50
Plaques métaphasiques	%	%	%
11 II	7,9	1	34
9 II + 1 IV	2,6	12	24
9 II + 1 III + 1 I	13,2	8	12
10 II + 2 I	15,8	5	14
8 II + 1 IV + 2 I	6,6	31	8
8 II + 1 III + 3 I	22,4	8	4
9 II + 4 I	10,5	4	-
7 II + 1 IV + 4 I	3,9	17	2
7 II + 1 III + 5 I	2,6	2	-
8 II + 6 I	9,2	3	-
6 II + 1 IV + 6 I	1,3	6	2
6 II + 1 III + 7 I	2,6	3	-
7 II + 8 I	1,3	-	-
Moyennes			
34115	2,88 I + 8,66 II + 0,41 III + 0,14 IV		
34119	2,73 I + 8,00 II + 0,21 III + 0,66 IV		
72001	0,88 I + 9,60 II + 0,16 III + 0,36 IV		
Types de configurations			
Quadrivalents	11	66	18
U	7	24	13
N	4	17	5
□	-	25	-
Trivalents	31	21	8
V	27	16	6
I	4	5	2

C. humilis x *C. canephora* (souche 72001) et deux hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides* (souches 34115 et 34119). Les observations rapportées ci-dessous concernent surtout ces trois individus. Historiquement c'est la première fois que des fréquences élevées de multivalents sont observées chez des caféiers diploïdes.

c1) Les multivalents à forte fréquence

Chez les trois individus considérés, les associations multivalentes se présentent sous forme de chaînes de trois ou quatre chromosomes qui apparaissent isolément aux côtés des bivalents et des univalents dans 52% à 87% des CMP (tab. 24). Les quadrivalents sont deux à trois fois plus nombreux que les trivalents chez les souches 72001 et 34119, c'est l'inverse chez la souche 34115. Les configurations quadrivalentes sont en "U" ou en "N" pour le 72001 et le 34115, un tiers est en "anneau" chez la souche 34119. Les configurations trivalentes sont en "V" (3/4) ou en "I", elles sont toujours associées à un nombre impair d'univalents.

Des CMP montrant un appariement régulier de onze bivalents ont été observées chez les trois individus; elles sont plus fréquentes pour l'hybride avec *C. humilis*, 34% contre 8% et 1% pour les deux autres. Chez cet hybride, une large majorité des multivalents se retrouve aux côtés de neuf bivalents, avec un univalent en plus dans le cas des trivalents; la proportion des CMP renfermant un multivalent est la même dans les cellules ayant une ou zéro paire d'univalents (50%). Chez les hybrides avec *C. congensis* le maximum de multivalents se situe dans les cellules à une paire d'univalents; ici aussi les proportions de CMP ayant un multivalent sont sensiblement les mêmes dans les cellules à une et zéro paire d'univalents (66% et 90% respectivement pour les souches 34115 et 34119).

En définitive, tout se passe chez chaque hybride comme si chacune des associations multivalentes (IV et III+I) était constituée à partir des chromosomes de deux bivalents. Compte tenu de la fréquence de ces figures, comme nous n'en avons pas rencontré deux dans une même cellule, on peut penser qu'elles ont au moins en commun les chromosomes d'un bivalent sinon de deux. L'absence de multivalents de rang plus élevé, penta- ou hexavalent (ou de deux trivalents non accompagnés d'univalents), est en faveur de la seconde hypothèse. Les quadrivalents et les trivalents associés à un univalent, sont généralement révélateurs d'une structure chromosomique hétérozygote chez les individus où ils apparaissent; ils y traduisent la présence de translocations de type réciproque entre chromosomes hétérologues.

Remarquons que dans cette hypothèse, les proportions inchangées de multivalents dans les CMP à une et zéro paire d'univalents semblent indiquer que la première paire d'univalents trouvée dans les cellules, est plus le fait d'un défaut d'appariement au niveau d'une paire de chromosomes quelconques, que le résultat d'une compétition entre les quatre chromosomes impliqués dans les multivalents.

c2) Les multivalents chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenoides*

Vingt individus de la combinaison *C. congensis* x *C. eugenoides* ont été analysés en métaphase 1. Parmi eux, onze montraient des multivalents; en dehors des deux souches étudiées ci-dessus, un multivalent est présent dans 10% des CMP chez deux pieds, dans 2% à 3% chez les autres. La présence de multivalents dans cette combinaison apparaît donc comme un événement fréquent mais d'amplitude très variable selon les individus.

Douze de ces individus dont les deux hybrides à forte fréquence de multivalents, appartiennent à une même descendance (03390 x 04244) et ont été étudiés dans les mêmes conditions expérimentales. Six autres forment une seconde descendance ayant le même parent *C. congensis*, mais utilisé dans l'autre sens de croisement (04888 x 03390). Des multivalents ont été observés dans les deux descendance.

Si la variation entre individus dans les descendance peut porter sur la fréquence des multivalents, elle semble concerner aussi la qualité des configurations comme l'indiquent les très larges majorités soit de trivalents, soit de quadrivalents, trouvées respectivement chez les souches 34115 et 34119. Chez la première, on observe une diminution très importante de la fréquence des trivalents qui passe de 50% à 15% entre les CMP à une ou zéro paire d'univalents et celles qui en ont deux. Chez la seconde, la fréquence des quadrivalents reste constante autour de 70%, entre les CMP à une et deux paires d'univalents. Tout se passe à ce niveau comme si les trivalents de la souche 34115 étaient moins aisément réalisables ou moins stables (plus sensibles à la terminalisation des chiasmas) que les quadrivalents de la souche 34119. Ces différences de comportement pourraient tenir aux configurations, elles pourraient aussi être liées aux chromosomes qui les constituent.

Savoir si d'une manière générale ces figures relèvent de la différenciation des espèces ou sont liées au parent commun, est un problème que nous aborderons ultérieurement lorsque nous tenterons de relier la fertilité au comportement méiotique. Nous aurons à traiter le même type de problème pour la combinaison *C. humilis* x *C. canephora* où un seul individu a été étudié.

d) Les paramètres d'association chromosomique

Comme nous venons de le voir, les variations de l'appariement chromosomique en métaphase 1 chez les hybrides se limitent presque exclusivement à une opposition entre la présence de bivalents ou de paires d'univalents dans les CMP. De ce fait les paramètres que nous avons retenus pour décrire ces variations fréquence d'association, intensité de liaison et fréquence de liaisons par paire de chromosomes concernent bien l'appariement moyen d'une paire de chromosomes homologues (ou homéologues) et paraissent adaptés.

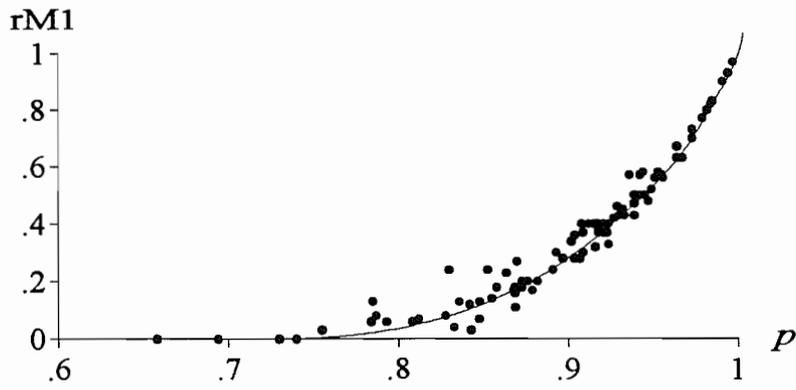


Figure 9: Relation entre la régularité métaphasique ($rM1$) et la fréquence d'association (p)

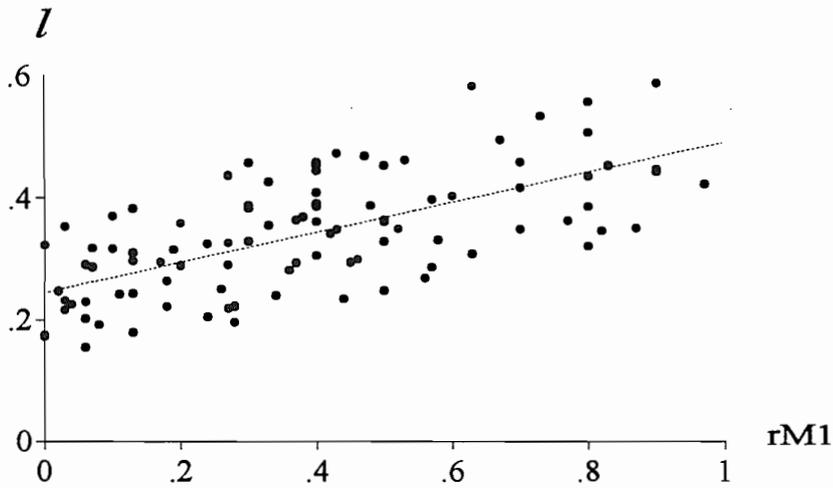


Figure 10: Relation entre l'intensité de liaison (l) et la régularité métaphasique

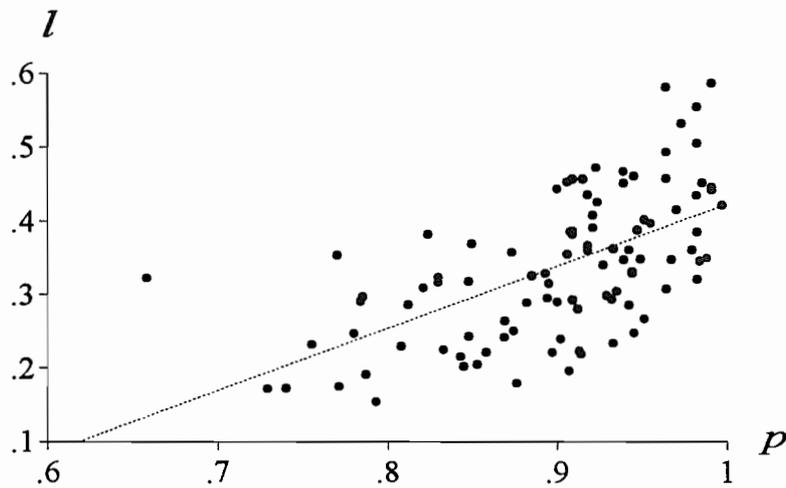


Figure 11: Relation entre l'intensité de liaison et la fréquence d'associations

Le paramètre "p" varie entre les hybrides de 0,658 à 0,997. Ceci veut dire que des défauts d'appariement ou une terminalisation précoce des chiasmas touchent en moyenne de 34% à moins de 1% des paires de chromosomes selon les individus. Comme on pouvait s'y attendre, "p" est en relation avec la régularité métaphasique, les plus faibles valeurs s'observent chez les hybrides qui ne montrent pas de CMP à onze bivalents, en particulier dans la combinaison *C. canephora* x *C. sp. X*. Pour l'ensemble des hybrides, on trouve une régression non linéaire fonction puissance onzième entre la fréquence de ces cellules (rM1) et "p" avec un coefficient de détermination (r^2) très élevé:

$$rM1 = 1,014 p^{11,32} - 0,017 \quad (r^2 = 0,98) \quad (\text{fig. 9}).$$

D'après cette relation, la régularité métaphasique est inférieure à 10% pour les valeurs de "p" en dessous de 0,826.

Le paramètre "l" varie de 0,15 à 0,60; il reste à étudier chez *C. sessiliflora* x *C. racemosa*. Il est en moyenne plus élevé chez les hybrides *C. eugenoides* x *C. sp. X*, où les bivalents droits et en anneau s'équilibrent (0,52) et chez *C. canephora* x *C. kapakata* (0,45). Les bivalents en anneau sont ensuite nettement minoritaires, avec des valeurs de "l" qui tournent autour de 0,40 chez les hybrides de *C. eugenoides* croisé par *C. canephora* et *C. kapakata*, ou chez *C. canephora* x *C. congensis*. A l'opposé les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* sont les plus mals placés (0,24). Pour l'ensemble des individus "l" augmente avec la régularité métaphasique, il est en relation linéaire avec la fréquence de CMP à onze bivalents et "p":

$$l = 0,25 rM1 + 0,25 \quad (r^2 = 0,42) \quad (\text{fig. 10});$$

$$l = 0,86 p - 0,43 \quad (r^2 = 0,35) \quad (\text{fig. 11}).$$

Des variations des deux paramètres précédents découlent des fréquences de liaison par paire de chromosomes homologues allant de 0,87 à 1,59. Elles sont au plus haut chez *C. eugenoides* x *C. sp. X*. Les valeurs inférieures à 1,00 s'observent surtout chez les hybrides de *C. canephora* croisé par *C. racemosa* et *C. sp. X*.

Des analyses de variances entre types d'hybrides ont été effectuées pour tous les paramètres d'association métaphasique, y compris la fréquence de CMP à onze bivalents. Elles portent sur des tirages aléatoires de six individus dans les onze combinaisons les plus travaillées (moins *C. sessiliflora* x *C. racemosa* pour "l" et "flpc"). Il y a des différences très hautement significatives entre combinaisons pour tous les paramètres (tab. 25). Les variances factorielles sont trois à quatre fois plus élevées que les variances résiduelles pour "rM1", "p" et "flpc", deux fois plus pour "l".

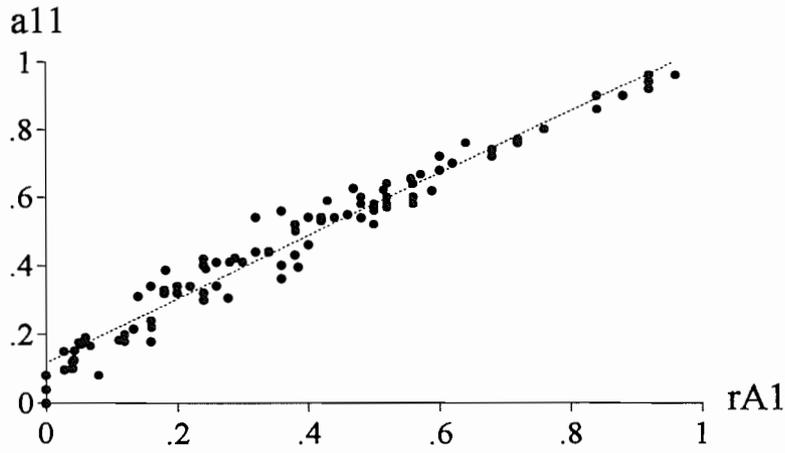


Figure 12: Relation entre les paramètres de régularité en anaphase 1: les montées de 11 chromosomes (a11) et les disjonctions équilibrées 11-11 (rA1)

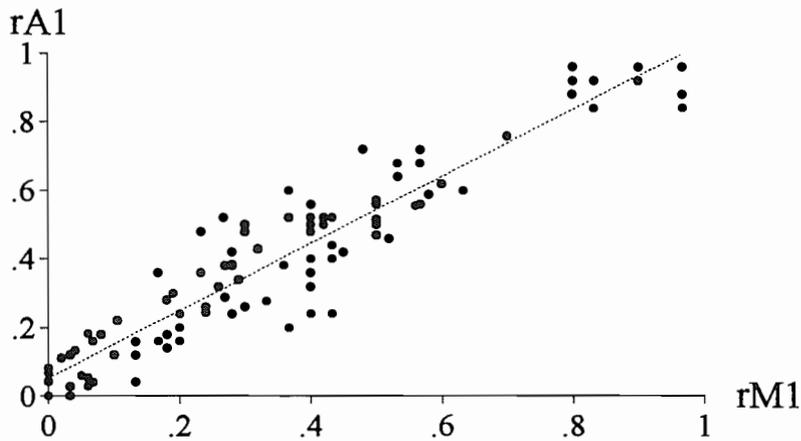


Figure 13: Relation entre la régularité des disjonctions en anaphase 1 (rA1) et la régularité métaphasique (rM1)

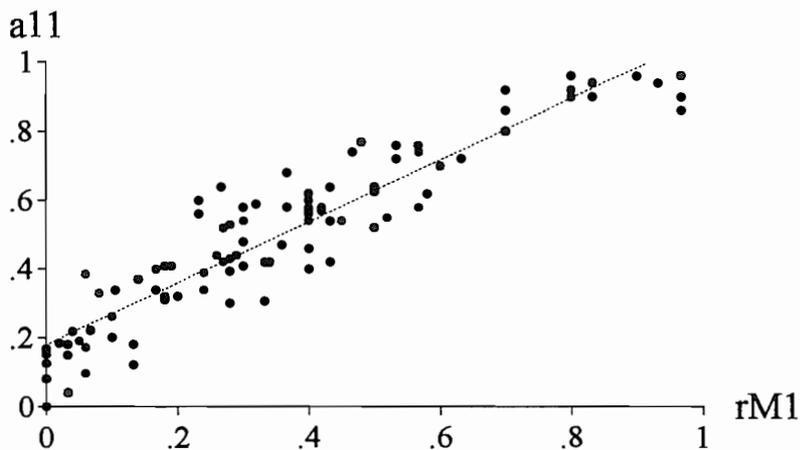


Figure 14: Relation entre les montées de 11 chromosomes en anaphase 1 (a11) et la régularité métaphasique (rM1)

2) Comportement en anaphase 1 et relation avec la métaphase 1

a) Caractères généraux de l'anaphase 1

En anaphase 1, le pourcentage de CMP montrant des disjonctions équilibrées de onze chromosomes aux deux pôles des CMP varie de 0% à 96% entre les hybrides.

Lorsque les disjonctions sont irrégulières, les cellules présentent des nombres variables de chromosomes aux pôles, de huit à treize en général, avec le plus souvent des chromosomes traînants au niveau du plan équatorial. Ces chromosomes traînants sont engagés en majorité dans le processus de seconde division conduisant au clivage des centromères; nous en avons observé jusqu'à douze dans une même cellule comme par exemple chez *C. eugenioides* x DEW ou *C. racemosa* x *C. canephora*. Chez les individus ayant des comportements très irréguliers, leur proportion dépasse 15%, le maximum a été observé chez un hybride *C. canephora* x *C. sp. X* (26%).

Parmi les irrégularités relevées en anaphase 1, nous devons noter la présence de ponts de chromatine observés dans une large part des matériels. Ces ponts de chromatine apparaissent généralement dans moins de 10% des CMP, dans 20% au maximum chez deux individus. Ils sont associés ou non à des fragments. Des fragments ont aussi été observés seuls. La présence de ponts avec fragment pourrait être révélatrice de différences de structures sous forme de boucles d'inversion au niveau de certaines des paires de chromosomes homologues.

b) Relation entre l'anaphase 1 et la métaphase 1

La relation entre l'anaphase 1 et la métaphase 1 a été estimée à deux niveaux: entre les paramètres chargés de représenter la régularité aux deux stades et, d'une manière plus globale, par le biais d'une analyse factorielle des correspondances (AFC).

b1) Relations entre les paramètres de régularité

Deux paramètres de régularité sont considérés au niveau de l'anaphase 1, la fréquence des disjonctions équilibrées 11-11 ($rA1$) et la fréquence des montées de onze chromosomes aux pôles ($a11$). La relation entre les deux paramètres est linéaire et le niveau de corrélation est très élevé:

$$a11 = 0,92 rA1 + 0,12 \quad (r^2 = 0,96) \quad (\text{fig. 12}).$$

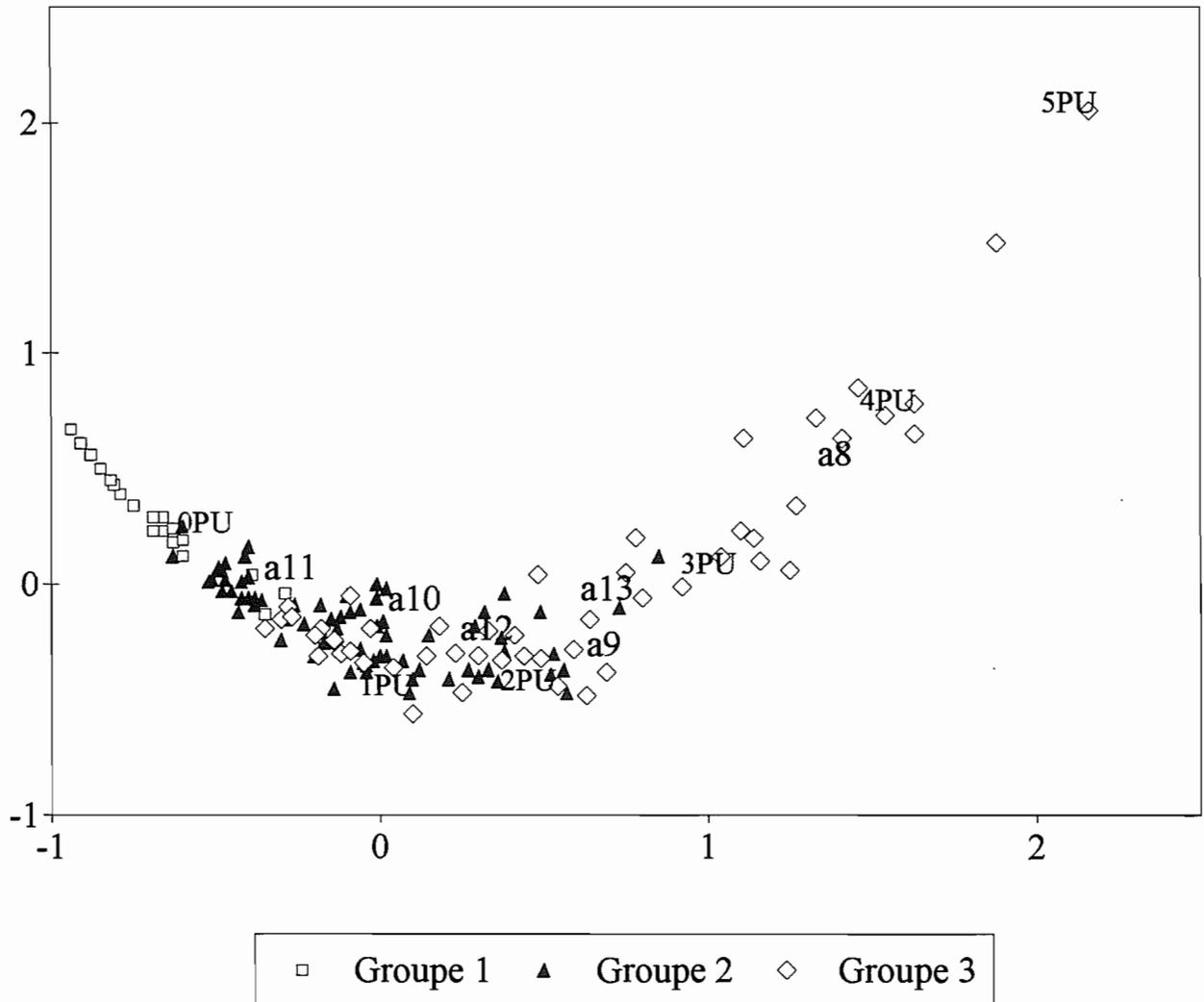


Figure 15: Relations entre les associations chromosomiques en métaphase 1 et les disjonctions en anaphase 1; plan 1-2 de l'A.F.C. montrant la présence de 3 groupes parmi les hybrides

Il en va de même pour leurs relations avec la fréquence de CMP à onze bivalents:

$$rA1 = 0,98 rM1 + 0,06 \quad (r^2 = 0,88) \quad (\text{fig. 13});$$

$$a11 = 0,90 rM1 + 0,17 \quad (r^2 = 0,86) \quad (\text{fig. 14}).$$

D'après ces éléments, à la régularité des appariements en métaphase 1 fait suite un même niveau de régularité des disjonctions en anaphase 1. La fréquence des pôles à onze chromosomes est dans la plupart des cas supérieure à la régularité en métaphase [0,14 ($s=0,09$) en moyenne]. Ceci, joint au fait qu'on observe globalement quatre fois moins de traînards que d'univalents (0,05 contre 0,21), semble indiquer qu'une large part des univalents migre normalement aux pôles des cellules.

L'influence de cette récupération des univalents se fait surtout sentir chez les hybrides ayant des niveaux d'appariement faible ou médiocre, avec par exemple, dans la combinaison *C. congensis* x *C. eugenioides*, un doublement de la fréquence des pôles à onze chromosomes par rapport à la régularité métaphasique (44% contre 24%). Soulignons toutefois son peu d'effet sur la régularité des disjonctions: plus 0,05 ($s=0,09$) en moyenne avec une distribution normale. Il tend à montrer que la migration des univalents aux pôles est de type aléatoire, et donc que la plupart d'entre eux sont de vrais univalents ou résultent de bivalents ayant fait l'objet d'une terminalisation anticipée des chiasmas bien avant la métaphase 1.

b2) Relation globale entre la métaphase 1 et l'anaphase 1

L'AFC s'appuie sur les fréquences relatives des différentes catégories de CMP observées en métaphase. Six catégories sont considérées, elles ont de zéro à cinq paires ou plus d'univalents. La relation entre l'anaphase et la métaphase est établie en introduisant comme variables supplémentaires les pourcentages de pôles présentant de huit chromosomes, ou moins, à treize chromosomes, ou plus, en anaphase.

Le premier facteur de l'analyse cumule 63% de l'inertie totale, c'est un axe où s'exprime la régularité des appariements. Il oppose les cellules à zéro univalents à celles qui en renferment au moins deux paires, surtout trois et quatre. L'inertie cumulée est de 22% pour le deuxième facteur, seule la catégorie à une paire d'univalents y a une contribution relative élevée (61%); avec les cellules à deux paires, elle s'oppose sur cet axe, mais de manière résiduelle, aux catégories extrêmes à zéro et cinq paires (tab. 26). La figure 15 donne la projection des variables et des individus sur le plan déterminé par ces deux axes. Les variables s'ordonnent selon une irrégularité croissante de l'appariement sur le premier axe. La répartition des points disposés selon une parabole suggère un effet Guttman (Benzécri et coll., 1982) lié au caractère unidimensionnel de l'ensemble des variables.

Les variables observées en anaphase s'ordonnent de la même manière selon un ordre croissant d'irrégularité. Trois d'entre elles ont des contributions relatives élevées vis à vis du premier facteur: les pôles à onze chromosomes (79%) qui sont proches des CMP à zéro univalents, et les pôles à huit et neuf chromosomes (59% et 52%) situés respectivement entre les CMP à deux et trois paires, et trois et quatre paires d'univalents. Seuls les pôles à dix chromosomes sont liés au deuxième facteur (45%), ils apparaissent entre les CMP à une et deux paires d'univalents. Les pôles à douze et treize chromosomes sont proches de ceux complémentaires à dix et neuf chromosomes; malgré cette proximité, leurs contributions relatives sont très faibles par rapport aux quatre premiers facteurs (18% et 12% au maximum).

La proximité et la concordance des variables représentant les échelles de régularité en métaphase et en anaphase dans le plan des deux premiers axes, et les niveaux élevés des contributions relatives des variables sur ces axes, suggèrent une bonne corrélation des comportements d'ensemble aux deux stades. Ce schéma compatible avec une irrégularité en anaphase 1 par perte de chromosomes, ne semble toutefois pas traduit dans l'AFC dans le cas de gains de chromosomes (pôles à 12 et 13 chromosomes). Cette situation est sans doute à rapprocher du fait que le dernier processus, plus complexe, conjugue défaut d'appariement et migration aléatoire des univalents. Une AFC portant sur les caractères d'anaphase souligne la particularité des pôles résultant d'un gain de chromosomes: ceux à douze chromosomes sont liés aux deuxième et troisième facteurs (40% sur chaque), ceux à treize n'émergent que sur le quatrième (42%), les autres variables interviennent surtout comme ci-dessus sur le premier et le deuxième facteur.

3) Les autres stades méiotiques

Les autres stades méiotiques n'ont pas fait l'objet d'une étude systématique. Les analyses ont généralement été engagées pour tenter de résoudre des problèmes particuliers en relation avec la viabilité pollinique.

a) Comportement en anaphase 2

Le comportement en anaphase 2 a surtout été abordé chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides*.

Les résultats des disjonctions concernent dix individus dont neuf appartiennent à la descendance 03390 x 04244 (annexe E). De cinq à quatorze chromosomes se retrouvent aux quatre pôles des CMP. Les montées de onze sont les plus fréquentes, elles varient entre 36% et 68%. Des disjonctions complètement équilibrées 4x11 sont observées dans 20% à 53% des

Tableau 28 : Distributions des nombres de spores par CMP observés au stade tétrade chez divers hybrides (comptages sur 100 CMP ; G = spores de grande taille).

Matériel végétal	2G	2G+1	2G+2	1G+2	4	5	6	7
SES x CAN								
S2006	24	3	1	3	51	13	4	1
S2010	-	-	-	-	80	12	8	-
S2033	-	-	-	1	83	13	3	-
S2044	3	-	1	-	89	6	1	-
SES x DEW								
SD 001	-	-	-	-	92	6	2	-
SD 003	5	-	-	1	88	5	1	-
SD 004	-	-	-	-	78	17	5	-
RAC x CAN								
92006	-	-	-	-	92	6	2	-
92027	3	-	-	-	91	6	-	-
CON x EUG								
34113	1	-	-	-	89	8	2	-
34114	1	-	-	-	82	14	3	-
34121	11	3	-	-	78	5	3	-

cellules. Jusqu'à 7% des chromosomes (3,7% en moyenne) traînent entre les amas aux pôles, en position médiane ou en dehors des fuseaux de division. Dans l'ensemble, on constate une bonne analogie des comportements en anaphase 1 et anaphase 2: la régularité est la même aux deux stades avec en moyenne 35% de disjonctions équilibrées 11-11 ou 4x11 et, même si on observe une tendance vers une normalisation, les proportions de pôles à onze chromosomes et de traînards ne varient pas significativement (respectivement de l'ordre de 50% et de 4%).

Lors de l'étude sur la métaphase nous avons signalé que les multivalents étant écartés, le comportement de la descendance 03390 x 04244 pouvait être considéré comme homogène pour la régularité des appariements. Ce semble être le cas aussi pour la régularité des disjonctions en anaphase 1 et en anaphase 2 comme le montrent les tests d'indépendance effectués sur trois catégories de CMP (disjonctions 11-11, 11-1-10 et autres; 11x4, 11-11 associé à divers 10-10+2, et autres) (tab. 27).

D'après ces éléments, les univalents de métaphase 1 ayant migré aux pôles à l'issue de l'anaphase 1 semblent donc s'intégrer sans difficulté dans les processus méiotiques ultérieurs.

Quelques anomalies peu fréquentes, de l'ordre du pour-cent par rapport à l'ensemble des cellules étudiées, sont à signaler: la présence d'un pont de chromatine au niveau d'un des fuseaux de division dans deux cellules; un seul fuseau de division avec une disjonction (17-10-17); des variations importantes du nombre de chromosomes, un cas d'aneuploïdie (18-18,7-7), et un cas de tétraploïdie (21-3-19,1,20-2-21). Cette dernière observation effectuée chez l'hybride 34105, n'est pas isolée. Nous avons relevé chez cet individu des situations analogues, elles aussi peu fréquentes à d'autres stades: en anaphase 1 une cellule présentait une disjonction (21-4-19); au diplotène et en métaphase 1 quelques cellules avaient un nombre sensiblement double de chromosomes sans que nous ayons pu entièrement les interpréter. (Au dernier stade, des cellules de type tétraploïde montraient au moins trois multivalents, sans doute l'indice d'une nature tétraploïde assez ancienne, antérieure au processus d'appariement méiotique).

b) Comportement au stade tétrade

Une douzaine d'hybrides ont été observés au stade tétrade. Selon les individus, de 51% à 92% des CMP renferment quatre spores. Jusqu'à trois spores surnuméraires de taille réduite sont généralement observées dans les autres CMP. Deux hybrides, les souches S2006 (*C. sessiliflora* x *C. canephora*) et 34121 (*C. congensis* x *C. eugenioides*), s'écartent de ce schéma avec des fréquences élevées de sporocytes montrant deux spores de grande taille (diades), ou une spore de ce type et deux de taille normale (triades), accompagnées ou non dans chaque cas de spores de taille réduite. Les diades et leurs dérivés représentent 28% des situations chez le premier, 14% chez le second (tab. 28).

Les spores surnuméraires proviennent vraisemblablement de micro noyaux édifiés autour des chromosomes traînants de la division 2. Les spores de grande taille sont assimilables à des noyaux de restitution; elles pourraient résulter de défauts de disjonction au cours de la première ou de la seconde division de la méiose, ou d'anomalies au moment de la cytokinèse. Les différences de taille permettent d'observer le devenir de ces deux catégories de spores au niveau du pollen.

C / CONCLUSION

Trois combinaisons interspécifiques, *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et dans une moindre mesure *C. eugenioides* x *C. sp. X*, présentent de fortes proportions d'individus ayant des comportements méiotiques analogues à ceux relevés chez les espèces.

Pour les autres combinaisons, on observe une baisse de la régularité méiotique à tous les stades. En métaphase 1, cela se traduit par des niveaux de régularité allant de très faible à moyen selon les types d'hybrides, avec en moyenne de 9% à 46% de CMP montrant un appariement de onze bivalents. Il y correspond des fréquences d'association variant de 0,786 à 0,931. L'irrégularité est surtout marquée par des défauts d'appariement qui peuvent concerner en même temps dans les cas extrêmes jusqu'à sept paires de chromosomes. Les autres irrégularités sont liées à la présence d'un multivalent: elles sont peu fréquentes et ne concernent vraiment que trois individus chez lesquels plus de 50% des CMP renferment un trivalent ou un quadrivalent.

Toutes combinaisons confondues, les bivalents droits sont en majorité, excepté chez *C. eugenioides* x *C. sp. X* où les bivalents en anneau sont parfois plus nombreux. Il y a des différences entre types d'hybrides pour la régularité métaphasique et pour tous les paramètres d'association. D'une manière générale les comportements en métaphase 1 ne peuvent pas être considérés comme homogène à l'intérieur d'une même combinaison interspécifique, en particulier pour ce qui concerne la régularité.

A la régularité des appariements en métaphase 1 fait suite un même niveau de régularité des disjonctions en anaphase 1. La récupération d'une partie des univalents entraîne une augmentation des pôles à onze chromosomes en anaphase 1; les chromosomes récupérés s'intègrent normalement dans les processus méiotiques ultérieurs. L'irrégularité au stade tétrade est surtout liée à la présence de spores surnuméraires; elle est marquée chez certains individus par des fréquences élevées de diades.

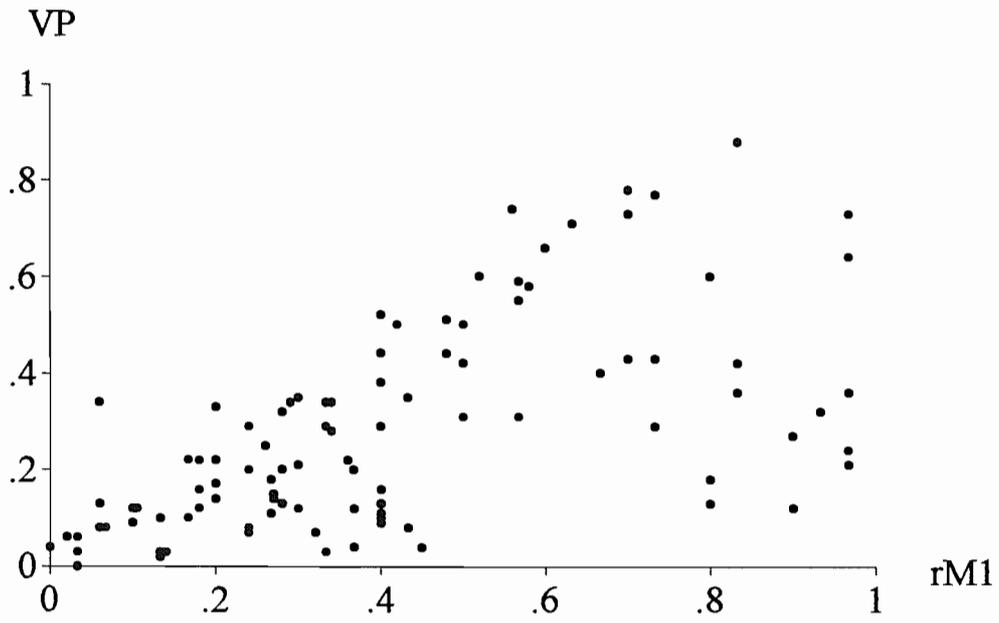


Figure 16: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité métaphasique chez l'ensemble des hybrides

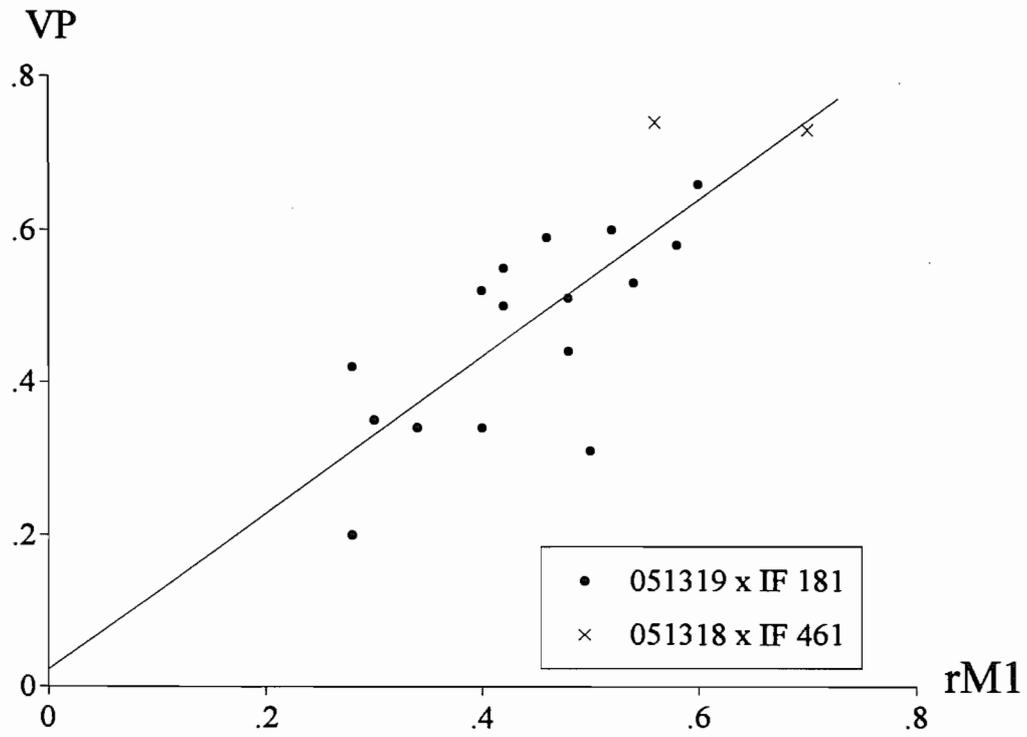


Figure 17: Relation entre la régularité métagasique méiotique et la viabilité pollinique chez les hybrides LIB x CAN

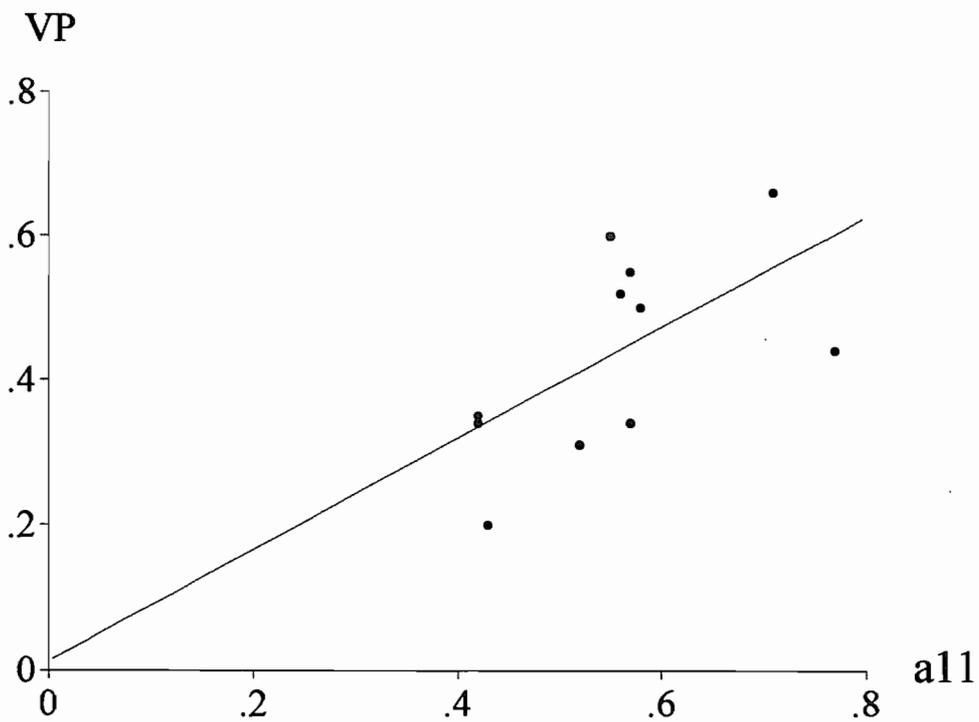


Figure 18: Relation entre la montée de 11 chromosomes en anaphase 1 et la viabilité pollinique chez les hybrides LIB x CAN

CHAPITRE 2 / RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LE COMPORTEMENT MEIOTIQUE

Comme nous venons de le voir dans le chapitre précédent, la plupart des hybrides montrent des CMP avec un appariement régulier de onze chromosomes en métaphase 1. Globalement, aux niveaux de régularité atteints à ce stade correspondent des niveaux sensiblement équivalents de régularité des disjonctions chromosomiques au stade suivant en anaphase 1. Les quelques observations effectuées en anaphase 2 vont dans ce sens. Cette conservation des niveaux de régularité au cours du déroulement de la méiose constitue une base minimale favorable pour juger des effets de la disjonction-recombinaison des génomes sur la fertilité mâle.

Nous présentons ici le modèle général de relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique chez les hybrides F1, avec l'analyse de quelques situations caractéristiques qui étayent le modèle ou qui mettent en évidence les principales causes de déviation rencontrées. Nous en tirerons ensuite les conséquences cytogénétiques pour affiner les possibilités de regroupements entre taxons.

A / LE MODELE GENERAL ET LES PRINCIPALES CAUSES DE DEVIATION

Globalement la viabilité pollinique est du même ordre de grandeur ou est inférieure à la régularité des appariements en métaphase 1 (fig. 16). La diversité des facteurs susceptibles de faire varier la fertilité et les différences de régularité métaphasique entre combinaisons interspécifiques, incitent à une étude des relations méiose-fertilité par type d'hybrides. Les combinaisons ayant une régularité métaphasique élevée, ou de niveau moyen avec une large étendue de variation du caractère, semblent par ailleurs les plus adaptées pour de telles études.

1) Mise en évidence du modèle de base chez les hybrides LIB x *C. canephora*

Parmi toutes les combinaisons traitées ici, LIB x *C. canephora* constitue un optimum pour la variation des paramètres avec en particulier des viabilités polliniques se distribuant de manière sensiblement normale autour de 53% (s=15).

18 individus dont 16 proviennent d'un tirage au hasard dans une même descendance, ont été étudiés en méiose. Selon les pieds, de 28% à 70% des CMP renferment onze bivalents en métaphase 1 et leurs viabilités polliniques vont de 20% à 74%. La relation est linéaire entre les deux caractères:

$$VP = 1,00 rM1 + 0,04 \quad (r^2 = 0,61) \quad (\text{fig. 17}).$$

Tableau 29 : Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique en métaphase 1 et en anaphase 1 chez les hybrides LIB x *C. canephora* : coefficients de détermination (r^2) entre parents chez onze individus d'une même descendance.

	rM1	rA1	a11
VP	0,519 *	0,246 NS	0,369 *
a11	0,572 **	0,925 ***	
rA1	0,566 **		

r M1 CMP à 11 bivalents

rA1 disjonctions 11-11

a 11 pôles à 11 chromosomes

VP viabilité pollinique

Tableau 30 : Disjonctions chromosomiques en anaphase 1 chez 50 CMP de la souche 08009 de *C. sessiliflora*.

Disjonctions	
11-0-11	30
10-0-12	1
11-1-10	4
11 pont 11	11
11 pont 1-10	4
	50

Les observations en anaphase 1 concernent 11 individus de la descendance (Louarn, 1980). Un test d'indépendance effectué sur trois catégories de CMP, présentant respectivement les disjonctions 11-11, 11-1-10 et les autres, montre un comportement hétérogène ($\chi^2 = 39,9$ **, pour 20 d.d.l.) comme pour les appariements. Les corrélations entre paramètres sont présentées dans le tableau 29. La récupération des univalents de métaphase 1 paraît se dérouler chez les hybrides LIB x *C. canephora* avec des effets assez semblables à ceux relevés au plan général sur les pôles à onze chromosomes:

$$a_{11} = 0,87 rM1 + 0,18.$$

La viabilité pollinique est surtout liée à la régularité des appariements, plus faiblement liée aux pôles à onze chromosomes et, malgré le haut niveau de corrélation entre les paramètres suivis en anaphase 1, sans liaison significative avec la régularité des disjonctions:

$$VP = 1,05 rM1 - 0,01;$$

$$\text{et } VP = 0,77 a_{11} + 0,01 \text{ (fig. 18).}$$

Face à un contexte interspécifique recombinaison, les situations de nullisomie pour un ou plusieurs chromosomes par rapport au stock haploïde de base, doivent entraîner dans la plupart des cas la stérilité des gamétophytes mâles. Les situations de disomie, potentiellement peu fréquentes (5%), doivent conduire assez souvent au même résultat. Parmi les montées à onze chromosomes on peut tabler sur un quota d'aneuploïdes provenant des 20% de CMP ayant deux paires d'univalents et plus en métaphase 1.

Dans ces conditions on peut considérer que les pôles à onze chromosomes dans leur grande majorité, autour de 80%, conduisent à des grains de pollen viables. En fait tout semble se passer ici chez les hybrides LIB x *C. canephora*, comme si la viabilité pollinique était en relation directe avec la régularité méiotique et que la présence d'un complément haploïde de chromosomes, malgré la disjonction-recombinaison des génomes, était généralement en soi suffisante pour assurer la viabilité des gamétophytes. Inversement, le manque d'appariement qui par le biais des disjonctions irrégulières conduit à des garnitures chromosomiques aneuploïdes, se présente comme la principale cause de stérilité du pollen.

Les résultats acquis ici, en particulier la viabilité des gamétophytes ayant un complément haploïde recombinaison de chromosomes, suggèrent une faible différenciation entre les représentants des deux espèces rapprochées. Du fait de cette faible différenciation et en l'absence des données correspondantes au niveau intraspécifique chez les caféiers, la relation trouvée entre la fertilité et la régularité méiotique chez les hybrides LIB x *C. canephora* peut servir de modèle de référence en ce domaine. Ce modèle revient somme toute à considérer qu'à un niveau de régularité méiotique doit correspondre un niveau sensiblement équivalent de viabilité pollinique. Nous l'appliquerons pour tenter d'expliquer des situations qui s'en écartent ostensiblement chez certaines combinaisons interspécifiques.

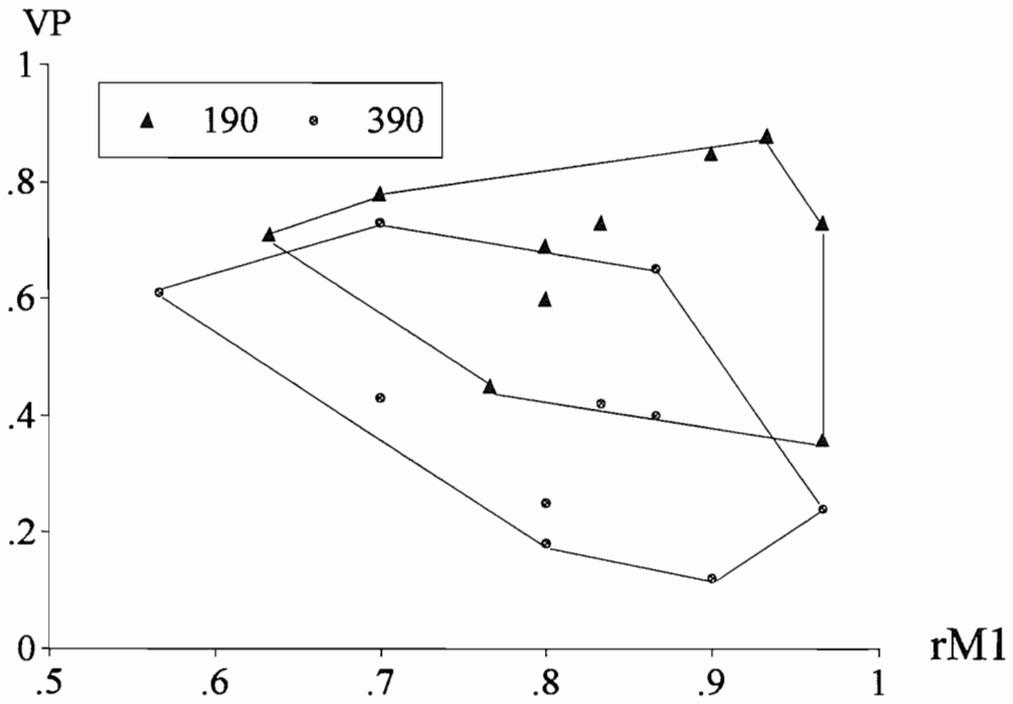


Figure 19: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique chez les hybrides CAN x CON

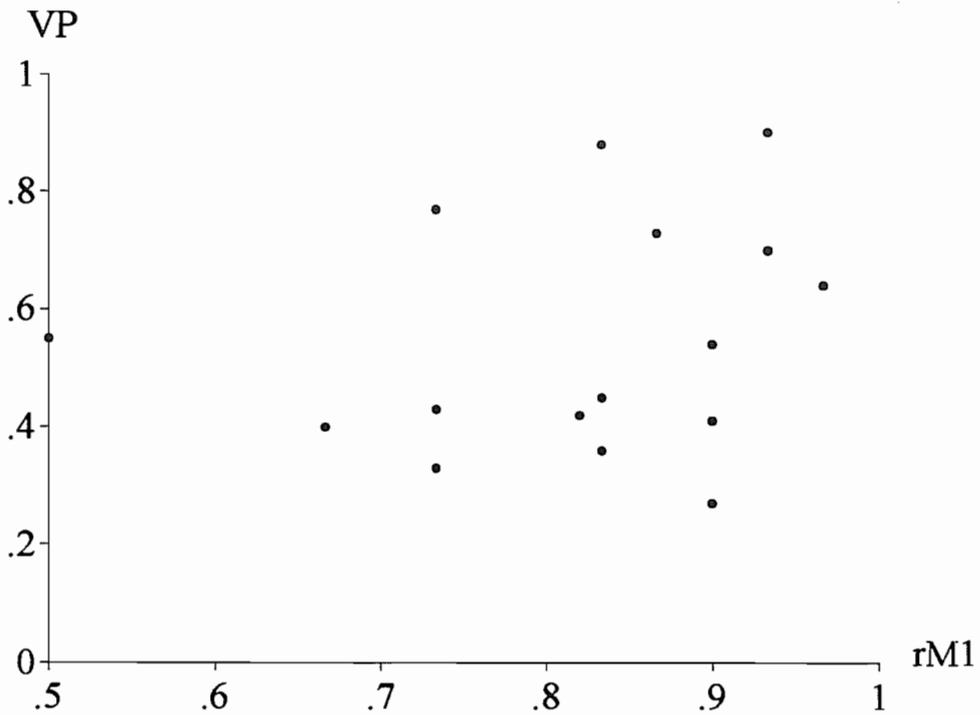


Figure 20: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique chez les hybrides SES x RAC (d'après Perrot, 1984)

2) Analyse de quelques situations s'écartant du modèle de base

a) Chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*

Les viabilités polliniques des hybrides *C. canephora* x *C. congensis* sont généralement du même ordre de grandeur que celles observées chez les espèces. Nous avons mis en évidence des différences importantes entre descendance pour ce caractère. Considérant que d'après le modèle ci-dessus le comportement méiotique des descendance à viabilité pollinique élevée et peu variable devait être régulier, nous avons choisi d'étudier le comportement de familles chez lesquelles la fertilité présentait une large variation. Les descendance IF126 x 03190 et IF126 x 03390 sont dans ce cas, avec respectivement des valeurs moyennes de 70% et 37%. Elles sont étudiées ici sur des tirages aléatoires de dix individus.

Il n'y a pas de différence entre les deux descendance pour la fréquence des CMP à onze bivalents qui varie globalement de 57% à 97%. Tous les individus étant considérés, la moitié a des viabilités polliniques du même ordre de grandeur que la régularité métaphasique; les deux génotypes présentant les plus forts taux d'asyndèse sont dans ce cas (fig. 19). Pour l'autre moitié, les viabilités polliniques sont nettement inférieures bien que la fréquence des pôles à onze chromosomes dépasse 85% en anaphase 1.

Nous avons émis l'hypothèse que les différences de viabilité pollinique entre les deux descendance devaient provenir de déficiences surtout héritées du parent mâle *C. congensis* 03390. D'après les résultats ci dessus, ces différences ne sont pas liées à des défauts d'appariement ou de disjonction des chromosomes.

La souche 03390 a un comportement méiotique qu'on peut qualifier de régulier: la fréquence d'association est de 0,995 et, en anaphase 1, 92% des CMP présentent des disjonctions équilibrées 11-11 et seulement 4% un pont de chromatine. La viabilité du pollen dépasse 90%. L'hypothèse d'une différence de structure de grande amplitude est peu probable au niveau de la garniture chromosomique de ce géniteur. Les stérilités partielles relevées chez certains de ses descendants hybrides semblent plutôt mettre en jeu des facteurs à hérédité simple qui, indépendamment de la régularité méiotique, peuvent entraîner la stérilité d'une partie des gaméophytes mâles. Le fait que la fréquence des individus exprimant de telles stérilités soit différente d'une descendance à l'autre, va dans ce sens; il suggère aussi des qualités génétiques variées selon les géniteurs. Les viabilités polliniques des descendants IF126 x 03190, nettement plus faibles que celles des descendants IF202 x 03190, 70% contre 95% en moyenne, soulignent par ailleurs l'extrême sensibilité de la fertilité mâle des hybrides à la qualité génétique des parents.

Ces résultats sur les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* montrent que des facteurs de stérilité, liés aux géniteurs, peuvent venir ajouter leurs effets à ceux provenant de défauts de régularité méiotique, pour entraîner la stérilité d'une plus large part du pollen. Tout se passe chez les hybrides comme si ces facteurs, d'ordre qualitatif, étaient présents à l'état hétérozygote chez les parents.

b) Chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa*

Les hybrides entre *C. sessiliflora* et *C. racemosa* se scindent en deux groupes de viabilité pollinique, de moyennes respectives 76% et 37%. Parot (1984) a étudié les associations chromosomiques chez quatorze individus se répartissant entre les deux groupes. Il n'y a pas de différence significative entre groupes pour la fréquence de CMP à onze bivalents qui est en moyenne de 84% (s=9). Globalement les viabilités polliniques sont inférieures de moitié à la régularité métaphasique dans le groupe à faible valeur (fig. 20). Ces résultats confirment nos premières observations, limitées à deux individus sur ce type d'hybrides, et pour lesquels nous avons relevé des viabilités polliniques: du même ordre de grandeur que la régularité méiotique chez l'un (respectivement 55% et 50% pour la souche 89003), moitié moindre chez l'autre (42% contre 82%).

Comme précédemment, les résultats d'ensemble pour les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* montrent que deux processus au moins sont susceptibles d'entraîner la stérilité des gamétophytes mâles: des disjonctions chromosomiques déséquilibrées et/ou des déficiences géniques.

Tous les hybrides étudiés ont le même parent *C. sessiliflora* la souche 08009. L'hypothèse d'un facteur de stérilité génique transmis par ce parent commun a été avancée par Parot (1984). Nous avons effectué l'étude de cette souche. En métaphase 1, elle a un comportement typique d'espèce avec une fréquence d'association de 0,987; il en va de même pour un des parents *C. racemosa* où l'appariement est complet.

En anaphase 1, la régularité des disjonctions 11-11 (82%) est perturbée chez la souche 08009 par la présence d'un pont de chromatine sans fragment, trouvé dans près d'une cellule sur trois (tab. 30). L'évolution de cette figure n'a pas été suivie dans les stades ultérieurs. La liaison paraît suffisamment solide pour placer dans certains cas l'un des deux chromosomes homologues impliqués dans le pont de chromatine en position de traînard sur la plaque équatoriale avant séparation. Dans l'hypothèse où la séparation des homologues se ferait par cassure des brins de chromatine, il pourrait en résulter des situations de délétion ou de délétion-duplication d'amplitude variable avec des effets plus ou moins marqués sur la fertilité.

Nous avons déjà signalé que la viabilité pollinique de la souche 08009 était assez faible et variable, 63% à 83%. A son niveau, les effets sur la fertilité pourraient surtout se traduire en terme de régulation, alors que chez les hybrides du fait de l'environnement interspécifique recombinaison, la prédominance irait à la présence des facteurs eux mêmes. A cet égard, il est tentant de faire un rapprochement entre les proportions de CMP présentant ce pont de chromatine, et d'hybrides constituant le groupe à faible viabilité pollinique: elles sont toutes deux de l'ordre du tiers.

Pour que de telles délétions puissent influencer chez les hybrides, encore faut-il qu'elles soient transmises et donc que les gamétophytes qui les véhiculent ne soient pas contre sélectionnés. Les pieds à faible viabilité pollinique apparaissent indifféremment dans les deux sens de croisement. L'acceptation de l'hypothèse supposerait donc aussi que des processus analogues se déroulent au niveau femelle, dans les mégasporocytes du parent *C. sessiliflora*.

La présence de ce pont suppose une hétérozygotie de structure au niveau d'une des paires de chromosomes de la souche 08009. Par rapport à cette anomalie et en dehors des situations pouvant résulter d'une cassure, deux sortes de gamètes peuvent être attendus, ils renferment l'une ou l'autre des structures de départ. Cet événement se produit lorsque la terminaison des chiasmas se fait normalement, comme ce semble être le cas dans deux tiers des cellules (chiasma sur le même bras mais en position distale par rapport au centromère et à l'anomalie, ou bivalent droit avec chiasma sur l'autre bras de chromosome par exemple). Après combinaison avec le génome de *C. racemosa*, il devrait en découler deux types d'hybrides F1 susceptibles entre eux de présenter des différences de comportement en anaphase 1. Face à un comportement analogue à celui de l'hybride 89003 chez lequel les ponts de chromatine semblent rares, pourraient bien apparaître des situations proches de celles trouvées pour le parent 08009. Elles permettraient peut être de savoir si le facteur de stérilité avancé par Parot (1984) et les effets supposés du pont avancés ici pour le parent 08009, ne constituent qu'un seul et même déterminisme.

En définitive si nous privilégions l'hypothèse d'une différence de structure d'origine parentale, trois formes de stérilité pourraient intervenir chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* étudiés ici. Elles seraient en relation avec:

- le manque de régularité méiotique, selon le modèle de base;
- des délétions dans le génome de *C. sessiliflora* transmis par les gamètes de la souche 08009, ces délétions résultant de cassures chromosomiques au moment de la disjonction du pont de chromatine observé en anaphase 1 chez cette souche;

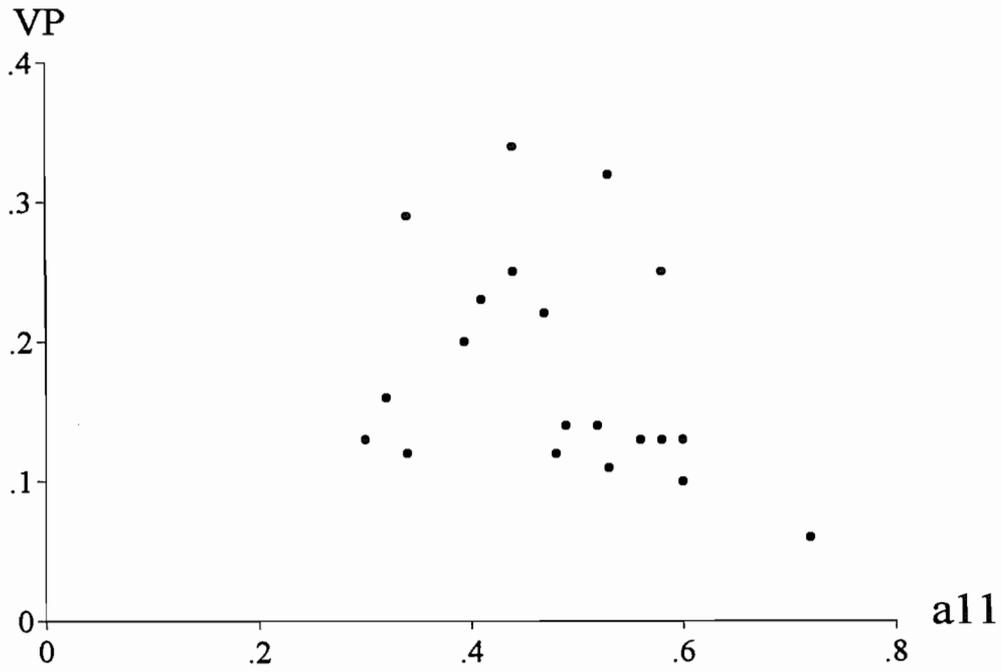


Figure 21: Relation entre la viabilité méiotique et les montées de 11 chromosomes en anaphase I chez la descendance hybride CON x EUG

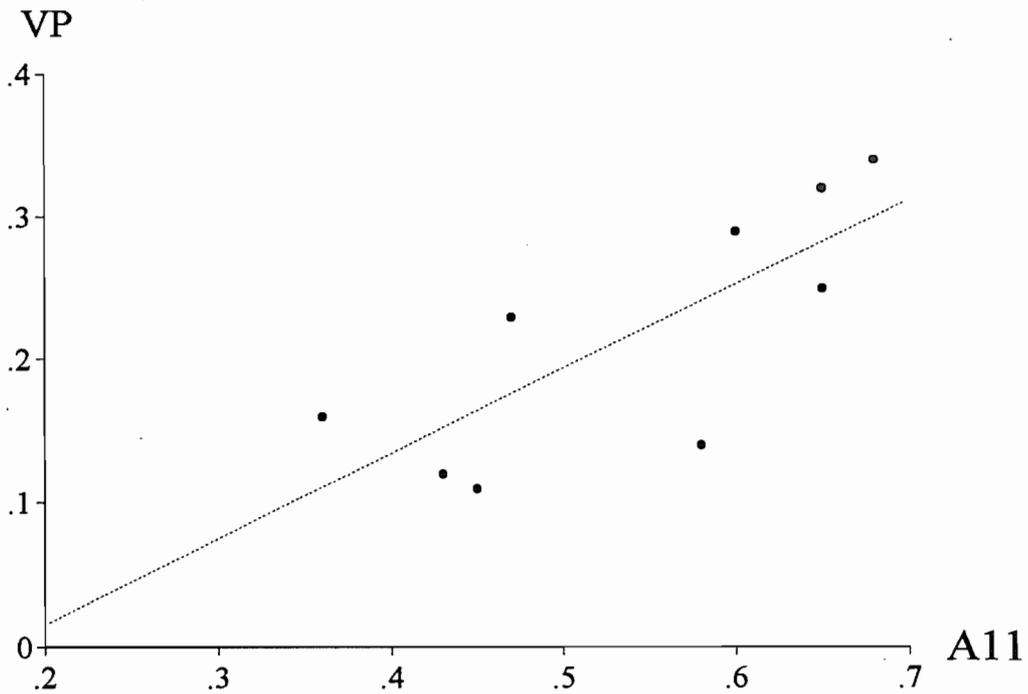


Figure 22: Relation entre la viabilité méiotique et les montées de 11 chromosomes en anaphase II chez la descendance hybride CON x EUG

- les effets directs de délétions résultant d'un processus similaire au précédent; ce processus ferait intervenir un pont de chromatine analogue à celui observé au niveau intraspécifique, pont à mettre en évidence chez les hybrides ayant hérité de l'anomalie de structure qui en est la cause chez le parent *C. sessiliflora*.

c) chez les hybrides *C. eugenoides* et *C. congensis*

Les hybrides entre *C. eugenoides* x *C. congensis* ont des viabilités polliniques allant de 0% à 47% 15% en moyenne. L'étude de la méiose a porté sur vingt individus: elle a surtout été développée dans la descendance 03390 x 04244 où apparaissaient les deux individus à forte fréquence de multivalents (annexe D). Tous étaient greffés sur souche.

Tous les pieds étant considérés, de 11% à 53% des CMP renferment onze bivalents potentiels (les quadrivalents sont assimilés à deux bivalents). Les viabilités polliniques varient de 6% à 32%. Il n'y a pas de relations entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique relevée en métaphase 1 et en anaphase 1, avec en particulier des fertilités très inférieures à la régularité chez les individus n'appartenant pas à la descendance ci-dessus (fig. 21). Soulignons que dans tous ces matériels la récupération des univalents est importante avec des montées de onze chromosomes deux fois plus fréquentes que la régularité métaphasique (48% contre 28%):

$$a_{11} = 0,73 rM1 + 0,28 \quad (r^2=0,41).$$

Les relations ne sont pas non plus significatives dans la descendance. Ces derniers résultats n'ont rien de surprenant si nous rappelons que pour l'appariement et les disjonctions en anaphase 1, cette descendance peut être considérée comme homogène. En définitive, la viabilité pollinique n'a été reliée ici qu'aux montées de onze chromosomes en anaphase 2 "A11" et ce bien que l'homogénéité des disjonctions ait été reconnue à ce stade:

$$VP = 0,59 A_{11} - 0,10 \quad (r^2=0,60) \quad (\text{fig. 22}).$$

En moyenne, la viabilité pollinique représente 40% des montées de onze chromosomes (22% contre 54%). 35% de CMP ayant deux paires d'univalents ou plus sont ici susceptibles d'entraîner un volant d'aneuploïdes parmi les montées de onze chromosomes. En fait dans ces matériels tout se passe comme si par rapport à la relation "régularité méiotique-fertilité", un grain de pollen sur deux était stérile.

Chez les souches 34115 et 34119 à fortes proportions de multivalents, la baisse de fertilité pourrait s'expliquer en reprenant l'hypothèse avancée plus haut d'une différence de structure sous forme de translocation réciproque au niveau de leurs garnitures

chromosomiques. Les multivalents sont rares ou n'ont pas été observés chez les autres pieds de la descendance, pouvant laisser supposer que la différence de structure n'est pas présente chez tous les individus, ou qu'elle est présente mais ne se traduit pas forcément par des multivalents.

Dans le premier cas, cela signifierait l'existence d'un facteur de stérilité indépendant de la différence de structure, et que l'un des parents est hétérozygote pour une translocation. C'est plausible dans la mesure où les disjonctions peuvent aboutir hors recombinaison à quatre sortes de structures gamétiques combinant les paires de chromosomes impliquées dans la translocation; parmi ces structures une conduit à l'absence de multivalent et une autre est susceptible de donner un quadrivalent en anneau. La présence simultanée de deux causes de stérilité devrait entraîner la quasi stérilité des deux hybrides 34115 et 34119; leurs viabilités polliniques parmi les plus basses, autour de 12%, ne s'opposent pas à cette idée; ce n'est toutefois pas le cas chez les pieds ayant de faibles proportions de multivalents. Les viabilités polliniques supérieures à 90% chez les deux parents, et la régularité du comportement méiotique de la souche 03390 ne sont pas en faveur d'une hétérozygotie de structure à leur niveau.

Dans le second cas on devrait envisager que l'interchange aboutissant aux multivalents est la cause de la baisse de fertilité, et que les parents sont de part et d'autre homozygotes pour cet interchange. Cette hypothèse est conciliable avec une différence de structure entre espèces. On ne peut toutefois pas écarter totalement au niveau intraspécifique l'idée d'individus ou de populations présentant une telle homozygotie; notons que si la souche 03390 était dans ce cas, on devrait considérer que la translocation est sans effet apparent sur les viabilités polliniques, supérieures à 80%, de ses descendants intraspécifiques avec un parent mâle issu d'une autre population spontanée. Une question se pose dans chacune de ces situations: pourquoi observe-t-on de telles différences entre individus au sein d'une même descendance pour la fréquence des multivalents.

Lors de l'étude de la combinaison *C. canephora* x *C. congensis*, nous avons mis en évidence que la souche 03390 transmettait un facteur de stérilité lorsqu'elle était utilisée comme parent mâle. Ce ne paraissait pas être le cas dans les croisements de type réciproque. Les descendances étudiées ici avec *C. eugenioides* semblent respecter ce schéma: les viabilités polliniques sont par rapport aux montées de onze chromosomes en anaphase 1, deux fois plus faibles quand cette souche est parent femelle (03390 x 04244), quatre fois plus faibles quand elle est parent mâle (04888 x 03390).

Il reste que chez tous les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides* étudiés, les viabilités polliniques sont au moins inférieures de moitié par rapport à la régularité méiotique. Sachant que deux géniteurs issus de populations spontanées différentes interviennent ici pour chaque espèce, on peut supposer que la baisse de fertilité observée par rapport au modèle de base

relève du domaine des relations interspécifiques, et repose sur une différence de structure entre génomes.

Dans cette hypothèse trois causes de stérilité partielle du pollen semblent intervenir ici. Elles sont liées au manque de régularité méiotique selon le modèle de base, à une différence de structure entre espèces et à un facteur de stérilité transmis par l'un des parents selon le sens du croisement.

A l'opposé de ces recherches sur les causes de stérilité, nous relèveront les viabilités polliniques plutôt élevées des souches 34117 et 34121, qui dépassent 28%. Chez elles, le pollen viable est constitué pour une large part, parfois plus de la moitié selon les fleurs, par des grains de grande taille. Ces gros grains sont bien colorés pour la plupart. Les quelques observations effectuées en anaphase 2 n'ont pas permis de mettre en évidence d'anomalies en rapport avec eux. Un contrôle effectué au stade tétrade chez le 34121 a révélé par contre la présence d'une diade ou d'une triade dans 14% des CMP, contre 1% chez deux autres souches appartenant à la même descendance (34113 et 34114). D'après ces résultats tout se passe chez les individus montrant des gros grains comme si des noyaux de restitution ayant un nombre sensiblement double de chromosomes étaient produits à l'issue de la seconde division.

3) Conclusion

Les résultats que nous venons de présenter montrent l'influence primordiale du comportement méiotique sur la fertilité. Ils mettent en évidence deux causes principales pour les baisses de fertilité observées chez les hybrides: le manque de régularité méiotique et la présence de facteurs de stérilité.

L'influence primordiale du comportement méiotique est liée aux variations de régularité; elle ressort plus particulièrement des études effectuées chez les hybrides LIB x *C. canephora*. Elle découle:

- des relations linéaires mises en évidence entre la viabilité pollinique, la régularité des appariements en métaphase 1 et des disjonctions en anaphase 1;
- de la quasi correspondance de niveau entre les paramètres et des conséquences qui peuvent en être déduites pour les gamétophytes: leur viabilité prépondérante quand ils renferment un complément haploïde de chromosomes, leur stérilité dans les cas d'aneuploïdie.

Nous en avons tiré un modèle de base reposant sur la correspondance, attendue, des niveaux de régularité méiotique et de viabilité pollinique.

Les facteurs de stérilité résultent d'hypothèses avancées pour tenter d'expliquer les baisses de viabilité pollinique par rapport au modèle de base. Ils peuvent relever des différences entre espèces ou être liés à des géniteurs particuliers. L'homogénéité des comportements a été retenue comme critère de distinction.

Nous avons admis que les baisses de fertilité s'appliquant de manière homogène à l'ensemble des individus d'une combinaison interspécifique relevaient des différences entre espèces. Sur cette base, nous avons avancé l'hypothèse d'une différence de structure entre génomes chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides*.

L'hétérogénéité est considérée pour une combinaison interspécifique lorsqu'on est en présence d'un mélange d'individus qui par exemple se comportent pour une part selon le modèle de base et pour une autre part expriment une baisse de fertilité. Nous l'avons rattachée à l'emploi de géniteurs particuliers. Cette hétérogénéité peut apparaître entre descendances comme chez *C. canephora* x *C. congensis*, ou entre individus dans les descendances comme chez *C. sessiliflora* x *C. racemosa*. Elle semble mettre en jeu des déficiences géniques présentes à l'état hétérozygote au moins chez un des parents dans la première combinaison, ou pouvant résulter d'anomalies méiotiques chez le parent *C. sessiliflora* pour la seconde. Les effets de ces déficiences n'apparaissant pas ou peu chez les géniteurs, leur expression pourrait être liée au contexte interspécifique recombinaison des gamétophytes chez les hybrides.

Les diverses formes de stérilité peuvent additionner leurs effets au niveau d'une même combinaison, à l'exemple des hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides*.

B / LES REGROUPEMENTS ENTRE TAXONS ET LES RELATIONS MEIOSE-FERTILITE

A partir des niveaux de viabilité pollinique des différentes combinaisons interspécifiques, nous avons envisagé trois groupes principaux d'affinité entre taxons: les caféiers d'Afrique de l'ouest, les caféiers d'Afrique de l'Est à fructification rapide et *C. eugenioides*. Nous venons de mettre en évidence diverses causes pouvant entraîner la stérilité partielle du pollen. Il convient de voir dans quelle mesure les regroupements sont compatibles avec ces nouvelles informations.

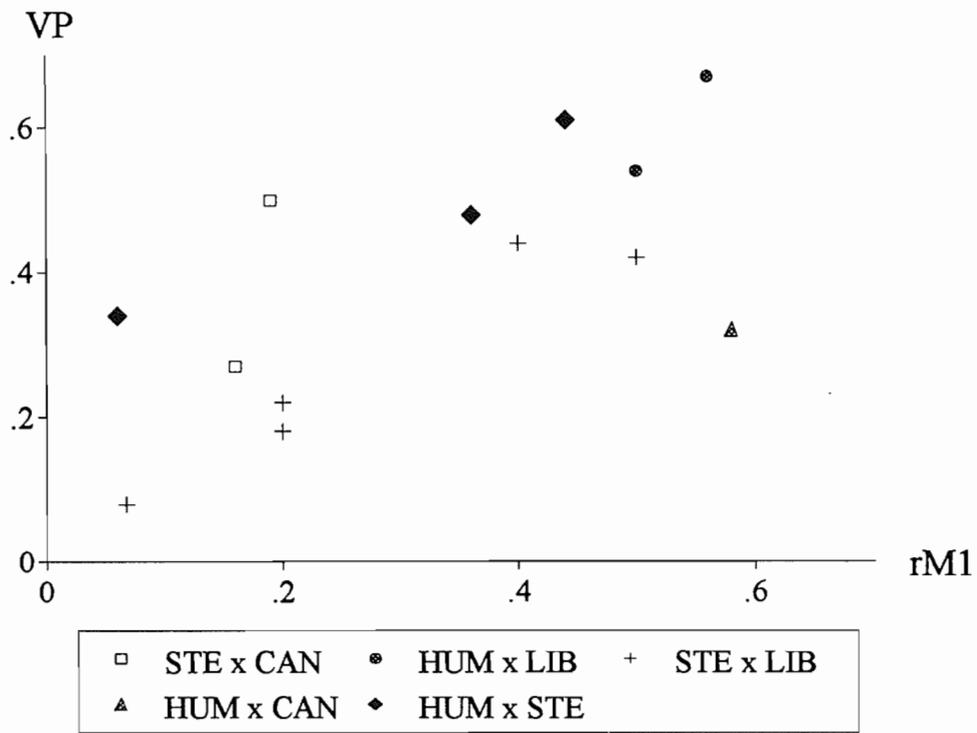


Figure 23: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique en métaphase 1 chez des hybrides de type "Ouest-Ouest"

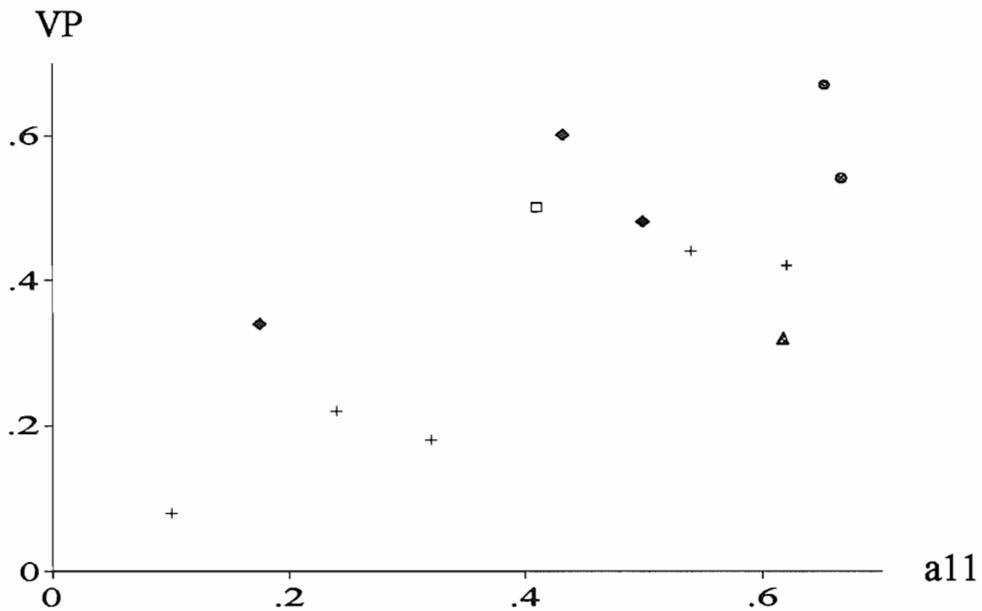


Figure 24: Relation entre la viabilité pollinique et les montées de onze chromosomes en anaphase 1 chez des hybrides de type "Ouest-Ouest"(légende cf. fig. 23)

1) Les hybrides entre taxons de l'Ouest

Dans le groupe d'affinité de l'Ouest, en dehors des hybrides *C. canephora* x *C. congensis* fertiles à subfertiles, il n'y a pas de différences marquées de viabilité pollinique entre les autres combinaisons intra-groupe. Ensemble ces dernières relèvent du niveau moyennement fertile. Les relations méiose-fertilité ont été abordées chez sept combinaisons interspécifiques: outre les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. canephora*, analysés ci-dessus, elles font intervenir deux nouvelles espèces: *C. humilis* et *C. stenophylla*.

Chez les hybrides avec *C. humilis* et *C. stenophylla* présentés ici les viabilités polliniques vont de 8% à 67%. Il y a une bonne relation globale entre ce caractère et la régularité en métaphase 1 et en anaphase 1, avec des comportements proches de ceux pouvant être attendus selon le modèle de base (fig. 23 et 24).

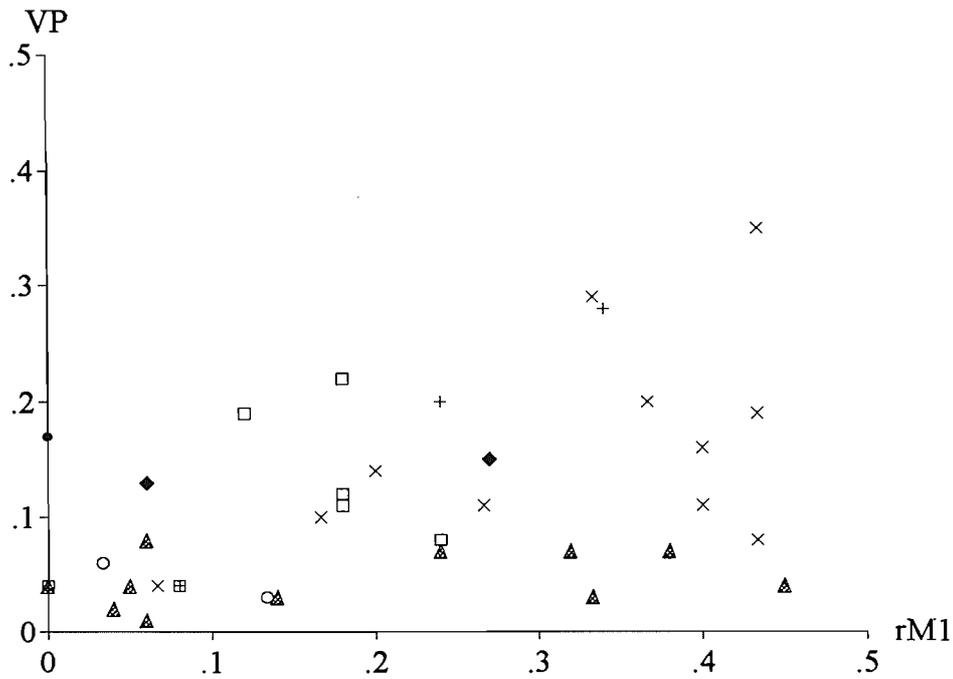
Dans cet ensemble, la souche 72002 (*C. humilis* x *C. canephora*), chez laquelle 50% des CMP renferment un multivalent, est de celles qui s'écartent le plus du modèle avec une viabilité pollinique moitié moindre (32% pour 62% de montées de onze chromosomes en anaphase 1). Tout se passe à son niveau comme si elle était hétérozygote pour une translocation de type réciproque entre paires de chromosomes hétérologues, et que cette différence de structure incluait une ou plusieurs fonctions vitales pour les gamétophytes mâles. Notons qu'en dehors du multivalent la régularité d'appariement prédomine avec seulement 30% des CMP ayant une paire ou plus d'univalents.

Un seul pied a été étudié pour la combinaison *C. humilis* x *C. canephora*; il est donc difficile de dire si nous sommes en présence d'un facteur de différenciation entre espèces ou d'un facteur de stérilité lié à un géniteur particulier. Le fait que le modèle de base semble s'appliquer aux autres types d'hybrides avec *C. humilis*, en particulier *C. humilis* x LIB, et d'une manière plus générale chez les hybrides entre les espèces qui lui sont associées, à l'exemple de LIB x *C. canephora*, paraît écarter l'hypothèse d'une ligne de différenciation particulière à cette espèce.

2) Les hybrides entre taxons de l'Est à fructification rapide

Deux des combinaisons entre taxons à fructification rapide ont des viabilités polliniques relevant du niveau fertile à subfertile: *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*. Les deux autres combinaisons étudiées dans cet ensemble sont moyennement à médiocrement fertiles.

Les informations disponibles sur les relations méiose-fertilité dans ce groupe viennent surtout des hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* qui, nous venons de le voir, se comportent



□ SES x CAN ○ PSE x CAN • RAC x CON × PSE x DEW
 △ RAC x CAN ◆ RAC x DEW + SES x DEW

Figure 25: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique en métaphase 1 chez des hybrides du type "Est-Ouest"

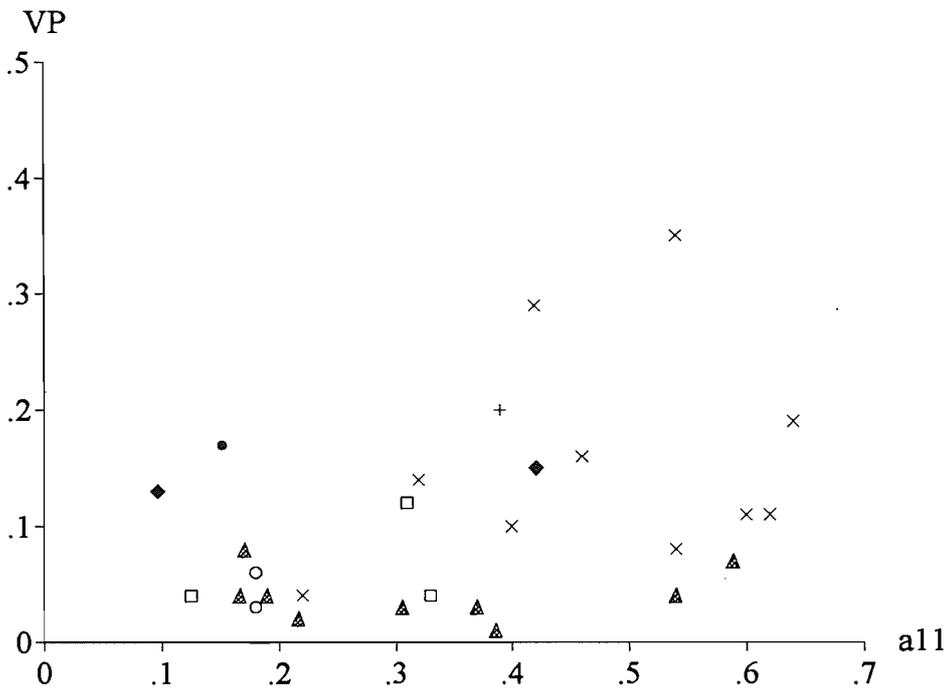


Figure 26: Relation entre la viabilité pollinique et les montées de 11 chromosomes en anaphase 1 chez des hybrides du type "Est-Ouest" (légende cf. fig. 25)

selon le modèle de base ou montrent des baisses de fertilité liées à un géniteur particulier (Parot, 1984). Chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. pseudozanguebariae*, la présence d'univalents en métaphase 1 et de traînards en anaphase 1 pourrait expliquer le niveau moyen des viabilités polliniques (Anthony, 1992), laissant supposer des situations proches du modèle de base mais qui restent à analyser.

3) Les hybrides entre les taxons de l'Est et les autres caféiers

Compte tenu du seuil de viabilité pollinique moyenne de 20% retenu chez les hybrides pour déterminer les regroupements entre les parents, les combinaisons relèvent ici des niveaux peu fertile à quasi-stérile.

a) Les hybrides entre les taxons à fructification rapide et les taxons de l'Ouest

Les relations méiose-fertilité ont surtout été étudiées chez les hybrides de *C. canephora* et DEW pour les taxons de l'Ouest, croisés par chacune des trois espèces *C. racemosa*, *C. sessiliflora* et *C. pseudozanguebariae* pour ceux de l'Est. Les observations les plus nombreuses concernent les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW et *C. sessiliflora* x *C. canephora*, pris au hasard dans une seule descendance, et *C. racemosa* x *C. canephora* issus de parents variés.

Dans ces matériels, les viabilités polliniques varient entre 1% et 35%. Pour la régularité des appariements, les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* recouvrent toute l'étendue de variation avec de 0% à 45% de CMP à onze bivalents en métaphase 1. Toutes combinaisons confondues la viabilité pollinique est du même ordre de grandeur ou est inférieure à la régularité méphasique. Elle est pour la plupart des individus au moins inférieure de moitié aux montées de onze chromosomes en anaphase 1 (fig. 25 et 26).

Quelques individus s'écartent de ce schéma. Ceci est dû le plus souvent à la présence chez eux de grains de pollen viables de grande taille comme chez la souche S2006 (*C. sessiliflora* x *C. canephora*) où un contrôle au stade tétrade a montré 28% de diades ou de leurs dérivés. Ce n'est pas le cas chez les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW où deux pieds montrent des viabilités polliniques d'un tiers plus élevées, mais qui pourraient tenir au manque de précision des observations.

La baisse de fertilité générale par rapport au modèle de base penche ici en faveur de facteurs de stérilité liés à des différences de structure entre génomes. De ce point de vue les combinaisons n'ont pas un comportement homogène entre elles. L'exemple le plus marquant vient des hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW et *C. racemosa* x *C. canephora* qui, avec

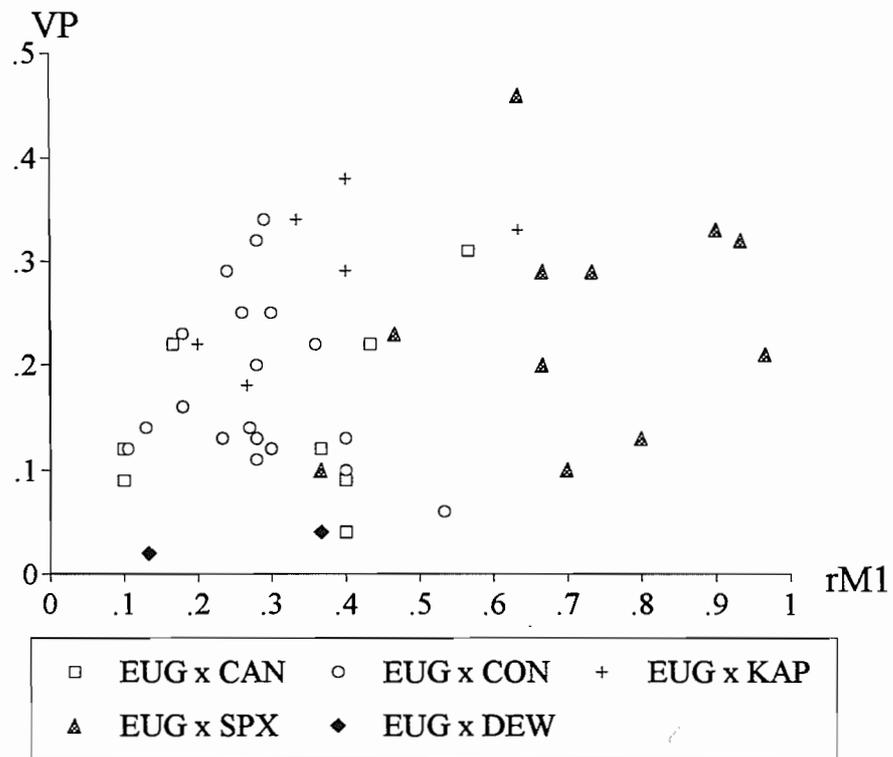


Figure 27: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique en métaphase 1 chez les hybrides avec *C. eugenioides*

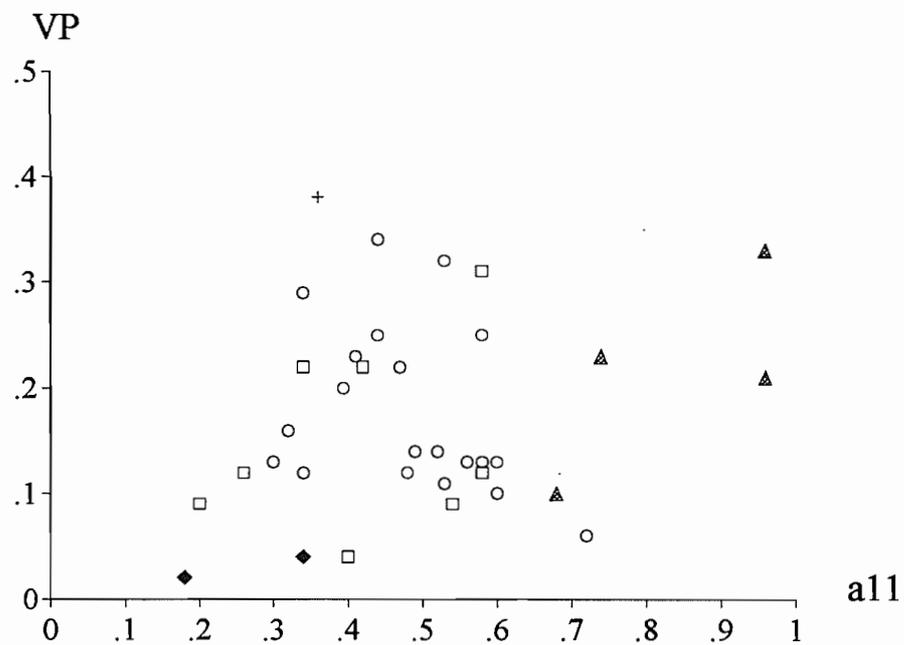


Figure 28: Relation entre la viabilité pollinique et la montée de 11 chromosomes en anaphase 1 chez les hybrides avec *C. eugenioides* (légende cf. fig. 27)

des étendues de variation sensiblement équivalentes pour la régularité méiotique, ont des viabilités polliniques comprises entre 4% et 35% pour la première, inférieures à 10% pour la seconde.

Du fait des niveaux de régularité méiotique, une seule différence de structure serait en soi suffisante pour entraîner des viabilités polliniques de l'ordre de 30% et moins. L'existence de deux différences de structures indépendantes les ferait tomber à moins de 15%. D'après nos résultats le premier cas de figure pourrait donc s'appliquer globalement aux combinaisons entre les deux groupes de caféiers, en particulier *C. pseudozanguebariae* x DEW. A l'exemple des hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* il pourrait s'y superposer d'autres causes de stérilité, y compris une seconde différence de structure.

La présence occasionnelle de multivalents observée chez quelques hybrides faisant intervenir *C. racemosa* ou *C. sessiliflora* pourrait d'une manière générale être un reflet des différences de structure entre génomes.

b) Les hybrides avec *C. eugenioides*

Quatre combinaisons hybrides ont surtout été étudiées avec *C. eugenioides*: elles font intervenir deux taxons de l'Ouest, *C. canephora* et *C. congensis*, et les deux taxons marginaux *C. kapakata* et *C. sp. X*. Les hybrides avec *C. kapakata* appartiennent à une même descendance.

Les viabilités polliniques varient entre 2% et 46%. Deux types de comportements se dégagent pour la régularité des appariements. Les proportions de CMP à onze bivalents sont généralement élevées chez les hybrides *C. eugenioides* x *C. sp. X*, entre 37% et 97%; elles sont semblables à celles relevées chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides* pour l'ensemble des autres combinaisons, variation globale de 10% à 63%. Malgré ces différences, comme précédemment et toutes combinaisons confondues, la viabilité pollinique est du même ordre de grandeur ou est inférieure à la régularité métaphasique. Elle est pour la plupart des individus au moins inférieure de moitié aux montées de onze chromosomes en anaphase 1 (fig. 27 et 28).

Comme chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides*, la présence de grains de pollen de grande taille est assez courante et irrégulière. Ces grains peuvent représenter jusqu'à la moitié du pollen viable chez la souche 42061 (*C. eugenioides* x *C. canephora*) dont la viabilité pollinique est de 22% pour les grains de taille normale et de 40% avec les gros grains, chiffres à comparer aux 34% de montées à onze chromosomes en anaphase 1.

Nous retrouvons ici globalement pour tous les hybrides avec *C. eugenioides*, le même type de relation méiose-fertilité que celui observé pour la combinaison avec *C. congensis*. La baisse de fertilité généralisée par rapport au modèle de base soutient l'hypothèse d'une

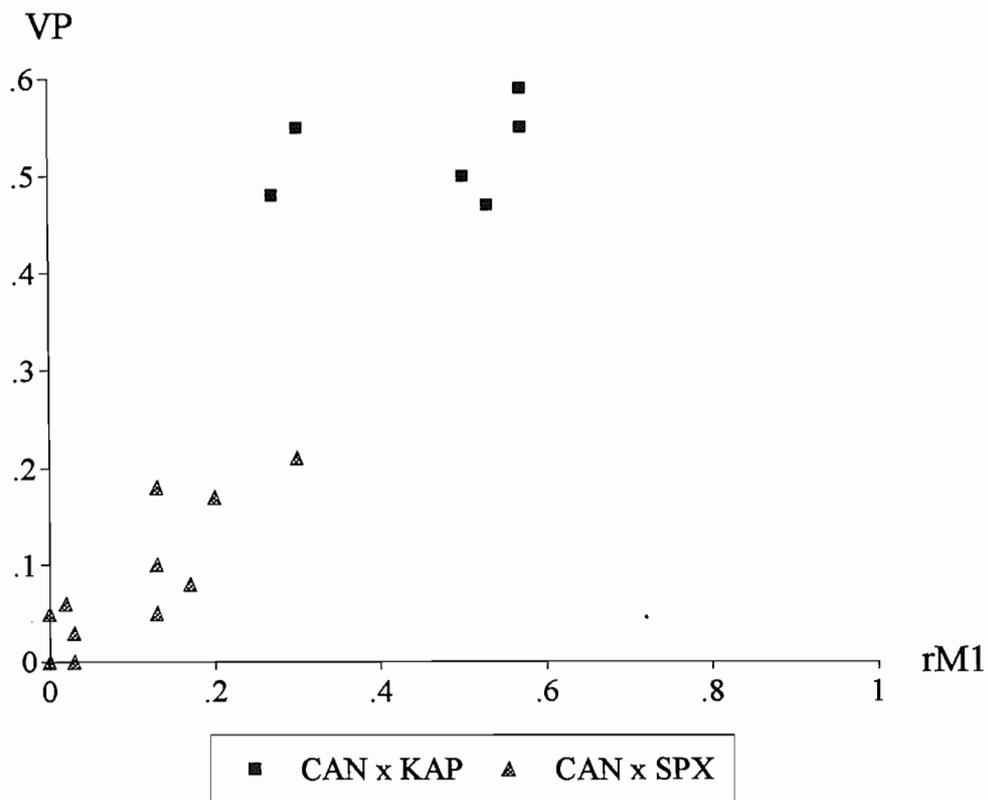


Figure 29: Relation entre la viabilité pollinique et la régularité méiotique en métaphase 1 chez les hybrides de *C. canephora* avec *C. kapakata* et *C. spX*

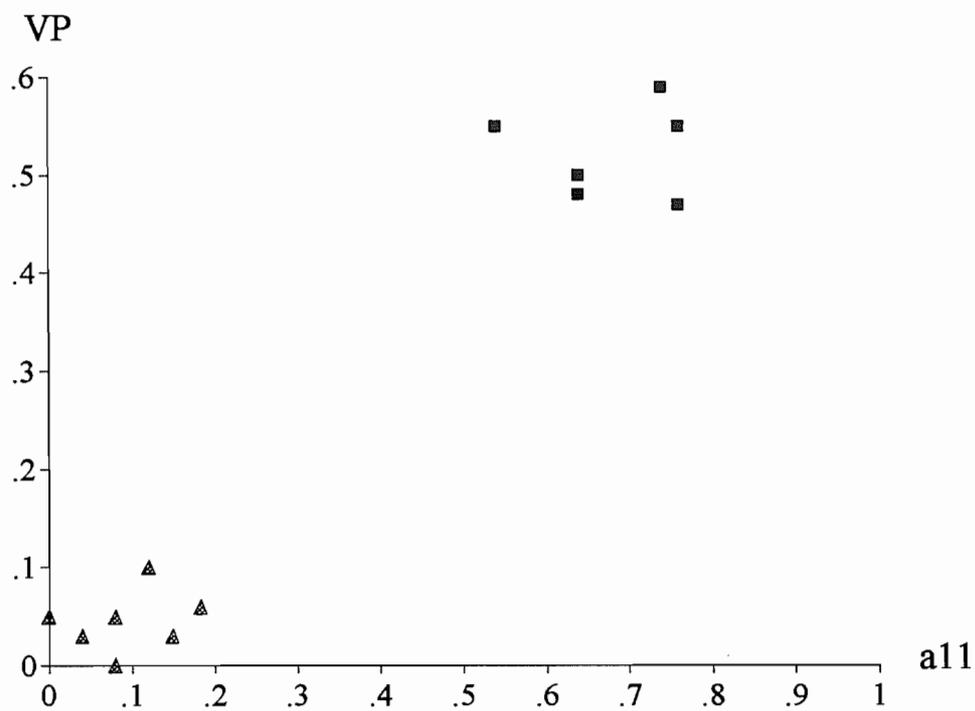


Figure 30: Relation entre la viabilité pollinique et les montées de 11 chromosomes à l'anaphase 1 chez les hybrides de *C. canephora* avec *C. kapakata* et *C. spX* (légende cf. fig. 29)

différence de structure entre le génome de *C. eugenioides* et ceux de toutes les espèces qui lui sont ici associées. Cette hypothèse est recevable dans la mesure où l'on admet que la récupération des univalents de métaphase 1 est dans les stades méiotique ultérieurs, aussi intense chez les hybrides *C. eugenioides* x *C. kapakata* que chez les autres hybrides. La quasi stérilité des représentants de *C. eugenioides* x DEW laisse supposer la présence d'autres facteurs de stérilité.

Comme chez *C. congensis* x *C. eugenioides*, la présence d'un multivalent dans les CMP a été relevée chez les hybrides avec *C. canephora*. Elle pourrait être ici aussi le reflet des différences de structure entre génomes.

4) Les hybrides avec *C. kapakata* et *C. sp. X*

Nous venons de présenter les relations méiose-fertilité chez les hybrides de *C. kapakata* et *C. sp. X* croisés par *C. eugenioides*. Les mêmes études ont été entreprises pour leurs hybrides avec *C. canephora*; plusieurs descendances sont concernées pour chaque combinaison.

Les viabilités polliniques sont plus élevées pour les hybrides *C. canephora* x *C. kapakata* que pour *C. canephora* x *C. sp. X*: variations de 47% à 59% contre 0% à 21%. Elles sont liées à la régularité méiotique selon le modèle de base pour les premiers; les données significatives manquent pour qu'on puisse en juger chez les seconds où la régularité métaphasique est très faible, avec généralement moins de 20% de CMP à onze bivalents (fig. 29 et 30).

5) Conclusion

Globalement, les informations recueillies sur les relations méiose-fertilité tendent à conforter les regroupements entre taxons établis à partir des seuls niveaux de viabilité pollinique. Ceci ressort de l'homogénéité des comportements des hybrides:

- entre taxons de l'Ouest, chez lesquels il semble que le seul facteur de différenciation interspécifique intervenant ostensiblement sur la fertilité soit le manque de régularité méiotique;
- entre origines géographiques de l'Ouest et l'Est, où les baisses de fertilité par rapport au modèle de base conduisent à l'hypothèse d'une différence de structure entre génomes, et ce que les caféiers de l'Est soient représentés par *C. eugenioides* ou par les taxons à

fructification rapide.

La fertilité qui chez les hybrides *C. canephora* x *C. kapakata* suit le modèle de base, est en faveur d'un regroupement de *C. kapakata* avec les taxons de l'Ouest. Le manque de régularité méiotique pourrait être en soi suffisant pour expliquer la quasi stérilité des hybrides *C. canephora* x *C. sp. X* et la spécificité de *C. sp. X* par rapport au groupe de l'Ouest.

C / CONCLUSION

Les études conduites dans ce chapitre mettent en évidence l'influence primordiale du comportement méiotique sur la fertilité. Globalement, toutes combinaisons hybrides confondues, la viabilité du pollen est du même ordre de grandeur ou est inférieure à la régularité méiotique.

Le modèle de relation a été établi dans la combinaison LIB x *C. canephora*, à un niveau de régularité méiotique il fait correspondre un niveau équivalent de viabilité pollinique. Il repose sur la viabilité prépondérante des gaméophytes renfermant un complément haploïde de onze chromosomes, et leur stérilité dans les cas d'aneuploïdie.

Divers facteurs de stérilité peuvent venir se superposer au modèle de base. Ils sont considérés relever:

- des différences entre espèces quand ils s'appliquent de manière homogène à l'ensemble des individus d'une combinaison interspécifique, à l'exemple de *C. congensis* x *C. eugenioides*;
- de combinaisons géniques particulières ou hérités de certains parents dans les cas d'hétérogénéité, comme chez *C. canephora* x *C. congensis* ou *C. sessiliflora* x *C. racemosa*.

Les relations méiose-fertilité ne remettent pas en cause les regroupements entre taxons établis d'après les niveaux de viabilité pollinique des hybrides. Elles permettent de les préciser avec: une homogénéité globale des hybrides intra-groupe de l'Ouest qui se comportent selon le modèle de base, et l'hypothèse d'une différence de structure entre génomes pour toutes les combinaisons associant un taxon de l'Est et un taxon de l'Ouest.

CINQUIEME PARTIE :

FERTILITE FEMELLE DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

La fertilité femelle d'un individu est tributaire de la viabilité des ovules (fertilité gamétique), elle implique la réussite de la double fécondation et la viabilité des produits qui en résultent (fertilité zygotique). Traditionnellement elle est estimée au niveau de la production de graines, mais ceci suppose que tous les zygotes viables vont à graine.

Lors de l'étude de la composante mâle de la fertilité des hybrides F1, nous avons mis en évidence une grande variété de situations qui dépendent des combinaisons interspécifiques. Les viabilités polliniques peuvent être du même ordre de grandeur que celles rencontrées chez les espèces. Elles présentent généralement des valeurs plus faibles, pouvant aller jusqu'à la quasi stérilité de tous les individus. Chez certaines de ces combinaisons, qualifiées de moyennement fertiles, ce paramètre recouvre la presque totalité de la variation. La recherche des causes de stérilité mâle nous a ensuite permis d'établir que la viabilité pollinique était le plus souvent en relation avec la régularité méiotique, et au mieux du même ordre de grandeur que cette dernière. Il convient d'aborder maintenant la fertilité femelle et de voir si un parallèle peut être fait entre les différentes composantes de la fertilité.

CHAPITRE 1 / FERTILITE FEMELLE CHEZ LES ESPECES

La fertilité femelle a été abordée chez les espèces pour lesquelles nous disposions de populations importantes: *C. canephora*, *C. congensis*, *C. eugenioides* et les deux taxons de *C. liberica*. Pour *C. canephora*, il s'agissait de descendance issues de parents multiples (champs semenciers triclonaux), pour *C. congensis* de descendance contrôlées ayant un parent mâle constant, et pour les autres de matériels provenant des prospections.

Tableau 31 : Variation des paramètres de fertilité femelle chez les espèces.

Matériel végétal	Nb de pieds	CREM %		FECA %		TVID %		TCAR %	
		var	m ± s	var	m ± s	var	m ± s	var	m ± s
<i>C. canephora</i>	99	1,03-1,90	1,40±0,20	4,3-87	48±20	1,6-23,4	7,9±4,2	2,0-79	34±17
<i>C. congensis</i>	75	1,33-1,84	1,57±0,14	7,2-66	37±15	11,8-18,8	4,0±2,8	3,5-50	24±12
	74	1,33-1,84	1,57±0,14	7,2-66	37±15	0,8-11,4	3,8±2,2	3,5-50	24±12
<i>C. eugenioides</i>	149	1,33-1,94	1,76±0,11	3,5-63	18±9	0,0-13,5	3,1±2,4	1,6-47	10±6
<i>DEW</i>	53	0,96-1,90	1,50±0,17	5,7-88	42±16	0,4-21,9	5,4±4,0	2,8-81	29±14
<i>LIB</i>	33	0,87-1,73	1,26±0,18	16,6-84	50±16	5,8-39,6	16,0±6,8	9,6-75	35±15

CREM : coefficient de remplissage des fruits

FECA : taux de fruits ayant une écaille

TVID : taux de loges vides

TCAR : taux de graines caracoli

(m ± s) : moyenne ± écart type

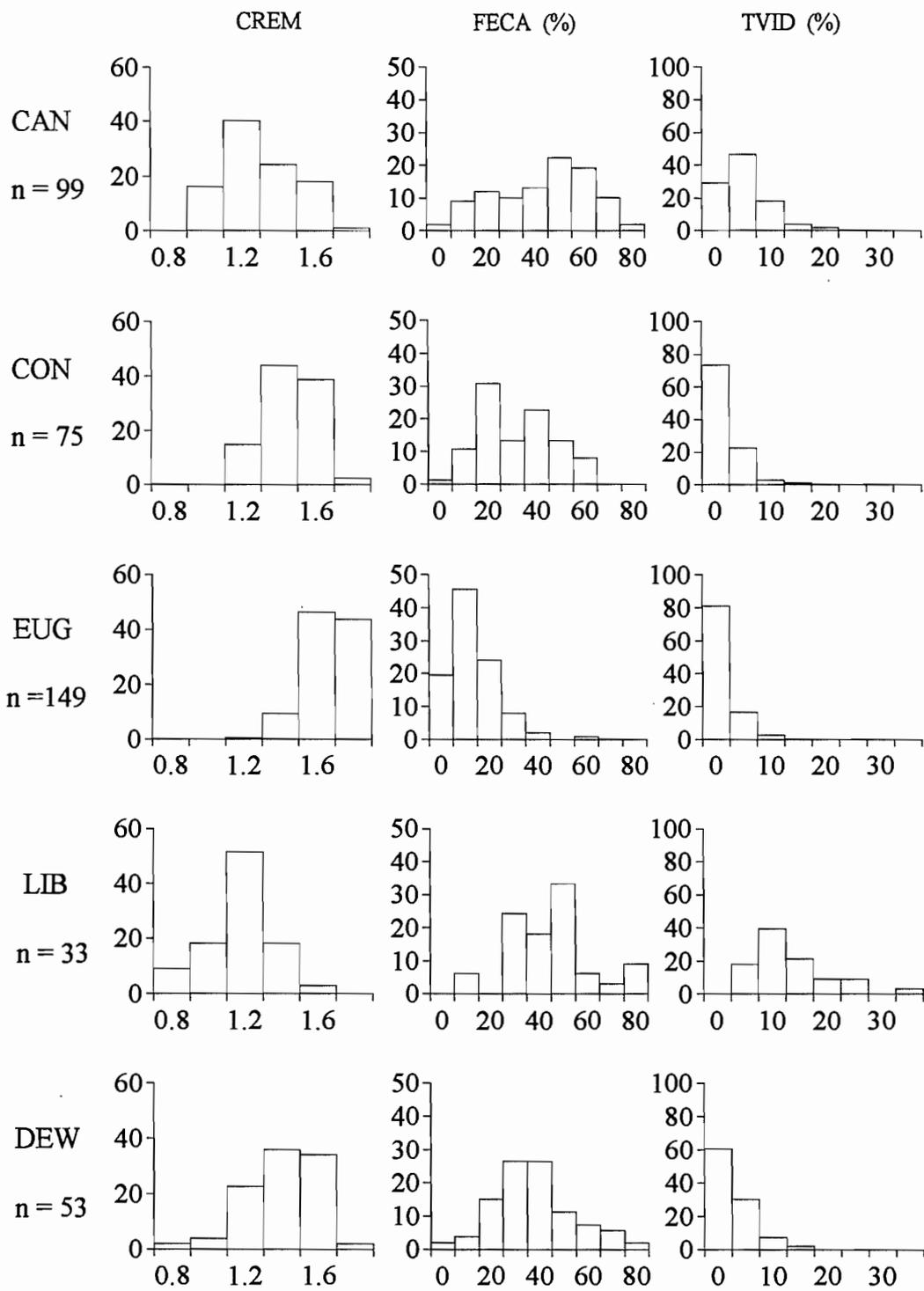


Figure 31: Distribution des paramètres de fertilité femelle chez les espèces (fréquences relatives exprimées en %)

A / ETUDE DES PARAMETRES DE FERTILITE

1) Variation des paramètres

La fertilité exprimée par le coefficient de remplissage des fruits CREM varie de 1,3 à 1,8 entre taxons, pour un potentiel de 2,0. Les différences sont surtout dues aux variations des taux de fruits à une écaille FECA, 18% à 50%, et dans une moindre mesure de loges vides TVID, 3% à 16%. Globalement *C. eugenioides* présente le plus haut niveau de fertilité avec 90% des individus ayant des valeurs de CREM supérieures à 1,6 et de FECA inférieures à 0,3. A l'opposé 20% des individus sont dans cette situation chez *C. canephora*, 3% seulement chez LIB (tab. 31 et fig. 31).

Les données sur la fertilité des espèces ont été obtenues dans des conditions très variées, leur comparaison n'aurait donc pas une grande signification. Ce n'est pas le cas pour LIB et DEW où elles résultent d'un même déclenchement floral, les parcelles d'essais étant contiguës. Les différences trouvées pour CREM (respectivement 1,50 et 1,26) sont en liaison avec des valeurs plus élevées pour les paramètres de stérilité chez LIB. Les différences pour FECA pourraient être davantage attribuables à un défaut de pollinisation qu'à une stérilité plus marquée. En effet, nous avons constaté expérimentalement que l'extraction du pollen chez cette dernière espèce échouait le plus souvent. Cette hypothèse n'explique pas le surplus de loges vides qui pourrait être en rapport avec une moins bonne adaptation de LIB aux conditions du milieu.

Des comparaisons peuvent être faites avec les données bibliographiques. Chez DEW en Centre-afrique, le taux moyen de graines caracoli TCAR est de 24%; il est de 3% pour les loges vides et peut aller jusqu'à 20% (Dublin, 1962). Pour l'origine spontanée "caféier de la Nana" de *C. canephora*, Berthaud et coll. (1984) rapportent des valeurs de TCAR comprises entre 15% et 55% (31% en moyenne). Chez *C. congensis*, Anthony et Le Pierres (1987) trouvent des valeurs moyennes, de 1,60 pour CREM, et de 19% (variation 1% à 78%) pour TCAR. Toutes ces données s'accordent assez bien avec nos propres résultats, suffisamment pour montrer que nous sommes bien en présence de situations banales dans les populations intraspécifiques concernées. La fertilité élevée de *C. eugenioides* en fait une population de référence pour ce caractère. Il faudrait en revanche confirmer dans d'autres conditions les forts taux de loges vides trouvés chez LIB.

Tableau 32 : Coefficients de détermination (r^2) et signe des corrélations entre les paramètres de fertilité chez les cinq taxons pris globalement et représentés chacun par un échantillon aléatoire de 33 individus.

	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,997 + (1)	0,096 +	0,824 - (1)
CREM	0,821 -	0,470 -	
TVID	0,099 +		

(1) Relation hyperbolique.

Tableau 33 : Proportions relatives des différentes catégories de fruits chez les espèces (moyenne en %).

Matériel végétal	Nb de pieds	A	B	C	D	E
<i>C. canephora</i>	99	44,2 ± 18,3	44,6 ± 18,8	7,1 ± 4,1	3,3 ± 2,8	0,8 ± 0,9
<i>C. congensis</i>	75	57,6 ± 14,1	36,2 ± 15,0	5,4 ± 3,9	0,5 ± 0,6	0,4 ± 0,6
<i>C. eugenioides</i>	149	77,4 ± 10,2	17,5 ± 9,3	4,1 ± 2,8	0,4 ± 1,2	0,5 ± 0,7
DEW	53	52,6 ± 15,6	40,6 ± 14,7	3,7 ± 2,4	1,4 ± 2,0	1,6 ± 1,9
LIB	33	36,7 ± 13,3	42,7 ± 13,9	10,2 ± 3,7	7,1 ± 4,4	3,4 ± 3,6
Σ	409	59,2 ± 20,6	32,6 ± 18,3	5,5 ± 3,8	1,8 ± 2,8	0,9 ± 1,6

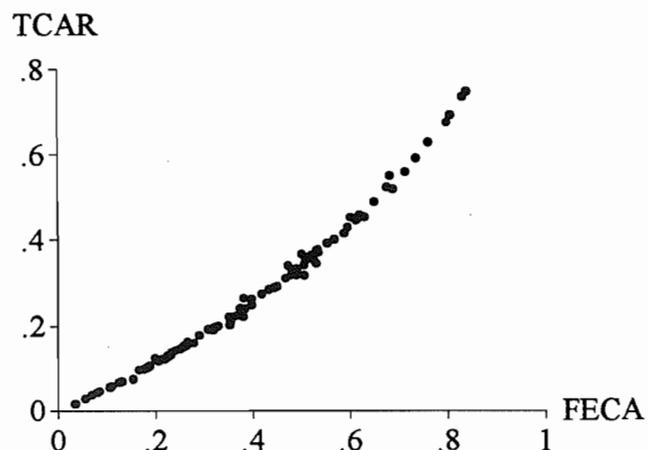
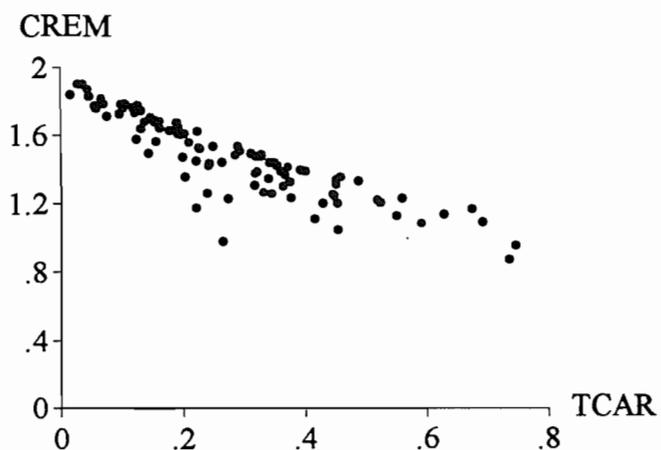
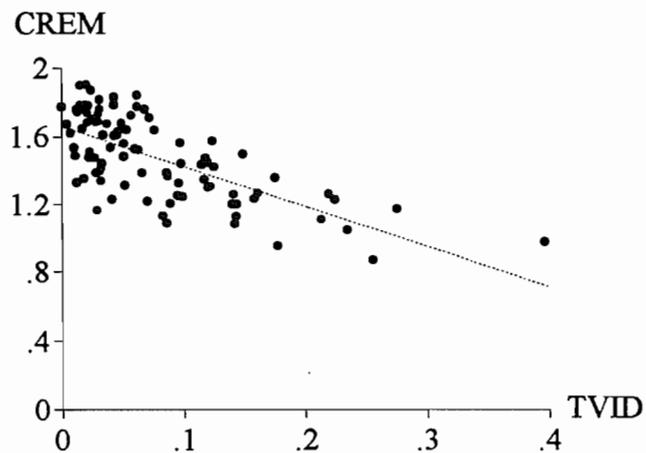
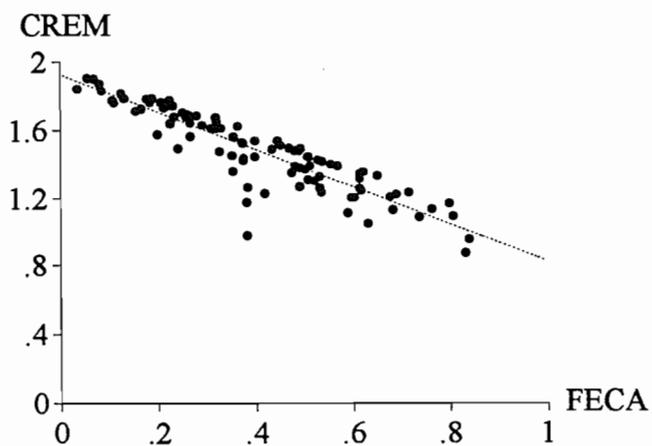


Figure 32: Quelques relations entre paramètres de la fertilité femelle

2) Relations entre les paramètres

Dans le cas général la relation théorique entre CREM et les paramètres de stérilité est:

$$\text{CREM} = (2 - \text{FECA}) (1 - \text{TVID}) \text{ (relation 1).}$$

Dans l'hypothèse où il n'y aurait pas de loges vides, les paramètres FECA, TCAR et CREM seraient liés entre eux par les relations:

$$\text{CREM} = 2 - \text{FECA} \text{ (relation 2);}$$

$$\text{TCAR} = \text{FECA} / (2 - \text{FECA}) \text{ (relation 3);}$$

$$\text{CREM} = 2 / (1 + \text{TCAR}) \text{ (relation 4).}$$

Le tableau 32 donne les coefficients de détermination entre les différents paramètres. Les cinq taxons y sont considérés globalement chacun étant représenté par un tirage aléatoire de 33 individus. Le remplissage des fruits est d'avantage en relation avec les écailles qu'avec les loges vides. CREM se présente comme une fonction linéaire décroissante:

- de FECA: $\text{CREM} = -1,10 \text{ FECA} + 1,93$ (fig. 32);

- de TVID: $\text{CREM} = -2,41 \text{ TVID} + 1,66$ (fig. 32).

La relation est hyperbolique avec TCAR:

$$\text{CREM} = 1,10 / (\text{TCAR} + 0,64) + 0,24 \text{ (fig. 32).}$$

Le coefficient de détermination est proche de 1 entre FECA et TCAR, avec une relation hyperbolique entre les deux paramètres:

$$\text{TCAR} = 1,97 / (1,97 - \text{FECA}) - 1,00 \text{ (fig. 32).}$$

Comme ces deux variables ont des comportements identiques par rapport aux autres paramètres, on peut en déduire ici leur équivalence. A titre d'exemple nous relèverons chez *C. canephora* qu'à une moyenne pour FECA de 48% correspond une moyenne de 34% pour TCAR.

FECA et TVID sont corrélés positivement mais la liaison est peu active ($r^2 = 0,10$). Comme nous n'avons pas trouvé de corrélation entre ces deux paramètres chez les taxons pris séparément, il est probable que la corrélation globale résulte des différences de comportement entre espèces, LIB présentant les plus fortes valeurs de FECA et de TVID.

Ainsi chez les espèces du fait des faibles fréquences de loges vides, la similarité entre les relations théoriques (2) et (3), où CREM et TCAR sont exprimées en fonction de FECA, et les relations observées est frappante. Ce ne semble pas être le cas pour la relation (4) $\text{CREM} = f(\text{TCAR})$. Malgré la bonne correspondance relevée entre TCAR et FECA, nous avons là des arguments en faveur de l'utilisation de FECA pour la poursuite de cette étude sur la fertilité.

Tableau 34 : Fertilité femelle chez les espèces, analyses en composantes principales sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits : inertie de la variabilité sur les axes I et II, contributions relatives des variables actives (A, B, C, D, E) et supplémentaires (CREM, FECA, TVID, TCAR).

Espèces	Axe 1				Axe 2			
<i>C. eugenioides</i> n = 149	Inertie	0,52			0,28			
	A	0,81	B	0,49	B	0,49	C	0,37
			D	0,49			E	0,34
			C	0,42			A	0,17
			E	0,38				
	CREM	0,88	TVID	0,66	FECA	0,45	TVID	0,32
			FECA	0,55	TCAR	0,44		
		TCAR	0,54					
<i>C. canephora</i> n = 99	Inertie	0,46			0,34			
	A	0,84	B	0,96	A	0,10	D	0,64
	C	0,23					E	0,64
	E	0,17					C	0,31
	CREM	0,77	FECA	0,96	CREM	0,20	TVID	0,94
		TCAR	0,93					
<i>C. congensis</i> n = 74	Inertie	0,44			0,31			
	A	0,80	B	0,95	A	0,13	D	0,70
	C	0,29					E	0,50
	E	0,16					C	0,17
	CREM	0,77	FECA	0,94	CREM	0,17	TVID	0,52
		TCAR	0,93					
DEW n = 53	Inertie	0,50			0,30			
	A	0,93	B	0,76	B	0,20	E	0,62
			D	0,70			C	0,53
			E	0,11			D	0,13
	CREM	0,98	TCAR	0,84			TVID	0,63
		FECA	0,84					
		TVID	0,37					
LIB n = 33	Inertie	0,52			0,31			
	A	0,82	B	0,89	A	0,10	E	0,75
	C	0,56	D	0,31			D	0,50
							C	0,15
				CREM	0,36	TVID	0,99	
		FECA	0,98					
		TCAR	0,94					
Ensemble des taxons n = 409	Inertie	0,53			0,28			
	A	0,85	D	0,69	B	0,39	E	0,43
			B	0,58			C	0,41
			E	0,28				
			C	0,22				
	CREM	0,93	TVID	0,70	TCAR	0,31	TVID	0,29
			FECA	0,69	FECA	0,31		
		TCAR	0,67					
Ensemble des taxons effectifs égaux n = 165	Inertie	0,51			0,31			
	A	0,84	D	0,73	B	0,52	C	0,47
			B	0,45			E	0,39
			E	0,31			A	0,15
			C	0,20				
	CREM	0,94	TVID	0,70	FECA	0,39	TVID	0,29
			FECA	0,61	TCAR	0,39		
		TCAR	0,59					

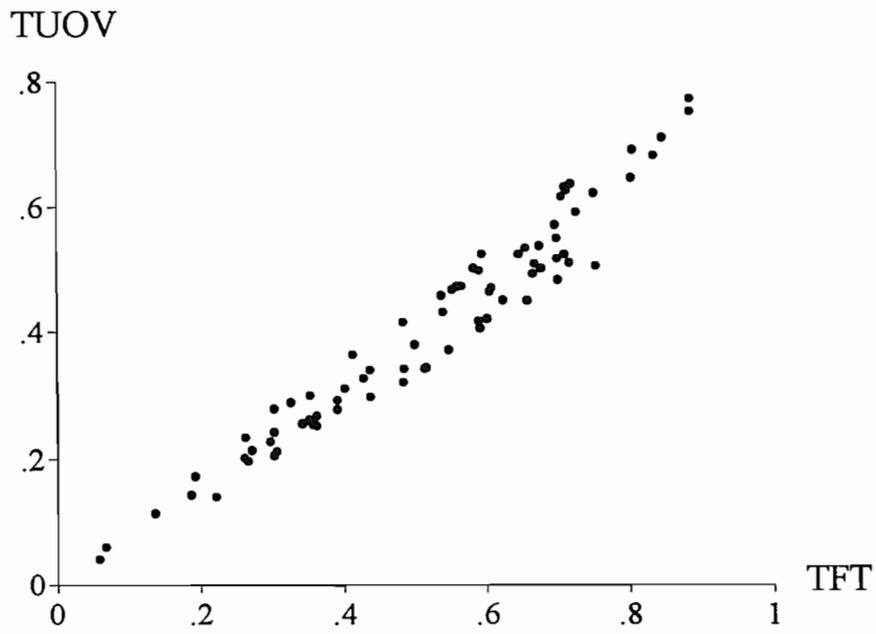


Figure 33: Relation entre le taux d'utilisation des ovules et le taux de fructification

Le taux de fructification TFT a été abordé chez *C. congensis*. Les résultats portent sur une même floraison et concernent des valeurs moyennes calculées sur quatre branches chez 76 individus; elles varient entre 6% et 83% (52% en moyenne). Il n'y a pas de relations entre TFT et les paramètres de fertilité présentés ci-dessus. Dans ce matériel le taux d'utilisation des ovules TUOV est en moyenne de 41% (s=17). Il est en relation linéaire étroite avec TFT (fig. 33):

$$\text{TUOV} = 0,82 \text{TFT} - 0,02 \quad (r^2 = 0,95);$$

B / ETUDE SUR LES CATEGORIES DE FRUITS

Les études sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits présents sur les branches ont été effectuées en utilisant l'analyse en composantes principales ACP. Les variations pour chaque catégorie sont présentées par taxon dans le tableau 33. Les taxons ont été étudiés séparément, puis regroupés en une seule analyse. Les contributions relatives des catégories de fruits (variables actives) et des paramètres de fertilité (variables supplémentaires) sur les deux premiers axes de chaque ACP sont présentées dans le tableau 34. Ces axes recouvrent 80% de la variabilité dans chacune des analyses.

1) Analyses par taxon

Les ACP par taxon mettent en évidence deux types de comportement: l'un concerne *C. eugenioides*, l'autre s'applique aux autres taxons avec pour chef de file *C. canephora*.

Chez *C. eugenioides*, le premier axe oppose les fruits de type A (2 loges pleines) aux autres catégories de fruits: la forte fréquence du type A se traduit par de fortes valeurs de CREM qui s'oppose aux paramètres de stérilité FECA et TVID. Sur le deuxième axe, plutôt résiduel, les fruits de type B (1 loge pleine + 1 écaille) s'opposent à ceux à deux loges dont au moins une vide, de types C (1 pleine + 1 vide) ou E (2 vides).

Chez les autres taxons le premier axe oppose les fruits à deux loges, A surtout, et CREM aux fruits à une loge, B surtout, et FECA. Le deuxième axe est lié aux fruits à loges vides, D (1 loge vide + 1 écaille) et E surtout, associés à TVID.

Tout se passe donc comme si:

- chez *C. eugenioides*, la fertilité représentée par le remplissage des fruits était opposée à la stérilité quelle qu'en soit l'origine sur le premier axe, et que les deux formes de stérilité liées aux écailles ou aux loges vides s'opposaient de manière résiduelle sur le deuxième axe;

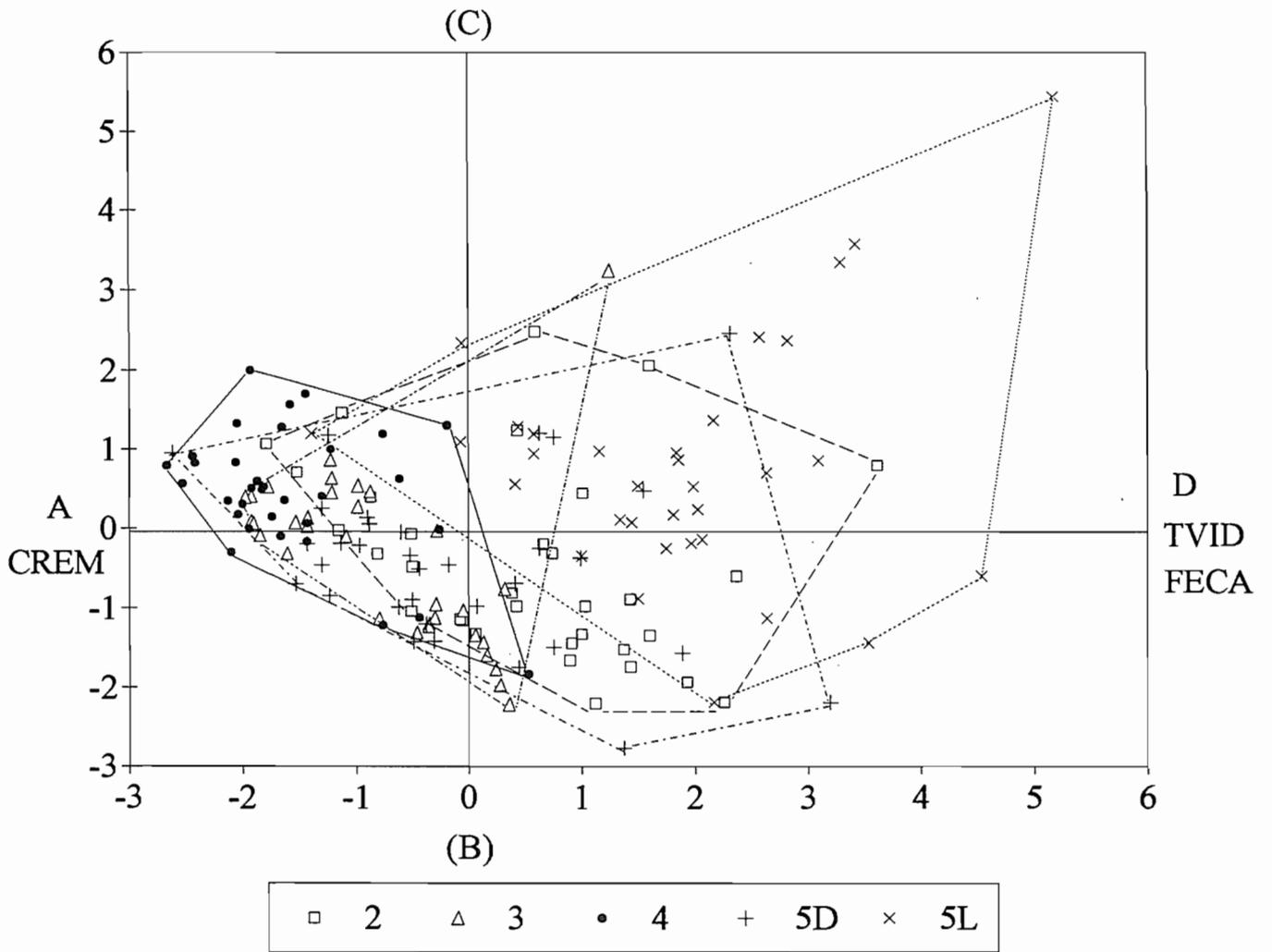


Figure 34: Représentation sur le plan 1-2 de l'A.C.P. de la fertilité femelle des espèces

- chez les autres taxons, la fertilité était surtout limitée par la présence d'écailles sur l'axe de plus grande variation et les individus se classaient en fonction des loges vides selon le deuxième axe. Chez *C. canephora* et LIB, qui montrent des taux relativement élevés de loges vides il s'y ajoute l'idée d'une certaine indépendance entre les deux formes de stérilité, les corrélations entre FECA et le premier axe, TVID et le deuxième axe y étant très élevées ($r > 0,97$).

Cette différence de comportement entre *C. eugenoides* et les autres taxons doit surtout s'expliquer par le fait que les catégories de fruits sont en proportions relatives et que la catégorie A, catégorie de référence pour la fertilité, est largement majoritaire chez cette espèce: 77% en moyenne contre au mieux 58% pour les autres taxons. Les deux formes de stérilité doivent aussi être globalement indépendantes.

2) Analyse globale

Lorsque toutes les espèces sont regroupées dans la même ACP, la définition des axes est assez semblable à celle observée pour *C. eugenoides*. Un tel comportement paraît lié au poids des représentants de cette espèce qui constitue le pôle de fertilité dans l'analyse. Ici aussi l'indépendance globale des deux formes de stérilité est sous-jacente. Le premier axe peut être interprété comme l'axe de fertilité (doubles loges pleines contre les autres), le second comme un axe où s'opposent les deux formes de stérilité (écailles contre loges vides pour les effets principaux). Les contributions relatives des variables supplémentaires sont importantes sur le premier axe en particulier pour CREM (93%). Elles ne sont que de 30% pour les indices de stérilité sur le second pouvant laisser supposer que l'opposition entre les deux formes de stérilité sur le deuxième axe ne constitue qu'un phénomène résiduel, ou que les indices calculés ne sont pas représentatifs du phénomène biologique à l'origine de ces catégories de fruits.

Les résultats de l'ACP ne sont pas sensiblement modifiés lorsque les effectifs de chaque taxon sont ajustés par tirage aléatoire sur l'effectif le plus faible (33 individus). Comme le laissait prévoir les variations pour les paramètres de fertilité, les cinq taxons n'ont pas un comportement homogène dans le plan défini par ces deux axes (fig. 34). *C. eugenoides* constitue le pôle de fertilité. A l'opposé, les représentants de LIB montrent une tendance pour des stérilités associées aux loges vides, ceux de *C. canephora* une tendance pour des stérilités liées aux écailles. Avec en général peu de fruits à loges vides, *C. congensis* et DEW, qui présentent une majorité de fruits à deux loges pleines, sont en position intermédiaire.

C / CONCLUSION

La fertilité femelle des espèces recouvre des situations variées. Les différences entre taxons sont importantes pour chacun des paramètres étudiés. Les coefficients de remplissage des fruits sont par exemple proches de 2 pour *C. eugenoides*, alors qu'ils sont le plus souvent inférieurs à 1,4 pour *C. canephora* et LIB. Les stérilités partielles sont surtout liées aux fortes proportions de fruits renfermant une écaille. Ces proportions sont supérieures 50% chez la majorité des individus des deux derniers taxons. Chez LIB, il s'y ajoute des taux de loges vides élevés qui dépassent en général 10%.

Malgré leur bonne correspondance, FECA paraît plus adapté que TCAR pour exprimer la stérilité liée à la présence d'écailles. La faible corrélation observée entre TVID et FECA lorsque tous les taxons sont regroupés, ne se retrouve pas lorsqu'ils sont considérés séparément. Ceci suggère dans ce dernier cas l'indépendance des deux formes de stérilité. Cette situation transparait au niveau des ACP; elle est particulièrement flagrante chez *C. canephora* et LIB où les deux formes de stérilité sont chacune liées à un axe. Lorsque toutes les espèces sont regroupées, ce type d'analyse montre, comme chez *C. eugenoides*, une opposition entre fertilité et stérilité sur le premier axe entre les deux formes de stérilité sur le second.

Le taux de fructification, étudié chez *C. congensis*, ne s'est révélé que très faiblement relié aux autres paramètres de fertilité; il en a été de même pour le taux d'utilisation des ovules, ce dernier paramètre étant en revanche très fortement corrélé avec le taux de fructification.

Nous ne savons pas si les différences de fertilité extrêmes, relevées ici entre espèces ou à l'intérieur des espèces, ont un support génétique ou si elles proviennent pour l'essentiel de facteurs liés aux conditions du milieu. En conséquence, nous considérons ces résultats comme un catalogue des situations pouvant servir de référence au moment où nous aurons à étudier la fertilité des hybrides interspécifiques.

Tableau 35 : Variation des paramètres de fertilité femelle chez les hybrides.

Hybrides	Nb de pieds	CREM		FECA (%)		TVID (%)		TCAR (%)	
		var	m ± s	var	m ± s	var	m ± s	var	m ± s
CAN x CON	1170	0,68-1,90	1,56±0,18	2-93	32±16	0,5-53,4	7,4±5,9	1-87	21±13
LIB x CAN	475	0,41-1,63	1,05±0,17	26-94	71±12	1,7-64,4	18,3±10,5	16-93	59±14
LIB x CON	83	0,60-1,26	0,99±0,12	33-97	77±11	6,7-46,9	19,8±8,6	30-94	66±14
CON x DEW	50	0,59-1,41	1,05±0,16	38-89	71±12	6,0-46,6	18,6±7,2	23-81	58±15
LIB x DEW	36	1,06-1,51	1,21±0,13	44-91	73±13	1,7-13,9	4,7±2,5	29-84	59±15
LIB x STE	181	0,31-1,19	0,86±0,15	55-97	82±8	7,4-71,7	27,5±11,4	45-94	72±11
SES x RAC	80	1,13-1,81	1,39±0,14	18-85	58±13	0,0-11,0	2,4±2,2	10-73	41±13
PSE x DEW	38	0,71-1,05	0,89±0,08	80-99	91±5	7,9-36,3	18,4±6,0	66-98	86±8

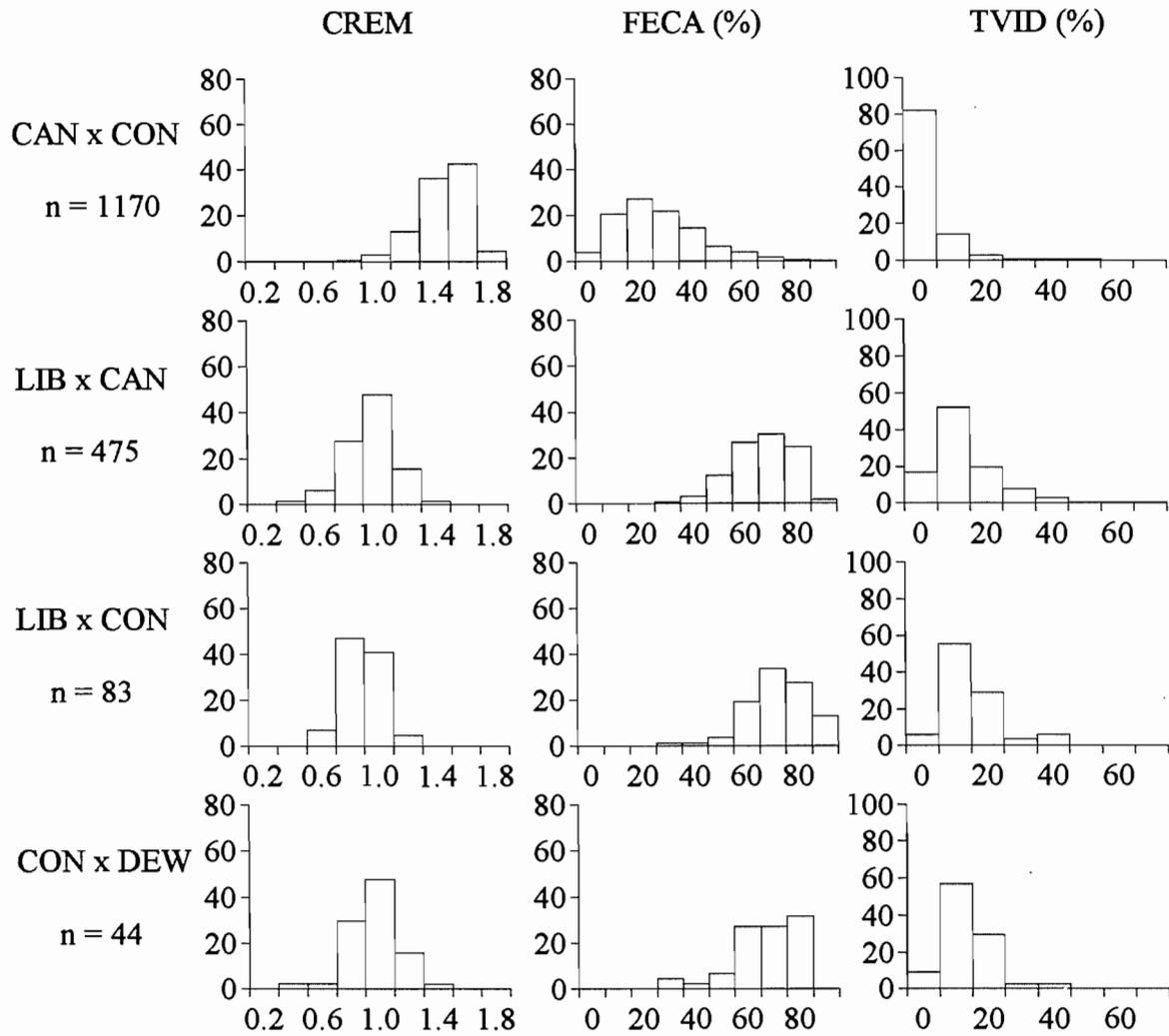


Figure 35a: Distribution des paramètres de fertilité femelle chez les hybrides CAN x CON, LIB x CAN, LIB x CON et CON x DEW (les fréquences relatives sont exprimées en %)

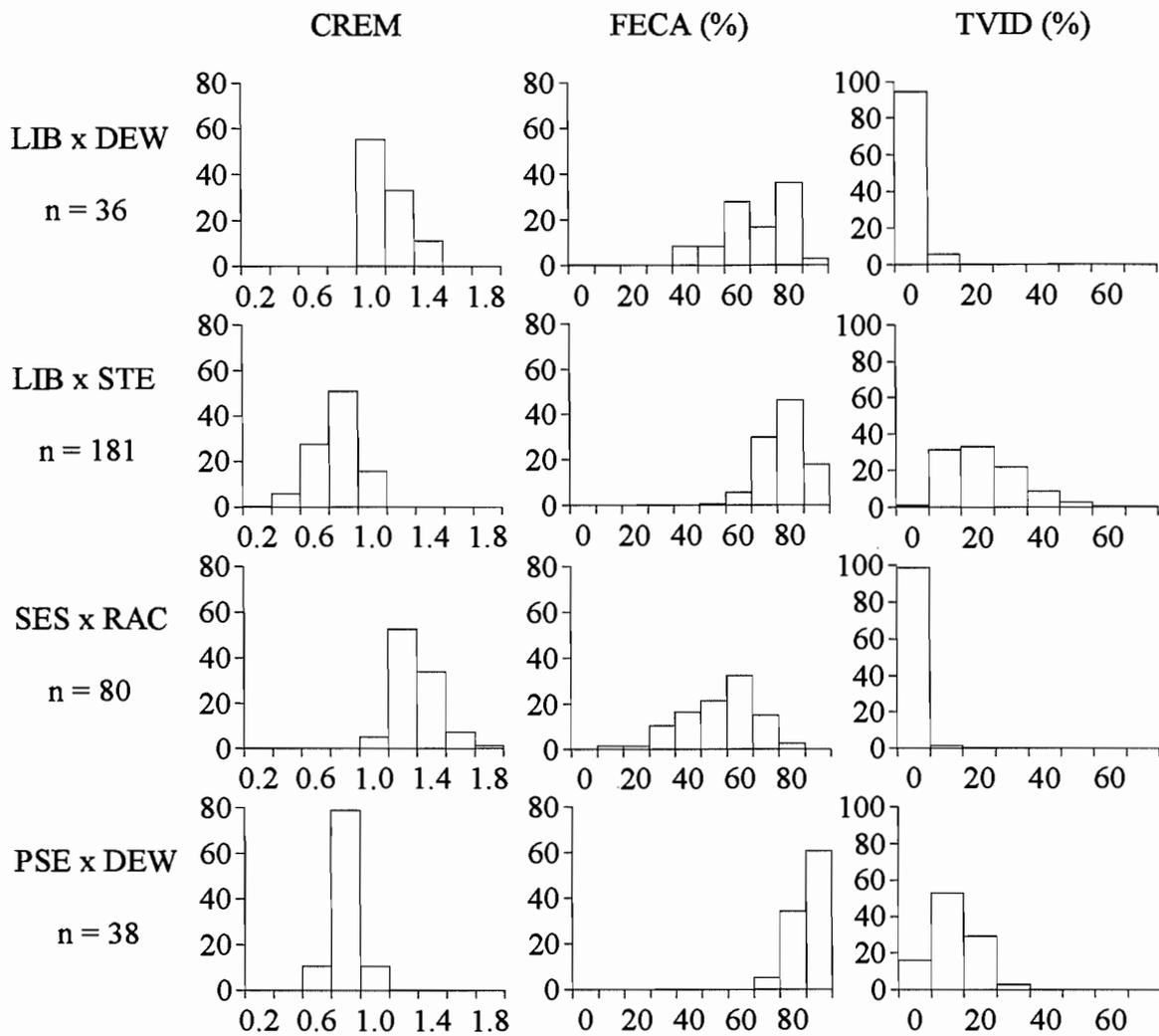


Figure 35b: Distribution des paramètres de fertilité femelle chez les hybrides LIB x DEW, LIB x STE, SES x RAC et PSE x DEW (les fréquences relatives sont exprimées en %)

CHAPITRE 2 / FERTILITE FEMELLE CHEZ LES HYBRIDES

La fertilité femelle des hybrides a surtout été étudiée au niveau de huit combinaisons: six correspondent à des croisements entre taxons de l'Ouest (*C. canephora* x *C. congensis*, *C. congensis* x DEW, LIB x *C. canephora*, LIB x *C. congensis*, LIB x *C. stenophylla* et LIB x DEW entre les deux taxons de *C. liberica*), une fait intervenir deux taxons de l'Est à courts délais de fructification (*C. sessiliflora* x *C. racemosa*), la dernière (*C. pseudozanguebariae* x DEW) concerne un croisement entre taxons des deux groupes précédents. Ces huit combinaisons présentent des effectifs importants. Elles recouvrent pratiquement toute la gamme des viabilités polliniques de niveau suffisant pour permettre une interpollinisation par type d'hybrides. L'étude de l'ensemble des combinaisons sera abordée dans le chapitre suivant lorsque nous ferons un parallèle entre les niveaux de fructification et les viabilités polliniques.

Comme pour les espèces, nous présentons successivement l'étude des paramètres de fertilité et les résultats des ACP. Nous y avons joint des exemples d'application du modèle de fructification de de Reffye (1974) à nos matériels.

A / ETUDE DES PARAMETRES DE FERTILITE

1) Variation des paramètres

Les variations des paramètres de fertilité sont présentées pour les huit combinaisons hybrides dans le tableau 35 et la figure 35. Pour CREM, les moyennes des combinaisons varient entre 0,8 et 1,6. Chez *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et dans une moindre mesure LIB x DEW, elles sont comparables à celles observées chez les taxons. Elles sont au plus bas pour LIB x *C. stenophylla* et *C. pseudozanguebariae* x DEW avec moins d'une graine par fruit.

a) Les combinaisons hybrides à fertilité élevée

Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* ont un niveau de fertilité sensiblement équivalent à celui des descendances intraspécifiques de *C. congensis* et supérieur à celui de *C. canephora*. Chez les hybrides le remplissage des fruits en moyenne du même ordre de grandeur que chez *C. congensis* (1,6), avec plutôt moins d'écailles (32% contre 37%) mais

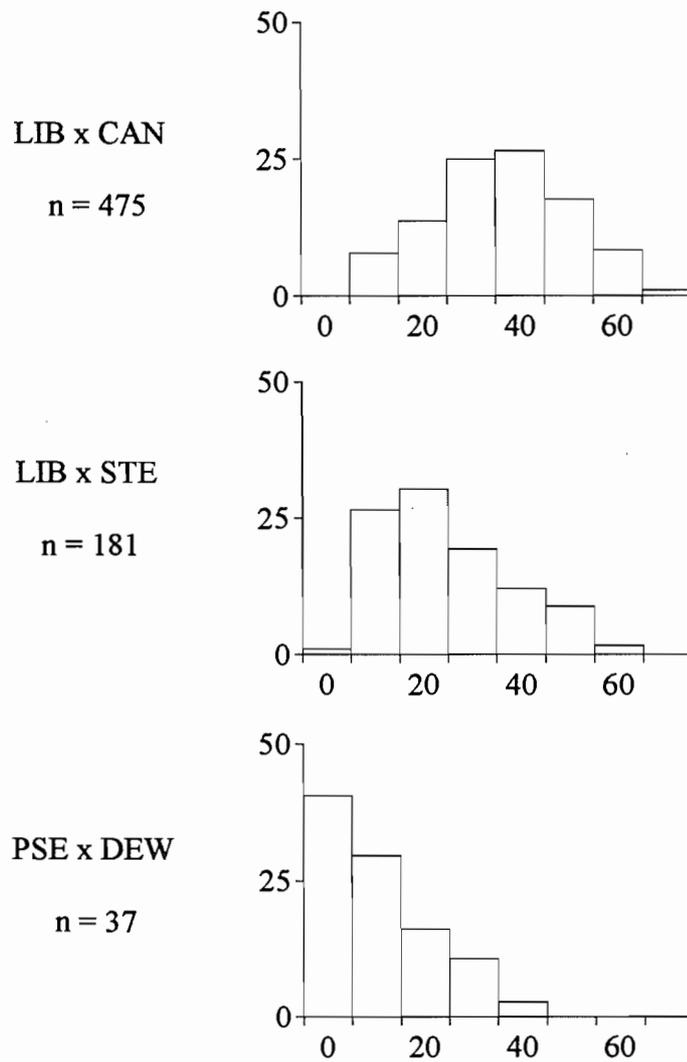


Figure 36: Distribution des taux de fructification chez les hybrides LIB x CAN, LIB x STE et PSE x DEW (les fréquences relatives sont exprimées en %)

plus de loges vides (7,4% contre 4,0%). Pour les loges vides, les valeurs sont celles relevées pour *C. canephora* dans d'autres conditions (7,9%).

Les situations sont différentes pour les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et LIB x DEW. Les valeurs relativement élevées de CREM (1,4 et 1,2 respectivement) sont dues à la quasi absence de loges vides (2,4% et 4,7%) qui compense les fortes proportions d'écailles (58% et 73%). Pour la première combinaison, nous retrouvons pratiquement la fertilité annoncée pour les descendances intraspécifiques de *C. sessiliflora* par Anthony (1992): CREM proche de 1,4 et TCAR inférieur à 50% (41% ici). Pour les hybrides entre les deux taxons de *C. liberica*, le remplissage des fruits est comparable à celui trouvé pour LIB (1,21 contre 1,26) et le taux de loges vides à celui de DEW (4,7% contre 5,4%).

Le taux de fructification observé chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* varie entre 10% et 81% (45% en moyenne). Dans ces matériels, le taux d'utilisation des ovules varie entre 6% et 62% (31% en moyenne).

b) Les autres combinaisons hybrides

Les trois combinaisons *C. congensis* x DEW, LIB x *C. canephora* et LIB x *C. congensis* ont des distributions assez semblables entre elles avec environ une graine par fruit en moyenne. Elles montrent 70% de fruits à une écaille et près de 20% de loges vides. Dans ces combinaisons quelques individus présentent des fertilités élevées qui atteignent la moyenne de l'une des populations parentales.

Dans les deux dernières combinaisons les moins fertiles, LIB x *C. stenophylla* et *C. pseudozanguebariae* x DEW, la plupart des individus montrent moins d'une graine par fruit. Bien que les valeurs moyennes de CREM soient du même ordre de grandeur, les deux types d'hybrides diffèrent entre eux par les causes de stérilité. Celles-ci paraissent davantage liées aux loges vides pour LIB x *C. stenophylla* (27% contre 18%), et aux écailles pour *C. pseudozanguebariae* x DEW (91% contre 82%). Dans cette dernière combinaison, l'albumen des graines était le plus souvent atrophié, parfois squamiforme. Ces situations ont cependant été regroupées sous le phénotype loge pleine.

Les taux de fructification des hybrides LIB x *C. canephora*, sont les plus élevés et ils varient entre 10% et 80% (41% en moyenne). Chez LIB x *C. stenophylla*, et *C. pseudozanguebariae* x DEW, les moyennes sont respectivement de 29% et 15% (fig. 36). Les taux d'utilisation des ovules sont comparables (22%, 13% et 7% respectivement). Remarquons qu'à des valeurs équivalentes de TFT chez les hybrides LIB x *C. canephora* et *C. sessiliflora* x *C. racemosa* peuvent correspondre des valeurs différentes de TUOV et de

Tableau 36 : Coefficients de détermination entre les paramètres de fertilité chez les hybrides.

CAN x CON	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,992 *	NS	0,717 *
CREM	0,719	0,356	
TVID	NS		

LIB x CAN	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,976 *	0,040	0,494 *
CREM	0,448	0,687	
TVID	NS		

LIB x CON	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,966 *	NS	0,393
CREM	0,254	0,557	
TVID	NS		

CON x DEW	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,989 *	0,218	0,775
CREM	0,774	0,668	
TVID	0,201		

LIB x STE	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,941 *	NS	0,232
CREM	0,240	0,858	
TVID	NS		

LIB x DEW	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,998 *	NS	0,946 *
CREM	0,951	NS	
TVID	NS		

SES x RAC	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,995 *	NS	0,944 *
CREM	0,951	0,160	
TVID	NS		

PSE x DEW	FECA	TVID	CREM
TCAR	0,976 *	NS	0,288
CREM	0,301	0,726	
TVID	NS		

* relations hyperboliques

Tableau 37 : Relations linéaires et coefficients de détermination (r^2) entre CREM le coefficient de remplissage des fruits et les indices de stérilité, FECA le taux de fruits à une écale et TVID le taux de loges vides, chez huit combinaisons hybrides.

Hybrides	CREM =	r^2	CREM =	r^2
CAN x CON	- 0,97 FECA + 1,87	0,72	- 1,83 TVID + 1,69	0,36
SES x RAC	- 1,03 FECA + 1,98	0,95	- 2,48 TVID + 1,45	0,16
LIB x DEW	- 0,98 FECA + 1,93	0,95		NS
CON x DEW	- 1,25 FECA + 1,95	0,87	- 2,29 TVID + 1,49	0,71
LIB x CAN	- 0,99 FECA + 1,76	0,45	- 1,42 TVID + 1,31	0,69
LIB x CON	- 0,56 FECA + 1,41	0,25	- 1,08 TVID + 1,20	0,56
LIB x STE	- 0,94 FECA + 0,63	0,24	- 1,22 TVID + 1,19	0,86
PSE x DEW	- 0,87 FECA + 1,68	0,30	- 1,12 TVID + 1,09	0,73

CREM. Celles ci sont en moyenne plus basses chez les premiers (22% et 1,05 contre 31% et 1,4).

2) Relations entre les paramètres

a) Les paramètres propres aux fruits

Les liaisons entre paramètres, étudiées par type d'hybrides, montrent que (tab. 36):

- les relations hyperboliques sont partout très fortes entre FECA et TCAR avec au minimum un coefficient de détermination de 0,94 pour LIB x *C. stenophylla*;
- la relation entre TVID et FECA n'est pas significative, sauf chez *C. congensis* x DEW où elle est linéaire avec semble-t-il proportionnalité entre les deux paramètres:

$$\text{TVID} = 0,26 \text{ FECA} \quad (r^2=0,20);$$

- CREM est lié de façon linéaire (tab. 37):
 - * surtout à FECA pour les trois combinaisons à fertilité élevée, en particulier *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et LIB x DEW où les r^2 sont de 0,95;
 - * aux deux paramètres de stérilité pour *C. congensis* x DEW avec des r^2 élevés, 0,77 pour FECA et 0,67 pour TVID;
 - * surtout à TVID pour les autres combinaisons en particulier LIB x *C. stenophylla* avec un r^2 de 0,86 pour ce paramètre contre 0,24 avec FECA, LIB x *C. canephora* étant ici la moins contrastée (respectivement 0,69 contre 0,45).

En définitive, chez les combinaisons à fertilité élevée, comme chez les espèces, la situation observée pour CREM exprimé en fonction de FECA est proche de la relation théorique. A l'opposé chez les moins fertiles, LIB x *C. stenophylla* et *C. pseudozanguebariae* x DEW, les variations sur les proportions d'écaillés deviennent aléatoires, le facteur 2-FECA (dans l'expression générale de CREM) se ramenant à une constante (respectivement 1,2 et 1,1).

Tableau 38 : Recherches d'effets descendances et pieds dans les descendances chez les hybrides LIB x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. congensis* : résultats des analyses de variances sur les paramètres de fertilité.

	LIB x CAN				CAN x CON			
2 ans	3 desc. x 22 pieds				12 desc. x 21 pieds			
	CREM	FECA	TVID	TCAR	FECA			
desc.	NS	NS	NS	NS	+++			
pied/desc.	+++	+++	+++	+++	NS			
σ^2F/σ^2	1,68	1,45	1,18	1,27	0,26			
1 an	9 desc. x 12 pieds				30 desc. x 19 pieds			
	CREM	FECA	TVID	TCAR	CREM	FECA	TVID	TCAR
desc.	NS	+++	NS	+++	+++	+++	+++	+++
σ^2F/σ^2	-	0,25	-	0,22	0,41	0,40	0,20	0,40

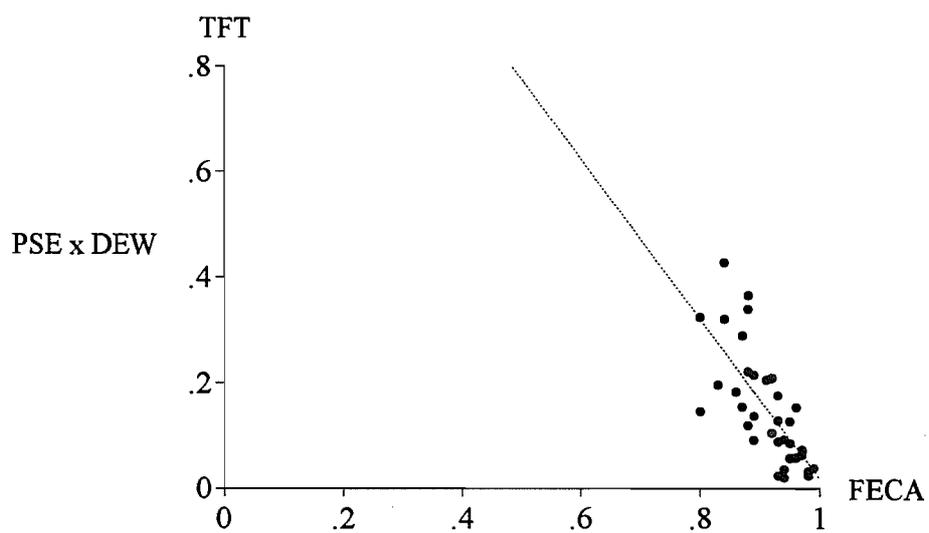
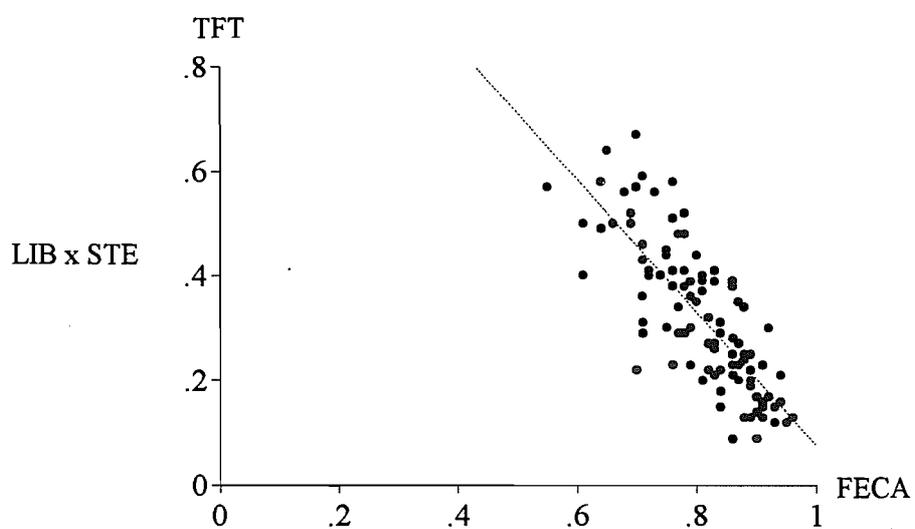
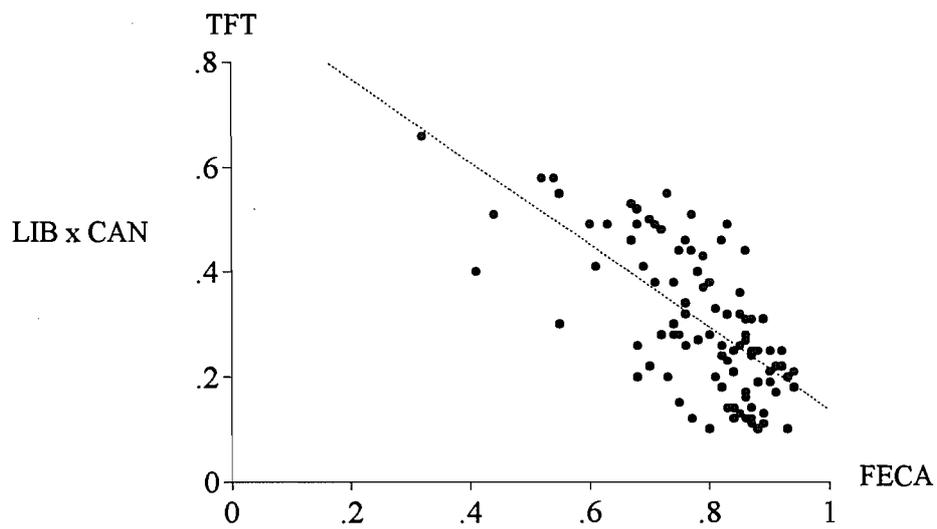


Figure 37: Relation entre le taux de fructification et le taux de fruit à écale chez les hybrides LIB x CAN, LIB x STE et LIB x DEW

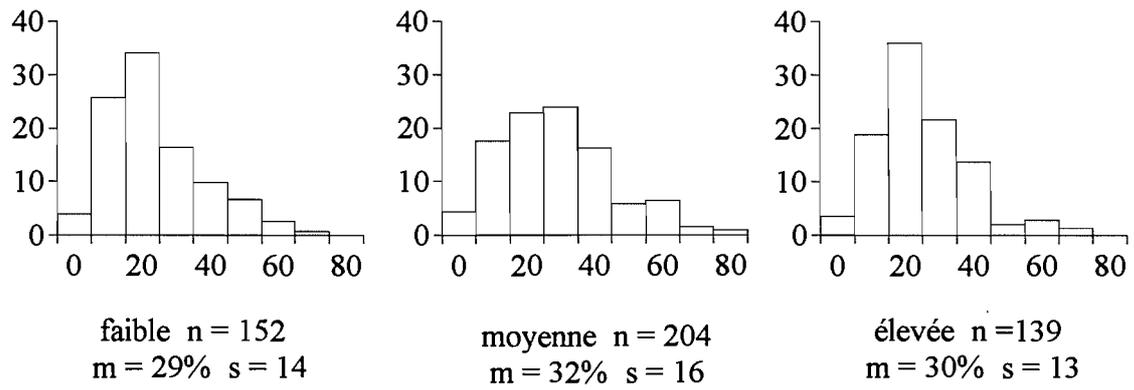


Figure 38: Distribution du paramètre FECA selon l'intensité de fructification chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*

b) Les paramètres en rapport avec le nombre de fleurs

Chez les hybrides LIB x *C. canephora*, LIB x *C. stenophylla* et *C. pseudozanguebariae* x DEW les taux de fructification sont en relation linéaire décroissante avec la présence d'écailles, respectivement (fig. 37):

$$\text{TFT} = -0,74 \text{ FECA} + 0,94 \quad (r^2 = 0,38);$$

$$\text{TFT} = -1,28 \text{ FECA} + 1,34 \quad (r^2 = 0,57);$$

$$\text{TFT} = -1,51 \text{ FECA} + 1,53 \quad (r^2 = 0,52).$$

Il n'y a pas de relation avec TVID.

Pour les trois combinaisons, TUOV est en relation forte avec TFT ($r^2 > 0,90$) et moyenne avec FECA ($> 0,52$). La relation est faible avec TVID ($< 0,18$). En revanche, on retrouve pour les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* le comportement relevé chez *C. congensis*: TFT n'est pas lié aux paramètres de fertilité et TUOV ne dépend pratiquement que de TFT ($r^2 = 0,95$). Cette dernière situation semble prévaloir aussi chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*. Les distributions du paramètre FECA dépendent peu de l'intensité de fructification: le groupe d'individus à fructification moyenne présente le plus de fruits à écale, 33% contre 29% pour les autres (fig. 38).

3) Mise en évidence d'effets génétiques dans les combinaisons interspécifiques

a) Effets généraux

La recherche d'effets génétiques a été entreprise chez LIB x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. congensis*. Elle porte soit sur deux récoltes pour respectivement 3 et 12 descendances avec une vingtaine d'individus tirés au hasard par descendance, soit sur une récolte pour respectivement 9 descendances de 12 individus et 30 descendances de 19 individus (tab. 38).

Pour les matériels suivis sur deux années, les analyses de variance mettent en évidence des différences de comportements entre les deux types d'hybrides:

- il y a un effet individu dans les descendances chez LIB x *C. canephora* pour CREM, FECA, TVID et TCAR, avec des rapports variance factorielle sur variance résiduelle (s_B^2/s^2) allant de 1,2 à 1,7;

Tableau 39 : Décompositions des effets parentaux pour la fertilité de six descendances entre trois parents femelles *C. canephora* et deux parents mâles *C. congensis*.

- 39 a : résultats des analyses de variance (modèle fixe).

Sources de variation	ddl	CREM	FECA	TVID	TCAR
Descendances	5	+++	++	+++	++
- parent CAN	2	+++	+++	NS	+++
- parent CON	1	++	NS	+++	NS
- interaction CAN x CON	2	NS	NS	NS	NS
Résiduelle	108				

- 39 b : moyennes des descendances.

CON	03190				03390				Moyennes			
	CREM	FECA %	TVID %	VP %	CREM	FECA %	TVID %	VP %	CREM	FECA %	TVID %	TCAR %
CAN												
IF126	1,63	26,7	5,9	70	1,61	30,9	4,7	37	1,62	28,8	(5,3)	17,9
IF197	1,47	39,8	8,2	59	1,56	35,9	4,7	22	1,52	37,9	(6,5)	25,1
IF202	1,60	29,6	6,3	95	1,70	23,1	4,1	72	1,65	26,4	(5,2)	16,3
moy.	1,57	(32,0)	6,8	-	1,62	(30,0)	4,5	-	1,59	(31,0)	5,7	(19,8)

- il n'y en a pas pour le seul paramètre étudié chez *C. canephora* x *C. congensis*, FECA. Un effet descendance n'a été relevé que chez ces derniers hybrides.

Pour les observations sur une année, les analyses montrent des effets descendance très hautement significatifs pour les quatre paramètres chez *C. canephora* x *C. congensis*, pour FECA et TCAR chez LIB x *C. canephora*. Dans tous les cas les variances résiduelles sont plus importantes que les variances factorielles relativisant les différences entre descendance chez les deux types d'hybrides (s_A^2/s^2 de 0,20 à 0,40).

b) Effets parentaux chez *C. canephora* x *C. congensis*

Chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, les stérilités polliniques partielles des individus étudiées à partir de six descendance sont liées à des géniteurs particuliers des deux espèces. Ces descendance font intervenir rappelons le les souches IF126, IF197 et IF202 pour *C. canephora*, 03190 et 03390 pour *C. congensis*. Pour les études de fertilité femelle, qui concernent une seule récolte, elles sont représentées par des tirages de 19 individus

Les analyses de variance (modèle fixe) montrent des effets descendance pour tous les paramètres. Ils se décomposent en effets parentaux impliquant (tab. 39):

- les deux espèces pour CREM;
- *C. canephora* pour FECA et TCAR (les deux paramètres ont des valeurs plus élevées chez les descendants de la souche IF197: FECA moyen de 38% contre moins de 30% pour les deux autres géniteurs);
- *C. congensis* pour TVID, qui est plus élevé chez les descendants du clone 03190 (6,8% contre 4,5% pour la souche 03390);
- les interactions ne sont pas significatives.

Dans l'ensemble, les moyennes observées pour les différents paramètres expriment un haut niveau de fertilité femelle. Ainsi, les stérilités polliniques partielles observées dans certaines des descendance ne présentent pas d'équivalent au niveau femelle.

La descendance IF202 x 03190 avait les viabilités polliniques les plus élevées (95%). Elle se classe parmi les plus fertiles de la combinaison *C. canephora* x *C. congensis*. Elle présente aussi la plus forte proportion d'individus à fructification faible à très faible (34/40). Cette constatation va dans le sens d'une indépendance entre les paramètres de fertilité propres aux fruits et l'intensité de fructification chez les caféiers fertiles.

Tableau 40 : Proportions relatives des différentes catégories de fruits chez les hybrides (moyenne, écart-type en %).

Hybrides	Nb de pieds	A	B	C	D	E
CAN x CON	170	58,8±15,7	30,3±14,8	7,9±5,4	1,6±2,8	1,4±2,1
LIB x CAN	475	18,5±9,8	59,9±11,0	8,3±4,3	11,4±7,8	1,9±2,2
LIB x CON	83	14,2±7,1	63,9±10,3	6,3±3,3	12,9±6,4	2,6±4,0
CON x DEW	44	19,1±10,4	59,0±9,6	7,9±3,3	12,3±7,2	1,7±1,2
LIB x DEW	36	24,3±11,9	69,9±12,4	2,8±1,6	2,9±2,5	0,1±0,2
LIB x STE	181	9,1±5,1	60,7±10,6	6,7±3,4	21,9±10,7	2,1±2,0
SES x RAC	80	41,2±12,8	55,9±12,7	0,9±1,4	1,7±2,0	0,5±0,5
PSE x DEW	38	4,9±3,2	75,8±6,7	3,1±2,1	15,4±5,8	0,4±0,6

Tableau 41 : Hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et leurs parents, ACP sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits : inertie de la variabilité sur les axes 1 et 2, contributions relatives des variables actives (A, B, C, D, E) et supplémentaires (CREM, FECA, TVID, TCAR).

Matériels	Axe 1				Axe 2			
CAN x CON n = 1170	Inertie	0,44			0,34			
	A	0,84	D	0,60	B	0,56	E	0,46
			B	0,42			C	0,43
			E	0,29			A	0,11
							D	0,11
	CREM	0,96	FECA	0,57	FECA	0,43	TVID	0,48
			TCAR	0,55	TCAR	0,42		
			TVID	0,50				
	n = 1159	Inertie	0,44			0,31		
A	0,92	B	0,70	B	0,27	E	0,60	
		D	0,52			C	0,51	
						D	0,15	
CREM	0,97	FECA	0,78	FECA	0,19	TVID	0,73	
		TCAR	0,77	TCAR	0,18			
		TVID	0,23					
CAN x CON CAN et CON n = 66 x 3	Inertie	0,46			0,30			
A	0,89	B	0,92			E	0,71	
		D	0,38			C	0,47	
						D	0,28	
CREM	0,88	FECA	0,97			TVID	0,90	
		TCAR	0,96					

Tableau 42 : Sept combinaisons hybrides, ACP sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits : inertie de la variabilité sur les axes 1 et 2, contributions relatives des variables actives (A, B, C, D, E) et supplémentaires (CREM, FECA, TVID, TCAR).

Espèces	Axe 1				Axe 2			
LIB x CAN n = 475	Inertie	0,48			0,37			
	E	0,77	B	0,72	A	0,91	D	0,53
	C	0,56			C	0,16	B	0,20
	D	0,34						
	TVID	0,70			CREM	0,83	TCAR	0,84
						FECA	0,83	
						TVID	0,28	
CON x DEW n = 44	Inertie	0,51			0,27			
	A	0,83	B	0,73	B	0,15	E	0,60
	C	0,63	D	0,31			D	0,50
	CREM	0,65	TCAR	0,97	CREM	0,29	TVID	0,77
			FECA	0,94				
		TVID	0,11					
LIB x DEW n = 36	Inertie	0,52			0,23			
	A	0,91	B	0,95			D	0,64
	C	0,63					E	0,45
	CREM	0,85	FECA	0,96			TVID	0,74
			TCAR	0,95				
SES x RAC n = 80	Inertie	0,44			0,26			
	A	0,94	B	0,88			E	0,57
	C	0,10	D	0,17			C	0,39
	CREM	0,96	FECA	0,95			D	0,31
			TCAR	0,91			TVID	0,84
PSE x DEW n = 38	Inertie	0,48			0,37			
	E	0,52	B	0,93	A	0,69	D	0,57
	C	0,41			C	0,44	E	0,14
	D	0,33						
	A	0,19						
	TVID	0,56	FECA	0,39	CREM	0,87	FECA	0,60
			TCAR	0,38			TCAR	0,58
						TVID	0,40	
LIB x CON n = 83	Inertie	0,53			0,29			
	C	0,76	B	0,83	A	0,33	D	0,83
	A	0,55			B	0,12	E	0,19
	E	0,48						
			FECA	0,95	CREM	0,87	TVID	0,85
		TCAR	0,84					
LIB x STE n = 181	Inertie	0,48			0,36			
	E	0,66	B	0,88	A	0,71	D	0,34
	D	0,60			C	0,65		
	C	0,17						
	TVID	0,88	CREM	0,56	CREM	0,44	FECA	0,94
							TCAR	0,85

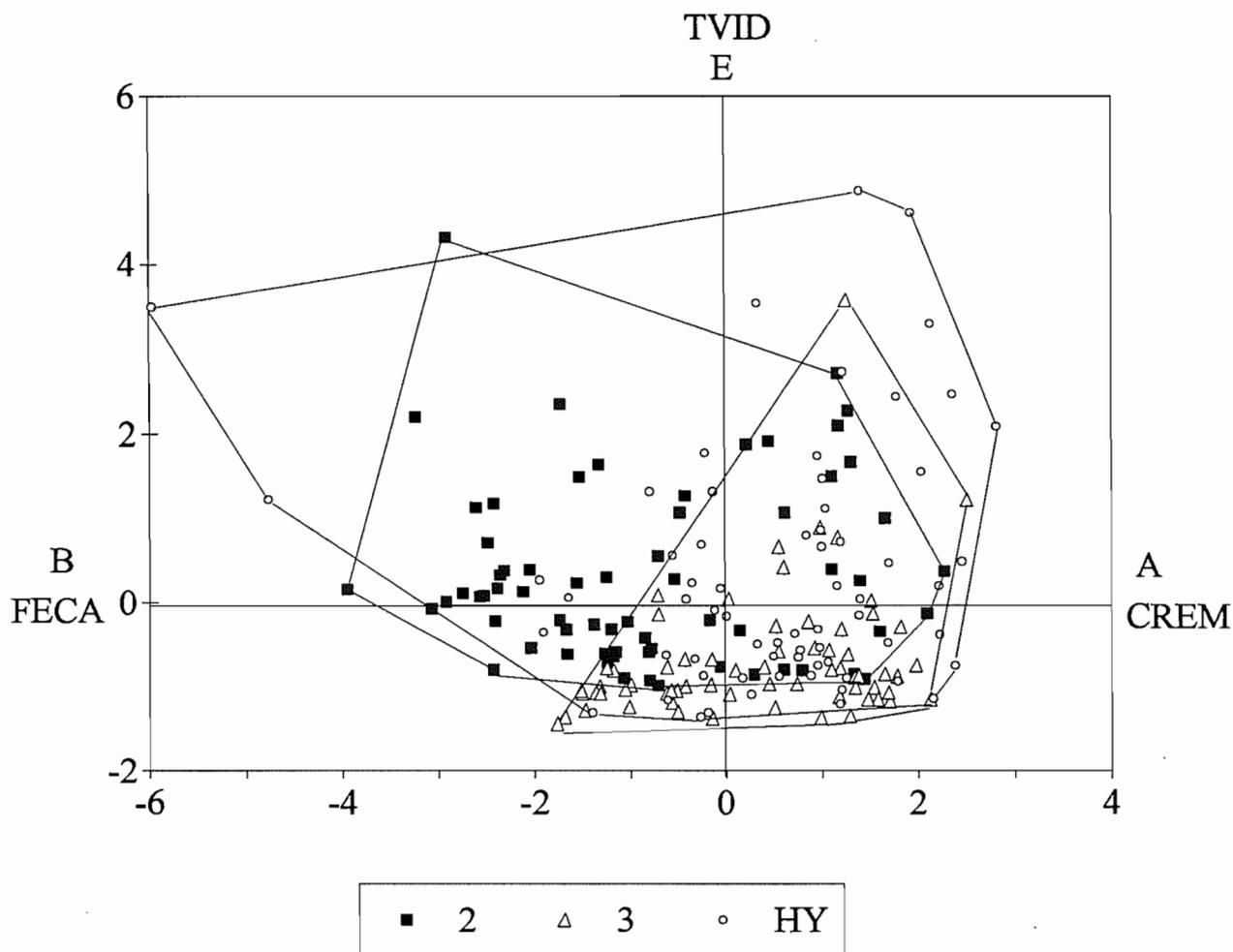


Figure 39: Représentation sur le plan 1-2 de l'A.C.P. de la fertilité femelle des espèces *C. canephora* et *C. congensis* et de leurs hybrides

B / ETUDE SUR LES CATEGORIES DE FRUITS

1) Analyses par type d'hybrides

Les variations pour chaque catégorie de fruits sont présentées par type d'hybrides dans le tableau 40. Les résultats des ACP font ressortir une apparente différence de comportement entre les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et les autres combinaisons. Ils sont traités séparément.

a) Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*

La situation observée pour l'ensemble des espèces se retrouve chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*. Les variations de fertilité s'expriment presque en totalité sur le premier axe de l'ACP. Elles y paraissent liées à la présence d'écailles et de loges vides. Les deux formes de stérilité s'opposent sur le deuxième axe et les contributions relatives des variables supplémentaires qui les représentent (FECA et TVID) dépassent 40% sur cet axe (tab. 41).

L'opposition entre les deux formes de stérilité semble être liée à des individus particuliers, comme le montre l'élimination de 11 individus à plus de quatre écarts types de la moyenne sur au moins un des axes de l'ACP. Ceci conduit dans une nouvelle ACP à une situation proche de celle trouvée pour DEW: FECA est lié à l'axe 1 ($r^2=0,78$) où il s'oppose à CREM (0,97), TVID apparaissant lié surtout à l'axe 2 (0,73).

La comparaison des hybrides avec les populations intraspécifiques parentales dans une ACP, soutient les résultats qui pouvaient être déduits de l'étude des paramètres de fertilité. Le schéma "un axe, une forme de stérilité" se retrouve (tab. 41; fig. 39). Dans le plan déterminé par les deux premiers axes, les représentants de *C. congensis* sont en majorité au pôle de fertilité de l'analyse et les hybrides y sont largement représentés. Globalement par rapport à la distribution de *C. congensis*, les hybrides montrent une tendance marquée vers plus de loges vides. *C. canephora* s'en écarte avec plus d'écailles et/ou de loges vides,

b) Les autres hybrides

Chez les autres hybrides, l'une ou l'autre des formes de stérilité peut être rattachée à chacun des deux premiers axes. Ceux-ci montrent dans toutes les analyses: l'un une opposition entre des fruits avec une écaille et sans écaille, l'autre une opposition entre des fruits à loges pleines et à loges vides (tab. 42).

Trois variantes ont été relevées selon que les variations de fertilité semblent surtout liées à la présence:

- d'écailles (c'est la situation la plus fréquente qui s'applique aux hybrides LIB x *C. canephora*, *C. congensis* x DEW, LIB x DEW, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et dans une moindre mesure *C. pseudozanguebariae* x DEW);
- de loges vides (c'est le cas pour les hybrides LIB x *C. congensis*);
- de loges vides sur un axe, d'écailles sur l'autre, avec des contributions relatives du remplissage des fruits voisines sur les deux axes, pour les hybrides LIB x *C. stenophylla*.

Une mention spéciale doit être faite pour les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW où plus précisément: les fruits de type B s'opposent aux autres catégories sur l'axe 1, avec une opposition entre FECA et TVID qui ont des contributions relatives plutôt élevées sur cet axe (respectivement 39% et 56%). Les fruits à deux loges ayant des graines (A et C) s'opposent sur l'axe 2 aux fruits stériles (D et E) avec des variations de fertilité liées aux deux formes de stérilité et plus particulièrement aux écailles. Cette situation s'apparente à celle relevée chez *C. eugenoides*, à la différence près que l'importance relative des axes est inversée. Cette inversion semble liée à la prédominance des fruits à une écaille chez les hybrides (91%) et à deux loges chez l'espèce (82%).

Dans ces matériels, l'axe 1 s'avère globalement en relation avec les loges vides pour LIB x *C. canephora*, LIB x *C. stenophylla* et dans une moindre mesure pour *C. pseudozanguebariae* x DEW. Cet axe est lié aux écailles pour les autres combinaisons. En définitive la fertilité, assimilée au remplissage des fruits, n'est vraiment associée à l'axe de plus grande variation que chez les combinaisons ayant peu de loges vides (LIB x DEW et *C. sessiliflora* x *C. racemosa*). Cependant cette liaison se retrouve chez la combinaison *C. congensis* x DEW où les taux de loges vides sont plutôt élevés. Mais ici une relation entre TVID et FECA existe.

Les taux de fructification et d'utilisation des ovules sont corrélés aux axes liés aux écailles, c'est à dire:

- l'axe 2 chez LIB x *C. canephora* et LIB x *C. stenophylla* (avec des r^2 de respectivement 0,37 et 0,52 pour TFT, de 0,63 pour TUOV);
- les deux premiers axes chez *C. pseudozanguebariae* x DEW [de manière équilibrée sur les deux axes pour TFT (r^2 de 0,28 et 0,24), davantage avec l'axe 2 où interviennent les fruits de type D pour TUOV (0,19 et 0,37)].

Tableau 43 : ACP globale sur les catégories de fruits des huit combinaisons hybrides représentées par des tirages aléatoires de 36 et 28 individus. Le second tirage représente les individus pour lesquels la viabilité pollinique a été déterminée (24 pieds pour CON x DEW).

Matériel	Axe 1				Axe 2			
8 combinaisons n = 36 x 8	Inertie	0,45			0,36			
	A	0,90	B	0,80			E	0,76
	C	0,15	D	0,36			C	0,49
							D	0,42
	CREM	0,78	FECA	0,99	CREM	0,21	TVID	0,73
			TCAR	0,96				
		TVID	0,19					
8 combinaisons n = 28 x 7 + 24 (1)	Inertie	0,47			0,32			
	A	0,89	B	0,83			E	0,71
	C	0,24	D	0,39			C	0,41
							D	0,38
	CREM	0,80	FECA	0,99	CREM	0,19	TVID	0,73
			TCAR	0,96				
		TVID	0,17					
	VP*	0,37						

(1) VP n'est corrélé qu'avec l'axe 1

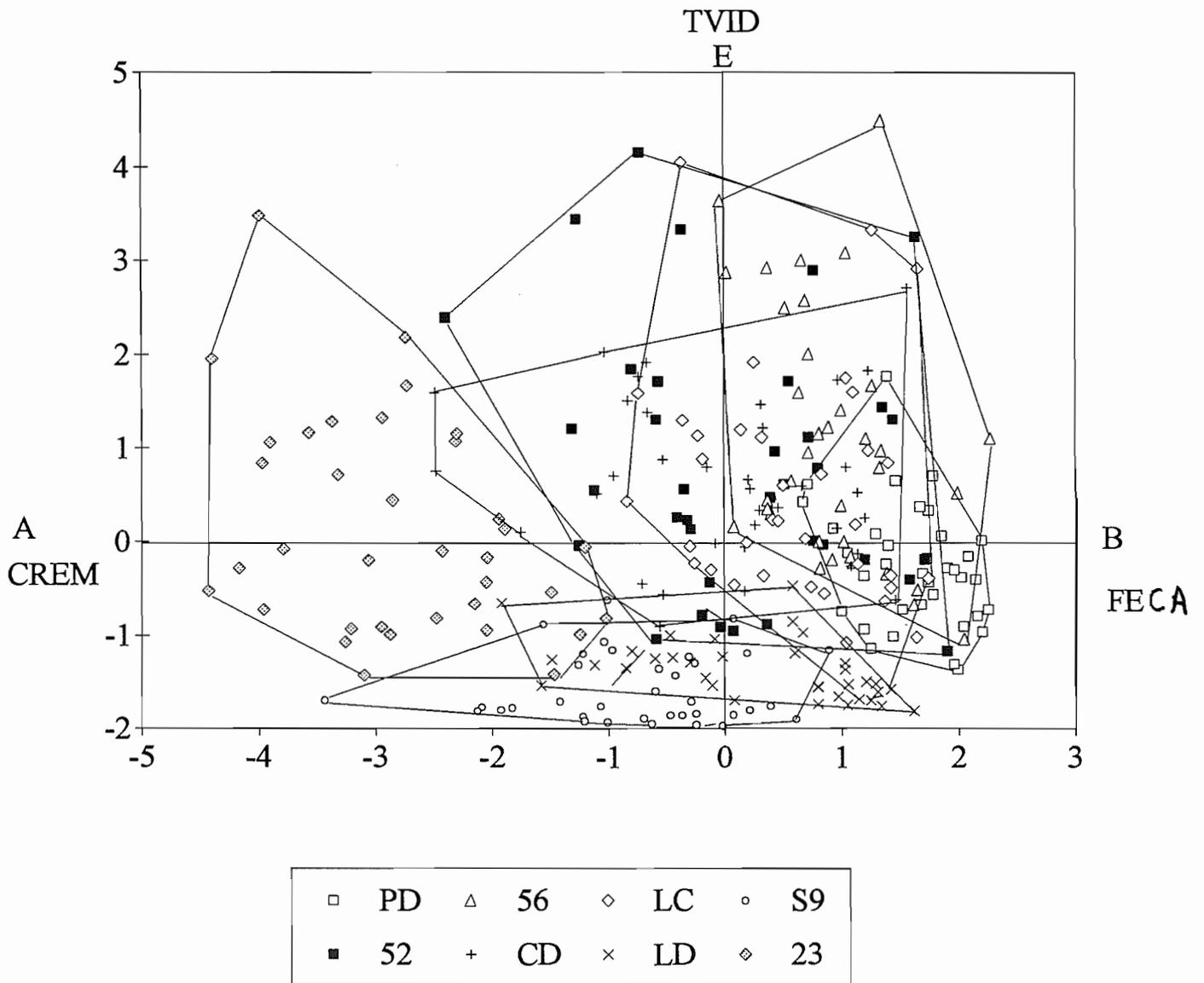


Figure 40: Représentation sur le plan 1-2 de l'A.C.P. de la fertilité femelle chez 8 combinaisons interspécifiques

Ce type de liaison n'existe pas chez *C. sessiliflora* x *C. racemosa*, sinon faible pour TUOV ($r^2=0,11$).

2) Analyse globale

L'ACP globale porte sur les huit combinaisons hybrides représentées chacune par 36 individus. Les variations liées aux écailles s'expriment en totalité sur le premier axe avec une contribution relative de 0,99 pour FECA sur cet axe. Les variations liées aux loges vides sont surtout associées au deuxième axe ($r^2= 0,73$), et de manière secondaire à l'axe 1. Le remplissage des fruits, lié pour l'essentiel au premier axe ($r^2= 0,78$), est surtout limité par les écailles. Dans une moindre mesure, il est affecté par la présence des loges vides (deuxième axe) (tab. 43).

Dans cette analyse, les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, qui ont des comportements comparables à ceux des populations intraspécifiques parentales, peuvent servir de témoin. Ils se situent essentiellement au pôle de fertilité (fig. 40). Avec des proportions croissantes de fruits à écailles, les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et LIB x DEW sont caractérisés par leur position excentrée sur l'axe 2 et la présence d'un minimum de fruits à loges vides. A l'inverse, les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW sont au pôle de stérilité lié aux écailles. Les quatre combinaisons restantes ont des distributions qui se recouvrent assez largement autour du centre de gravité et le long de l'axe 2 (fruits à loges vides). Elles diffèrent pour leur position le long de l'axe 1 où les hybrides LIB x *C. stenophylla* montrent les plus fortes proportions de fruits à écailles. Les distributions de leurs projections sur l'axe 2 ne peuvent pas être considérées comme différentes.

3) Conclusion

Les ACP effectuées sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits mettent en évidence chez les hybrides le rattachement entre l'une ou l'autre des formes de stérilité et chacun des deux premiers facteurs.

Pour tous les types d'hybrides les principaux effets sont:

- sur un axe une opposition entre des fruits à une écaille et sans écaille. Les écailles résultant de la stérilité des ovules ou des zygotes après fécondation, cet axe peut être considéré comme un axe de fertilité gamétique et zygotique précoce;
- sur l'autre axe une opposition entre des fruits à loges pleines et à loges vides. Les loges

vides résultant de l'arrêt du développement de l'albumen, cet axe se présente comme un axe de fertilité zygotique tardive.

Les deux formes de stérilité apparaissent comme deux processus indépendants.

Les niveaux de corrélation entre les paramètres de stérilité FECA et TVID introduits comme variables supplémentaires dans les analyses, et les axes confirment ces résultats. Selon les types d'hybrides, les variations de fertilité exprimées par CREM peuvent être liées aux écailles ou aux loges vides, parfois aux deux comme chez LIB x *C. stenophylla*.

Lorsque tous les hybrides sont réunis, la fertilité s'oppose surtout aux écailles sur l'axe de plus grande variation et secondairement aux loges vides sur l'axe 2. Tout se passe ici comme si la baisse de fertilité entre les espèces, dont la fertilité est analogue à celle des hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, et les autres hybrides était surtout exprimée par la présence d'écailles et, qu'à un niveau donné de stérilité liée aux écailles pouvaient correspondre différents niveaux de stérilité liée aux loges vides.

C / EXEMPLES D'APPLICATION DU MODELE DE FRUCTIFICATION DE de REFFYE (1974)

La recherche de l'adéquation du modèle de de Reffye (1974) à nos matériels hybrides, consiste à vérifier si la loi de formation des fruits et la loi de formation des grains sont régies chacune par la loi binomiale.

1) Formation des fruits

a) Principes

La formation des fruits a été étudiée chez les hybrides LIB x *C. canephora* et LIB x *C. stenophylla*. Elle concerne des fructifications récoltées deux mois avant maturité et pour lesquelles les nombres de fleurs présentes au départ sur les branches sont connus. D'après le modèle, si P1 est le taux d'apparition d'un jeune albumen à partir d'un ovule, les fruits à deux loges (A'), une loge et une écaille (B'), et deux écailles (F) doivent avoir pour fréquence:

$$P_{A'} = (P1)^2 ; P_{B'} = 2P1(1-P1) ; P_F = (1-P1)^2.$$

P1 est déterminé selon la méthode du maximum de vraisemblance et calculé à partir de la relation $P1 = (2A' + B') / 2NFL$ où NFL est le nombre de fleurs. Les fruits de type F sont assimilés ici aux ovaires ayant avorté entre la floraison et la récolte des fruits. La comparaison des valeurs observées et calculées pour les trois catégories de fruits, a été effectuée chez les

Tableau 44 : Hybrides LIB x *C. canephora* ajustement des fructifications au modèle de formation des fruits selon la loi binomiale de paramètre P1 proposée par de Reffye (1974), analyse branche par branche, répartition des individus selon le nombre de branches à χ^2 non significatif.

Nb de branches par individu	Nb d'individus	Nb de branches à χ^2 non significatif par individu								
		0	1	2	3	4	5	6	7	8
8	35	9	4	5	6	3	4	3	1	-
7	9	4	1	-	3	-	-	-	1	
6	3	-	-	-	1	1	-	1		
5	4	-	1	1	1	-	1			
4	196	86	40	36	24	10				
3	22	8	7	5	2					

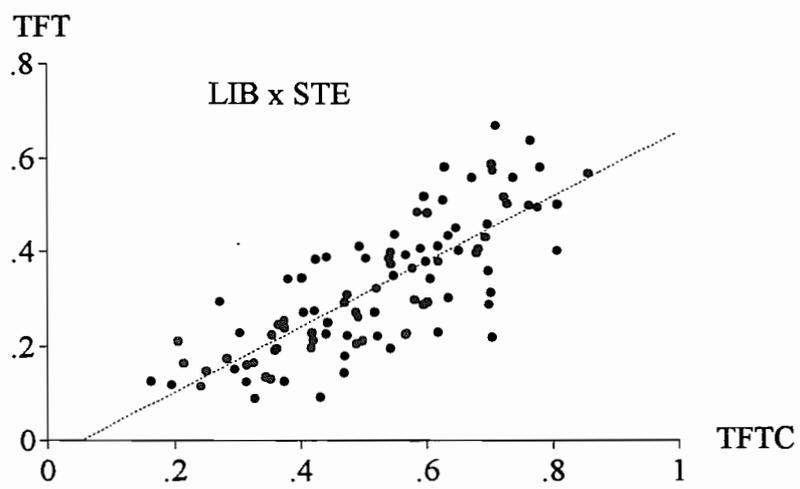
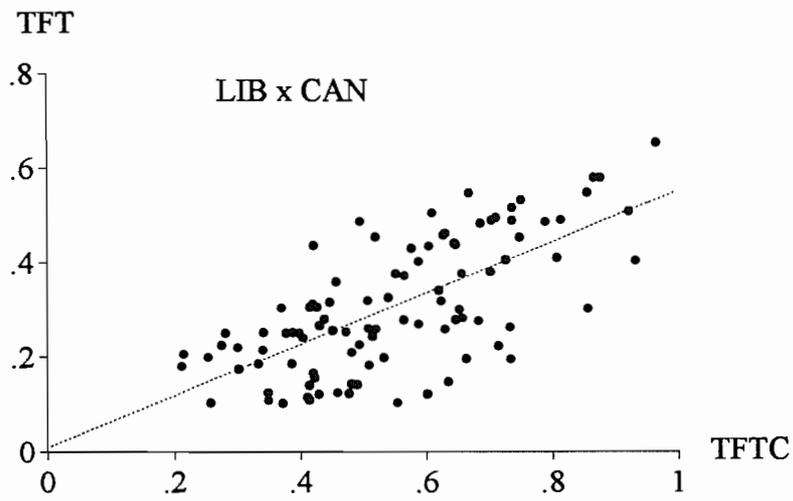


Figure 41: Relation entre le taux de fructification et le taux de fructification calculé chez les hybrides LIB x CAN et LIB x STE

individus ayant plus de cent fruits à partir d'un test de χ^2 à 1 d.d.l..

b) Les hybrides LIB x *C. canephora*

Les χ^2 sont inférieurs au seuil de signification 0,95 chez moins de 7% des individus. Ils sont significatifs au seuil 0,99 dans près de 90% des cas.

Ces résultats concernent les données regroupées de plusieurs branches, quatre le plus souvent. Ils mettent en jeu dans la plupart des cas entre mille et deux mille fleurs par individu. Ces nombres de fleurs pouvant paraître trop élevés en regard des niveaux de précision sur les trois catégories de fruits, les calculs ont été repris branche par branche sur une partie du matériel pour voir si les tests n'étaient pas biaisés. Les branches pour lesquelles le nombre théorique de fruits à deux loges était inférieur à trois ont été écartées; seuls les individus représentés par au moins trois branches ont été conservés. Dans ces conditions, 31% des branches donnent des χ^2 non significatifs. Seulement 20% des individus ont plus d'une branche sur deux de ce type (tab. 44). La formation des fruits chez les hybrides LIB x *C. canephora* ne semble pas suivre le modèle, tout du moins dans son application directe.

En admettant avec l'auteur que des causes externes peuvent influencer sur les taux de fructification (non maturation des ovaires au moment de la floraison, chutes précoces d'ordre physiologique), et que le modèle reste valable, le paramètre P1 peut être estimé à partir des seules catégories de fruits A' et B': $P1 = (2A'/B) / (1+2A'/B')$. On peut en tirer une valeur théorique du taux de fructification (TFTC). Les taux de fructification observés et calculés peuvent être considérés comme proportionnels:

$$TFT = 0,59 \text{ TFTC} + 0,02 \quad (r^2 = 0,43; \text{fig. 44}).$$

Ce résultat est à rapprocher de la relation précédemment observée entre TFT et FECA. Il indique une certaine constance dans la diminution des taux de fructification, et ce, quel que soit le niveau de fertilité.

Des observations effectuées une autre année sur une fraction du matériel (65 pieds) vont dans le même sens: $TFT = 0,53 \text{ TFTC} + 0,03$ ($r^2 = 0,21$). La relation est moins étroite, tout comme celle qui lie TFT et FECA ($r^2 = 0,22$ contre 0,38 pour l'autre année). Dans ce matériel, nous avons suivi les chutes de fruits qui interviennent de la nouaison à la récolte, elles varient entre 0% et 44% selon les individus, avec moins de 7% chez la moitié d'entre eux. Même dans l'hypothèse où les chutes ne concerneraient que des fruits à une écaille, l'impact sur les taux de fructification théoriques serait loin d'expliquer les écarts les plus couramment observés.

c) Les hybrides LIB x *C. stenophylla*

Le modèle de formation des fruits ne semble pas mieux adapté pour les hybrides LIB x *C. stenophylla*. Compte tenu des potentiels floraux limités et des taux de fructification plus faibles, les tests d'ajustement ne concernent que les seules données regroupées. Moins d'un quart des individus étudiés sur les trois classes de fruits A', B' et F ont des χ^2 non significatifs. Comme précédemment les taux de fructification observés et calculés peuvent être considérés comme proportionnels, avec un coefficient angulaire du même ordre de grandeur:

$$\text{TFT} = 0,65 \text{ TFTC} - 0,02 \quad (r^2 = 0,56; \text{fig. 41}).$$

Les résultats acceptés dans leur rigueur conduisent pour les deux types d'hybrides à rejeter l'hypothèse d'une formation des fruits selon un mode de distribution s'appuyant sur la loi binomiale de paramètre P1. Ils sont loin de ceux trouvés par de Reffye (1974) puisqu'à ce niveau deux tiers des hybrides Arabusta se comportaient selon son modèle, les lectures étant toutefois faites à un stade plus précoce, dès que la distinction des fruits à une et deux loges était possible.

Les analyses conduiraient aussi à rejeter l'hypothèse binomiale de formation des fruits chez les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW où les taux de fructification observés et calculés sont proportionnels (pente=0,56 et $r^2=0,54$). Chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* où il n'y a pas de relation entre les deux paramètres et où les fructifications observées sont en moyenne inférieures de moitié à celles attendues, l'hypothèse serait aussi rejetée

2) Formation des grains

a) Principes

Indépendamment de l'étape précédente, c'est à dire des nombres de fleurs et du paramètre P1, le modèle de formation des grains peut être testé à partir des cinq types de fruits récoltés. Les valeurs théoriques attendues dépendent des fruits à une et deux loges, sans hypothèse sur leur déterminisme, et du paramètre P2 défini comme étant le taux d'apparition d'une graine à partir d'un jeune albumen. Le modèle se vérifie si les fruits:

- à deux loges sont dans les proportions:

- * $(P2)^2$ pour les fruits A,
- * $2 P2 (1-P2)$ pour les fruits C,
- * $(1-P2)^2$ pour les fruits E;

- à une loge sont dans les proportions:

- * $(P2)$ pour les fruits B,
- * $(1-P2)$ pour les fruits D.

P2 est déterminé par la méthode du maximum de vraisemblance, c'est le complément à un de TVID: $P2 = 1 - TVID$. Le test de χ^2 devrait être effectué avec 3 d.d.l. (un seul paramètre est estimé). Cependant le seuil du test à 2 d.d.l. du modèle global a été conservé afin de faciliter les comparaisons avec les Arabusta, les calculs reviennent au même; le seuil de signification retenu est ici 0,95 (inférieur au seuil 0,90 pour 3 d.d.l.). Lorsque les fréquences attendues pour la classe de fruit E étaient inférieures à trois, cette classe a été regroupée séparément avec l'une et l'autre des classes A et C, avec dans ce cas 1 d.d.l. en moins; seuls ont été conservés comme non significatifs les échantillons qui l'étaient dans les deux situations. Cette procédure se justifie car dans le modèle, les trois catégories de fruits à deux loges doivent être dans l'équilibre $C = 2\sqrt{AE}$.

b) Résultats chez quatre combinaisons hybrides

L'adéquation du modèle a été étudié chez les hybrides présentant des taux élevés de loges vides, et des proportions suffisantes de fruits à deux loges: LIB x *C. canephora*, LIB x *C. stenophylla*, LIB x *C. congensis* et *C. congensis* x DEW. En définitive le χ^2 n'est pas significatif chez au moins la majorité des individus dans chacune des quatre combinaisons; les hybrides LIB x *C. canephora* semblent les moins bien placés avec seulement 52% de non

Tableau 45 : Fertilité des hybrides LIB x *C. canephora*, LIB x *C. stenophylla*, LIB x *C. congensis*, *C. congensis* x DEW, : ajustement des fructifications au modèle de formation des grains selon la loi binomiale de paramètre P2 proposée par de Reffye (1974) ; déviations par rapport au modèle dans les fruits à deux loges.

Hybrides	ddl	Nb de pieds	NS	S	C - $2\sqrt{AE}$ (m±s)	
					NS	S
LIB x CAN	3	227	85	142	-1,9±12,5	-14,2±25,8
	2	248	162	86		
LIB x STE	3	77	50	27	-2,9±7,7	-8,7±13,1
	2	104	77	27		
LIB x CON	3	27	9	18	-4,1±6,9	-32,8±31,1
	2	56	40	16		
CON x DEW	3	22	15	7	-3,1±12,8	-22,9±28,9
	2	22	11	11		

NB : ont été considérés comme significatifs les χ^2 qui dépassaient le seuil 0,95 avec 1 ddl de moins (voir texte).

significatifs contre 70% chez les hybrides LIB x *C. stenophylla* (tab. 45).

Deux tiers des Arabusta étaient dans cette situation au seuil 0,99 retenu par l'auteur. C'est le cas de figure relevé ici à ce seuil pour les hybrides LIB x *C. canephora*. Cette majorité de cas favorables ne s'oppose pas à l'idée d'une loi binomiale de paramètre P2 pour la formation des grains chez les quatre combinaisons. Notons que de Reffye (1974) fait intervenir des processus de dérivation lorsqu'il constate des déséquilibres entre les trois catégories de fruits à deux loges, en particulier lorsque $C - 2\sqrt{AE} \ll 0$. De telles situations qui doivent résulter d'un surplus de fruits de type E par dégénérescence des albumens potentiels dans les types A et C, sont ici très fréquentes chez les individus ayant des χ^2 significatifs.

3) Discussion-conclusion sur le modèle de fructification

Le modèle de fructification de de Reffye (1974) a été établi au niveau des hybrides Arabusta, par nature tétraploïdes. Sa validation chez des hybrides diploïdes lui donnerait une portée générale. Pour une combinaison hybride donnée, l'intérêt du modèle réside dans la validation de chacune des étapes de formation des fruits et de formation des grains. Elle permettrait une détermination précise de la fertilité intrinsèque des individus à partir du produit P1xP2. Le paramètre P1 étant par définition directement lié à la viabilité ovulaire, ceci autoriserait une comparaison plus fine entre les composantes gamétiques mâle et femelle de la fertilité représentées respectivement par la viabilité pollinique et le paramètre P1.

Nos résultats conduisent à rejeter le modèle binomial de formation des fruits de paramètre P1. La proportionnalité relevée entre les taux de fructification observés et calculés incitent cependant à considérer avec prudence les données de départ.

En supposant que chez les hybrides LIB x *C. canephora* les étapes précédant la fructification suivent bien une loi binomiale, les chutes d'ovaires intervenant avant la nouaison peuvent :

- soit toucher de manière aléatoire les futures catégories de fruits conservant sa signification au paramètre P1, et cela pourrait être le cas ici (proportionnalité entre les taux de fructification observés et calculés);

- soit se faire au détriment d'une catégorie particulière, invalidant le P1. Comme les fructifications sont inférieures par rapport à celles pouvant être attendues selon le modèle, on pourrait envisager que ce sont les fruits à une écaille qui disparaissent. Cela reviendrait à admettre une certaine dépendance dans le devenir des deux ovules d'un même ovaire: lorsqu'un des deux ovules/zygotes ne serait pas viable dans un ovaire/fruit, cet ovaire/fruit serait en quelque sorte fragilisé, ne serait-ce par exemple qu'au moment de l'appel de sève au début de la nouaison.

Au cours de cette étude, nous avons constaté une hétérogénéité importante, entre individus et à l'intérieur des individus, pour tout ce qui a trait aux fructifications. Le manque de synchronisme souvent flagrant dès qu'intervient la nouaison des fruits a pu interférer avec la fréquence des observations effectuées pour ce stade à quatre semaines d'intervalle. Les chutes de fruits pourraient être sous-estimées. Les risques semblent d'autant plus grands que les délais de fructification sont courts.

La mesure de l'adéquation du modèle de paramètre P1 chez chaque type d'hybrides devrait être ainsi couplée à une étude en soi de la nouaison. L'étude reste à effectuer arbre par arbre. Cette procédure serait certainement mieux adaptée pour vérifier si le modèle est applicable à des hybrides diploïdes, surtout si des chutes de fruits antérieures à la nouaison rendent la détermination des catégories impossibles.

Le modèle binomial de remplissage des grains (paramètre P2) est le plus souvent validé dans chacune des quatre combinaisons étudiées. Tout semble donc se passer chez elles comme si, chez la majorité des individus, le phénotype loge vide se produisait de manière aléatoire au niveau des jeunes albumens, c'est à dire indépendamment de leur localisation dans des fruits à une ou deux loges.

Enfin, l'impossibilité de confirmer l'ensemble du modèle chez nos hybrides justifie l'emploi des paramètres à lecture directe que nous avons utilisés pour décrire la fertilité. S'ils sont en relation très étroite avec les paramètres P1 pour FECA et P2 pour TVID, ils n'impliquent pas de lois de distribution particulières.

D / CONCLUSION

Les huit combinaisons hybrides, combinaisons qui représentent tous les niveaux de viabilité pollinique suffisants pour une interpollinisation par type d'hybride, montrent pour la fertilité femelle une large étendue de variation des paramètres.

La fertilité étant assimilée au remplissage des fruits, les valeurs moyennes du paramètre

CREM varient entre combinaisons de 0,8 à 1,6. Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et, dans une moindre mesure ceux entre les deux taxons de *C. liberica*, ont les plus fortes valeurs (>1,2), comparables à celles des populations parentales. Pour les autres, les moyennes sont de l'ordre d'une graine par fruit du fait de proportions plus ou moins élevées de fruits à une écaille et de loges vides. Les moins fertiles sont les hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW et LIB x *C. stenophylla*.

Dans ces combinaisons, il n'y a pas de liaison entre les paramètres FECA et TVID représentant les deux formes de stérilité, si ce n'est une relation faible chez *C. congensis* x DEW. Les taux de fructification sont liés à FECA chez les combinaisons moyennement et peu fertiles et il ne semble pas y avoir de relation équivalente chez les combinaisons fertiles.

L'indépendance entre les deux formes de stérilité se retrouve chez toutes les combinaisons hybrides au niveau des ACP effectuées sur les proportions relatives des cinq catégories de fruits récoltés. L'analyse globale montre l'influence primordiale de la stérilité liée aux écailles dans la diminution de la fertilité des hybrides.

Le modèle de fructification de de Reffye (1974), établi sur les hybrides tétraploïdes Arabusta, paraît partiellement ou pas du tout adapté à nos matériels. Étudiée chez les hybrides LIB x *C. canephora* et LIB x *C. stenophylla*, la formation des fruits ne semble pas obéir à une loi binomiale de paramètre P1. Étudiée chez quatre combinaisons, dont les précédentes, le remplissage des grains pourrait en revanche être régi par une loi binomiale de paramètre P2. En ce qui concerne la formation des fruits, une confirmation des résultats lors d'une étude couplée à celle de la nouaison paraît nécessaire pour conclure à un comportement différent de nos matériels.

CHAPITRE 3 / RELATION ENTRE LES COMPOSANTES MALE ET FEMELLE DE LA FERTILITE

A / RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LES PARAMETRES DE FERTILITE FEMELLE

Les quelques relations observées dans les combinaisons hybrides entre la viabilité pollinique et les paramètres de fertilité femelle ne concernent pratiquement que le taux de fruits à une écaille et le taux de graines caracoli. Nous n'en n'avons pas trouvé avec le taux de loges vides. Nous présenterons ici les relations avec FECA, paramètre qui semble le moins perturbé par les loges vides. Dans chaque figure, nous avons introduit la courbe théorique $y = (1-x)/(1-x/2)$, qui correspond aux proportions de fruits à une écaille (y) dans le cas où la fertilité des ovules après fécondation serait équivalente à la viabilité pollinique (x), et interviendrait de manière aléatoire dans les ovaires.

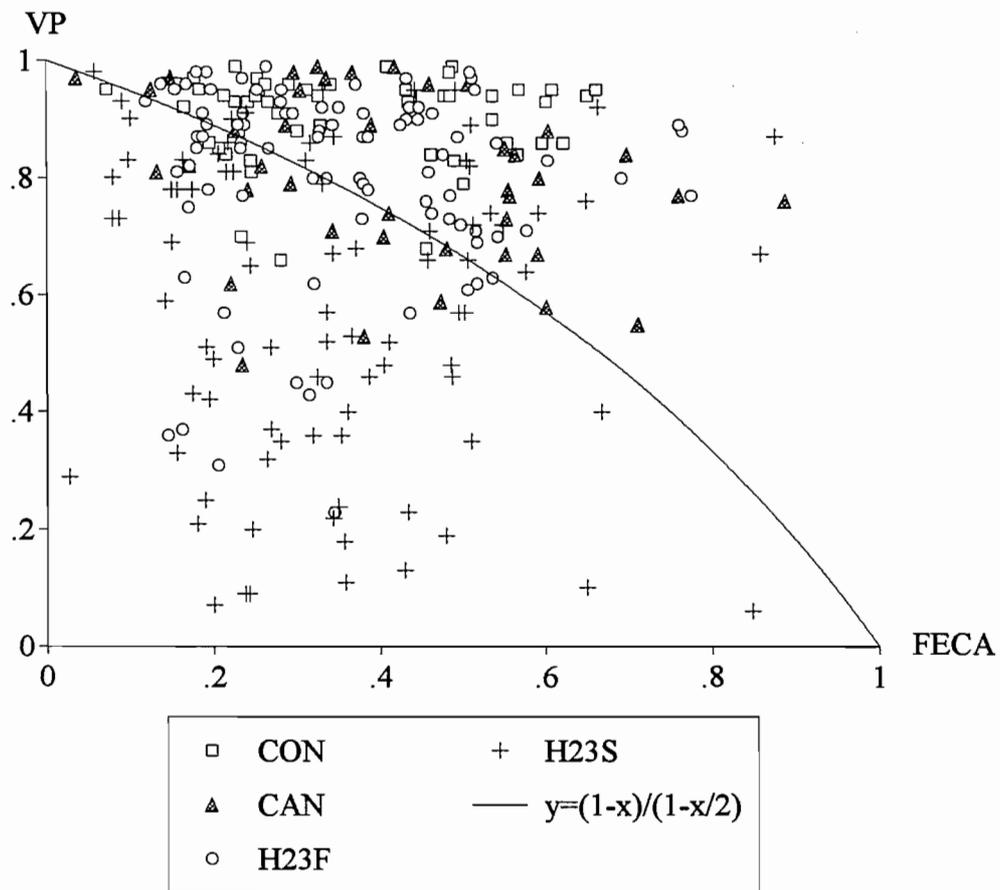


Figure 42: Relation entre le taux de fruit à écale et la viabilité pollinique chez les hybrides CAN x CON

1) Relation dans les combinaisons hybrides

a) Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et leurs parents

Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* ont généralement des fertilités mâle et/ou femelle analogues à celles des descendances intraspécifiques parentales. Certaines descendances hybrides s'écartent de ce schéma. Elles présentent des stérilités polliniques partielles liées aux géniteurs (IF197 et 03390) utilisés dans les croisements. Comme cela a été établi lors de la recherche d'effets parentaux, ces stérilités ne semblent pas avoir d'équivalent au niveau femelle. La moitié des hybrides pour lesquels nous avons étudié les deux composantes de la fertilité, descend de l'une ou l'autre de ces souches. Nous en avons fait un groupe à part. Les deux groupes d'hybrides ont des comportements équivalents pour le paramètre FECA (mêmes distributions, mêmes moyennes).

Les descendants des souches IF197 ou 03390 étant écartés, on ne trouve pas de relation entre FECA et VP; la plupart des hybrides semblent pourtant se situer autour de la courbe théorique (fig. 42). Cette situation se retrouve chez *C. canephora*. Elle pourrait ne concerner qu'une partie des représentants de *C. congensis*. Chez cette dernière espèce les viabilités polliniques dépassent en général 80%, alors que la distribution des valeurs de FECA peut être considérée comme bimodale (deux droites sur papier "probit") avec deux groupes normalement distribués, de moyennes respectives 25% et 52%. Ce comportement concerne surtout deux descendances (03496x03190 et 03518x03190). Tout se passe à leur niveau comme si indépendamment de toute autre cause, un facteur de stérilité femelle entraînait la dégénérescence d'un ovule sur quatre chez la moitié des individus.

Abstraction faite des stérilités particulières, chez les deux espèces et leurs hybrides, les viabilités polliniques de l'ordre de 90% peuvent correspondre à des valeurs de FECA allant de 2% à près de 40%; réciproquement, à des valeurs de FECA variant autour de 25% correspondent des viabilités polliniques comprises entre 75 et 99%. Ces variations pourraient être liées à des stérilités au stade jeune, à des problèmes de pollinisation ou aux conditions du milieu. D'une manière générale, elles sont peu propices à la recherche de relations entre les

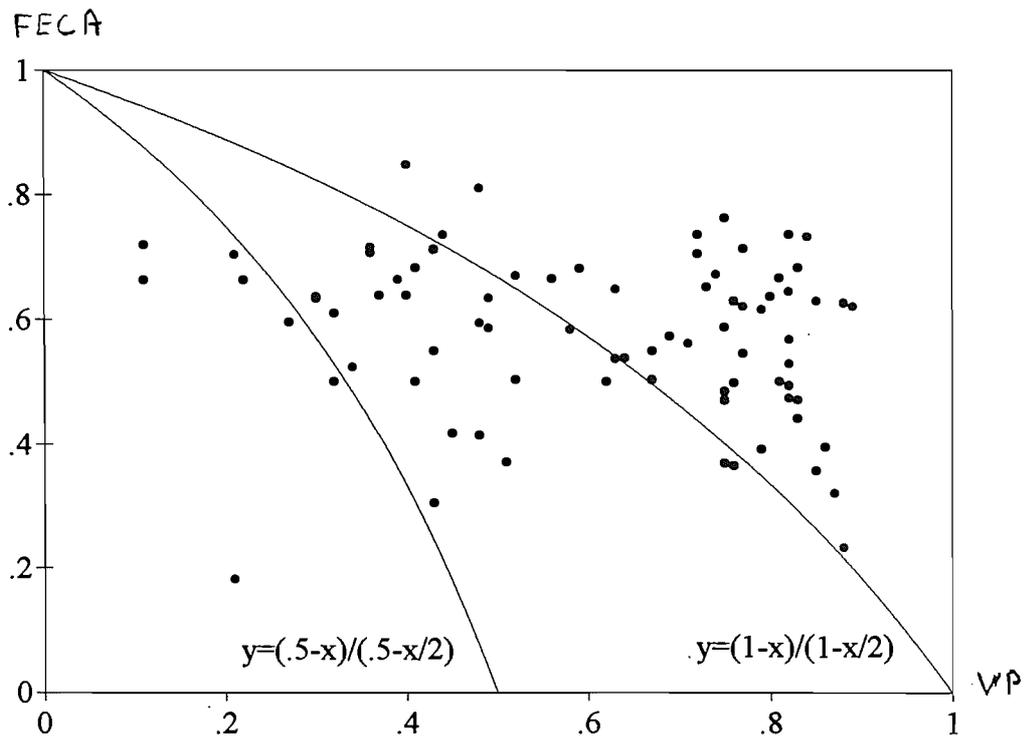


Figure 43: Relation entre le taux de fruit à écale et la viabilité pollinique chez les hybrides SES x RAC

deux composantes de la fertilité chez les caféiers fertiles, c'est à dire le plus souvent chez les espèces.

b) Les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa*

Parot (1984) a mis en évidence la présence d'un facteur de stérilité pollinique chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa*. Ce facteur touche le tiers des individus, il y provoque la stérilité de la moitié des grains de pollen. La distribution des valeurs de FECA est normale dans les deux groupes de viabilité pollinique, les moyennes ne sont pas significativement plus élevées dans le groupe à faible VP (60% contre 56%). Il s'agit donc d'un facteur de stérilité ne s'exprimant qu'au niveau mâle.

Dans chacun des groupes on ne trouve pas de relation simple entre les deux composantes de la fertilité (fig. 43). Les individus du groupe à forte VP se distribuent autour de la fonction $y = (1-x)/(1-x/2)$ ou s'en écartent par des valeurs de FECA plus élevées. De manière similaire, les individus du groupe à faible VP se répartissent pour la plupart autour de la fonction $y = (0,5-x)/(0,5-x/2)$ qui prend en compte le facteur de stérilité mâle d'ordre un demi, ou présentent des valeurs de FECA supérieures. La similitude de comportement pour la fertilité femelle est flagrante entre les deux groupes de plantes. On constate une relation décroissante globale entre FECA et VP, figurée par les deux courbes théoriques. Bien que la distribution des valeurs de FECA puisse être assimilée à une loi normale (seuil 0,12), il n'est pas impossible que dans chacun des groupes les individus s'écartant le plus des relations théoriques expriment des facteurs de stérilité femelle à l'image de ceux avancés pour *C. congensis*. Remarquons que l'appartenance de certains individus à l'un ou l'autre groupe reste imprécise, c'est le cas en particulier des deux individus ayant les valeurs de FECA les plus élevées, supérieures à 80%; malgré de faibles viabilités polliniques, ils pourraient se placer en continuité du groupe où n'intervient pas le facteur de stérilité mâle.

c) Les autres hybrides

Parmi les autres hybrides, seule la combinaison LIB x DEW montre une liaison marquée entre FECA et VP, les individus se répartissent autour de la fonction théorique, et une relation linéaire décroissante peut être calculée entre les deux paramètres:

$$\text{FECA} = -0,46 \text{ VP} + 0,88 \quad (r^2 = 0,37).$$

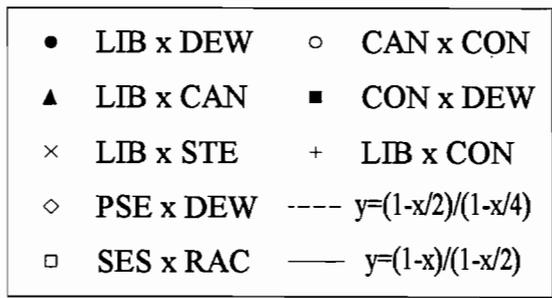
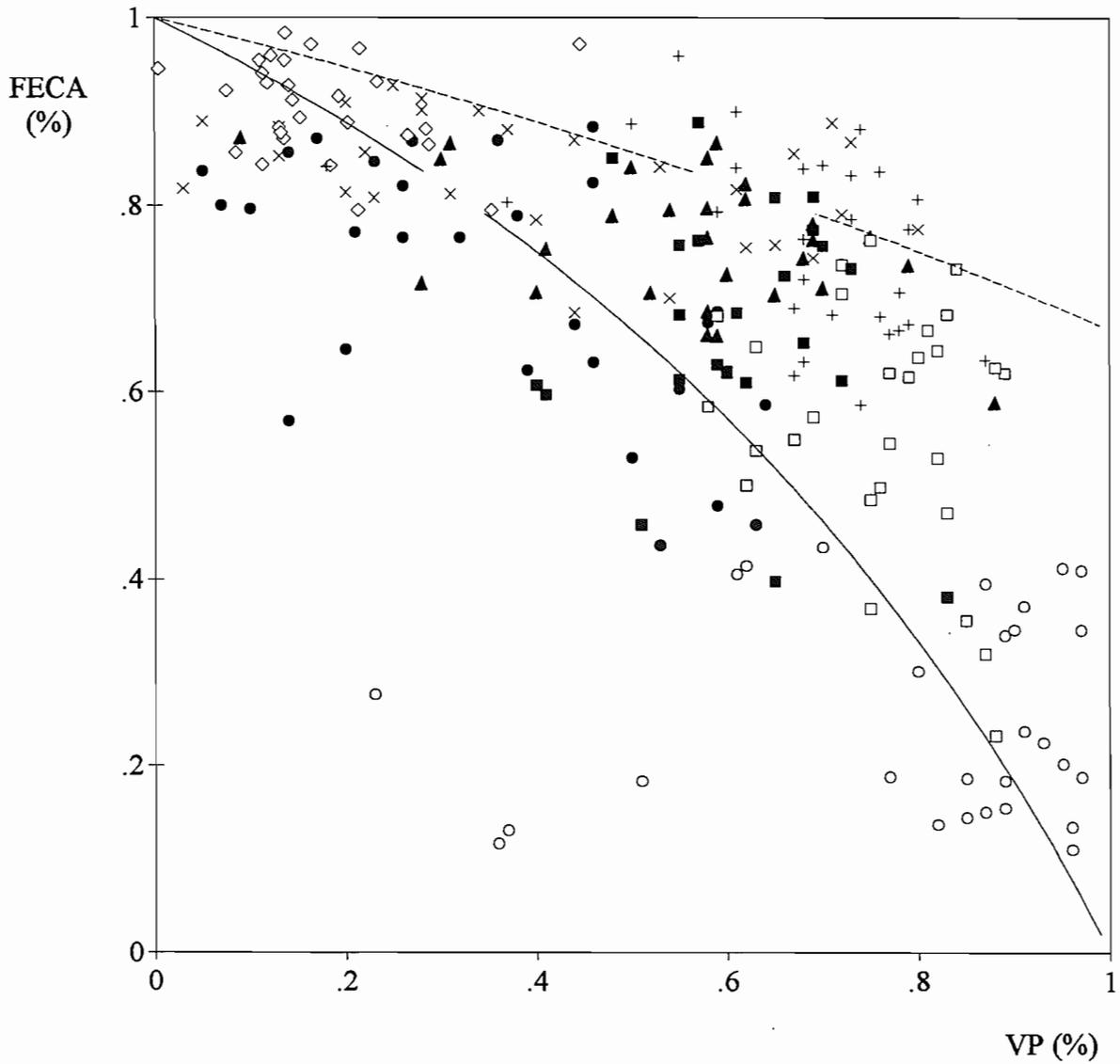


Figure 44 : Relation entre le taux de fruit à écale et la viabilité pollinique chez huit combinaisons interspécifiques

Dans les mêmes conditions les coefficients de détermination seraient en dessous de 0,2 pour les hybrides LIB x *C. stenophylla* et LIB x *C. canephora*. On ne trouve pas de relation chez les autres hybrides (voir la relation globale fig. 44).

Nous ferons trois remarques sur ces matériels: par rapport à la population de référence, l'échantillon étudié pour la combinaison LIB x *C. canephora* est biaisé pour le paramètre FECA avec moitié moins d'individus ayant des valeurs inférieures à 0,7 (23% contre 43%); l'écart le plus important avec la courbe théorique vient de la combinaison LIB x *C. congensis*, ceci pouvant être en liaison avec des viabilités polliniques surestimées du fait des mesures effectuées avant la saison sèche; deux descendance hybrides *C. congensis* x DEW, quasiment mâle-stériles n'ont pas été considérées.

2) Relation globale entre la viabilité pollinique et le taux de fruits à une écaille

La relation d'ensemble entre le taux de fruits à une écaille et la viabilité pollinique chez les huit combinaisons hybrides est présentée dans la figure 44. Les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* ayant des viabilités polliniques inférieures à 55% et les descendance *C. canephora* x *C. congensis* ayant pour parent les souches IF197 et 03390, chez lesquels les stérilités polliniques partielles ne relèvent pas de l'état hybride interspécifique ont été écartés.

Globalement, FECA diminue quand la viabilité pollinique augmente. La plupart des individus se situent autour de la courbe théorique ou expriment un excès de fruits à une écaille. La relation entre les deux paramètres est hyperbolique, déterminée sur un tirage aléatoire de 28 individus par combinaison hybride elle est de la forme:

$$FECA = (1,00 - 0,99VP) / (1,17 - VP) \quad (r^2 = 0,46)$$

En dehors de quelques stérilités polliniques particulières, tout se passe dans ces matériels comme si la fertilité des ovules dans les ovaires était au mieux équivalente à la viabilité pollinique ou inférieure.

Dans l'hypothèse où la pollinisation ne serait pas un facteur limitant, cet excès apparent de fruits à une écaille pourrait être lié à:

- une surestimation assez générale de la fertilité mâle représentée par la viabilité pollinique telle que nous l'avons observée;
- la différence de nature des paramètres faisant intervenir des stérilités gamétiques pour la partie mâle, des stérilités gamétiques et zygotiques précoces avec une influence possible du milieu pour la partie femelle.

Tableau 46 : Relation entre les notations sur les fructifications et les viabilités polliniques chez les combinaisons hybrides.

Hybrides	Notations		Hybrides	Notations	
	Fructif	VP		Fructif	VP
Intragroupes			Intergroupes		
Groupe O			EUGxGroupe E		
CAN x CON	4	6	SES x EUG	1	3
LIB x CAN	4	5	PSE x EUG	1	2
CON x LIB	3	5	EUG x SAL	0-1	2
CON x DEW	3	5			
HUM x LIB	3	5	SPX x Groupe O		
CAN x DEW	3	4	CAN x SPX	1	1
CAN x STE	3	4			
LIB x DEW	3	4	Gp E x Gp O		
LIB x STE	3	4	PSE x DEW	2	3
HUM x CAN	(3)	(4)	PSE x CAN	1-2	2
DEW x STE	2	4	PSE x CON	1	2
HUM x STE	2	4	PSE x LIB	(1)	(3)
CAN x KAP	3	5	SES x DEW	1	3
			SES x CAN	0-1	2
Groupe E			SES x CON	0-1	2
SES x RAC	4	6	SES x STE	(0)	(2)
PSE x SAL	4	6	RAC x DEW	1	3
RAC x PSE	2	3	RAC x CON	0-1	2
SES x PSE	2	5	RAC x CAN	0-1	1
			CAN x SAL	0-1	-
Intergroupes			PSE x KAP	0-1	2
EUG x SPX	2	3	SES x KAP	0-1	1
EUGxGroupe O					
EUG x CAN	0-1	2			
EUG x CON	0-1	2			
EUG x LIB	0-1	0-1			
EUG x DEW	0-1	0-1			
EUG x STE	0-1	0-1			
EUG x KAP	0-1	4			

() un seul pied

Groupe O = groupe de l'Ouest

Groupe E = groupe de l'Est à fructification rapide

Echelles de notation

fructification	viabilité pollinique (moyennes)
4 élevée	6 > 70 %
3 moyenne	5 45 - 70 %
2 faible	4 30 - 45 %
1 très faible	3 15 - 30 %
0 nulle	2 7,5 - 15 %
	1 < 5 %

Les valeurs de FECA sont dans la plupart des cas inférieures à celles qui pourraient être en théorie calculées à partir de viabilités polliniques diminuées de moitié, et données par la fonction $y = (1-x/2)/(1-x/4)$. Autant qu'on puisse attacher une signification au paramètre FECA, cette situation tendrait à montrer que dans chacune des combinaisons hybrides, la disjonction-recombinaison des génomes ne fait pas apparaître de différences de structures propres à la partie femelle et entraînant des stérilités de type monofactoriel aux niveaux gamétique et zygotique précoce quand il est dominant. L'absence de différences permettrait de l'expliquer, des différences de structure peu sujettes à la recombinaison au niveau d'une paire de chromosome aussi. Des stérilités de type bifactoriel comme chez *C. congensis* pourraient toutefois être envisagées.

Nous avons vu que la viabilité pollinique se présentait comme un assez bon descripteur de la régularité méiotique mâle. Le fait que dans chaque combinaison une fraction des hybrides soit proche de la fonction $y = (1-x)/(1-x/2)$, pourrait indiquer des niveaux de régularité méiotique du même ordre de grandeur pour les composantes mâle et femelle de la fertilité.

3) Relation globale entre la viabilité pollinique et les catégories de fruits

La viabilité pollinique a été introduite comme variable supplémentaire dans une ACP portant sur les catégories de fruits des huit combinaisons hybrides représentées par des effectifs de 28 pieds. La définition des axes de l'ACP est similaire à celle observée précédemment sur des effectifs plus élevés (37 pieds), les tirages aléatoires étant indépendants: les stérilités liées aux écailles s'expriment sur le premier axe, celles liées aux loges vides sur le second.

La viabilité pollinique n'est corrélée qu'avec l'axe 1, axe avec lequel elle montre une contribution relative de 0,37. VP apparaît aux côtés des fruits à deux loges pleines, en opposition avec FECA dont la contribution relative est de 0,99. Cette situation, jointe à l'absence apparente de facteurs de stérilités monofactoriels propres à la partie femelle, absence qui minimise les stérilités zygotiques précoces, font de l'axe 1 dans l'analyse un axe de fertilité à forte composante gamétique.

B / RELATION ENTRE LES NIVEAUX DE VIABILITE POLLINIQUE ET DE FRUCTIFICATION POUR L'ENSEMBLE DES HYBRIDES

En dehors des combinaisons hybrides qui viennent d'être présentées ci dessus, les notations de fructification sur les autres combinaisons résultent pour la plupart d'estimations globales effectuées de visu. Elles sont présentées en rapport avec les niveaux de viabilité pollinique et en tenant compte des regroupements entre taxons (tab. 46).

1) Les hybrides intra-groupe

a) Les hybrides entre taxons de l'Ouest

Dans le groupe des taxons de l'Ouest, les notations sur les fructifications vont de 2 à 4. Les plus hautes, note 4, concernent les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. canephora* qui relevaient respectivement des niveaux de viabilité pollinique élevé et moyen. La note 4 recouvre de larges disparités avec 30% d'individus à faible fructification pour la première combinaison, et des variations de TFT entre 10% et 80% (41% en moyenne) pour la seconde.

A l'opposé nous trouvons les hybrides DEW x *C. stenophylla* et *C. humilis* x *C. stenophylla*, notés 2. Les derniers hybrides font partie des combinaisons à faible VP au sein du groupe; ils portent peu de fruits mais en liaison avec un faible potentiel floral, la correspondance avec le niveau de fertilité femelle est donc ici correcte. Si l'on considère le potentiel floral assez élevé des hybrides DEW x *C. stenophylla* la baisse de niveau est importante par rapport à leur viabilité pollinique, TFT relevé sur une vingtaine d'arbres est en moyenne de 18%.

Parmi les combinaisons en position intermédiaire notées 3, se placent les hybrides LIB x *C. stenophylla* dont le taux moyen de fructification (30%) s'accorde avec la partie mâle (40%). On observe par contre un décrochage chez les hybrides LIB x *C. congensis* avec des fructifications nettement plus faibles que celles pouvant être attendues d'hybrides à VP plutôt élevée (68%). Les résultats des hybrides *C. canephora* x *C. stenophylla* et *C. humilis* x *C. canephora* ont été acquis dans un environnement pollinique à dominante *C. canephora*, ceci pourrait expliquer un éventuel surclassement. Soulignons qu'en marge du groupe de l'Ouest, les hybrides *C. kapakata* x *C. canephora* sont eux aussi notés trois, en concordance avec la composante mâle.

b) Les hybrides entre taxons de l'Est à fructification rapide

Dans le groupe des taxons de l'Est à courts délais de fructification, les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*, notés 4, confirment leurs plus hauts niveaux de viabilité pollinique. Le taux de fructification moyen est de 45% chez *C. sessiliflora* x *C. racemosa*. Pour la seconde combinaison nous n'avons pas tenu compte des individus qui malgré des floraisons abondantes ne fructifiaient pratiquement pas (1/3), en rapport sans doute avec la stérilité femelle des parents *C. salvatrix*.

La correspondance de niveau est bonne chez les hybrides *C. racemosa* x *C. pseudozanguebariae* peu fructifères, notés 2. D'après Anthony (1992), les hybrides *C. sessiliflora* x *C. pseudozanguebariae* sont eux aussi peu fructifères, malgré des viabilités polliniques moyennes et un environnement pollinique favorable, les deux espèces parentes étant incluses dans la parcelle de comportement.

2) Les hybrides intergroupes

a) Les hybrides avec *C. eugenoides* et *C. sp. X*

En dehors des hybrides entre les deux taxons, notés 2, toutes les combinaisons avec l'une ou l'autre d'entre elles donnent des fructifications clairsemées, voire inexistantes chez la plupart des individus. Les hybrides *C. eugenoides* x *C. kapakata* ont dans cet ensemble les viabilités polliniques de loin les plus élevées, 35% en moyenne contre au mieux moins de 20% chez les autres; ils sont rangés avec les quasi-stériles, notés 0-1. Cette exception mise à part la correspondance globale entre les niveaux de fructification et de viabilité pollinique est bonne dans ces matériels. Les hybrides *C. eugenoides* x *C. sp. X* sont les plus fructifères en accord avec la partie mâle VP=19%. Les hybrides *C. eugenoides* x *C. stenophylla* sont les moins fertiles, après des floraisons importantes sur plus d'une centaine d'individus nous n'avons récolté au total qu'une vingtaine de fruits; leurs viabilités polliniques ne dépassaient pas 6%.

Face à la quasi stérilité des hybrides avec *C. eugenoides* et du fait de la mauvaise adaptation de cette espèce aux conditions de basse altitude, on pouvait se demander s'il n'en allait pas de même chez ses hybrides. Ce ne semble pas être le cas, la plupart des combinaisons étaient assez largement représentées dans une parcelle à 1100 mètres d'altitude, sans être pour cela plus fructifères. En basse altitude la proximité des espèces parentes, en particulier *C. eugenoides*, très florifère et fructifère, dans une parcelle d'accélération des cycles végétatifs des hybrides n'a par ailleurs rien changé à leur fertilité malgré les possibilités de rétrocroisement. Pour les hybrides avec *C. canephora* nous avons procédé à des pollinisations forcées par l'espèce cultivée, sans castration et sans isolement, elles n'ont donné que de piètres résultats. Ces résultats sont d'autant plus surprenants que les hybrides avec *C. canephora*, LIB et DEW que nous avons étudiés à Madagascar s'étaient révélés moyennement fertiles (Louarn, 1973 et 1975).

Chez les hybrides *C. canephora* x *C. sp. X*, quasi-stériles pour la plupart, nous avons aussi procédé à des pollinisations forcées par l'espèce cultivée. Chez l'individu le plus fructifère, la souche 2C017, sur plus de 5000 fleurs le taux de fructification atteignait 12%. Les indices de

stérilité étaient de 89% pour FECA, 6% pour TVID, avec une valeur de CREM de 1,04; la viabilité pollinique de cet individu était de 6%. Avec une fructification dérisoire (1%), sans doute liée entre autres causes à d'importantes anomalies florales, nous avons retrouvé un très faible taux de loges vides (2%) chez un deuxième individu. Il semble que dans cette combinaison de meilleurs résultats puissent être obtenus au niveau du paramètre FECA, des individus à viabilités polliniques plus élevées, de l'ordre de 20%, commençaient à fleurir et à donner des fructifications assez conséquentes sans interventions particulières lorsque nous avons arrêté nos observations.

b) Les autres hybrides

Chez les hybrides entre taxons du groupe de l'Est à courts délais de fructification et du groupe de l'Ouest, les notations vont de 0 à 2. La note 2 n'a été donnée qu'aux hybrides *C. pseudozanguebariae* x DEW: tous les arbres ont donné des fruits, le taux de fructification moyen était de 15% pour une viabilité pollinique de 18%; par rapport avec ce qui peut être observé à l'intérieur des groupes, la note de fructification est ici en conformité avec le niveau de viabilité pollinique. Notons par ailleurs que tous les arbres de la combinaison ont donné des fruits.

Les autres combinaisons ont des viabilités polliniques tournant le plus souvent autour de 10%. Les fructifications sont la plupart du temps très clairsemées, elles sont notées 1, ou 0-1; la note 0 pour *C. sessiliflora* x *C. stenophylla* concerne le seul pied disponible de la combinaison. Ces résultats valent aussi pour les hybrides avec *C. kapakata*. Ajoutons que certains des hybrides *C. canephora* x *C. salvatrix* ont donné quelques rares fruits malgré de très fortes anomalies florales, et l'absence de pollen chez les individus au niveau desquels nous avons tenté de déterminer la viabilité pollinique.

Chez les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* les pollinisations forcées par *C. canephora*, ont permis d'avoir des fruits sur la plupart des individus. Le meilleur résultat a été obtenu avec la souche 92006 chez laquelle près de 2000 fruits ont pu être récoltés sur un arbre avec un taux de fructification proche de 10%; les indices de stérilité étaient très élevés, 97% pour FECA et 65% pour TVID, avec pour conséquence une valeur de 0,36 pour CREM; sa viabilité pollinique était de 7%, représentative pour ce type d'hybride. Les loges vides sont très fréquentes dans ces matériels avec une variation de 40% à 69% chez 9 souches ayant donné plus de 100 fruits (sont ici considérées comme vides les loges flottantes après dépulpage des fruits qu'elles renferment ou non un albumen squamiforme).

Notons que ces résultats sont très différents de ceux relevés chez les hybrides *C. canephora* x *C. sp.* X où, en condition de pollinisation forcée par *C. canephora* et pour des

viabilités polliniques du même ordre de grandeur, les individus avaient des taux insignifiants de loges vides.

c) Remarque sur les combinaisons hybrides intergroupes

Pour les combinaisons hybrides intergroupe exprimant de très faibles viabilités polliniques, l'absence de représentants des espèces parentes dans les parcelles de comportement pouvait être considérée comme un handicap pour l'étude de la fertilité femelle. Leur présence avec ces hybrides dans les parcelles d'accélération de cycle n'a pas entraîné d'augmentations sensibles des productions de fruits, malgré les chevauchements des floraisons. Seules les pollinisations forcées, par l'espèce cultivée chez les hybrides où elle intervenait, ont en définitive permis d'y parvenir, montrant l'intérêt de la méthode. Dans ces conditions, les meilleurs résultats n'allaient pas vraiment au delà des faibles niveaux de fertilité qu'exprimaient les composantes mâles. Soulignons que cette méthode ne peut être appliquée à un grand nombre d'individus en même temps car les techniques les moins traumatisantes nécessitent l'extraction de grosses quantités de pollen. Pour les combinaisons hybrides peu nombreuses ou peu diversifiées, et ayant des viabilités polliniques plus élevées, de l'ordre de 20 à 30%, une ambiance pollinique où seraient assez largement représentées les espèces, semble par ailleurs suffisante pour une meilleure expression des potentialités femelles.

C / CONCLUSION

Dans les combinaisons hybrides, les seules relations observées entre la viabilité pollinique et la fertilité femelle viennent du paramètre FECA, aucune n'a été relevée avec TVID.

Les stérilités polliniques partielles mises en évidence au niveau mâle chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et *C. sessiliflora* x *C. racemosa*, stérilités qui n'ont pas d'équivalent au niveau femelle, doivent être considérées comme dépendant de facteurs de stérilité mâle.

Globalement, toutes combinaisons confondues, le taux de fruits à une écaille diminue quand la viabilité pollinique augmente. Tout se passe comme si d'une manière générale la fertilité des ovules était inférieure ou au mieux équivalente à la viabilité pollinique, en rapport avec une surestimation probable de la fertilité mâle et la différence de nature entre les paramètres.

Des stérilités de type monofactoriel ne touchant que la partie femelle semblent à écarter. Il y a toutefois place pour des stérilités qui s'exprimeraient dans un ovule sur quatre à l'image de ce qui a été observé dans des descendance intraspécifiques de *C. congensis*. Les résultats chez les hybrides ne s'opposent pas à l'idée d'une régularité méiotique du même ordre de grandeur pour les composantes mâle et femelle.

Projetée comme variable supplémentaire dans l'ACP globale sur les catégories de fruits, la viabilité pollinique n'est corrélée qu'avec l'axe où s'expriment les stérilités liées aux écailles. Globalement, la baisse de fertilité entre les espèces et leurs hybrides serait pour une large part à considérer comme relevant de stérilités de nature gamétique.

Les fructifications qui dans l'ensemble confirment les niveaux de viabilité pollinique des combinaisons hybrides, ne remettent pas en cause la systématique et les regroupements entre taxons. Elles sont généralement abondantes à plutôt abondantes pour les combinaisons hybrides intra-groupe, très clairsemées voire inexistantes pour les hybrides entre espèces appartenant à des groupes différents.

SIXIEME PARTIE :

LES TENTATIVES DE RESTAURATION DE LA FERTILITE: DESCENDANCES DIPLOIDES ET DERIVES TETRAPLOIDES DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

Nous venons de voir qu'à l'exception de *C. canephora* x *C. congensis*, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*, les combinaisons hybrides F1 entre les espèces de caféiers diploïdes présentent des niveaux de fertilité pour la plupart très inférieurs à ceux des espèces. Divers processus susceptibles de déboucher sur une restauration au moins partielle de la fertilité peuvent être envisagés:

- l'obtention de descendances de seconde génération au niveau diploïde, descendances issues de croisements de type F1 x F1, ou de rétrocroisements avec l'une des espèces parentes;
- le passage au niveau tétraploïde par duplication chromosomique des hybrides F1.

L'étude de matériels obtenus selon ces diverses modalités a été entreprise. Outre des informations sur les possibilités d'introggression de gènes sauvages chez l'espèce cultivée lorsque *C. canephora* est impliquée, on en attend des précisions sur la nature des différences entre les espèces hybridées.

CHAPITRE 1 / LES DESCENDANCES HYBRIDES DIPLOIDES DE DEUXIEME GENERATION

Deux combinaisons hybrides ont surtout été développées, LIB x *C. canephora* et *C. racemosa* x *C. canephora*; nous y avons joint quelques observations sur les descendants des hybrides *C. canephora* x *C. sp. X*. Ces combinaisons sont historiquement les plus anciennes parmi celles présentant d'intéressantes potentialités d'amélioration de l'espèce cultivée. D'après nos résultats sur les hybrides F1, elles semblent engager des niveaux variés de différenciation: la combinaison LIB x *C. canephora* relève d'un croisement intra-groupe entre caféiers de l'Ouest, elle a donné des descendances F2 et des descendances R1; les deux autres, *C. racemosa* x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. sp. X*, sont issues de croisements inter-groupes, la faible fertilité des hybrides F1 a limité les secondes générations aux descendances

Tableau 47 : Pourcentages de germination des graines provenant de fécondations libres et/ou de croisements contrôlés chez les hybrides F1 LIB x *C. canephora* et les espèces parentes. Pour la seconde série de croisements 7 pieds ont été croisés parallèlement par un géniteur LIB (pas toujours le même) et un même géniteur *C. canephora*.

Origine des graines	Nombre de pieds ou de croisements	Variation	$\bar{x} \pm s$
Hyb. F1 FL	18	41 - 84	64,8 ± 12,2
CAN FL	30	65 - 98	87,3 ± 8,9
LIB FL	25	61 - 100	85,6 ± 8,5
F1 x F1	113	12 - 93	67,5 ± 13,1
F1 x CAN	115	22 - 89	58,5 ± 13,1
CAN x F1	43	13 - 95	77,1 ± 15,6
F1 x LIB	7	71 - 83	76,4 ± 4,3
F1 x CAN	7	54 - 78	63,4 ± 9,8
F1 FL	7	56 - 83	64,9 ± 9,4

Tableau 48 : Conformation de l'albumen et présence d'embryons dans les graines de deux hybrides F1 *C. racemosa* x *C. canephora* pollinisés par *C. canephora* (résultats exprimés en pourcentages).

Hybrides	92006		92037	
Nb de graines	481		900	
Embryon	Prés.	Abs.	Prés.	Abs.
Albumen				
normal	70,9	14,5	49,1	22,7
squamiforme	9,4	5,2	13,1	15,1
Σ	80,3	19,7	62,2	37,8

R1. Nous avons étudié: la germination des graines à l'origine des hybrides de deuxième génération, la vigueur de ces hybrides et leur fertilité.

A / GERMINATION DES GRAINES G2

1) Les hybrides LIB x *C. canephora*

Toutes descendances G2 confondues chez les hybrides LIB x *C. canephora*, 8% des graines ayant germé n'ont pas atteint le stade feuilles cotylédonnaires. Les autres graines non germées présentent une nécrose de l'albumen qui, indépendamment des aléas, pourrait résulter de stérilités zygotiques tardives. Le taux de germination a été observé sur des graines G2 issues de croisements contrôlés et de fécondation libre. Il a été déterminé sur des lots d'au moins trente graines pour les croisements contrôlés, d'une centaine pour les fécondations libres.

Globalement, les taux de germination des graines F2 sont plus élevés que ceux des rétrocroisements R1 par *C. canephora* (F1 x CAN), 67% contre 58% en moyenne. Ils sont en deçà des résultats obtenus dans les rétrocroisements inverses ayant *C. canephora* comme parent femelle (CAN x F1) avec un taux moyen de 77% (tab. 47).

L'influence du pollen LIB a été peu étudiée. Il n'intervient que dans une série de rétrocroisements de sept hybrides par un même géniteur *C. canephora*, et un géniteur LIB (pas toujours le même). Les taux de germination des rétrocroisements par LIB sont du même ordre de grandeur ou plus élevés que ceux par *C. canephora* et des témoins obtenus en fécondation libre dans un ambiance pollinique à dominante *C. canephora*, moyennes respectives de 76% contre 63-65%.

D'une manière générale, les taux de germination des graines issues de fécondations libres des hybrides F1 en condition d'interpollinisation sont comparables à ceux des croisements de type F1 x F1, autour de 65%. Ces valeurs sont très inférieures à celles trouvées pour les populations parentales, autour de 85%.

Ces résultats suggèrent l'interaction de facteurs maternels et polliniques pouvant influencer sur le taux de germination des graines G2. Ils semblent liés au cytoplasme des hybrides F1 et au sens des rétrocroisements. Tous les hybrides F1 impliqués ici ont un cytoplasme LIB. Des taux élevés de germination des G2 sont obtenus lorsque les hybrides F1 sont croisés par du pollen de même nature LIB. Ils sont plus faibles dans le cas des R1 par *C. canephora* et

résulteraient de l'interaction déficiente embryon-albumen due au pollen de *C. canephora* confronté à une garniture chromosomique recombinée dans un albumen de type LIB dominant. La germination des graines est plus importante lorsqu'elles sont récoltées sur le parent *C. canephora* que dans le croisement inverse. Indépendamment des effets cytoplasmiques, ceci pourrait être en rapport avec une différence de niveau de sélection entre les parties mâle et femelle chez les hybrides.

Par comparaison avec les parents, la baisse de fertilité constatée chez les hybrides F1 LIB x *C. canephora* semble s'accompagner d'une diminution de la germination des graines à l'origine de la seconde génération.

2) Les autres hybrides

Les taux de germination des graines obtenues sur huit hybrides F1 *C. racemosa* x *C. canephora* après pollinisation forcée par *C. canephora* varient de 31% à 55%; ces chiffres sont à comparer aux 75% à 98% relevés chez les espèces parentes. Un contrôle effectué sur la qualité des graines récoltées sur deux hybrides F1 fait apparaître des différences très importantes entre individus pour la conformation de l'albumen et la présence d'embryon. Globalement le taux de graines dépourvues d'embryon passe ici du simple au double (20% et 38%), il semble plus élevé dans les graines à albumen squamiforme (tab. 48).

Après germination, la présence régulière de plantules ayant un hypocotyle et des feuilles cotylédonnaires de taille réduite montre que les graines à albumen atrophié germent sans difficulté particulière. Même si ce dernier résultat reste à quantifier, il semble que l'absence d'embryon dans les graines récoltées sur les hybrides F1 soit en définitive par rapport aux espèces, une des causes principales de non-germination.

Les descendances des hybrides F1 *C. canephora* x *C. sp. X* reposent pratiquement sur un seul individu, la souche 2C017. Après pollinisation forcée par *C. canephora*, le taux de germination déterminé sur plus d'un millier de graines était de 43%; remarquons que pour la souche mère *C. sp. X* les graines issues d'autofécondation germent à 80%.

3) Conclusion

Dans tous les cas, les taux moyens de germination des graines à l'origine des descendances G2 sont inférieurs à ceux observés chez les espèces parentes.

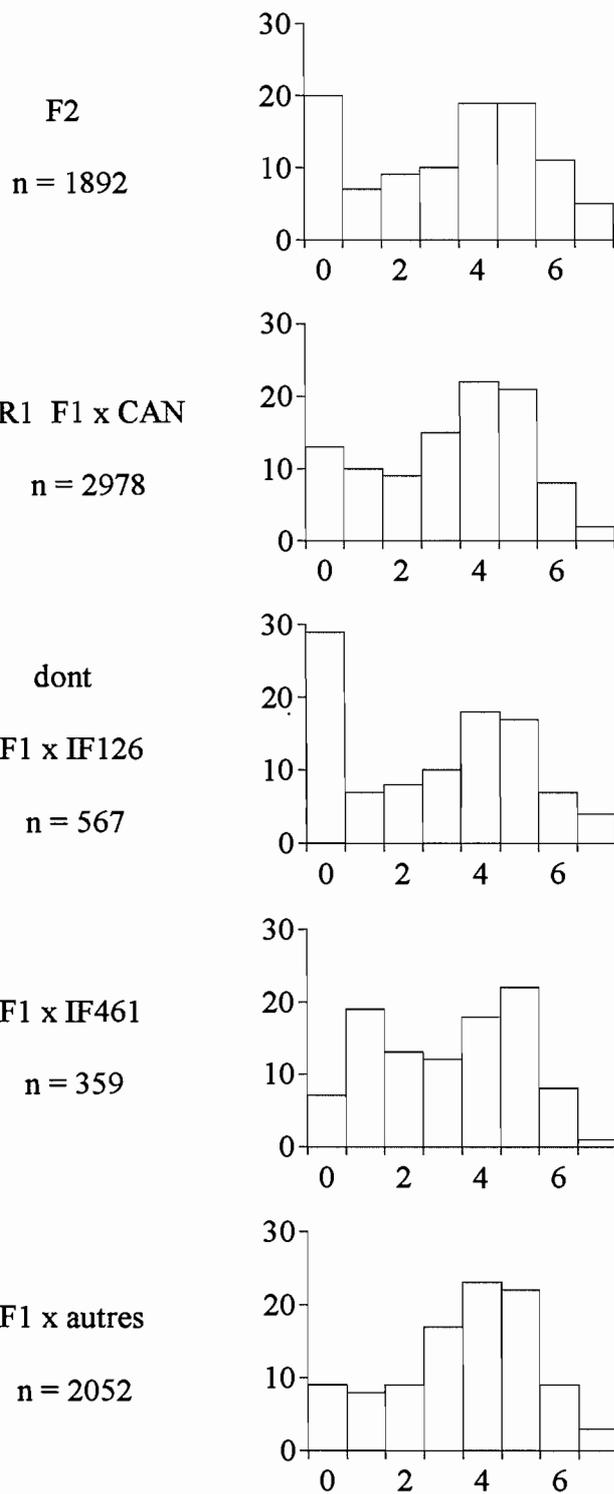


Figure 45: Vigueur des hybrides de deuxième génération (F2 et R1) LIB x CAN en pépinière; distributions des hauteurs par classes de 10 cm

Les hybrides LIB x *C. canephora* ont les valeurs les plus élevées. Les taux de germination semblent chez eux dépendants d'interactions entre facteurs maternels et polliniques faisant intervenir la nature du cytoplasme des hybrides F1, et le sens des rétrocroisements quand le parent *C. canephora* est impliqué. Dans ce dernier cas il s'y ajoute un rôle possible des différences de niveau de sélection entre les parties mâle et femelle.

Chez les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* la faiblesse relative des taux de germination des graines issues de rétrocroisements par l'espèce cultivée est pour partie liée à l'absence d'embryon.

B / VIGUEUR ET CARACTERISTIQUES VEGETATIVES DES DESCENDANCES G2

Pour les descendances des hybrides *C. canephora* x *C. sp. X*, les observations se limitent à quelques constatations. Par rapport aux plantules repiquées, un plant sur deux a été installé en parcelle de comportement (48%). Aux champs, ces caféiers présentent une vigueur acceptable avec un taux de mortalité de 6% après un an de plantation. Ils expriment souvent le caractère "feuille molle" et une tendance à la ramification secondaire hérités du parent *C. sp. X*. Les observations sont plus complètes pour les deux autres combinaisons hybrides.

1) Les descendances des hybrides LIB x *C. canephora*

Les descendances de seconde génération F2 et R1 sont issues de croisements contrôlés. La vigueur est étudiée à deux niveaux: dix mois après les repiquages en pépinière avant sélection des plants devant être installés en parcelle de comportement, et deux ans plus tard avant les premières floraisons. Les repiquages en pépinière, l'implantation aux champs et les notations ont été effectués en continuité, R1 puis F2, à chaque étape.

a) Observations en pépinière

La vigueur des plants en pépinière est estimée à partir de leur hauteur (fig. 45). Globalement, les descendances F2 et R1 diffèrent par la fréquence plus élevée de plants dégénérés chez les F2, 20% contre 13%. Chez chacune d'elles 50% des plants ont des hauteurs supérieures à 40cm. Ces moyennes recouvrent des situations variées dans les deux types de

Tableau 51 : Moyennes et variation des paramètres de vigueur et de développement chez les secondes générations hybrides LIB x *C. canephora* observés aux champs.

	F2 n = 583		BC n = 920	
	$\bar{x} \pm s$	var	$\bar{x} \pm s$	var
HAUT	165 ± 32	74 - 275	177 ± 30	78 - 271
DICO	4,4 ± 1,1	1,0 - 7,5	4,9 ± 1,0	1,3 - 7,7
NPLA	21,1 ± 6,4	4 - 39	23,6 ± 6,0	5 - 41
CORT	81 ± 30	5 - 173	88 ± 26	6 - 179
PLAL	82 ± 24	5 - 135	100 ± 25	17 - 170
PLNO	18,4 ± 5,0	4 - 36	20,4 ± 5,7	5 - 39
ENPL	4,5 ± 1,2	1,0 - 9,9	5,0 ± 1,0	2,2 - 10,6
RCOP	1,01 ± 0,33	0,24 - 2,19	0,90 ± 0,24	0,24 - 2,24
RGPL	1,60 ± 0,76	1 - 6	2,07 ± 1,20	1 - 8
Ramif. sec.				
zéro sec.	15,0 %		19,4 %	
PLNO	12,6 ± 5,1	4 - 29	15,4 ± 5,6	5 - 29
sec	85,0 %		80,6 %	
PLNO	19,5 ± 4,2		21,6 ± 5,0	
TSEC	0,28 ± 0,15		0,24 ± 0,14	

HAUT : hauteur orthotrope
 NPLA : nombre d'étages plagiotropes
 CORT : croissance ortho. depuis plus long plagio.
 ENPL : PLAL/PLNO
 RGPL : rang plus long plagio.
 NSEC : nombre de rameaux sur le plus long plagiotrope.

DICO : diamètre du collet
 PLAL : longueur plus long plagio
 PLNO : nombre de noeuds plagio.
 RCOP : CORT/PLAL
 TSEC : NSEC/PLNO

matériels. Dans les descendance R1 par exemple, des effets parent mâle *C. canephora* se dégagent: les plants dégénérés, classe 0-9cm, sont plus fréquents dans les descendance avec la souche IF126, 30% contre 9%; il en va de même pour la classe de vigueur 10-19cm avec les descendance de la souche IF461, 19% contre 8%.

La sélection en pépinière a porté, outre la vigueur, sur l'allure générale des plants et la sensibilité à la rouille orangée; cette maladie fréquente dans les descendance issues d'hybrides F1 sensibles touchait indifféremment les plantes F2 et R1. En définitive plus de deux mille plants ont été installés en parcelle de comportement. Ils représentent 42% des plantules repiquées pour chaque type de descendance sans qu'une limite d'effectif ait été fixée. Remarquons d'une manière générale que si l'allure vigoureuse des plants est le reflet d'un bon enracinement chez les R1, c'est loin d'être le cas pour les F2 où le système racinaire est assez souvent réduit au pivot.

b) Observations aux champs

Les descendants F2 et R1 ont été implantés séparément, en randomisation totale dans deux parcelles proches l'une de l'autre. Après deux ans de plantation, les taux de mortalité sont deux fois plus élevés pour les descendants F2, 17% contre 8% pour les R1, en relation sans doute avec leur moins bon enracinement.

Dans l'ensemble, le port et les phénotypes foliaires sont intermédiaires entre ceux des hybrides F1 et du taxon LIB pour les F2, avec de nombreuses plantes de type anormal. Ils sont le plus souvent très proches de ceux de *C. canephora* pour les rétrocroisements par cette espèce. (Comme nous avons pu l'observer dans un autre essai, les phénotypes des rétrocroisements par LIB sont très proches de ceux de ce taxon). On retrouve exprimé au niveau de l'intensité de la ramification secondaire (NSEC) et du rang du plus long rameau plagiotrope (RGPL) les effets de la recombinaison sur des caractéristiques des deux espèces parentes et les modalités d'obtention des descendance (tab. 51): la ramification secondaire plus abondante chez les F2 est intense chez LIB, pratiquement absente chez les géniteurs *C. canephora* cultivés; le premier rameau plagiotrope est généralement le plus long chez LIB et les F2, alors qu'il arrête de croître rapidement chez *C. canephora*. Tous les caractères mesurés expriment la plus grande vigueur des descendants R1.

Tableau 52 : Moyennes et variations des paramètres de vigueur et de développement chez trois descendance hybrides (*C. racemosa* x *C. canephora*) x *C. canephora* et des descendants intraspécifiques de *C. canephora* observés aux champs.

Matériel végétal		92106 x CAN	92108 x CAN	92121 x CAN	DESC. CAN
Nb de pieds		83	37	34	36
Haut ortho. (cm)	m ± s	109 ± 33	112 ± 35	116 ± 38	149 ± 20
	var	40 - 181	46 - 207	58 - 205	92 - 186
Diam. collet (mm)	m ± s	24 ± 10	24 ± 11	25 ± 9	54 ± 8
	var	9 - 43	9 - 58	9 - 43	38 - 74
Nb étages plagio	m ± s	14 ± 7	14 ± 7	14 ± 7	20 ± 5
	var	2 - 31	4 - 34	3 - 29	7 - 32
Long. entre noeuds plagio (mm)	m ± s	29 ± 8	28 ± 8	28 ± 6	49 ± 9
	var	12 - 53	10 - 50	18 - 43	32 - 68
Pieds avec ramif.	second	61	19	31	31
Taux ramif. sec. (%)	m ± s	19 ± 13	22 ± 14	17 ± 10	21 ± 12
	var	4 - 50	4 - 65	5 - 35	6 - 50
Nb de noeuds plag.	m ± s	23 ± 12	23 ± 7	21 ± 6	20 ± 4
	var	8 - 38	11 - 37	8 - 34	11 - 27

Tableau 53 : Longueur foliaire, chez les hybrides F1 *C. racemosa* x *C. canephora*, les R1 par *C. canephora* et les espèces parentes.

Matériel végétal	Nb de pieds	Longueur foliaire	
		m ± s	var
<i>C. canephora</i>	36	194 ± 18	156 - 251
<i>C. racemosa</i>	14	48 ± 5	40 - 60
Hybrides F1	12	95 ± 11	76 - 111
descendances R1			
92106 x CAN	83	105 ± 20	65 - 154
92108 x CAN	37	109 ± 18	70 - 162
92121 x CAN	34	106 ± 19	76 - 142

2) Les descendances des hybrides *C. racemosa* x *C. canephora*

La vigueur n'a pas fait l'objet d'étude particulière en pépinière. Deux années de suite, 44% des plants repiqués ont été implantés en parcelle de comportement. Aux champs, après une année de plantation le taux de mortalité est de 12%. Par comparaison avec des descendants intraspécifiques de *C. canephora* implantés dans la même parcelle, les individus expriment pour la plupart une assez faible vigueur: par exemple les diamètres au collet sont en moyenne deux fois moins élevés chez les R1 (tab. 52).

Quoique variés, les phénotypes des R1 restent somme toute très proches du type hybride F1. Plus précisément on ne retrouve pas chez eux de prédominance pour nombre de caractères du parent cultivé. C'est particulièrement flagrant au niveau foliaire. La longueur des feuilles est en moyenne du même ordre de grandeur chez les hybrides F1 et leurs descendants, c'est à dire inférieure de moitié à celle de *C. canephora* (10cm contre 20cm) (tab. 53).

Malgré les différences de vigueur, l'activité morphogène au niveau plagiotrope correspondant au nombre de noeuds est sensiblement équivalente dans les deux types de matériels. Ils se distinguent à ce niveau par la longueur des entre-noeuds plagiotropes, moitié moindre chez les R1 (28mm contre 49mm); on retrouve là une caractéristique des parents *C. racemosa* (tab. 52).

L'aptitude à la ramification secondaire plagiotrope observée chez les hybrides est un autre caractère provenant de *C. racemosa*. Ce caractère est exceptionnel chez les géniteurs de l'espèce cultivée. Les témoins *C. canephora* dans l'essai l'ont hérité de leur parent commun, la souche IF149. Elle n'intervenait pas dans les croisements ayant abouti aux hybrides ci-dessus.

Cette pauvreté en caractères *C. canephora* contraste fortement avec les observations que nous avons pu faire au niveau de rétrocroisements similaires dans d'autres combinaisons interspécifiques où cette espèce est associée à des caféiers de l'Ouest (*LIB*, *DEW*, *C. congensis*, *C. humilis*, *C. stenophylla*), ou à *C. sp. X*. Dans tous ces cas les générations R1 expriment une majorité de caractères de l'espèce cultivée. L'absence de phénotypes proches de *C. canephora* chez les hybrides avec *C. racemosa* laisse supposer que par rapport aux gamètes à onze chromosomes potentiellement viables, une contre-sélection entraîne l'élimination des ovules ou des zygotes chez lesquels certains chromosomes de *C. racemosa* ne sont pas présents.

3) Conclusion

Après une sélection basée surtout sur la vigueur en pépinière, de 42% à 48% des plants selon les types d'hybrides ont été installés aux champs. Au bout d'un an de plantation les taux de mortalité peuvent dépasser 10%. Au bout de deux ans chez les hybrides LIB x *C. canephora*, la plus faible vigueur des F2 se traduit entre autres par des taux de mortalité deux fois plus élevés que ceux des R1. Comme nous l'avons observé chez les R1 issues de cette combinaison, des faiblesses végétatives peuvent être transmises par certains géniteurs de l'espèce cultivée.

D'une manière générale les caractères morphologiques des descendance R1 sont proches de ceux de l'espèce utilisée dans le rétrocroisement. Des distorsions par rapport à ce schéma peuvent se produire mettant en évidence des processus de sélection gamétique ou zygotique. Les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* rétrocroisés par *C. canephora* donnent des hybrides R1 qui expriment un maximum de caractères des hybrides F1 Ceci tend à conforter l'hypothèse de remaniements structuraux entre les génomes des deux espèces, hypothèse qui découlait des analyses de la méiose des cellules mères du pollen chez les hybrides F1.

Chez les descendance F2 LIB x *C. canephora*, des sélections du même ordre, en rapport avec le cytoplasme LIB des hybrides F1, pourraient expliquer les caractères morphologiques intermédiaires entre ceux de LIB et des F1. Les plantes à caractère anormal exprimeraient par ailleurs au niveau zygotique certains déséquilibres résultant de la disjonction-recombinaison des génomes.

C / FERTILITE DES DESCENDANCES G2

1) Viabilité pollinique

a) Les descendance des hybrides LIB x *C. canephora*

Les données sur la viabilité pollinique des hybrides de seconde génération proviennent de deux essais implantés à Man pour les F2, à Divo pour les R1. Dans chaque cas elles concernent la première année de floraison. Pour les descendance F2 tous les individus ayant fleuri ont été étudiés. Pour les R1 il s'agit de tous les individus de certaines descendance ayant un parent hybride F1 commun, la souche 52224 prise comme parent mâle et femelle, et d'un

Tableau 54 : Distributions des viabilités polliniques chez les hybrides LIB x *C. canephora* de seconde génération F2 et par *C. canephora* (R1) ; distributions par descendance chez les R1 (valeurs absolues).

	Nb. de plantes	Pas de pollen	Classes de VP (par 10 %)						
			< 30	30	40	50	60	70	≥80
F2	110	10	56	10	9	11	9	4	1
R1	108	7	34	12	8	17	15	9	6

Descendances R1

Classes de VP (%)	femelle hybride F1			femelle <i>C. canephora</i>				
	52224	52224	autres	NA5	NA18	IF160	IF182	autres
	x NA5	x NA18		x 52224	x 52224	x 52224	x 52224	
Nb. de pieds	14	15	12	14	11	16	15	11
Pas de pollen	5	1	-	1	-	-	-	-
0-9	1	-	2	2	1	-	4	-
10-19	3	1	1	1	-	-	5	1
20-29	4	2	1	1	1	1	2	-
30-39	-	3	3	4	-	2	-	-
40-49	1	4	-	1	1	-	1	-
50-59	-	2	4	2	2	5	-	2
60-69	-	1	1	1	4	3	3	2
70-79	-	-	-	-	1	4	-	4
≥ 80	-	1	-	1	1	1	-	2

complément de pieds pris au hasard parmi ceux ayant par ailleurs les plus belles floraisons. Les résultats sont présentés dans le tableau 54.

a1) La génération F2

Chez les F2, 10% des pieds n'ont pas donné de pollen. Pour le reste les individus se partagent en deux lots d'égale importance. Dans un des lots (46%) sont regroupés les phénotypes quasi-stériles caractérisés par des proportions assez élevées de grains de pollen colorés (1/5 à 2/3), mais vésiculés pour la plupart. Dans l'autre lot la distribution des viabilités polliniques rappelle celle trouvée pour les hybrides F1 avec des valeurs généralement comprises entre 30% et 70%. Si l'on ne tient pas compte du groupe d'individu à pollen vésiculé, on retrouve donc au mieux chez les F2 le niveau de viabilité pollinique des hybrides F1

a2) La génération R1 issue du rétrocroisement par *C. canephora*

Globalement la situation paraît différente pour les descendants R1: il n'y a pas chez eux d'individus à pollen vésiculé et les viabilités polliniques varient de manière assez uniforme entre 0% et 89%. Cette distribution étalée tend à s'expliquer si l'on compare les distributions entre descendance.

Le sens du croisement paraît jouer un rôle. Au niveau des croisements direct-réciproques avec le 52224, les viabilités polliniques des R1 sont plus élevées lorsque les souches Na5 et Na18 sont prises comme parent femelle; sans être vraiment équivalentes les données sur les individus à floraison abondante vont dans le même sens. D'après ces résultats les rétrocroisements effectués en prenant *C. canephora* comme parent femelle seraient donc à même de donner de bien meilleurs pollinisateurs. Pris comme mâle, l'hybride 52224 semble mettre en évidence des différences de restauration de la viabilité pollinique selon les parents *C. canephora* récurrents. De ce point de vue les souches IF160 et Na18 se présentent comme les meilleurs géniteurs, la souche IF182 étant à l'opposé. En définitive, on retrouve globalement chez les R1 par *C. canephora* le niveau de viabilité pollinique observé chez les hybrides F1, niveau qui pourrait s'avérer plus faible pour les descendance ayant les hybrides comme parent femelle.

Tableau 55 : Distributions des viabilités polliniques dans les descendance des hybrides F1 *C. racemosa* x *C. canephora* issus de pollinisations forcées par *C. canephora* (A et B) et de fécondations libres (C) (valeurs relatives en %).

	Nb de pieds	classes de VP (par 10 %)								variation	x±s
		0	10	20	30	40	50	60			
A	53	20,8	22,6	30,2	5,7	7,5	9,4	3,8	2-64	25±17	
B	62	38,6	32,3	9,7	11,3	6,5	1,6	-	0-51	17±13	
C	59	35,5	18,6	15,8	11,9	6,8	8,5	3,4	0-67	23±18	

Dans l'ensemble, que ce soit au niveau des F2 ou des R1, nous n'avons pas trouvé de relation entre la viabilité pollinique et la vigueur.

b) Les descendances des hybrides *C. racemosa* x *C. canephora*

La viabilité pollinique des descendants de type R1 a été observée dans trois lots de matériels. Deux lots (A et B) proviennent de pollinisations forcées par *C. canephora* effectuées sur les mêmes souches hybrides à un an d'intervalle, le troisième (C) est issu de fécondations libres d'autres plantes placées dans un environnement d'hybrides F1 *C. canephora* x *C. congensis* et LIB x *C. canephora*. Les lots B et C étaient installés en randomisation totale dans une même parcelle. Les lectures ont eu lieu dans chaque cas un an et demi après la plantation lors des premières floraisons avant la saison sèche. Les résultats sont présentés dans le tableau 55.

Ces données hétéroclites sur la viabilité pollinique permettent de dégager quelques analogies. Dans chaque lot on observe toute une gamme de situations entre la stérilité ou la quasi stérilité et des viabilités polliniques qui dépassent 50%. Les valeurs sont supérieures à 30% chez une part appréciable des individus (20% à 30% selon les lots). On est en présence ici d'un début de restauration de la viabilité du pollen puisque dans le meilleur cas ce paramètre ne dépassait pas 11% chez les hybrides de première génération.

c) Les descendants des hybrides *C. canephora* x *C. sp. X*

La viabilité pollinique des descendants R1 ayant la souche hybride 2C017 comme parent femelle a été déterminée lors de deux floraisons à un an d'intervalle, avec un bon niveau de corrélation entre floraisons ($r^2 = 0,48$). Pour la seconde floraison ayant eu lieu deux ans et demi après la plantation, les lectures portent sur la moitié du matériel implanté: VP varie selon une distribution normale de 0% à 89% (35% en moyenne pour 126 pieds). Par rapport à la valeur 5% relevée pour la souche mère 2C017, on peut donc considérer que le premier rétrocroisement par l'espèce *C. canephora* entraîne une restauration substantielle de la viabilité du pollen.

Tableau 56 : Répartition des hybrides F2 LIB x *C. canephora* d'après leurs notes de vigueur et de fructification.

Notes de vigueur	Notes de fructification				Σ	%
	0	1	2	3		
1	148	6	-	-	154	26,1
2	182	34	-	-	216	36,6
3	152	53	14	1	220	37,4
Σ	482	93	14	1	590	-
%	81,7	15,7	2,4	0,2	-	100,0

Tableau 57 : Proportions relatives d'individus par classe de vigueur à 2 ans et pourcentages d'individus ayant produit de l'ordre d'une centaine de pieds ou plus par classe à 3,5 ans dans les descendance R1 (LIB x *C. canephora*) x *C. canephora* de Divo.

Classes de vigueur	Pieds survivants (à 2 ans)	Proportions relatives			Total	Pourcentages de producteurs par classe		
		1	2	3		1	2	3
Croisements								
CAN x HYB	313	15,7	71,2	13,1	43	14,3	47,5	56,1
HYB x CAN	411	33,6	59,1	7,3	28	8,0	35,8	56,7

2) Fertilité femelle des générations G2 des hybrides LIB x *C. canephora*

Les deux types de descendance proviennent de la même campagne d'hybridation; ils ont été implantés sur des stations différentes, en randomisation totale et, pour les R1, en présence de témoins *C. canephora* ayant pu servir de pollinisateurs; pour les F2 un essai contigu d'hybrides F1 *C. canephora* x *C. congensis* a pu aussi participer aux pollinisations. Les récoltes ont été faites dans les deux cas après trois ans et demi de plantation. En marge de ces matériels, nous remarquerons la vigueur correcte et les très faibles fructifications d'une soixantaine de descendants R1 issus de rétrocroisements par LIB (hors essai).

a) Les descendance F2

Chez les descendants F2, 18% des pieds ont donné des fruits et seulement 2,5% de l'ordre de deux cents fruits ou plus. La répartition des individus en fonction des notes de vigueur et de fructification est présentée dans le tableau 56. Bien que la proportion des pieds qui fructifient augmente avec la vigueur, 69% des plus vigoureux (note 3) n'en portent pas. Chez les quinze plus productifs (notes 2 et 3) les étendues de variation des paramètres de fertilité sont importantes, de 36% à 89% pour FECA et de 8% à 52% pour TVID. Neuf pieds ont des valeurs de CREM supérieures à 1,10 (variation 0,60-1,35) (tab. 58).

b) Les descendance R1

b1) Les relations vigueur-fructification

Dans l'essai de descendants R1, la fertilité femelle a été étudiée chez certaines descendance ayant pour parent mâle, dans la plupart des cas, la souche H57 de *C. canephora* ou la souche hybride 52224 utilisée aussi comme parent femelle. Les proportions relatives d'individus par classe de vigueur après deux ans de plantation, et les pourcentages d'individus ayant produit de l'ordre d'une centaine de fruits et plus par classe, sont données dans le tableau 57.

Les descendance ayant les hybrides pour parent femelle semblent moins vigoureuses, 34% des pieds contre 16% sont notés 1; chez elles, les individus sont aussi proportionnellement moins nombreux à fructifier (28% contre 43%), avec en particulier pour la classe majoritaire notée 2, 36% des pieds qui produisent contre 47% pour ceux issus des

Tableau 58 : Paramètres de fertilité femelle chez les R1 (LIB x *C. canephora*) x *C. canephora*, comparaison avec des clones témoins et des descendances intraspécifiques de *C. canephora*, comparaison avec les hybrides F1 et les meilleurs producteurs hybrides F2 (*).

Matériel végétal	Nb de pieds	CREM		FECA (%)		TVID (%)	
		var	m±s	var	m±s	var	m±s
Desc. R1	206	0,80-1,70	1,24±0,17	9-92	61±16	0,7-41	10,7±6,6
Témoins CAN	39	1,17-1,51	1,37±0,08	34-79	55±9	1,9-11	5,2±2,4
Desc. CAN	99	1,03-1,90	1,40±0,20	4-87	48±20	1,6-23	8,0±4,3
Témoins CAN	23	1,31-1,61	1,46±0,08	18-57	43±9	0,6-16	6,7±4,6
HYB F1	475	0,41-1,63	1,05±0,17	26-94	72±12	1,7-64	18,3±10,5
HYB F2 (*)	15	0,60-1,35	1,08±0,21	36-89	64±15	8,1-52	21,0±13,2

croisements inverses. Chez les plus vigoureux notés 3, les pieds qui fructifient sont dans les mêmes proportions dans les deux types de plantes: 56%. En définitive si l'on récapitule le devenir des individus depuis le repiquage des plantules en pépinière pour les descendances étudiées ici, on constate qu'en moyenne 21% des descendants R1 réalisés sur *C. canephora* parent femelle ont produit, contre 16% pour ceux réalisés sur les hybrides F1.

Ces résultats reposent sur les descendances ayant donné de bonnes proportions de producteurs. Autant qu'on puisse en juger, ils relèvent du domaine des relations entre espèces: les deux souches les plus souvent impliquées dans les croisements, H57 et 52224, s'affichent comme des géniteurs de haut niveau, peu suspects d'être porteurs de déficiences pour les caractères considérés ici. Les résultats seraient moins favorables si l'on prenait en compte les descendances de géniteurs qui semblent porteurs d'un fardeau génétique telle la souche IF461 de *C. canephora*. Nous avons vu lors de l'analyse de la vigueur en pépinière que cette souche transmettait des faiblesses végétatives à ses descendants, cela se retrouve après implantation aux champs (36% des individus contre 56% pour H57 ont la note 2-3).

b2) Les paramètres de fertilité

La différence mise en évidence entre les deux sens de croisements pour les fructifications ne se retrouve pas au niveau des paramètres de fertilité femelle chez les arbres ayant donné au moins une centaine de fruits. Les moyennes et les distributions peuvent être considérées comme équivalentes dans les deux sens de croisement. Les descendants R1 pris dans leur ensemble ont des valeurs moyennes de CREM comprises entre celles trouvées pour les hybrides F1 et les descendances intraspécifiques de *C. canephora* (1,24 contre 1,05 et 1,40). Il en va de même pour FECA (61% contre 72% et 48%); pour TVID la moyenne est proche de celle observée chez *C. canephora* (tab. 58).

17% des R1 ont des taux de fruits à une écale inférieurs à 45%, valeur correspondant à la moyenne moins l'écart type des clones témoins de *C. canephora* présents dans l'essai; selon le même principe 11% ont des valeurs de CREM supérieures à 1,45. Remarquons que placés dans les deux essais de descendances, intraspécifique et R1, les clones témoins expriment une plus grande fertilité lorsqu'ils sont dans une ambiance intraspécifique. Ceci est sans doute dû à une différence de nuage pollinique qu'on peut supposer plus diffus dans l'essai R1. Compte tenu de ces résultats, on peut en définitive se demander si la stérilité des individus R1, en particulier la stérilité liée aux écailles, ne serait pas surestimée.

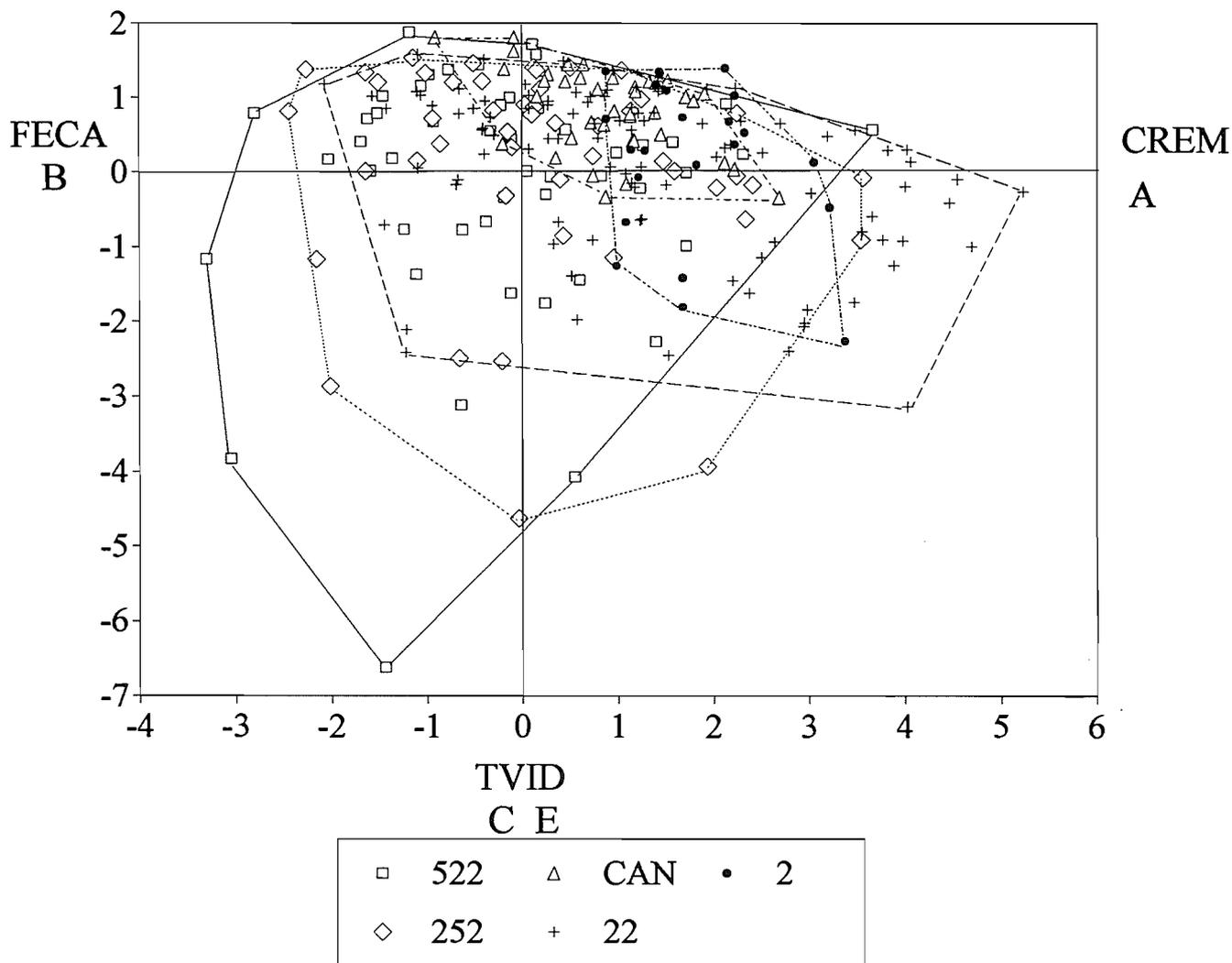


Figure 46: Représentation, sur le plan 1-2 de l'A.C.P., de la fertilité femelle des hybrides R1 (LIB x CAN)x CAN et du parent CAN

b3) Etude sur les catégories de fruits

Une ACP portant sur les cinq catégories de fruits récoltés par individu dans l'essai de descendance R1, permet une illustration des résultats lus sur les paramètres de fertilité (fig. 46). On retrouve le schéma "un axe, une forme de stérilité": le remplissage des fruits s'oppose aux écailles sur le premier axe, les loges vides interviennent sur le deuxième axe. Les descendance intraspécifiques de *C. canephora* et les clones témoins des deux essais sont introduits comme individus supplémentaires. Dans le plan déterminé par ces deux axes, les descendance R1 et intraspécifique sont en partie superposées, plus particulièrement dans le premier quadrant où se rassemblent les individus fertiles ayant peu de fruits à loges vides. Le décalage entre les témoins des deux essais est flagrant, avec une plus forte proportion de fruits à une écaille chez ceux de l'essai R1. Malgré l'apparent défaut de pollinisation que cela peut supposer dans l'essai R1, une proportion importante des individus issus de rétrocroisements se placent avec les meilleurs descendants intraspécifiques.

Parmi les individus chez lesquels la fertilité a pu être effectivement estimée, 17% des R1 contre seulement 3% des hybrides F1 ont des valeurs de FECA inférieures à 45%. Cette augmentation de fréquence chez les R1 et la large superposition constatée au niveau de l'ACP avec les descendance de *C. canephora*, peuvent laisser supposer un début de restauration de la fertilité femelle après une génération de rétrocroisement. L'hypothèse de restauration de fertilité chez les R1 ne tient cependant que si l'on suppose l'indépendance entre la vigueur et la fertilité.

3) Fertilité femelle des générations R1 chez les autres hybrides

Chez les descendance des hybrides *C. racemosa* x *C. canephora*, les résultats prometteurs trouvés pour la viabilité pollinique ne semblent pas avoir d'équivalent au niveau femelle. A l'issue de la seconde année de floraison, la plupart des arbres parmi ceux ayant abondamment fleuri n'avaient pas encore fructifié ou, quand c'était le cas, n'ont donné que de très rares fruits. Nous n'avons pas tenté de pollinisations forcées sur ces matériels. Remarquons qu'indépendamment de la stérilité des ovules ou de pollinisations défectueuses (les viabilités polliniques tournent autour de 20%), on ne peut écarter l'hypothèse de mauvais résultats liés à un défaut de nouaison des fruits durant la saison sèche chez des plantes à courts délais de fructification.

Les résultats sont similaires pour les descendants des hybrides *C. canephora* x *C. sp. X* placés en condition d'interpollinisation, bien que leurs viabilités polliniques soient plus élevées que précédemment autour de 35%. Les arbres n'ont donné que quelques rares fruits, mais sans que la fertilité femelle ait vraiment pu s'exprimer (dégradation presque totale des ovaires et dans une moindre mesure des feuilles, par de fortes attaques de criquets dès la fin des floraisons).

Des pollinisations contrôlées par les deux espèces parentes effectuées sur trois des hybrides R1 (F1 x CAN) parent femelle se sont soldées par des échecs pour deux d'entre eux (VP de 45%, et 67%). Pour le troisième (VP de 72%), les taux de fructification étaient au mieux de 20% avec *C. canephora*, moitié moins avec *C. sp. X*; deux tiers des fruits renfermaient une écaille et comme chez l'hybride F1 les loges vides étaient très peu fréquentes (4%). Les taux de germination des graines récoltées dans ces conditions étaient de 60%.

4) Conclusion

Pour les deux combinaisons très peu fertiles, *C. racemosa* x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. sp. X*, la première génération de rétrocroisement par l'espèce cultivée se traduit par un début de restauration de la fertilité mâle, plus substantiel chez la seconde, avec des viabilités polliniques moyennes respectivement de 25% et 35%. Pour la combinaison *C. canephora* x *C. sp. X*, le résultat est d'autant plus intéressant qu'il porte sur la descendance d'un seul individu et que la distribution du caractère est normale. Ceci pourrait indiquer qu'une gamme très étendue des ovules euploïdes de l'hybride F1 est viable et donne des descendants R1 après rétrocroisement par *C. canephora*, descendants dont la régularité méiotique serait en relation avec le nombre de chromosomes *C. sp. X* amené par le gamète recombiné.

Ces résultats prometteurs chez les deux combinaisons ne montrent pas d'équivalent au niveau femelle: les fructifications R1 sont exceptionnelles en condition d'interpollinisation. Des descendances R2 contrôlées ont toutefois pu être obtenues après rétrocroisement de la R1 *C. canephora* x *C. sp. X* par les deux espèces parentes.

Chez les hybrides LIB x *C. canephora*, le niveau de viabilité pollinique est au mieux conservé de la génération F1 à la F2. Pour la génération R1 le sens des rétrocroisements paraît influencer: la viabilité pollinique est dans l'ensemble plus élevée chez les descendances ayant *C. canephora* pour parent femelle. Les deux sens de croisement mettent en évidence des différences entre les géniteurs de cette espèce, certains d'entre eux paraissant induire des stérilités partielles. En définitive, le niveau de viabilité pollinique des R1 est comparable à celui

des hybrides F1 .

Chez les générations F2 et R1 par *C. canephora*, bien que la proportion des pieds qui fructifient augmente avec la vigueur, respectivement 69% et 44% des plus vigoureux sont quasi-stériles. Cette quasi stérilité se retrouve chez les descendants R1 par LIB qui ont pu être observés et qui étaient vigoureux pour la plupart.

Chez les individus F2 les plus fructifères, les paramètres de fertilité femelle sont du même ordre de grandeur que chez les hybrides F1. Chez les R1, où l'on ne met pas en évidence de différence avec le sens du croisement, on observe globalement un début de restauration de la fertilité femelle. Il est lié à une plus faible expression des deux formes de stérilité: l'augmentation de CREM (1,24 contre 1,05 chez les F1) s'accompagne d'une diminution de FECA (61% contre 72%) et de TVID (11% contre 18%). Compte tenu du haut niveau de sélection sur les individus entre le repiquage et les lectures de la fertilité, l'hypothèse d'un début de restauration de la fertilité suppose dans ces matériels l'indépendance entre la vigueur et la fertilité. Quoiqu'il en soit, quelques individus obtenus dans les deux sens de rétrocroisement se rangent avec les pieds les plus fertiles relevés dans les descendances intraspécifiques de *C. canephora*.

D / CONCLUSION

Les informations sur les descendances de seconde génération des hybrides diploïdes concernent les combinaisons entre *C. canephora* et chacun des trois taxons LIB, *C. racemosa* et *C. sp. X*.

Quelle que soit l'origine des descendances hybrides G2, les taux moyens de germination des graines, 43% à 77%, sont inférieurs à ceux observés chez les espèces parentes. Après sélection en pépinière, la moitié des individus au plus ont une vigueur satisfaisante permettant leur implantation aux champs.

Les effets de la disjonction-recombinaison des génomes sur les hybrides LIB x *C. canephora*, au départ les plus fertiles, entraînent d'une manière générale la stérilité de la plupart des individus de la génération F2. Ils traduisent des différences de structures entre génomes qui, au moins pour les stérilités liées au manque de vigueur ou aux anomalies de développement, n'apparaissent pas au niveau de la F1.

La première génération de rétrocroisement par l'espèce cultivée *C. canephora*, R1, met en évidence sur la base des caractères végétatifs des phénomènes de sélection gamétique ou zygotique chez les hybrides F1 *C. racemosa* x *C. canephora*. Le niveau de fertilité mâle de la F1 est conservé pour les hybrides LIB x *C. canephora*. Il est très largement dépassé chez les

deux combinaisons *C. racemosa* x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. sp. X*, quasi-stériles en F1, avec un début de restauration de la fertilité mâle. Les viabilités polliniques sont compatibles pour la combinaison *C. canephora* x *C. sp. X* avec l'idée d'un très faible niveau de sélection sur les ovules euploïdes des hybrides F1, niveau qui pourrait se retrouver pour les gamètes des descendants R1.

Chez LIB x *C. canephora*, la génération R1 par *C. canephora* entraîne une restauration de la fertilité femelle dans la mesure où on admet l'indépendance entre la vigueur et la fertilité; quelques individus R1 montrent un haut niveau de fertilité. Il n'en va pas de même chez les deux autres combinaisons, où les descendances R1 placées en condition d'interpollinisation ne fructifient pas. Une seconde génération de rétrocroisement par l'une ou l'autre des espèces parentes est possible pour *C. canephora* x *C. sp. X*.

Les analyses sur la vigueur et la viabilité pollinique des descendances R1 LIB x *C. canephora* mettent en évidence des déficiences ou des stérilités partielles transmises par certains géniteurs *C. canephora* utilisés dans les rétrocroisements.

Globalement, ces informations sur les générations G2 confirment la diversité des niveaux de différenciation entre espèces que suggéraient les études entreprises sur les hybrides F1. La disjonction-recombinaison des génomes s'exprime surtout par des stérilités de développement. Les individus qui atteignent le stade reproducteur montrent dans l'ensemble une restauration partielle potentielle de la fertilité gamétique observée au niveau mâle. Ce ne semble pas être le cas au niveau femelle: en condition d'interpollinisation, on n'observe pratiquement de fructifications que pour les R1 de la combinaison intra-groupe LIB x *C. canephora*.

CHAPITRE 2 / LES HYBRIDES F1 TETRAPLOIDISES

Lorsque les phénomènes de stérilité qui touchent les hybrides F1 diploïdes s'apparentent à des stérilités de disjonction, ce qui semble être le cas de la plupart des combinaisons hybrides étudiées ici, on peut tenter de restaurer la fertilité par duplication chromosomique. Par contre si on a affaire à des stérilités de développement, la restauration de fertilité n'est pas possible car le doublement chromosomique n'affecte pas la constitution génique à l'origine de la stérilité (Dobzhansky, 1970; Stebbins, 1950; Grant, 1981).

Après avoir abordé l'obtention et les caractéristiques générales des hybrides F1 tétraploïdisés, nous présenterons la viabilité pollinique et le comportement méiotique des amphiploïdes. Ils seront suivis par deux études plus détaillées centrées sur la fertilité femelle des amphiploïdes LIB x *C. canephora* et *C. racemosa* x *C. canephora*. Pour les comparaisons, nous avons souvent utilisé les résultats recueillis sur des descendance autotétraploïdes de *C. canephora* (T1) issues du croisement de souches dupliquées (T0).

A / OBTENTION ET CARACTERISTIQUES GENERALES DES AMPHIPLOIDES

1) Obtention et caractéristiques végétatives des amphiploïdes

Le doublement des nombres chromosomiques après traitement des apex par la colchicine a été réussi chez la plupart des combinaisons hybrides F1 diploïdes où nous l'avons tenté. D'une manière générale il est apparu qu'une bonne vigueur et un nombre élevé d'individus traités étaient des facteurs de réussite. Le plus souvent des différences importantes ont été observées entre génotypes relevant d'une même combinaison, sans que le défaut de vigueur puisse être invoqué comme un facteur limitant. Ce fut le cas par exemple chez LIB x *C. canephora* et *C. canephora* x *C. eugenioides* où nombre d'individus clonés n'étaient pas doublés après deux ans de traitements. Chez *C. canephora* x *C. kapakata* et *C. congensis* x *C. eugenioides* la plupart des individus ont pu par contre être doublés assez rapidement.

Les tentatives d'obtention des amphiploïdes par croisement direct entre les espèces préalablement dupliquées n'ont rien donné pour la plupart. Plus de 250 croisements ont été effectués à ce niveau, deux tiers impliquaient *C. canephora* et *C. liberica* (LIB et DEW) croisés dans les deux sens (annexe A). Les quelques plantules repiquées donnaient généralement des plantes anormales peu vigoureuses en pépinière. Au total, une dizaine d'hybrides de LIB croisé par *C. canephora*, *C. stenophylla* et *C. congensis* ont été implantés en parcelle de comportement. Il s'y ajoute une descendance pléthorique *C. canephora* (T1) x

Tableau 59 : Distribution des viabilités polliniques chez les descendances *C. canephora* tétraploïdes et chez les hybrides F1 tétraploïdisés.

Matériel	Nb	Classes de viabilité pollinique (%)									
		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99
CAN T x CAN T	52	-	-	-	-	1	3	6	7	7	28
(CAN x CON) T	9	-	-	-	-	-	2	1	2	3	1
(LIB x CAN) T	56	1	2	-	5	2	6	10	10	12	8
(DEW x CAN) T	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
(LIB x CON) T	7	-	-	-	-	-	-	-	2	4	1
(DEW x CON) T	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
(CAN x STE) T	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
(LIB x STE) T	10	-	1	1	-	1	-	2	4	1	-
(CAN x KAP) T	3	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-
(RAC x CAN) T	6	-	-	-	-	-	1	3	-	1	1
(RAC x DEW) T	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
(EUG x CAN) T	6	-	-	1	-	2	1	-	1	1	-
(EUG x CON) T	3	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-
(EUG x DEW) T	3	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-
(CAN x SPX) T	3	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-

DEW pour laquelle nous avons obtenu un très haut rendement (249 plantules pour 580 fleurs hybridées) suivi d'un développement végétatif le plus souvent normal en pépinière et aux champs; l'atrophie aiguë des pièces florales chez tous les individus de la descendance n'a pas permis d'en étudier la fertilité.

En définitive des représentants d'une vingtaine de combinaisons hybrides F1 ont été amenés au niveau tétraploïde. Il s'agit pour moitié de combinaisons intra-groupe entre taxons de l'Ouest, l'autre moitié est constituée de combinaisons inter-groupes. Comparés aux diploïdes, ces matériels ont des caractéristiques communes liées à l'augmentation de la taille des cellules: la croissance est plus lente, les organes végétatifs et floraux, ainsi que les grains de pollen et les fruits quand ils ont pu être observés, sont plus volumineux.

2) Viabilité pollinique

Les viabilités polliniques des matériels tétraploïdes sont présentées dans le tableau 59. Elles vont de 49% à 95% pour les descendances de *C. canephora*, avec des valeurs égales ou supérieures à 90% chez la moitié des individus. Elles se situent dans cet intervalle de variation pour la plupart des combinaisons hybrides étudiées mais les situations sont variées. Par référence au niveau diploïde, elles peuvent être ramenées à trois, voire quatre types de comportements:

- 1° les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* où l'on retrouve les valeurs élevées du niveau diploïde (variation 51% à 90%);
- 2° les hybrides LIB x *C. canephora* où l'on observe globalement un glissement des viabilités polliniques, moyennes au niveau diploïde, vers les fortes valeurs au niveau tétraploïde avec une majorité d'individus chez lesquels elles dépassent 70% (variation 5% à 94%); c'est le type de comportement qui semble devoir s'appliquer aux autres combinaisons intra-groupe entre taxons de l'Ouest;
- 3° les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* pratiquement stériles au niveau diploïde, avec des viabilités polliniques paraissant très largement restaurées (variation 58% à 94%); ce comportement semble pouvoir être élargi aux combinaisons inter-groupes étudiées, en particulier les autres types d'hybrides avec *C. canephora*;

Tableau 60 : Associations chromosomiques en métaphase 1 et viabilité pollinique chez quelques représentants des espèces *C. eugenioides* et *C. canephora* tétraploïdisés (T0 = génération de duplication, T1 à T3 générations ultérieures).

Matériel	Nb de pieds	Nb de CMP	I		II		III		IV		VP %	Observations
			m	var	m	var	m	var	m	var		
<i>C. eugenioides</i> E - T0	1	133	2,36	(0-6)	14,27	(4-22)	0,36	(0-2)	3,33	(0-9)	80	Boaventura (1988)
<i>C. canephora</i> C 73 - T0	1	100	1,98	(0-5)	12,48	(6-19)	0,60	(0-3)	3,83	(2-8)	87	Grassias (1980)
C 2 - T0	1	100	1,45	(0-5)	13,55	(8-20)	0,95	(0-4)	3,15	(1-6)	95	"
C 2 - T1	1	100	1,64	(0-8)	14,86	(5-22)	0,80	(0-3)	2,56	(1-5)	93	"
C 2 - T2	1	100	1,25	(0-6)	14,33	(8-22)	0,71	(0-3)	2,99	(1-6)	89	"
C 2 - T3	1	100	1,82	(0-7)	14,80	(8-21)	0,74	(0-3)	2,59	(1-7)	94	"
C - T1	1	30	2,07	(0-5)	14,41	(11-20)	1,13	(0-3)	2,43	(0-5)	77	Louarn

Tableau 61 : Disjonctions chromosomiques en anaphase I et résultats des disjonctions chez *C. eugenioides* (E) et *C. canephora* (C) tétraploïdes (en %).

	E-T0 (1)	C73-T0 (2)	C73-T1 (2)	C-T1
Disjonctions				
22-0-22	60,42	53,85	48,24	30,00
21-0-23	24,31	28,85	18,82	28,00
20-0-24	15,28	1,92	5,88	4,00
21-1-22	-	5,76	-	14,00
20-1-23	-	5,76	4,71	6,00
20-2-22	-	-	-	4,00
21-2-21	-	-	14,12	6,00
19-2-23	-	1,92	-	4,00
19-3-22	-	-	-	2,00
21-3-20	-	1,92	-	-
20-4-20	-	-	8,23	2,00
Résultats				
24 chrom.	7,64	0,96	2,94	2,00
23 chrom.	12,15	18,27	11,76	19,00
22 chrom.	60,42	56,73	48,24	40,00
21 chrom.	12,15	18,27	23,53	27,00
20 chrom.	7,64	4,80	13,53	9,00
19 chrom.	-	0,96	-	3,00
Nb CMP	144	52	85	50

(1) Boaventura (1988)

(2) Grassias (1980)

4° les hybrides *C. eugenioides* x DEW proches de la stérilité et sujets à des atrophies florales aux deux niveaux de ploïdie, mais où le petit nombre de tétraploïdes observés, comparé aux comportements des autres combinaisons, n'exclue pas un biais d'échantillonnage (variation 5% à 16%).

D'après ces résultats, si l'on met de côté la dernière combinaison, on peut donc considérer que le doublement chromosomique des hybrides F1 conduit à une restauration assez générale de la viabilité-colorabilité des gamétophytes mâles.

B / COMPORTEMENT MEIOTIQUE

Comme au niveau diploïde, l'étude méiotique chez les hybrides F1 tétraploïdisés a surtout consisté à mettre en évidence si les comportements étaient réguliers ou non, et pouvaient être reliés à la viabilité pollinique. Pour cela nous avons préféré observer un petit nombre de cellules sur un nombre aussi élevé que possible d'individus, plutôt que l'inverse.

1) Les espèces parentes tétraploïdisées

Les quelques données disponibles sur les comportements en métaphase 1 chez les espèces tétraploïdisées sont présentées dans le tableau 60. Elles proviennent surtout de la littérature, et concernent *C. canephora* (Grassias, 1980) et *C. eugenioides* (Buoventura et coll., 1988). Les comportements des individus de la génération de duplication (T0) rapportés par ces auteurs sont assez homogènes entre eux avec en moyenne, de douze à quatorze bivalents, quatre multivalents et deux univalents par cellule. Il ne semble pas que chez *C. canephora* ces comportements soient sensiblement modifiés dans les générations ultérieures. Remarquons que dans une analyse effectuée en diacinèse-métaphase-1, Vishveshwara et Chinnappa (1965, cité par Buoventura et coll., 1988) font état d'un nombre nettement plus élevé de quadrivalents, près de six par cellule, chez un individu T0 appartenant à cette dernière espèce.

En anaphase 1 les disjonctions chromosomiques sont plus ou moins régulières selon les individus; les variations sont importantes, des répartitions numériquement équilibrées de vingt deux chromosomes à chacun des pôles des méiocytes sont observées dans 60% des cas chez *C. eugenioides* contre 30% chez un pied T1 de *C. canephora* (tab. 61). Ces différences sont sans doute à rapprocher d'une fréquence plus élevée de CMP ne renfermant que des

Tableau 62 : Associations chromosomiques en métaphase I et viabilité pollinique chez huit combinaisons amphiploïdes moyennes par combinaison et variation par cellule pour les configurations chromosomiques.

Matériel	Nb de pieds	I		II		III		IV		VP %	
		m	var	m	var	m	var	m	var	m	var
CAN x CON	7	2,71	(0-8)	15,35	(9-20)	1,61	(0-4)	1,44	(0-5)	76,9	(51-90)
LIB x CAN	5	4,80	(0-11)	15,66	(9-22)	1,32	(0-4)	0,98	(0-3)	78,6	(54-91)
EUG x CAN	4	3,51	(0-10)	14,92	(8-20)	1,11	(0-5)	1,83	(0-6)	49,7	(25-79)
CON x EUG	5	4,25	(0-10)	13,55	(8-20)	1,71	(0-5)	1,88	(0-5)	61,0	(52-65)
EUG x DEW	3	4,79	(1-10)	10,82	(5-16)	1,83	(0-4)	3,02	(0-6)	11,0	(5-16)
CAN x SPX	1	4,09	(0-9)	16,28	(12-22)	0,93	(0-2)	1,14	(0-3)	81,0	-
RAC x CAN	3	8,70	(2-14)	14,36	(11-18)	1,18	(0-3)	0,76	(0-2)	74,3	(58-86)
RAC x DEW	1	8,21	(3-13)	13,41	(10-17)	1,71	(0-4)	0,96	(0-3)	66,0	-

configurations paires, bivalents et quadrivalents, chez *C. eugenioides* (>30% contre 13%). Elles ne semblent pas influencer sur la viabilité-colorabilité des gamétophytes mâles (80% contre 77%); les viabilités polliniques varient de 84% à 94% pour les autres pieds de *C. canephora* suivis en méiose.

2) Les amphiploïdes

a) Comportement en métaphase 1

a1) Comportements moyens des combinaisons hybrides

Les comportements moyens en métaphase 1 des hybrides F1 tétraploïdisés représentant huit combinaisons interspécifiques sont donnés dans le tableau 62. Dans l'ensemble ce sont les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* qui montrent le moins d'univalents: 2,7 par cellule. A l'opposé les hybrides avec *C. racemosa* en ont plus de huit. Pour les autres combinaisons on observe en moyenne entre 3,5 et 4,8 univalents. Les variations pour les trivalents et les quadrivalents (0,8 à 1,9) sont similaires si l'on excepte la combinaison *C. eugenioides* x DEW avec trois quadrivalents en moyenne. En dehors de cette dernière combinaison, les configurations bivalentes sont en majorité, entre treize et seize par cellule.

Les fréquences de CMP ne renfermant que des configurations paires sont généralement très faibles: elles sont au mieux de 19% pour *C. eugenioides* x *C. canephora* puis tombent ensuite à 7% chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* les mieux placés. On est donc loin semble-t-il des situations relevées chez les autotétraploïdes.

a2) Etude sur la diversité des associations chromosomiques

Ces moyennes recouvrent parfois des disparités importantes entre individus (annexe B). Une analyse factorielle des correspondances (AFC) permet de rendre compte de la diversité. L'analyse porte sur les proportions relatives des chromosomes impliqués dans les quatre types de configurations chromosomiques observées en métaphase 1, elle concerne les amphiploïdes et les autotétraploïdes de *C. canephora* (tab. 63). Le premier facteur cumule 73% de la variabilité totale; il montre une opposition entre les quadrivalents et les configurations impaires, l'opposition avec les univalents étant prépondérante (89% de l'inertie du facteur). Le deuxième facteur oppose les bivalents aux autres configurations, comme la qualité de la

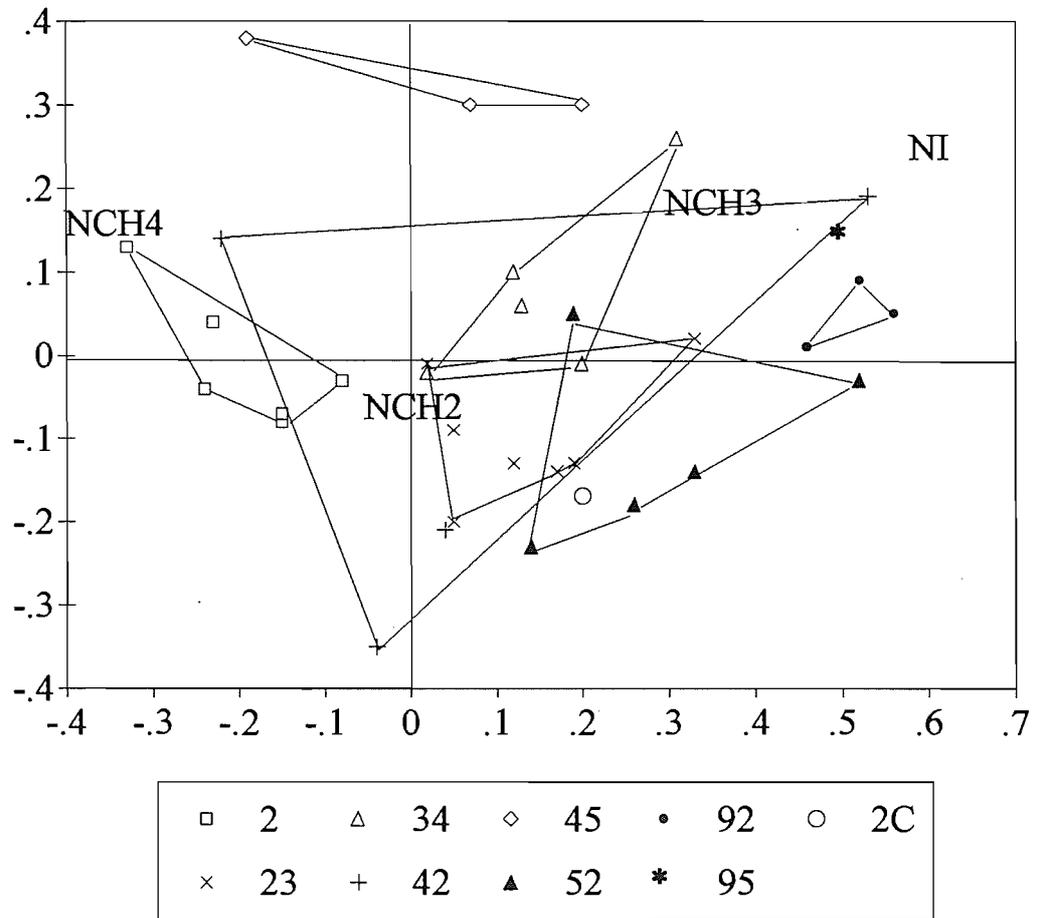


Figure 47: Représentation, sur le plan 1-2 de l'A.F.C., du comportement méiotique en métaphase 1 des autotétraploïdes de CAN et des hybrides allotétraploïdes

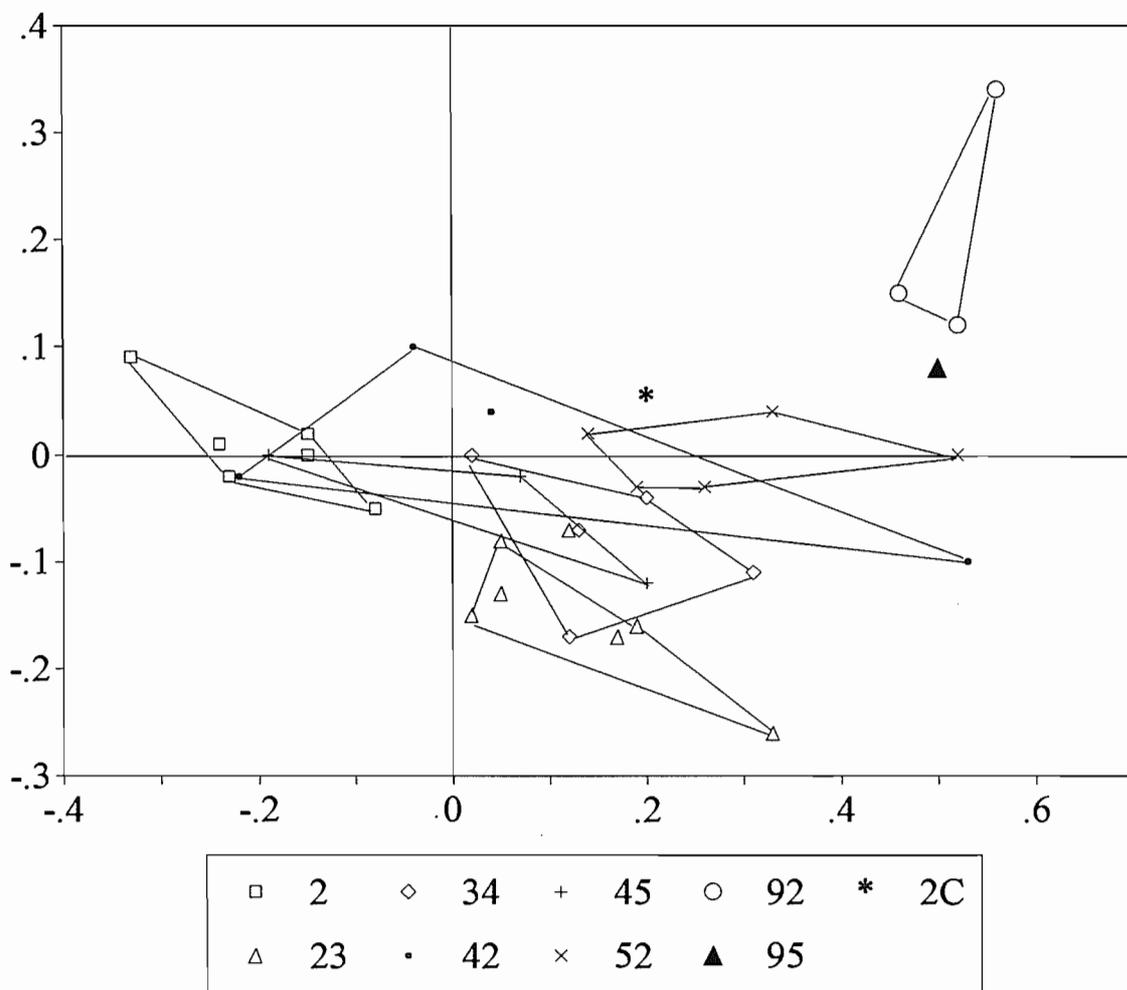


Figure 48: Représentation, sur le plan 1-3 de l'A.F.C., du comportement méiotique en métaphase 1 des autotétraploïdes de CAN et des hybrides allotétraploïdes

représentation des bivalents y est presque parfaite (contribution relative de 95% contre moins de 20% pour chacune des autres), on peut considérer que cet axe traduit la régularité d'association diploïde. Le troisième facteur est surtout lié aux trivalents, il rend compte de l'opposition (résiduelle) entre les configurations impaires.

La projection des variables et des individus dans le plan déterminé par les deux premiers facteurs est donnée dans la figure 47.

Les autotétraploïdes apparaissent groupés entre les variables NCH2 et NCH4; leur position exprime un minimum de configurations impaires, avec des proportions relatives plus ou moins importantes de chromosomes impliqués dans des bivalents et des tétravalents.

Les amphiploïdes ont dans l'ensemble des comportements assez homogènes par combinaison. Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* sont dans le prolongement des autotétraploïdes; par rapport à ces derniers ils expriment une régularité diploïde un peu plus marquée, aux dépens des quadrivalents; d'après la projection sur le plan des axes 1 et 3 (fig. 48), tout se passe comme si la diminution des tétravalents se traduisait surtout par une augmentation du nombre de chromosomes impliqués dans les trivalents (dans cette combinaison la moitié des cellules renferme autant d'univalents que de trivalents). Les hybrides LIB x *C. canephora* se démarquent quelque peu de ce schéma en ce sens que la diminution des quadrivalents semble se répartir de manière assez équilibrée sur N1 et NCH3. Chez les hybrides avec *C. racemosa*, la régularité diploïde est plutôt plus faible que chez les autotétraploïdes, la diminution des quadrivalents est surtout compensée par une augmentation des univalents. Pour les combinaisons avec *C. eugenioides*, les situations sont très contrastées. Les hybrides *C. eugenioides* x *C. congensis* ont un comportement assez semblable à celui des hybrides *C. canephora* x *C. congensis*, mais avec une régularité diploïde moins marquée. Les hybrides *C. eugenioides* x DEW sont dans une position originale, ils montrent une très faible régularité diploïde liée plus particulièrement à la présence de multivalents. Par rapport aux combinaisons précédentes, les hybrides *C. eugenioides* x *C. canephora* affichent une très grande disparité entre individus. Sur quatre pieds, deux sont au pôle de régularité diploïde, avec respectivement 16,5 et 17,9 bivalents par cellule, un autre a un comportement proche de celui des autotétraploïdes, le dernier présente un maximum de configurations impaires dont 2,4 trivalents par cellule. Le seul hybride *C. canephora* x *C. sp. X* étudié est lui aussi au pôle de régularité diploïde.

Tableau 64 : Distributions moyennes des types de configuration multivalentes chez les autotétraploïdes de *C. canephora* et les amphiploïdes (en %).

	CAN (1)	CAN x CON	LIB x CAN	EUG x CAN	CON x EUG	EUG x DEW	RAC x CAN
Trivalents	-	6,63	11,81	12,68	21,90	15,91	5,13
	-	64,64	64,58	35,21	40,88	34,09	39,74
	-	25,97	20,83	32,39	29,20	36,36	43,59
	-	2,76	2,78	19,72	8,03	13,64	11,54
nb III	-	181	144	71	137	88	78
Quadrivalents	39,65	9,32	11,48	10,26	10,00	8,28	6,00
	11,89	14,29	11,48	10,26	10,00	13,10	4,00
	15,13	3,11	7,38	17,95	15,33	15,17	14,00
	4,11	14,29	11,48	10,26	8,67	15,86	10,00
	3,52	0,62	1,64	-	0,67	2,76	4,00
	11,60	1,86	4,10	4,27	6,67	4,14	-
	4,70	5,59	10,66	6,84	10,00	4,14	6,00
	7,20	45,96	36,89	33,33	30,00	22,07	40,00
	1,76	-	0,82	3,42	5,33	10,34	6,00
	0,44	4,97	4,10	3,42	3,33	4,14	10,00
nb IV	681	161	122	117	150	145	50

(1) D'après Kammacher (cité par Grassias, 1980), remanié.

Tableau 65 : Nombre moyen de multivalents dans les CMP ayant de 0 à 3 paires d'univalents après regroupement de quadrivalents effectifs (IV) et potentiels (III + I) chez les amphiploïdes. Les effectifs de CMP sur lesquels ont été calculées les moyennes sont placés entre parenthèses.

Paires d'univalents	CAN x CON	LIB x CAN	EUG x CAN	CON x EUG	EUG x DEW	RAC x CAN
0	3,15 (66)	2,38 (16)	2,90 (20)	4,05 (19)	6,09 (11)	(*)
1	2,94 (33)	2,89 (35)	3,04 (22)	3,64 (31)	4,72 (18)	3,14 (7)
2	2,92 (13)	2,50 (28)	2,61 (13)	2,89 (19)	4,00 (8)	2,55 (11)
3	-	2,42 (19)	3,43 (7)	3,73 (11)	4,29 (7)	2,45 (11)
% des CMP	100	93	97	100	92	53

* 1 CMP regroupée avec les cellules à une paire d'univalents.

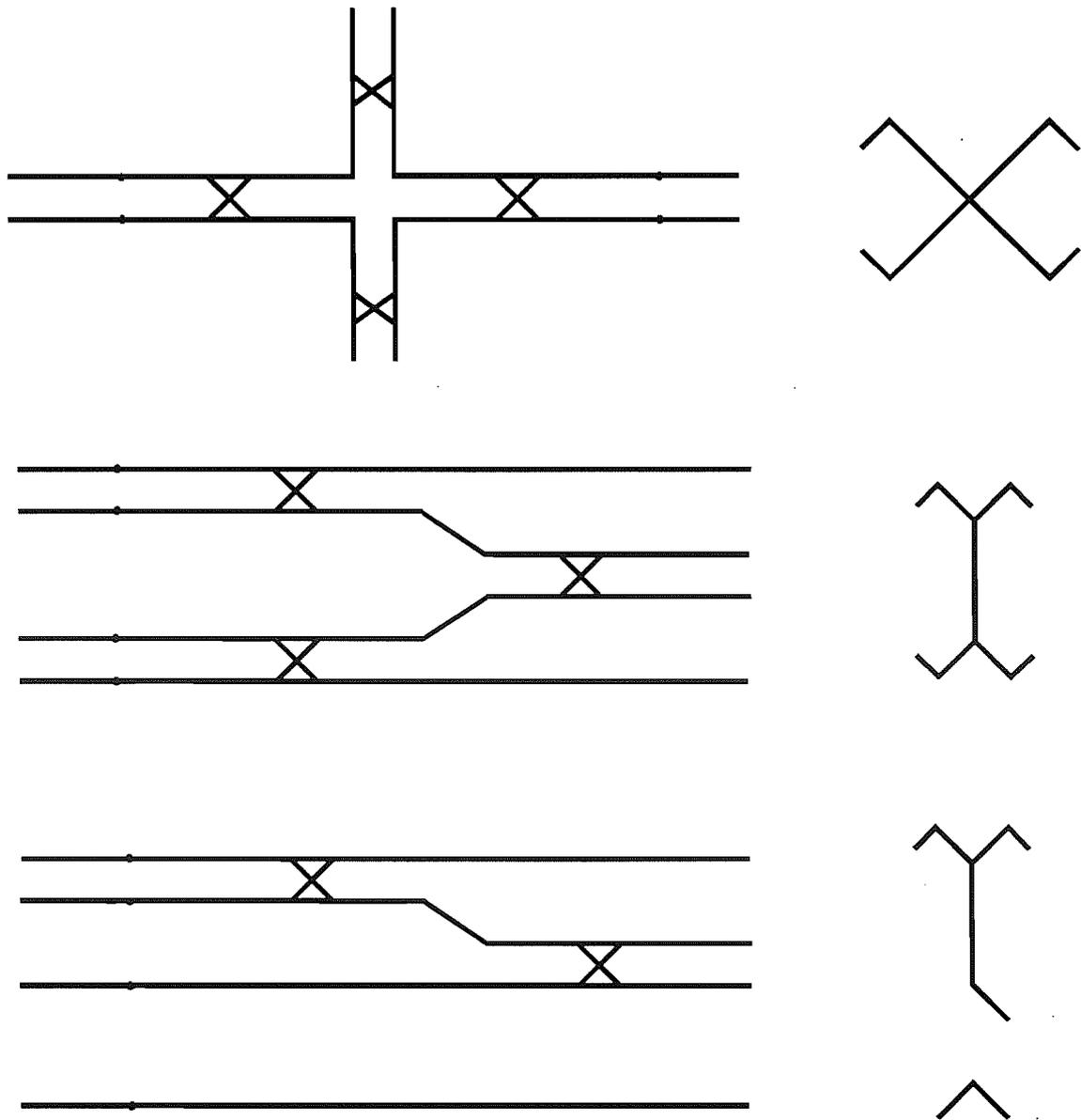


Figure 49: Appariements conduisant aux configurations quadrivalentes en "croisé" et aux bivalents en "Y" chez les tétraploïdes

a3) Analyse des multivalents

D'après l'ensemble des résultats sur la métaphase 1, le comportement amphiploïde se distingue essentiellement du comportement autotétraploïde par une diminution de la fréquence des quadrivalents. Cette diminution semble surtout se faire au profit des configurations impaires, univalents et trivalents. Elle pourrait aller de pair avec une diminution des chiasmas comme tend à le montrer l'observation des configurations quadrivalentes. Plus de 60% des figures chez *C. canephora* (Kammacher, cité par Grassias, 1980), expriment à ce stade un maximum de liaisons (chaînes de quatre chromosomes en anneau ou en "huit", ou sous forme de deux bivalents en anneau associés); elles ne sont que de 25% chez la plupart des combinaisons amphiploïdes, ou inférieures chez les hybrides avec *C. racemosa* (tab. 64).

Parmi les autres différences entre les deux catégories de matériel, nous relèverons chez les amphiploïdes une plus grande fréquence de quadrivalents en croix ou pouvant s'y rattacher (33% à 53% contre 23% chez *C. canephora*). Ce type de figure suppose que dans un quadruplet les quatre mêmes bras de chromosome sont l'objet de chiasmas et qu'au moins un bras appartenant à chacune des espèces est impliqué simultanément dans un chiasma homologue et un chiasma homéologue (fig. 4⁹). La situation est similaire au niveau des trivalents en Y et assimilés, avec dans ce cas seulement un bras, sur les trois possibles, sujet à la fois à des chiasmas homologues et homéologues. Selon les combinaisons, les formes en Y ou s'y rattachant sont majoritaires ou en équilibre avec les chaînes de trois chromosomes; chez LIB x *C. canephora* par exemple elles peuvent représenter jusqu'à 75% des trivalents. Cette fréquence élevée des figures en croix et en Y chez les amphiploïdes, et les chiasmas qu'elles supposent, semblent aller à l'encontre d'un appariement préférentiel entre chromosomes de la même espèce. Nous ne savons pas si ces figures s'appliquent à un nombre limité de quadruplets ou concernent la quasi totalité du génome; par les compétitions qu'elles sont susceptibles d'entraîner au moment de l'appariement des mêmes bras dans les quadruplets, elles pourraient être un des facteurs à l'origine d'une plus grande fréquence d'univalents chez les hybrides.

Dans tous ces matériels, les trivalents sont toujours associés à un nombre au moins égal d'univalents, la somme des deux types de configurations forme ce que l'on appelle des "quadrivalents potentiels" (III+I). Leur regroupement avec les quadrivalents effectifs permet de répartir les cellules d'après le nombre de paires d'univalents qu'elles renferment (annexe C). Toutes combinaisons confondues, il ne semble pas qu'entre zéro et trois paires d'univalents, l'augmentation de l'asyndèse entraîne une diminution de la fréquence des quadrivalents effectifs et potentiels dans les CMP (tab. 65). D'après ce résultat, l'augmentation de l'asyndèse au niveau de chaque combinaison paraîtrait donc moins liée à une compétition globale au moment

Tableau 66 : Résultat des disjonctions chromosomiques en anaphase I chez quelques hybrides F1 tétraploïdisés (en %).

Matériel	Nb CMP	Chromosomes aux pôles									Chrom. trainards	Disjunc. 22-22
		≤17	18	19	20	21	22	23	24	≥25		
<i>C. canephora</i> C-T1	50	-	-	3,0	9,0	27,0	40,0	19,0	2,0	-	1,4	30,0
LIB x CAN												
52120T	25	-	-	12,0	14,0	32,0	24,0	16,0	2,0	-	3,5	12,0
52136T	25	2,0	6,0	6,0	30,0	36,0	18,0	2,0	-	-	6,6	8,0
52500T	43	-	5,8	9,3	26,7	27,9	22,1	5,8	1,2	1,2	5,5	7,0
EUG x CAN												
42010T	25	-	-	-	8,0	26,0	54,0	12,0	-	-	1,4	32,0
42013T	25	-	2,0	4,0	8,0	22,0	48,0	12,0	-	4,0	1,5	28,0
42029T	25	2,0	4,0	14,0	10,0	26,0	20,0	20,0	2,0	2,0	3,9	4,0
CON x EUG												
43049T	25	-	-	6,0	16,0	38,0	24,0	14,0	2,0	-	3,2	12,0
43051T	25	-	2,0	6,0	16,0	28,0	26,0	14,0	6,0	2,0	2,5	8,0
34117T	25	2,0	8,0	14,0	22,0	30,0	22,0	-	2,0	-	7,0	4,0
EUG x DEW												
45301T	16	-	-	6,2	31,2	21,9	21,9	12,5	6,2	-	3,6	6,2
45303T	25	2,0	2,0	4,0	20,0	28,0	32,0	10,0	2,0	-	3,9	8,0
CAN x SPX												
2C017T	15	-	3,3	3,3	23,3	30,0	26,7	10,0	3,3	-	3,4	13,3
RAC x CAN												
92106T	100	4,5	8,0	16,5	17,0	24,0	11,5	10,0	7,0	1,5	11,3	3,0
92108T	9	33,3	16,7	5,6	11,1	11,1	11,1	11,1	-	-	13,1	11,1
RAC x DEW												
95002T	10	5,0	15,0	25,0	45,0	5,0	5,0	-	-	-	11,6	0,0

de l'appariement dans les quadruplets qu'à des défauts d'appariement entre chromosomes homéologues lors de la formation des bivalents.

b) Comportement en anaphase 1

L'anaphase 1 n'a pas été observée chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*; pour les autres amphiploïdes les disjonctions chromosomiques sont le plus souvent très irrégulières (montées de 18 à 24 chromosomes en général; tab. 66). Dans les meilleurs cas 30% des CMP montrent des répartitions numériquement équilibrées de vingt deux chromosomes aux deux pôles; ce chiffre correspond à la situation la plus défavorable relevée chez les autotétraploïdes. Pour ce caractère les hybrides *C. eugenioides* x *C. canephora* se placent aux extrémités de la variation (4% à 32%); autant qu'on puisse en juger, les comportements s'accordent assez bien avec les données sur la métaphase 1 (0/16 à 6/16 des CMP sans configurations impaires). Dans les autres combinaisons, les disjonctions 22-22 sont de l'ordre de 10% ou inférieures, en liaison ici aussi avec le stade précédent (0/16 ou 1/16 des CMP sans configuration impaires). En définitive à l'issue des disjonctions, les montées de vingt deux chromosomes varient entre 20% et 30% avec deux exceptions, les hybrides avec *C. racemosa* où l'on tombe à 10%, et les deux souches 42010T et 42013T de *C. eugenioides* x *C. canephora* qui en ont 50%.

Chez tous les hybrides, en particulier ceux avec *C. racemosa*, de fortes proportions de cellules, entre 48% et 92%, renferment des chromosomes traînants; ces derniers sont en cours de division 2 pour la plupart, leur récupération effective dans les stades ultérieurs paraît donc très peu probable. Comme les fréquences élevées de traînants et d'univalents se retrouvent chez les mêmes plantes, ceci laisse supposer qu'on est là en présence de chromosomes, vrais univalents, n'ayant pas été impliqués dans des crossing-overs.

3) Relation entre la viabilité pollinique et le comportement méiotique

D'une manière générale, les hybrides *C. eugenioides* x DEW étant écartés, la prépondérance des irrégularités en anaphase 1 ne se retrouve pas au niveau des viabilités polliniques qui pour la plupart sont très largement supérieures aux pourcentages de montées à vingt deux chromosomes. Les viabilités polliniques sont jusqu'à quatre fois plus élevées chez les hybrides LIB x *C. canephora* (79/18), cinq fois plus chez ceux avec *C. racemosa* (58/11). Les rapports sont moins grands pour les combinaisons où intervient *C. eugenioides*, avec au plus bas une quasi parité atteinte chez les hybrides *C. eugenioides* x *C. canephora* (55/48).

Les larges différences de niveau sont d'autant plus criantes que les montées de vingt-deux chromosomes ne sont pas garantes de la présence en double exemplaire de chacun des chromosomes du génome *Coffea*. Compte tenu des faibles possibilités de récupération des chromosomes traînants dans les stades méiotiques ultérieurs, ceci veut dire que chez les hybrides tétraploïdes les grains de pollen ayant le phénotype viable ont des noyaux aneuploïdes dans une très large majorité.

Cette situation n'est pas limitée aux hybrides, mais elle se retrouve plus ou moins atténuée chez les espèces dans des rapports proches de 2 contre 1. En conséquence, on est amené à considérer que la signification du paramètre viabilité-colorabilité pollinique chez les tétraploïdes n'a qu'un très vague rapport avec ce qui pouvait en être déduit chez les diploïdes; en particulier, ce paramètre ne peut pas être utilisé chez les tétraploïdes comme révélateur de la régularité méiotique.

Nous avons déjà signalé le comportement original des hybrides *C. eugenioides* x DEW qui expriment de faibles viabilités polliniques aux deux niveaux de ploïdie, de l'ordre de 5% chez les diploïdes, de 10% chez les individus tétraploïdisés. Dans chaque cas, les valeurs sont très inférieures à la régularité en anaphase 1 (20% à 30% de montées à 11 ou 22 chromosomes). La confirmation de ces résultats sur un plus grand nombre d'individus conduirait à envisager sérieusement l'hypothèse d'une stérilité partielle de développement pour cette combinaison. Rappelons que sur le plan morphologique tous ces matériels sont caractérisés par de nombreuses anomalies florales (réductions de taille généralisées pour la corolle et les étamines, pouvant aller jusqu'à la virescence). Si ces anomalies sont très largement répandues chez les autres types d'hybrides avec *C. eugenioides*, elles n'y sont toutefois pas associées à de très faibles viabilités polliniques au niveau tétraploïde.

4) Conclusion

Le comportement méiotique des amphiploïdes est plus irrégulier que celui des tétraploïdes d'espèce. En métaphase 1, les configurations chromosomiques impaires (univalents et trivalents) sont en moyenne moins nombreuses chez les espèces: jusqu'à 3 par CMP contre de 4 à 10 chez les hybrides. Parmi les hybrides, la combinaison *C. canephora* x *C. congensis* a de ce point de vue le comportement le plus régulier; les hybrides avec *C. canephora* sont à l'opposé. Les associations quadrivalentes plus fréquentes chez les espèces donnent la mesure du comportement autotétraploïde: plus de 3 par CMP pour la génération de duplication, contre moins des 2 chez les amphiploïdes si l'on excepte les hybrides *C. eugenioides* x DEW qui en

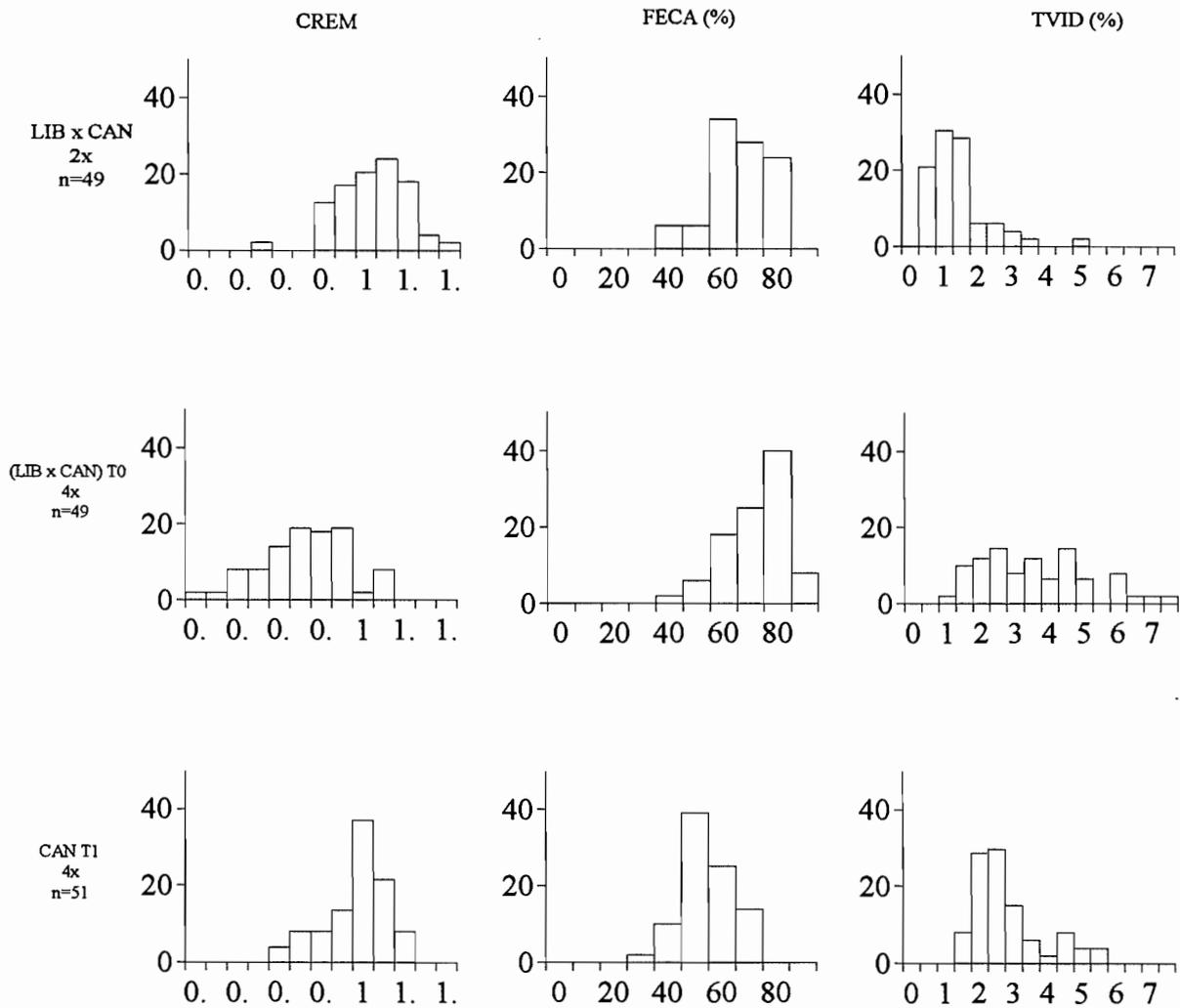


Figure 50: Distributions des paramètres de fertilité femelle chez les hybrides LIB x CAN (2x), tétraploïdes isogéniques (4x) et des descendance entre géniteurs tétraploïdes (T0) de CAN (4x T1)

ont 3. L'irrégularité se retrouve en anaphase I avec dans le meilleur cas 32% de disjonctions équilibrées 22-22 chez les amphiploïdes, contre 30% au minimum chez les espèces.

Les observations sur les figures multivalentes et leurs fréquences dans les CMP laissent supposer que l'augmentation de l'asyndèse chez les amphiploïdes est liée au moment de l'appariement à :

- une compétition entre les quatre chromosomes d'un nombre limité de quadruplets;
- des défauts d'appariement entre chromosomes homéologues lors de la formation de bivalents pour les autres quadruplets.

Contrairement à ce qui a été observé au niveau diploïde, il n'y a pas chez les tétraploïdes de relation entre la régularité méiotique et la viabilité-colorabilité pollinique. Les grains de pollen reconnus viables chez les hybrides et les espèces doivent avoir des garnitures chromosomiques aneuploïdes dans une large majorité. Seule exception, les hybrides *C. eugenioides* x DEW, quasi-stériles aux deux niveaux de ploïdie, pourraient exprimer des stérilités de développement.

C / FERTILITE FEMELLE

Après duplication chromosomique, seuls les hybrides LIB x *C. canephora* avaient des effectifs suffisants pour une étude de la fertilité femelle comme nous l'avons abordée au niveau diploïde, c'est à dire en fécondation libre. Cette étude est présentée ici; elle est suivie par quelques données recueillies sur la combinaison inter-groupes *C. racemosa* x *C. canephora*, combinaison pour laquelle nous disposons d'informations sur la seconde génération tétraploïde (T1).

1) Les amphiploïdes LIB x *C. canephora*

Les variations et distributions des paramètres de fertilité de ces amphiploïdes sont présentées avec celles des diploïdes isogéniques correspondants et de descendances T1 entre géniteurs tétraploïdisés de *C. canephora*, dans le tableau 67 et la figure 5D.

Tableau 68 : Fertilité femelle des amphiploïdes LIB x *C. canephora*, comparaison avec les diploïdes isogéniques et des descendance T1 de *C. canephora*. ACP sur les catégories de fruits. Inertie et contribution relatives des variables sur les axes 1 et 2.

Matériel végétal	Axe 1				Axe 2			
LIB x CAN F1 4x et 2x	Inertie	0,54			0,30			
	B	0,72		E 0,84	C 0,66		D 0,21	
	A	0,32		D 0,73	A 0,46		B 0,13	
				C 0,12				
	CREM	0,74		TVID 0,95	CREM 0,25		FECA 0,95	
							TCAR 0,83	
LIB x CAN F1 4x et T1 CAN	Inertie	0,46			0,38			
	A	0,74		D 0,87	B 0,88		E 0,76	
	C	0,65						
	CREM	0,90		FECA 0,67	FECA 0,32		TVID 0,50	
				TCAR 0,64	TCAR 0,30			
			TVID 0,47					
LIB x CAN F1 4x	Inertie	0,51			0,35			
	B	0,82		D 0,80	C 0,82		D 0,14	
	A	0,25		E 0,67	A 0,47		B 0,12	
					E 0,21			
	CREM	0,88		TVID 0,99	CREM 0,12		FECA 0,99	
						TCAR 0,91		
T1 CAN	Inertie	0,51			0,31			
	A	0,52		E 0,92	C 0,31		B 0,56	
	B	0,32		D 0,77			D 0,11	
	CREM	0,91		TVID 0,97			FECA 0,90	
							TCAR 0,78	

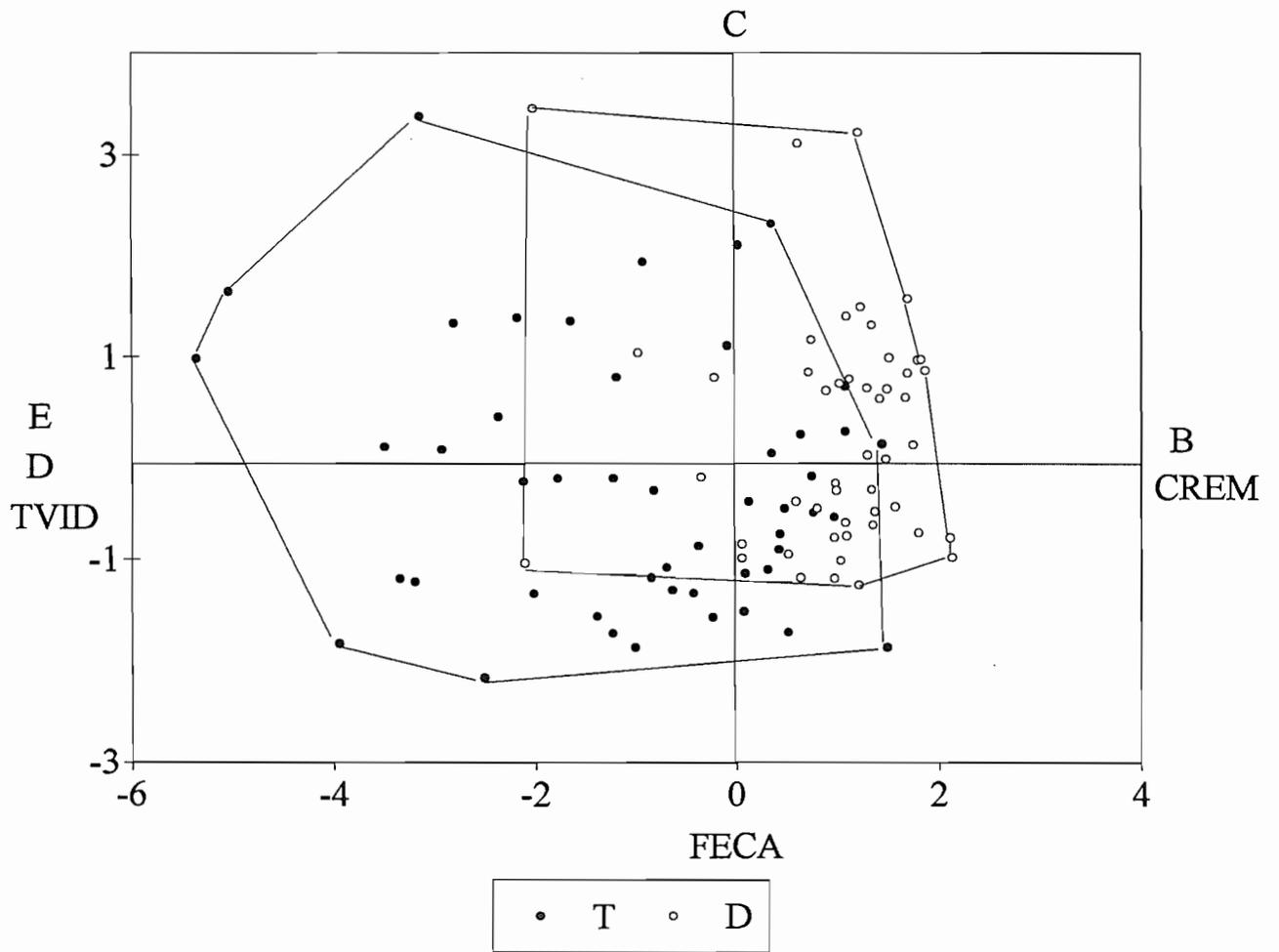


Figure 51: Représentation, sur le plan 1-2 de l'A.C.P., de la fertilité femelle des couples isogéniques di-tétra d'hybrides LIB x CAN

a) Comparaison avec les souches diploïdes isogéniques

Les hybrides tétraploïdisés sont nettement moins fertiles que leurs correspondants diploïdes (CREM moyen de 0,8 contre 1,1).

Les différences portent essentiellement sur les taux de loges vides: la distribution de TVID est beaucoup plus étalée et la moyenne beaucoup plus élevée chez les tétraploïdes (38% contre 17%). Notons que les conditions de pollinisation ou un éventuel manque de vigueur ne semblent pas être à l'origine des fortes valeurs chez les tétraploïdes: les taux de loges vides dans les fruits provenant de croisements contrôlés entre T0 étaient similaires (34%).

Même s'ils sont significativement plus élevés chez les tétraploïdes, les taux de fruits à une écaille restent proches aux deux niveaux de ploïdie (FECA de 77% contre 70%): Nous avons vu que chez les diploïdes, CREM était corrélé avec FECA et TVID; il n'est plus en relation qu'avec TVID chez les tétraploïdes et de manière plus étroite ($r^2 = 0,90$ contre 0,70 pour les correspondants isogéniques). Pour tous ces paramètres on trouve des corrélations entre niveaux de ploïdie, mais les coefficients de détermination ne dépassent pas 16%.

Une confirmation globale de ces résultats et une autre illustration de la diversité entre et à l'intérieur des deux types de matériels, diploïde-tétraploïde isogéniques, sont fournies par une ACP portant sur les cinq catégories de fruits récoltés. On retrouve le schéma "un axe, une forme de stérilité". L'opposition entre les loges vides et le remplissage des fruits apparaît sur le premier axe situant les deux niveaux de ploïdie, les individus se classent selon les fruits à une écaille sur le deuxième axe (tab. 68; fig. 57). Dans ce système d'axes, quelques souches tétraploïdes se regroupent avec les diploïdes et leurs fertilités sont au mieux du même ordre de grandeur que celles des souches correspondantes isogéniques (CREM de 1,1 contre 1,3 pour les mieux placées). En fait un seul individu montre une fertilité plus élevée au niveau tétraploïde (CREM de 0,72 contre 0,53), en liaison avec un taux plus fort de loges vides chez le diploïde (53% contre 37%).

En complément des informations rapportées ci-dessus entre niveaux de ploïdie, il convient de signaler chez les souches tétraploïdes l'absence de corrélation entre FECA et la viabilité pollinique. Une faible relation avait été observée au niveau diploïde chez d'autres individus (r^2 de 0,15).

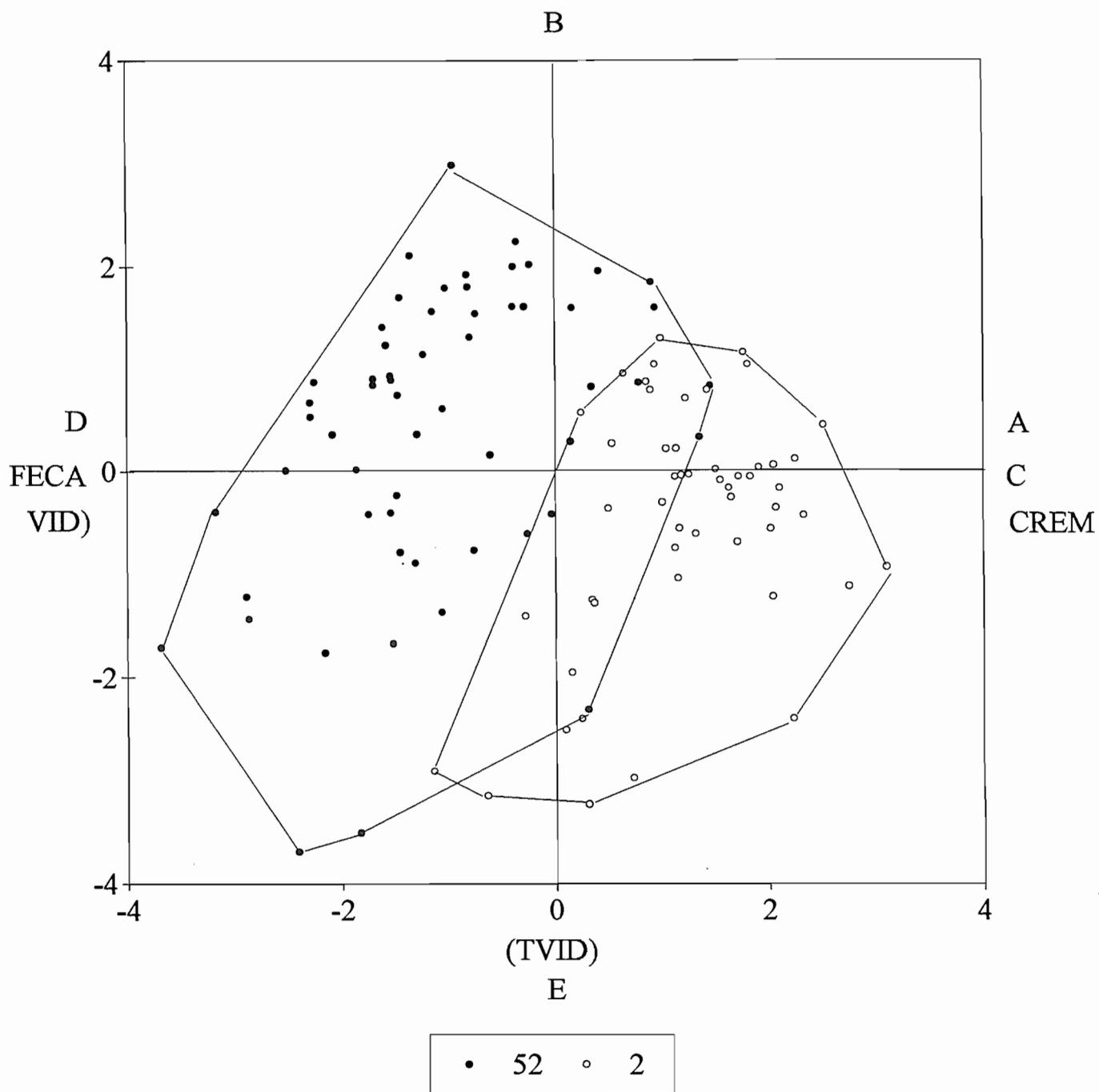


Figure 52: Représentation, sur le plan 1-2 de l'A.C.P., de la fertilité femelle des hybrides allotétraploïdes LIB x CAN et des autotétraploïdes CAN

b) Comparaison avec des descendances tétraploïdes (T1) de *C. canephora*

Comme chez les hybrides, le niveau tétraploïde se caractérise chez *C. canephora* par une moindre fertilité: chez l'espèce les descendances tétraploïdes T1 ont des valeurs de CREM beaucoup plus faibles que celles des diploïdes (1,0 contre 1,4 en moyenne). La baisse tient surtout à TVID (31% contre 8%), les valeurs de FECA étant équivalentes (51% contre 48%), mais avec une distribution beaucoup plus étendue chez les diploïdes.

Les amphiploïdes sont moins fertiles que les autotétraploïdes T1 (CREM de 0,8 contre 1,0). Les différences portent ici surtout sur FECA (77% contre 50%), les valeurs de TVID restant proches (38% contre 31%). Notons qu'on retrouve chez les autotétraploïdes le haut niveau de relation entre CREM et TVID ($r^2=0,85$) et l'absence de liaison avec FECA observés chez les amphiploïdes.

Une ACP sur les cinq catégories de fruits permet une bonne discrimination entre les deux types de plantes selon l'axe 1. Les loges vides interviennent de manière équilibrée sur les deux premiers axes. FECA est surtout lié à l'axe 1 où avec TVID, il s'oppose au remplissage des fruits; les deux formes de stérilité s'opposent sur l'axe 2 (tab. 68, fig. 52).

Notons que dans chacune des ACP portant séparément sur les amphiploïdes et les autotétraploïdes, l'axe 1 est lié aux loges vides, l'axe 2 aux écailles (tab. 68). Par delà les niveaux de ploïdie, on retrouve exprimée l'indépendance entre les deux formes de stérilité.

c) La génération T1

Les tentatives d'hybridations entre hybrides T0 se sont soldés le plus souvent par des échecs: 48 croisements portant sur plus de 11000 fleurs ont donné 181 graines. 47% des graines ont germé. 56 % des plants en pépinière ont été implantés en parcelle de comportement. La faible vigueur aux champs et les nombreuses anomalies apparues dans le développement, nous ont fait abandonner l'essai.

d) Conclusion

Par comparaison avec les hybrides F1 diploïdes, les amphiploïdes T0 LIB x *C. canephora* montrent une baisse importante de la fertilité femelle. Cette baisse semble surtout liée à l'augmentation du taux de loges vides. Dans l'hypothèse où le comportement

méiotique et la viabilité des gamétophytes seraient sensiblement équivalents aux niveaux mâle et femelle, de fortes proportions d'ovules fécondés devraient avoir des garnitures chromosomiques aneuploïdes chez les tétraploïdes. Les taux plus élevés de loges vides pourraient résulter chez eux dans une large mesure des déséquilibres géniques qu'impliquent cette situation.

En définitive tout semble se passer dans la combinaison LIB x *C. canephora* comme si l'aneuploïdie au niveau des individus:

- diploïdes était généralement sanctionnée par des stérilités sous forme d'écailles, les loges vides étant surtout liées aux effets de la disjonction-recombinaison des génomes;
- tétraploïdes était en partie tamponnée par le doublement du nombre de chromosomes, ne se traduisant pas forcément par des écailles, mais que ses effets, venant s'ajouter à ceux de la disjonction-recombinaison des génomes, entraînaient une plus grande dégénérescence des albumens.

Que ce soit au niveau intraspécifique ou interspécifique, le niveau tétraploïde est caractérisé ici par de forts taux de loges vides. Les quelques observations que nous avons pu faire par ailleurs sur les générations T0 des deux espèces abondent dans ce sens, il pourrait donc s'agir d'une caractéristique des matériels tétraploïdisés. Comparés aux tétraploïdes T1 de *C. canephora*, les amphiploïdes montrent une stérilité beaucoup plus marquée au niveau des écailles. L'écart doit, au moins en partie, relever de la différenciation des espèces. Une confirmation par comparaison avec des autotétraploïdes T0 des deux espèces parentes serait ici souhaitable.

Au niveau de la génération diploïde F2, les effets de la disjonction-recombinaison des génomes entraînaient des stérilités de développement et/ou de disjonction chez une très large part des individus; dans la génération tétraploïde T1, il vient s'y superposer des déséquilibres liés à l'aneuploïdie, avec des stérilités de développement chez la plupart des individus.

Des stérilités de développement liées à l'aneuploïdie des gamètes chez les géniteurs des espèces tétraploïdisées, pourraient aussi en partie expliquer les mauvais résultats d'ensemble dans les tentatives directes d'hybridation interspécifique au niveau tétraploïde.

2) Les amphiploïdes *C. racemosa* x *C. canephora*

a) Fertilité femelle de la génération de duplication chromosomique T0

Les données dont nous disposons sur la fertilité de la génération T0 pour la combinaison *C. racemosa* x *C. canephora* concernent les croisements entre trois individus apparentés. Elles résultent de pollinisations manuelles effectuées sans isolement après castration préalable des fleurs. Dans ces conditions, les taux de fructification allaient de 5% à 15%. Mesuré globalement pour les trois arbres sur plus d'une centaine de fruits, le remplissage des fruits était nettement supérieur à l'unité (CREM= 1,16), limité surtout par la présence d'écailles (FECA= 84%), les loges vides étant peu fréquentes (TVID= 8%). Compte tenu des conditions expérimentales, les chiffres liés aux écailles et aux taux de fructification sont difficilement exploitables en tant que tels, mais permettent des comparaisons avec les diploïdes. La rareté des loges vides peut par contre être prise en considération. Les graines ont une constitution normale et sont pourvues d'embryon.

Ces données contrastent avec celles relevées pour les hybrides F1 diploïdes pollinisés par *C. canephora*. Rappelons que chez les diploïdes les valeurs de CREM ne dépassent pas 0,6 du fait des fortes valeurs de FECA et de TVID (respectivement supérieures à 96% et 40%), et les graines sont souvent dépourvues d'embryon (jusqu'à 38%) et/ou atrophiées (jusqu'à 28%).

Selon ces résultats, la duplication chromosomique des hybrides F1 diploïdes *C. racemosa* x *C. canephora* entraîne un début beaucoup plus net de restauration de la fertilité femelle.

b) La génération T1

85% des graines provenant des croisements dirigés entre les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* T0 ont germé. Toutes les plantules ont été repiquées, la plupart eurent un développement homogène, normal et vigoureux, avec une tendance à la flexibilité des tiges. Après sélection sur la vigueur, près d'une centaine d'individus, représentant 80% des plantules de départ, ont été installés en parcelle de comportement. En dehors de deux pieds n'ayant pas ramifié, l'homogénéité d'ensemble s'est maintenue avec des phénotypes analogues à ceux des individus de la génération T0: les ports sont plutôt tabulaires, la ramification secondaire importante, les floraisons abondantes et synchrones.

Les viabilités polliniques d'une cinquantaine d'individus varient entre 25% et 88% (63% en moyenne) avec une distribution normale. Ces valeurs sont comparables à celles relevées pour les individus de la génération T0. Les résultats sont sans commune mesure au niveau femelle: en fécondation libre les hybrides T1 ne fructifient pas, ou ne portent que de très rares fruits.

c) Discussion

Les résultats sur la fertilité femelle des hybrides T0 *C. racemosa* x *C. canephora*, en particulier ceux concernant les faibles taux loges vides, vont à l'encontre de ce qui pouvait être attendu sur la base de la forte irrégularité méiotique trouvée au niveau mâle (3% de disjonctions 22-22 et 11% de montées à 22 chromosomes en anaphase 1, pour le pied le moins irrégulier en métaphase 1). Même en supposant une irrégularité moins forte au niveau femelle, il est difficile d'admettre que dans ces matériels la plupart des zygotes ne sont pas aneuploïdes. Dans l'hypothèse où l'aneuploïdie serait effectivement prépondérante, tout se passe comme si, contrairement à ce que nous avons avancé pour LIB x *C. canephora*, elle était sans effet sur la maturation de l'albumen: les sélections ovulaire et/ou zygotique précoce semblent ici suffisantes pour écarter les combinaisons géniques déséquilibrées ne permettant pas d'assurer cette fonction.

Par comparaison avec LIB x *C. canephora*, les amphiploïdes *C. racemosa* x *C. canephora* ont des délais de maturation des fruits beaucoup plus courts: sept mois contre douze, déterminés à partir d'une même floraison, avant la saison sèche. La différence est encore plus marquée si l'on tient compte de la nouaison des fruits qui intervenait pour les deux types de plantes entre quatre et cinq mois après la floraison. Ces courts délais de fructification sont hérités de *C. racemosa*: la maturation des fruits est acquise au bout de deux mois chez cette espèce, contre neuf mois ou plus pour *C. canephora* et LIB.

A partir de ces éléments, on peut tenter d'expliquer le faible taux de loges vides chez les tétraploïdes de *C. racemosa* x *C. canephora*, en supposant une primauté d'action des gènes de *C. racemosa* qui seraient déréprimés après fécondation plus précocement que ceux de *C. canephora*. Ces gènes, pas nécessairement nombreux et/ou dispersés dans le génome, interviendraient dès les premiers stades de développement des jeunes albumens à l'origine des loges.

Le modèle reposerait essentiellement sur l'existence de ces gènes au niveau des parties mâle et femelle venant à fusionner. Si tout le génome de *C. racemosa* n'est pas forcément

présent chez chacune d'elle, le fait que les phénotypes dans les générations T0 et T1 sont très proches, penche en faveur d'un modèle où chacun des chromosomes des deux espèces est au moins présent en un exemplaire. On serait en quelque sorte par ce biais ramené à un mode de fonctionnement à dominante intraspécifique de type diploïde, les effets de la disjonction-recombinaison des génomes se trouvant par ailleurs atténués, voire masqués, par le manque de synchronisme. Les zygotes ne renfermant pas les gènes appropriés ne pourraient pas développer de jeune albumen, ou beaucoup plus tard, ce qui entraînerait dans la plupart des cas leur stérilité, les tissus ayant perdu leur capacité à se développer, ou étant bloqués par l'endocarpe devenu scléreux.

Le modèle serait compatible avec le comportement des hybrides diploïdes pollinisés par *C. canephora*. La primauté d'action des gènes de *C. racemosa* pourrait être à l'origine de la contre-sélection mise en évidence dans les descendances R1, entraînant une augmentation des écailles. Les loges vides à ce niveau devraient être considérées comme relevant des effets de la disjonction-recombinaison des génomes pour des gènes autres que ceux impliqués dans la fertilité zygotique précoce. On observe de l'ordre de 50% de loges vides chez les diploïdes. Dans l'absolu, cette proportion pourrait signifier la prépondérance d'un chromosome supplémentaire responsable de fonctions intervenant dans la maturation de l'albumen; le fait qu'un tiers à la moitié des "loges vides" renferme des ébauches de graines, pourrait par ailleurs être révélateur d'une recombinaison entre homéologues par crossing-over. L'étude des individus issus de telles graines, pour moitié pourvues d'embryon, apporterait sans doute des éléments de réponse.

d) Conclusion

Par rapport aux hybrides F1 diploïdes, les amphiploïdes *C. racemosa* x *C. canephora* montrent un début de restauration de la fertilité, se traduisant surtout par une diminution du taux de loges vides. Contrairement à ce qui a été observé chez les amphiploïdes avec LIB x *C. canephora*, l'aneuploïdie des zygotes ne semble pas ici entraîner la dégénérescence des albumens. Un modèle faisant intervenir des différences de précocité dans l'expression des gènes des deux espèces parentes peut être envisagé pour expliquer ce comportement.

Tout pourrait se passer dans la combinaison *C. racemosa* x *C. canephora* en supposant la primauté d'action des gènes de *C. racemosa*. Cela se traduirait au niveau des individus:

- diploïdes, par une sélection sur un petit nombre de chromosomes de cette espèce pour avoir des jeunes albumens, leur maturation nécessitant la présence d'un autre chromosome de *C. racemosa*;
- tétraploïdes, par un mode de fonctionnement de type intraspécifique diploïde s'équilibrant autour du génome de *C. racemosa*, chaque chromosome de cette espèce étant présent en au moins un exemplaire chez les zygotes; la maturation des albumens serait de ce fait acquise pratiquement dans tous les cas, les gènes de *C. canephora* déréprimés plus tardivement étant neutres ou inopérants aux étapes critiques.

Les hybrides T1 ont des viabilités polliniques de niveau comparable à celles de la génération T0. Ils ne fructifient pas en condition d'interpollinisation. Le défaut de fructification des T1, supposé comparativement au niveau potentiel de fertilité mâle, outre les effets d'un second cycle de disjonction-recombinaison, pourrait être en rapport avec l'absence générale de relation "régularité méiotique-viabilité pollinique" chez les tétraploïdes (la fertilité mâle serait très largement surestimée), et la parenté des hybrides T0 avec des problèmes d'auto-incompatibilité chez les T1.

D) CONCLUSION

La duplication chromosomique des hybrides F1 diploïdes par traitement à la colchicine ne pose pas de difficulté particulière.

Que les hybrides F1 soient issus de croisements intra-groupe ou inter-groupes, par comparaison avec les diploïdes, les amphiploïdes montrent une restauration généralement importante de la viabilité-colorabilité pollinique: les valeurs de VP sont dans l'ensemble supérieures à 50%, de niveau comparable à celles observées chez les tétraploïdes d'espèce. Seuls les représentants de la combinaison *C. eugenioides* x DEW, quasi stériles au deux niveaux de ploïdie, s'écartent de ce schéma.

Par rapport aux autotétraploïdes, les amphiploïdes ont un comportement méiotique plus irrégulier caractérisé par des configurations chromosomiques impaires plus nombreuses en métaphase 1, et par des fréquences moins élevées de disjonctions équilibrées 22-22 en anaphase 1. Outre les configurations impaires, les autotétraploïdes se distinguent en métaphase 1 par un plus grand nombre d'associations quadrivalentes retrouvé seulement chez les hybrides *C. eugenioides* x DEW. Les observations sur les figures multivalentes et leurs fréquences dans

les CMP chez les amphiploïdes semblent s'opposer à l'idée d'un appariement préférentiel entre chromosomes de la même espèce.

Il n'y a pas au niveau tétraploïde, aussi bien chez les espèces que chez les hybrides, de relation entre la régularité méiotique et la viabilité-colorabilité pollinique. Les grains de pollen reconnu viables renferment le plus souvent des garnitures chromosomiques aneuploïdes. Des huit combinaisons étudiées, seuls les hybrides *C. eugenioides* x DEW pourraient exprimer des stérilités de développement.

La fertilité femelle a été étudiée dans deux combinaisons hybrides, LIB x *C. canephora* et *C. racemosa* x *C. canephora*, qui se sont avérées avoir des comportements différents. Par comparaison avec les diploïdes:

- les amphiploïdes LIB x *C. canephora* sont moins fertiles avec davantage de loges vides, en liaison avec la superposition au niveau tétraploïde des effets de la disjonction-recombinaison des génomes (prédominant au niveau diploïde) et de l'aneuploïdie;
- les amphiploïdes *C. racemosa* x *C. canephora* sont plus fertiles avec une forte diminution des loges vides que nous attribuons à une précocité d'action des gènes de *C. racemosa*, précocité qui lierait la fertilité à des équilibres intraspécifiques diploïdes autour du génome de cette espèce.

Les générations T1 des deux combinaisons sont stériles. LIB x *C. canephora* exprime des stérilités de développement. Chez *C. racemosa* x *C. canephora*, malgré des viabilité-colorabilités polliniques élevées, l'absence de fructifications pourrait être liée à des stérilités de disjonction (effets d'un second cycle de disjonction-recombinaison) et à des problèmes d'auto-incompatibilité.

SEPTIEME PARTIE : DISCUSSION - CONCLUSION

Le concept biologique de l'espèce repose sur l'étude des populations dans leurs zones de sympatrie et l'étude des caractéristiques biologiques (mécanismes d'isolement) qui permettent leur coexistence. Lorsque les populations ne sont pas en contact, le statut d'espèces reproductivement isolées ne peut être émis que par inférence (Mayr, 1974, 1992). L'étude des barrières reproductives internes, basée sur l'hybridation artificielle, n'aborde qu'un aspect de l'isolement. Elle permet de définir des catégories biosystématiques et de résumer ainsi les relations de fertilité dans un groupe de plantes. Plusieurs hiérarchies s'appuyant sur les possibilités d'échanges géniques entre catégories ont été proposées (Clausen et Coll., 1945 ; Harlan et de Wet, 1971 ; Pernès et Lourd, 1984). Nous reprenons ici celle de Pernès et Lourd (1984) qui repose sur le concept de complexe d'espèces. La notion générale de barrière reproductrice, constat d'échec, n'est conservée que pour les relations entre plantes appartenant à des complexes différents. Chez les autres, elle est globalement remplacée par la notion de contrôle des flux de gènes représentant les mécanismes qui limitent l'hybridation entre plantes appartenant à des compartiments différents d'un même complexe.

La classification botanique des caféiers du sous-genre *Coffea* repose sur les travaux de Chevalier (1940, 1942, 1947). Les espèces sont partagées en sections en rapport avec leur origine géographique : la section *Mascarocoffea* pour la région malgache est opposée aux caféiers africains considérés globalement, section *Eucoffea* (1940, 1947), ou scindés en deux sections distinctes *Eucoffea*, d'Afrique occidentale et centrale, et *Mozambicoffea*, d'Afrique de l'Est (1942). Les informations biosystématiques sur l'un et l'autre des ensembles africain (Carvalho et Monaco, 1968) et malgache (Charrier, 1978) concernent surtout la réussite des croisements interspécifiques. Les observations cytogénétiques sur les hybrides sont limitées à quelques combinaisons particulières impliquant généralement l'une ou l'autre des deux espèces cultivées *C. canephora* et *C. arabica*. (Charrier, 1978, pour une revue).

Dans le présent mémoire nous venons d'exposer nos résultats, pour la plupart originaux, sur les hybrides interspécifiques de caféiers africains diploïdes. Ils ont été obtenus dans des conditions particulières, celles de la Côte-d'Ivoire, et à partir d'un nombre souvent limité de géniteurs. Pour les combinaisons hybrides peu fertiles, s'agissant de résultats

originaux, ils seraient à confirmer à partir de géniteurs plus diversifiés et si possible dans d'autres conditions de milieu. Les inférences globales développées ici reposent sur ce que nous considérons comme l'optimum des observations dans nos conditions expérimentales. Les études ont surtout concerné la fertilité et les comportements méiotiques des hybrides F1 et, dans une moindre mesure, des amphiploïdes. La viabilité et la fertilité des secondes générations hybrides ont été abordées dans des combinaisons avec *C. canephora*. La plupart des éléments permettant d'établir une classification biosystématique de ces caféiers sont ainsi rassemblés.

Comme Charrier (1978) l'avait fait pour les *Mascarocoffea* à Madagascar, nous nous sommes intéressé en Côte-d'Ivoire aux relations des caféiers africains diploïdes avec les autres groupes de caféiers. Nos données cytogénétiques concernant les relations avec une espèce de *Mascarocoffea* et avec l'espèce tétraploïde *C. arabica*, seront brièvement exposées. Jointes aux résultats précédents, elles permettront une relecture globale des conceptions sur le complexe des caféiers.

L'utilisation pratique de nos résultats sera abordée par la définition du pool génétique de l'espèce cultivée *C. canephora* et les moyens de l'exploiter aux travers des informations déjà acquises sur le comportement des hybrides F1 et lors des tentatives de restauration de la fertilité. Ce sera l'occasion de présenter des orientations de recherche à but finalisé conjuguant l'étude des limites de la recombinaison des espèces et l'amélioration des caféiers de basse altitude.

1 / LES CONTROLES INTERNES DE FLUX DE GENES ENTRE CAFEIERS DIPLOIDES AFRICAINS

Le concept de complexe d'espèces s'appuie sur l'échange naturel de gènes, mais il englobe aussi les plantes ayant pu être rapprochées par l'homme. Comme Cramer (1957) et Charrier (1978), nous avons constaté que des hybrides interspécifiques naturels peuvent être trouvés dans les descendances en fécondation libre d'espèces juxtaposées en collection. Dans un tel contexte, l'hybridation est favorisée par l'isolement intraspécifique des individus et les chevauchements de floraisons comme nous avons pu l'observer au niveau de *C. humilis*, *C. kapakata*, *C. racemosa*, *C. sessiliflora* ou *C. stenophylla*. L'hybridation artificielle ne fait qu'orienter et augmenter les chances de réussite.

L'étude des relations entre espèces de caféiers par hybridation artificielle révèle plusieurs niveaux de contrôles internes des flux de gènes. Ces niveaux s'accordent avec ceux

mis généralement en évidence dans des études similaires chez les autres végétaux (Stebbins, 1950, 1958 ; Grant, 1981). Ils sont en relation avec les hypothèses de travail présentées dans l'introduction et qui concernent : l'obtention des hybrides interspécifiques F1, leur fertilité, la recherche des causes de stérilité partielle, le comportement des hybrides de seconde génération et la fertilité des amphiploïdes.

A) LES CONTROLES LIES A L'OBTENTION DES HYBRIDES F1

Les contrôles à ce niveau relèvent généralement de problèmes d'incompatibilité au sens large prévenant la fécondation, incompatibilité prézygotique, ou s'exprimant plus ou moins tardivement après qu'elle ait eu lieu, incompatibilité génomique entraînant l'inviabilité des zygotes ou la faiblesse des hybrides. Compte tenu des résultats déjà obtenus, 48 combinaisons interspécifiques réalisées sur les 66 possibles entre les douze espèces, il n'y a pas d'obstacle majeur à l'hybridation. Tous les types d'hybrides F1 semblent a priori réalisables, au moins dans un des sens de croisement.

La réussite des croisements n'a pas fait l'objet d'études particulières. Les résultats suggèrent :

- des incompatibilités de nature prézygotique et/ou post zygotique précoce (DEW) ;
- des incompatibilités pouvant provenir d'un manque de synchronisme lors de la formation de l'albumen dans les croisements entre des espèces parent-femelles à fructification plus ou moins tardives et celles à fructification rapide, *C. racemosa* et *C. sessiliflora*, parent-mâles ;
- des incompatibilités entre l'embryon et les tissus environnants (*C. eugenioides* parent-femelle croisée par *C. canephora* et *C. congensis*) ;
- une incompatibilité des génomes s'exprimant au niveau du développement (*C. kapakata* x *C. sp X*) ou, d'une manière plus générale, leur mauvaise aptitude à fonctionner ensembles avec des défauts de vigueur au stade jeune (*C. racemosa* x *C. canephora*, par exemple) ;

B) LES CONTROLES LIES A LA FERTILITE DES HYBRIDES

Les stérilités totales ou partielles observées chez les hybrides peuvent être classées en fonction du stade de développement où elles interviennent, stérilités diplontique (au niveau du sporophyte) et haplontique (au niveau des gamétophytes et des gamètes), et des facteurs qui les contrôlent (stérilités génique, chromosomique et cytoplasmique). Des combinaisons variées

de stades et de facteurs peuvent être rencontrées. Remarquons que Stebbins (1977, p. 211) suggère d'utiliser les termes de stérilité de développement (plutôt que génique) et de stérilité de disjonction (plutôt que chromosomique).

Chez les hybrides de caféiers, les stérilités partielles sont pour la plupart de type chromosomique haplontique. Les contrôles reposent sur la plus ou moins grande homologie des chromosomes et sur la présence ou non de différences de structure entre génomes. Une faible homologie peut se traduire par des défauts d'appariement entraînant des disjonctions chromosomiques déséquilibrées et, à l'issue de la méiose, la stérilité des gamétophytes. La fertilité mâle, estimée par la colorabilité du pollen, est surtout liée à la régularité méiotique, avec pour modèle de base les hybrides LIB x *C. canephora* chez lesquels la viabilité des gamétophytes renfermant une garniture chromosomique euploïde semble acquise. Par rapport à ce modèle, des fertilités au moins inférieures de moitié chez les hybrides entre espèces éloignées suggèrent des différences de structures entre génomes influant à ce niveau. Ainsi, la présence d'une configuration multivalente dans les cellules mères du pollen chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides* laisse supposer, au moins entre ces deux espèces, une différence de structure faisant intervenir une translocation réciproque.

S'écartant du schéma ci-dessus, un cas probant de stérilité diplontique génique pourrait être trouvé chez les hybrides *C. kapakata* x *C. salvatrix* dépourvus d'inflorescences, mais ils relèvent d'une seule descendance. Un cas s'apparentant à une stérilité haplontique cytoplasmique s'observe chez les hybrides *C. eugenioides* x DEW. Ils présentent des atrophies florales et sont quasi stériles aux niveaux diploïde et tétraploïde, alors que la duplication chromosomique d'hybrides au comportement méiotique assez similaire tels *C. eugenioides* x *C. canephora* entraîne le plus souvent une restauration importante de la fertilité mâle. Ici aussi les résultats sont à confirmer sur des effectifs plus élevés.

Au niveau femelle, deux formes de stérilité apparaissent indépendantes dans les analyses. Elles se traduisent par la présence d'écailles et de loges vides dans les fruits. Seule la stérilité liée aux écailles est en relation avec la viabilité pollinique, suggérant l'influence de stérilités gamétiques auxquelles doivent venir se joindre des stérilités de type zygotique précoce. Les loges vides relèvent de stérilités zygotiques tardives. D'une manière générale, la baisse de fertilité entre les espèces et leur hybrides est pour une large part imputable à des stérilités de nature gamétique.

C) LES CONTROLES LIES A LA DEPRESSION HYBRIDE ET AUX PHENOMENES DE SELECTION EN SECONDE GENERATION

La dépression hybride en seconde génération qui se traduit par l'inviabilité, la faiblesse ou la stérilité de proportions variées d'individus, tient à la disjonction-recombinaison des génomes au cours du déroulement de la méiose de la F1. Les contrôles sont mis en évidence à chaque nouvelle étape du développement des individus, lorsque des fonctions différentes de celles impliquées dans la fertilité des gamétophytes et des gamètes de la F1 viennent à être testées. Chez les caféiers, la dépression hybride s'est révélée importante chez tous les types d'hybrides où nous l'avons étudiée. Elle semble intervenir indifféremment au niveau diploïde et chez les amphiploïdes. Les combinaisons hybrides F1 fertiles restent toutefois à analyser pour cet aspect.

D'une manière générale, en dehors de l'expression des différences de structure globale entre génomes que traduit la dépression hybride, l'étude des secondes générations permet de mettre en évidence des phénomènes de sélection gamétique ou zygotique, comme nous l'avons observé chez les hybrides *C. racemosa* x *C. canephora*. Elle introduit une autre catégorie de contrôle des flux de gènes ayant trait aux limites de la recombinaison entre espèces.

2 / LA STRUCTURE DES CAFEIERS DIPLOIDES AFRICAINS

Par rapport à la diversité connue des caféiers africains, les douze espèces que nous avons utilisées dans nos croisements constituent une bonne représentation des caféiers d'Afrique occidentale et orientale de faible altitude. La représentation est moins bonne pour l'Afrique orientale d'altitude, limitée à une seule espèce, et pour l'Afrique centrale puisqu'elle ne comprend pas les caféiers, souvent non identifiés, collectés au Cameroun et au Gabon. Néanmoins, la représentation globale semble suffisante pour savoir si les caféiers africains diploïdes constituent ou non un ensemble homogène. Cette hypothèse sera envisagée sous l'angle des relations génomiques entre espèces et de la fertilité des hybrides.

A) LES RELATIONS GENOMIQUES ET LA FERTILITE

D'après Kimber et Yen (1990), l'analyse génomique requière la présence d'au moins trois génomes pour que des appariements préférentiels puissent avoir lieu. D'une manière générale, Jauhar (1990) admet que les parentés génomiques peuvent être estimées en première

approximation chez les hybrides diploïdes à partir de la fréquence moyenne de liaison par bras de chromosome (paramètre $c = flpc/2$), observée en métaphase 1, en relation avec d'autres méthodes faisant intervenir la fertilité des hybrides et l'analyse des amphiploïdes.

Chez les espèces de caféiers les valeurs de c varient généralement entre 0,65 et 0,87. Chez les hybrides interspécifiques diploïdes, les valeurs les plus élevées sont observées chez *C. eugenoides* x *C. sp. X*, 0,67 à 0,80. Elles tombent rarement en dessous de 0,50 chez les autres combinaisons avec des amplitudes de variation de 0,42 à 0,63 pour celles ayant les valeurs les plus faibles : *C. canephora* croisé par *C. racemosa*, *C. sessiliflora* et *C. sp. X*.

Les données rassemblées sur les amphiploïdes sont trop peu nombreuses pour être analysées selon le modèle d'appariement de Chapman et Kimber (1992). Elles sont suffisantes pour mettre en évidence un niveau élevé d'appariement entre chromosomes homéologues, avec au moins deux configurations multivalentes par cellule mère. Les combinaisons amphiploïdes ayant le moins de multivalents sont aussi celles avec les valeurs de c les plus faibles au niveau diploïde ; elles sont en continuité avec les autres hybrides pour les deux paramètres. Globalement, nous avons donc des arguments en faveur d'une réelle parenté entre les génomes des caféiers africains. Comme la plupart des hybrides diploïdes montrent des cellules avec un appariement régulier de onze bivalents, on peut en déduire le rattachement des espèces à un même génome.

Malgré la parenté des génomes, la fertilité au niveau diploïde met en évidence des discontinuités se traduisant par des viabilités polliniques faibles, moyennes ou élevées selon les types d'hybrides. Les différences nous l'avons vu sont directement liées au niveau de régularité méiotique, avec la superposition éventuelle de différences de structure entre génomes qui entraînent une plus grande stérilité du pollen.

La viabilité des gamétophytes mâles ayant un nombre euploïde de chromosomes comme chez les hybrides LIB x *C. canephora* pourrait tenir à une absence de différence entre génomes pour ce caractère ; elle pourrait s'expliquer aussi par des différences globalement interchangeables portées par un nombre limité de chromosomes homéologues peu sujets à recombinaison. Les niveaux de viabilité pollinique dans l'ensemble conservés en seconde génération chez ces mêmes hybrides ne s'opposent pas à ces idées. Pour toutes les combinaisons hybrides moyennement fertiles, les parentés génomiques des parents semblent donc bien acquises.

Il pourrait en aller autrement pour les combinaisons proches de la stérilité et qui expriment pour la fertilité des différences de structure entre génomes. L'exemple des hybrides

C. racemosa x *C. canephora*, chez lesquels la différence de structure va de pair avec des phénomènes de sélection mis en évidence au niveau morphologique dans la seconde génération, montre bien qu'on est en présence d'une discontinuité. Comme jusqu'à présent nous n'avons pas trouvé de combinaisons interspécifiques complètement stériles, cette discontinuité pourrait cependant être interprétée comme une ligne de différenciation particulière au sein du génome de base.

B) EBAUCHE D'UNE CLASSIFICATION BIOSYSTEMATIQUE DES CAFEIERS AFRICAINS DIPLOIDES

Nos données, pour la plupart originales, sur la fertilité et le comportement méiotique des hybrides interspécifiques se prêtent à des regroupements entre les espèces parentes. Trois groupes d'espèces en rapport avec leur l'origine géographique sont mis en évidence d'après la fertilité des hybrides F1 :

- le groupe de l'Ouest constitué par les espèces d'Afrique occidentale et centrale, *C. canephora*, *C. congensis*, *C. humilis*, *C. liberica* et *C. stenophylla*, auxquelles s'ajoute *C. kapakata* spontanée en Angola;
- le groupe du Centre Est constitué par l'espèce d'altitude *C. eugenioides* spontanée sur la dorsale est-africaine ;
- le groupe de l'Est et du Sud-Est constitué par les espèces de basse et moyenne altitude de la façade est-africaine, *C. sessiliflora*, *C. racemosa*, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* ;

Selon les mêmes critères, le taxon non identifié *C. sp. X* d'origine inconnue qui n'a été étudié qu'au travers des hybrides avec *C. canephora* et *C. eugenioides* pourrait préfigurer un quatrième groupe.

Hors facteurs de stérilité d'origine parentale, la viabilité pollinique des hybrides intra-groupe de l'Ouest est surtout liée à la régularité de leur comportement méiotique. Ce semble aussi être le cas pour les hybrides intra-groupe fertiles de l'Est, en particulier *C. sessiliflora* x *C. racemosa* (Parot, 1984) ; les premières observations méiotiques sur les hybrides *C. sessiliflora* x *C. pseudozanguebariae*, moyennement fertiles, vont dans ce sens (Anthony, 1992). Par contre, toutes les analyses effectuées chez les hybrides inter-groupes entre les espèces de l'Ouest et les deux groupes d'Afrique de l'Est mettent en évidence une

Tableau 69 : Associations chromosomiques en métaphase I et viabilités polliniques chez les hybrides F1 entre caféiers diploïdes africains (revue).

Hybrides interspécifiques	Nb de pieds	Univalents I	Bivalents II	CMP 11 II %	VP %	Sources
<i>C. canephora</i> x <i>C. congensis</i>	4	0,04-0,74	10,63-10,98	-	élevée	Leliveld, 1940
	4	0,20-0,52	10,74-10,90	74-90	89-93	Charrier, 1978
<i>C. liberica</i> x <i>C. dewevrei</i>	-	méiose normale		-	élevée	Rhoades (2)
<i>C. canephora</i> x <i>C. dewevrei</i>	1	1,44	10,28	-	moyen	Leliveld, 1940 (1)
<i>C. canephora</i> x DEW	2	1,16-1,20	10,40-10,42	50-58	64	Louarn (inédit)
<i>C. canephora</i> x <i>C. liberica</i>	6	0,30-1,40	9,93-10,66	-	39	Chinnapa, 1970
<i>C. canephora</i> x <i>C. eugenioides</i>	6	1,30-2,22	9,89-10,35	23-44	43	Louarn, 1976
<i>C. liberica</i> x <i>C. eugenioides</i>	-	souvent 2I		-	-	Vishveshwara, 1963
<i>C. liberica</i> x <i>C. eugenioides</i>	2	1,28-1,64	10,18-10,36	42-48	35	Louarn (inédit)
<i>C. canephora</i> x <i>C. kapakata</i>	1	1,50	10,25	-	moyen	Leliveld, 1940 (1)

(1) cité par Sybenga (1960).

(2) cité par Carvalho et Monaco (1968).

différenciation faisant intervenir des différences de structure entre génomes. C'est le cas aussi pour les hybrides "inter-groupes" *C. eugenioides* x *C. sp. X*.

Le groupe de l'Ouest

Dans le groupe de l'Ouest, seuls les hybrides F1 *C. canephora* x *C. congensis* expriment un niveau de fertilité et des comportements méiotiques semblables à ceux des espèces parentes. Les deux espèces sont proches au plan morphologique, elles pourraient exprimer des différences écotypiques. Yapo et Coll. (1989) ont étudiés la vigueur et la productivité des secondes générations, F2 et R1 après rétrocroisement par *C. canephora*. Elles sont à compléter par des études sur la fertilité.

Les autres hybrides intra-groupe de l'Ouest montrent globalement un comportement homogène, caractérisé par des niveaux moyens de régularité méiotique et de fertilité. Cette homogénéité contraste avec la forte hétérogénéité relevée dans la réussite des croisements. *C. kapakata* se rattache au groupe du fait de son affinité avec *C. canephora*. Ce rattachement semble confirmé par les premières observations sur la viabilité pollinique des hybrides *C. kapakata* x DEW. La dépression hybride des secondes générations, étudiée chez LIB x *C. canephora* et constatée dans diverses autres combinaisons, confirme la différenciation entre les espèces parentes.

En marge des relations interspécifiques dans le groupe, nous remarquerons le mauvais comportement des hybrides intraspécifiques entre les deux taxons LIB et DEW de *C. liberica*. Relativement difficiles à réaliser dans les deux sens de croisement, ils ont des viabilités polliniques de niveau moyen, du même ordre de grandeur que par exemple les hybrides *C. liberica* x *C. stenophylla*. La stérilité femelle liée aux écailles est similaire chez eux à celle des hybrides LIB x *C. canephora*. En définitive, ils ne se distinguent des combinaisons interspécifiques que par de très faibles taux de loges vides. Ces résultats pourraient être la marque d'une différenciation au sein de *C. liberica*, représentée par deux taxons pratiquement situés aux deux extrémités de l'aire de répartition. Ils sont à confirmer par de nouveaux croisements et par l'étude des secondes générations hybrides.

Certaines des combinaisons étudiées ici avaient précédemment fait l'objet d'études cytogénétiques : les hybrides de *C. canephora* croisé par *C. congensis*, *C. liberica* et *C. kapakata* (tab. 69). Les résultats, rapportés par Leliveld (1940, cité par Sybenga, 1960), Chinnappa (1970), Charrier (1978) et Louarn (inédit, Madagascar), s'accordent bien avec nos observations de Côte-d'Ivoire. Soulignons en particulier la concordance avec les résultats de

Leliveld sur les hybrides *C. canephora* x *C. kapakata*, résultats basés sur des introductions de matériels spontanés de *C. kapakata* à Java, alors que nous avons disposé pour cette espèce de matériels résultant d'échanges par graines entre stations de recherche. Notons encore la cohérence de nos résultats avec les travaux de Bouharmont (1959, 1963) qui n'observe pas de différences pour les caryotypes des espèces étudiées ici.

Le groupe de l'Est et du Sud-Est

Dans ce groupe, deux combinaisons hybrides, *C. sessiliflora* x *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae* x *C. salvatrix*, ont des niveaux de fertilité semblables à ceux des espèces. L'étude des descendance de seconde génération reste à faire, afin de déterminer dans quelle mesure les différences morphologiques très marquées entre les espèces parentes se traduisent par une différenciation génétique. Les deux sous-groupes d'affinité que représentent ces combinaisons hybrides, font ressortir des caractéristiques phéno-physiologiques distinctes pour :

- les espèces *C. sessiliflora* et *C. racemosa* caractérisées par la précocité des floraisons (sixième jour après le déclenchement), la rapidité des fructifications (de l'ordre de deux mois), des teneurs relativement élevées en caféine (respectivement 0,6% et 1% de la matière sèche) ;
- les espèces *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* caractérisées par des floraisons plus tardives (huitième jour surtout), des délais de fructification plus longs (de l'ordre de trois mois), des traces ou de faibles teneurs en caféine (0,02% et 0,2%).

Sur la base des relations entre *C. pseudozanguebariae* et les espèces à fructification rapide, les deux sous-groupes se distinguent par la réussite des croisements et par le niveau de fertilité moyen à faible des hybrides F1. La nature de la différenciation entre les deux sous-groupes reste à préciser.

Des combinaisons inter-groupes entre des caféiers de l'Ouest et au moins un représentant de chacun des deux sous-groupes de l'Est montrent, malgré la différence de structure entre génomes, des fertilités suffisantes pour assurer des descendance nombreuses en seconde génération. La dépression hybride est importante d'après l'étude des hybrides *C. racemosa* x *C. canephora* rétrocroisés par *C. canephora* ou l'observation des F2 pléthoriques de *C. pseudozanguebariae* x DEW. Nous avons là des arguments en faveur de

l'appartenance des deux groupes de plantes à un même génome et la confirmation de la différenciation inter-groupes.

C. eugenioides

L'espèce *C. eugenioides* est assimilée à un groupe défini par ses relations avec les autres caféiers. Elle pose plusieurs problèmes :

- est ce que la différenciation entre *C. eugenioides* et les caféiers du groupe de l'Est et du Sud-Est fait, elle aussi, intervenir des différences de structure entre génomes ?
- est ce que le haut niveau d'appariement chromosomique chez les hybrides F1 avec *C. sp. X*, espèce autofertile, implique une origine géographique proche et/ou résulte d'une analogie des rythmes évolutifs ?
- en dehors de la combinaison hybride *C. eugenioides* x *C. sp. X* qui donne des fructifications appréciables en fécondation libre, toutes les autres sont quasi-stériles, même dans des environnements où sont représentées les espèces parentes. Ceci laisse planer un doute quant à l'appartenance de *C. eugenioides* au même génome que les caféiers de l'Est et de l'Ouest ;
- à Madagascar, les hybrides d'une origine imprécise de *C. eugenioides* avec *C. canephora* et *C. liberica* (Louarn, 1976 et non publié), étaient moyennement fertiles et n'exprimaient pas de différence de structure entre génomes (tab. 69). La différenciation intraspécifique importante que suggère cette hétérogénéité de comportement, est-elle limitée à l'espèce ou préfigure-t-elle une ligne de différenciation par exemple vers les autres caféiers d'altitude de la zone ? Que cette idée soit confirmée ou non sur des hybrides entre les deux origines, il n'en reste pas moins que l'origine en collection à Madagascar se rattache au groupe de l'Ouest.

3 / LES RELATIONS AVEC LES AUTRES CAFEIERS ET LA STRUCTURE DU SOUS-GENRE *COFFEA*

Outre les espèces 2x dont nous avons abondamment traité, le sous-genre *Coffea* est aussi représenté sur le continent africain par l'espèce tétraploïde *C. arabica* ($2n = 44$

Tableau 70 : Associations chromosomiques en métaphase I et viabilités polliniques des hybrides F1 avec des *Mascarocoffea*.

Hybrides interspécifiques	Nb de pieds	Univalents I	Bivalents II	Multivalents III et IV	CMP 11 II %	VP %	Sources
<i>C. perrieri</i>							
x <i>C. pseudozanguebariae</i>	2	3,22-3,32	9,34-9,44	-	12-14	x-13	Louarn (inédit)
x <i>C. salvatrix</i>	5	0,44-3,26	9,37-10,78	-	10-78	7-35*	
x <i>C. racemosa</i>	2	0,72-1,12	10,44-10,64	-	56-70	5-24	
x <i>C. eugenioides</i>	1	2,94	9,34	0,10	20	1	
x <i>C. kapakata</i>	3	3,20-3,40	9,30-9,40	-	7-23	6-8*	
x <i>C. liberica</i>	1	5,13	8,43	-	7	< 1	
<i>C. perrieri</i> (x <i>Mascarocoffea</i>)							Charrier, 1978
x <i>C. resinosa</i>	2	0,12-0,20	10,90-10,94	-	-	82-91	
x <i>C. sp A311</i>	1	0,20	10,90	-	-	91	
<i>Mascarocoffea</i>							Charrier, 1978
x <i>C. canephora</i>	8	3,20-6,45	9,40-7,78	-	0-8	0-8	

* graines de pollen sous colorées

chromosomes), à autogamie prépondérante, spontanée en altitude dans la zone Sud-Ouest Ethiopie, Sud Soudan et Nord Kenya. L'origine et la nature de cette espèce ne sont pas encore élucidées. Dans les îles de la région malgache, le sous-genre est représenté par une cinquantaine de taxons de la section *Mascarocoffea* regroupés en huit sous-sections par Chevalier (1947). La partition géographique entre les caféiers africains et malgaches s'accompagnait d'un clivage pour les teneurs importantes en caféine chez les caféiers africains, nulles ou à l'état de trace chez les *Mascarocoffea*. Ce schéma est remis en cause par les récentes découvertes de la quasi absence de caféine chez l'espèce africaine *C. pseudozanguebariae* (Hamon et Coll., 1984) et de la présence de caféine chez quelques espèces malgaches (Clifford et Coll., 1991 ; Rakotomalala et Coll., 1992).

Nos résultats cytogénétiques (à publier) sur les relations entre les caféiers diploïdes africains croisés avec *C. arabica* et une espèce de *Mascarocoffea*, *C. perrieri*, amènent quelques éclaircissements sur la structure du sous-genre *Coffea*. Jointes aux résultats présentés dans ce mémoire, ils permettent de reconsidérer les conceptions systématiques de Chevalier (1947) et de bien cerner la compartimentation du complexe multispécifique des caféiers.

A) LES RELATIONS AVEC LES CAFÉIERS DE LA REGION MALGACHE

Charrier (1978) a abordé à Madagascar les relations entre les caféiers diploïdes africains et malgaches à partir de trois espèces africaines : *C. canephora*, *C. liberica* et *C. eugenioides*. L'obstacle à l'hybridation est presque absolu avec *C. liberica* (surtout représentée par DEW), très marqué avec *C. canephora*, plus aisé avec *C. eugenioides*. La différenciation chromosomique étudiée chez les hybrides entre *C. canephora* et des espèces représentant divers groupes de *Mascarocoffea* est importante : dans les meilleures situations, 8% des cellules mères montrent un appariement régulier de onze bivalents et une quasi stérilité des individus.

De manière symétrique, nous avons entrepris en Côte d'Ivoire l'étude des relations entre les caféiers africains et une espèce de *Mascarocoffea* sans caféine, *C. perrieri*, appartenant au groupe *Multiflorae* Chev. et originaire de l'Ouest malgache. Cette espèce a été hybridée avec huit espèces africaines dont celles du groupe de l'Est et du Sud-Est. Les hybrides sont généralement très peu fertiles, avec des viabilités polliniques pouvant atteindre au mieux 35% avec *C. salvatrix*. Les faibles fertilités sont liées au manque de régularité méiotique, ou suggèrent des différences de structure entre génomes (tab. 70). Les affinités génomiques semblent importantes avec les deux espèces de l'Est *C. salvatrix* et *C. racemosa*. Elles sont plutôt faibles avec l'espèce sans caféine *C. pseudozanguebariae*, avec *C. eugenioides* et

Tableau 71 : Associations chromosomiques en métaphase I chez les hybrides F1 entre *C. arabica* et les caféiers diploïdes africains (2 n = 33 chromosomes) ; comportement des autotriploïdes de *C. canephora*.

Matériel Végétal	Nb de pieds	Univalents I	Bivalents II	Trivalents III	Autres	CMP 11 II pot. %	Sources
<i>C. canephora</i> 3se	2	2,82	2,82	8,17	-	100	Louarn (inédit)
	1	2,75	3,46	7,25	0,38	-	Steenivasan, 1981
<i>C. arabica</i>							
x <i>C. canephora</i>	1	14,4	5,4	2,6	-	-	Krug et Mendes, 1940
	1	7,80	9,75	1,61	0,21	89	Kammacher et Capot, 1972
	1	7,98	9,55	1,93	0,04	-	Chinnapa, 1968
	1	9,87	9,57	1,33	-	90	Louarn (inédit)
x <i>C. congensis</i>	5	9,24	8,64	2,16	-	79	Louarn (inédit)
x <i>C. eugenioides</i>	9	9,37	9,26	1,65	0,01	91	Louarn (inédit)
x <i>C. liberica</i>	2	9,28	9,70	1,44	0,03	77	Charrier, 1978
	1	10,90	9,50	0,98	0,04	56	Louarn (inédit)
x <i>C. stenophylla</i>	2	10,67	9,59	1,05	-	70	Louarn (inédit)
x <i>C. kapakata</i>	1	10,07	9,45	1,33	-	62	Monaco et Medina, 1965
x <i>C. racemosa</i>	1	11,3	9,7	0,8	-	49	Medina, 1963
	2	11,16	9,56	1,77	0,01	49	Louarn (inédit)

C. kapakata. La différenciation chromosomique est par contre très marquée avec *C. liberica*.

Ces résultats sont très différents de ceux observés par Charrier (1978) chez les hybrides intra-groupe *Multiflorae* pleinement fertiles de *C. perrieri* avec *C. resinosa* ou le taxon A311. La quasi stérilité des hybrides de *C. perrieri* avec les caféiers africains exprime une forte discontinuité avec cet ensemble. Les autres groupes de *Mascarocoffea* sont entre eux très diversifiés à l'exemple des séries *Terminales* Chev., *Verae* Chev., *Garcinioides* Chev. ou *Mauritiana* Chev.. Leurs caractéristiques morpho-physiologiques, très différentes le plus souvent de celles des caféiers est-africains, suggèrent que les résultats avec *C. perrieri* peuvent être extrapolés à la plupart des *Mascarocoffea*.

B) LES RELATIONS AVEC L'ESPECE TETRAPLOIDE *C. ARABICA*

Les relations entre l'espèce *C. arabica*, réputée allotétraploïde (Carvalho, 1952 ; Vishveshwara, 1960 ; Berthaud, 1976 ; Kammacher, 1980), et les espèces diploïdes africaines et malgaches ont été synthétisées par Charrier (1978). Nous y avons contribué à Madagascar en analysant les hybrides triploïdes avec *C. canephora* et *C. eugenioides*.

Nous avons poursuivi ce travail en Côte-d'Ivoire, en créant et en analysant de nouvelles combinaisons triploïdes avec les caféiers africains. Des autotriploïdes (3x) de *C. canephora*, réalisés par croisement des niveaux tétraploïde et diploïde, ont été introduits comme témoins. Nous avons surtout développé les hybrides avec les espèces *C. eugenioides* et *C. congensis* considérées comme deux parents putatifs de *C. arabica*. (Cramer, 1957 ; Carvalho et Monaco, 1968). Les hybrides interspécifiques ont des comportements très différents de celui des autotriploïdes en métaphase 1 (tab. 71). Ils montrent au maximum une moyenne de trois trivalents par cellule mère contre environ huit pour les autotriploïdes. Parmi les hybrides interspécifiques, ceux avec *C. eugenioides*, *C. canephora* et *C. congensis* ont les comportements les plus réguliers avec de 80% à 94% des cellules à onze bivalents potentiels (bivalents + trivalents), contre 50% pour les hybrides avec *C. racemosa*. D'après ces résultats, le génome de l'une quelconque des trois premières espèces pourrait être présent chez *C. arabica*.

Les analyses de Berthou et Coll. (1983) sur les ADN mitochondriaux et chloroplastiques sont en faveur d'une plus grande parenté de *C. arabica* avec *C. eugenioides*, puis avec *C. congensis*. Les comportements des triploïdes avec des *Mascarocoffea* montrent des différenciations plus importantes que celles avec *C. racemosa*. Si l'hypothèse d'une allotétraploïdie devait être conservée, la parenté entre les génomes des caféiers africains

diploïdes nécessiterait donc de rechercher le génome manquant dans l'autre sous-genre, *Baracoffea*, ou chez les *Psilanthus*. Dans l'hypothèse où le génome ouest-africain serait répété deux fois et l'appariement régulé comme chez les blés (Riley et Law, 1965), on pourrait envisager de croiser *C. arabica* avec les amphiploïdes que nous avons déjà réalisés, en particulier *C. eugenioïdes* x *C. congensis* (4x). Si les méioses souvent très irrégulières chez les amphiploïdes se révélaient des obstacles, la production d'hybrides tétraploïdes pourrait aussi être tentée à partir des diplogamètes non réduits fréquents chez certains hybrides F1 diploïdes.

C) CLASSIFICATION BIOSYSTEMATIQUE, TAXINOMIE ET DIVERSITE DES CAFEIERS

La classification biosystématique que nous venons d'établir pour les caféiers diploïdes africains, classification basée sur la fertilité des hybrides, met en évidence deux groupes principaux. Elle contraste avec la classification botanique de Chevalier (1940, 1947) qui distinguait cinq sous-sections parmi les *Eucoffea*. Quatre de ces sous sections sont représentées au moins par une espèce dans le groupe de l'Ouest : *Erythrocoffea* (*C. canephora*, *C. congensis*), *Melanocoffea* (*C. stenophylla*), *Pachycoffea* (*C. liberica*) et *Nanocoffea* (*C. humilis*). La cinquième sous-section, *Mozambicoffea* (*C. racemosa*, *C. salvatrix* et les espèces qui s'y rangent *C. pseudozanguebariae* et *C. sessiliflora*), amputée de *C. eugenioïdes* constitue le groupe de l'Est et du Sud-Est. La disparité est flagrante entre les deux groupes : dans le groupe de l'Ouest chaque sous-section renferme des formes qui semblent écotypiques et se ramènent à une seule espèce, alors que dans le second groupe, il reste après révision systématique un grand nombre d'espèces. Ce contraste était, d'une certaine manière, sous-jacent dans la classification de Chevalier (1942) où l'auteur, s'appuyant sur les caractères botaniques et la répartition géographique, proposait de scinder les caféiers africains en deux sections : les sections *Eucoffea* et *Mozambicoffea*.

Pour Bridson (1982), la sous-section *Mozambicoffea* de Chevalier (1947) est artificielle du fait surtout de la présence de *C. eugenioïdes*. La position de cette espèce était des plus incertaines pour Chevalier : il la classait avec les *Erythrocoffea* en 1940, avec les *Mozambicoffea* en 1942 et envisageait de la replacer avec les *Erythrocoffea* en 1947. Dans une certaine mesure cette valse-hésitation se recoupe avec les résultats hétérogènes que nous obtenons avec cette espèce. Nous la rattachons finalement au groupe de l'Ouest tout en gardant à l'esprit qu'une large fraction du matériel spontané au Kenya (elle est présente en Ouganda, au Soudan, au Zaïre, au Rwanda et en Tanzanie) pourrait préfigurer une ligne de différenciation originale. *C. sp. X* qui montre une très forte affinité avec *C. eugenioïdes*, au moins avec l'origine kenyane, se présente bien comme une espèce à part entière. Pour ces

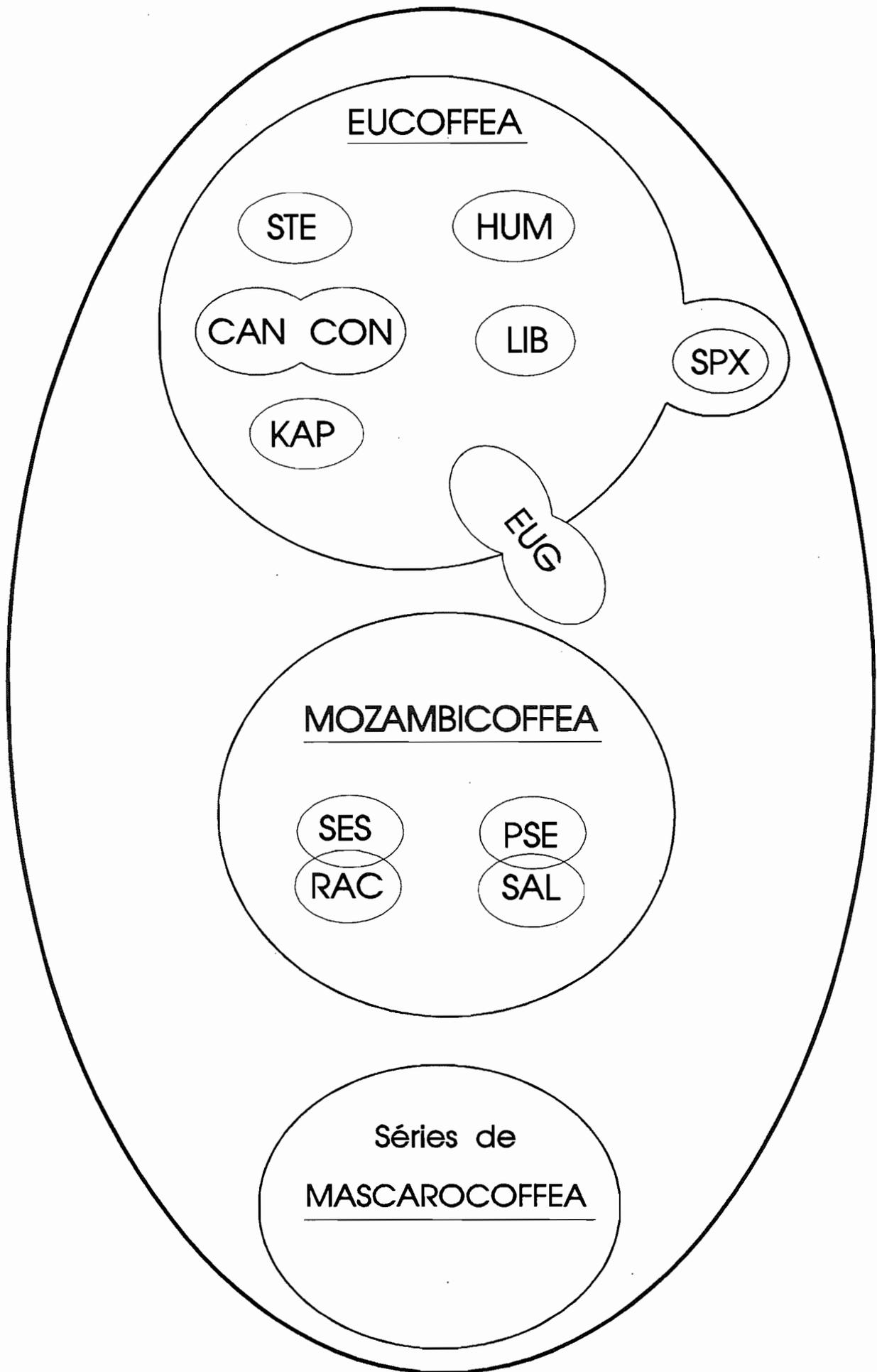


Figure : Complexe des caféiers diploïdes du sous-genre Coffea (basé sur la fertilité des hybrides).

raisons et du fait de l'autofertilité des ses représentants en Côte-d'Ivoire, il serait particulièrement intéressant d'en retrouver l'origine et de disposer de matériel spontané. D'après nos résultats elle semble en continuité avec le groupe de l'Ouest.

D'après ses relations avec *C. canephora* et *C. liberica*, *C. kapakata* se range dans le groupe de l'Ouest. Son rattachement au genre *Coffea* comme le proposaient Monaco et Carvalho (1959, 1968) est donc à valider. Cette espèce n'exprime pas de différenciation particulière ; son affichage dans un sous-genre différent (sous-genre *Psilanthopsis*) comme l'envisageait Leroy (1980) ne semble pas se justifier.

De la présence de caféiers avec et sans caféine (ou sous forme de traces) de part et d'autre du Canal du Mozambique, en Afrique de l'Est et à Madagascar, Anthony (1992) déduit que des échanges entre les ensembles de caféiers africains et malgaches ont eu lieu. Il en tire la conclusion que le regroupement des caféiers aux composantes chimiques en opposition avec les sections des botanistes ne sont plus fondées. Nos résultats (à publier) sur les relations des caféiers est-africains croisés par l'espèce de *Mascarocoffea* sans caféine *C. perrieri* ne vont pas dans ce sens. La différenciation est aussi marquée avec les caféiers pourvus de caféine (*C. racemosa*), qu'avec ceux qui n'en ont pas ou peu [*C. pseudozanguebariae* et l'espèce *C. salvatrix* apparentée au point de vue biochimique (Anthony et Coll., 1989)] ; elle implique dans tous les cas de figure une discontinuité. Les considérations morpho-physiologiques suggèrent qu'il devrait en aller de même avec les autres séries de *Mascarocoffea*. En ce qui concerne les espèces pourvues de caféine à Madagascar, *C. kianjavatensis* et *C. lancifolia*, Rakotomalala (1992) qui a analysé la diversité biochimique, pense que leur présence résulte plutôt de l'aboutissement dans ce pays d'un schéma évolutif comparable à celui ayant conduit à la caféine chez les caféiers africains.

En définitive tous les résultats concourent à une structure en trois groupes pour les caféiers diploïdes. Cette structure, en rapport avec l'origine géographique, coïncide avec les grandes lignes de la classification en trois sections *Eucoffea*, *Mozambicoffea* et *Mascarocoffea* de Chevalier (1942). Ces sections correspondent respectivement aux caféiers des groupes de l'Ouest africain, de l'Est et du Sud-Est africain, et à ceux de la région malgache. L'ensemble de ces éléments nous permet de dresser le schéma d'organisation du complexe des caféiers diploïdes du sous genre *Coffea* ; il est présenté dans la figure . En ce qui concerne les caféiers africains, la différence fondamentale directement appréciable entre les *Eucoffea* et les *Mozambicoffea* est d'ordre phénologique : les délais de fructification sont beaucoup plus courts chez les *Mozambicoffea*. Comme le montrent les travaux de Charrier (1978), les délais de fructification pourraient jouer aussi un rôle important dans la structure des *Mascarocoffea*.

Berthaud (1986) arrive à l'hypothèse de trois groupes en s'appuyant sur des considérations biogéographiques. Il penche pour une plus grande parenté des *Mozambicoffea* et des *Mascarocoffea*. Nos résultats montrent une discontinuité entre chacun des trois ensembles et la position intermédiaire des *Mozambicoffea* entre les *Eucoffea* et les *Mascarocoffea*. Cette position intermédiaire semble aussi soutenue par les données palynologiques (Lobreau-Callen et Leroy, 1980).

Charrier (1978) a rapproché les relations de fertilité des ensembles malgache et ouest-africain à celles relevées par Nobs (1963) chez les *Ceanothus*. Ce genre est partagé en deux sections (*Euceanothus* et *Cerastes*) très bien différenciées entre elles. Les hybrides intra-section, *Cerastes* et *Euceanothus*, ont un comportement méiotique régulier et sont fertiles. Les hybrides entre les deux sections ont un comportement méiotique irrégulier et sont stériles. Nos résultats sur les relations entre les *Eucoffea* et les *Mozambicoffea* s'apparentent à ce modèle. Ils s'en écartent quelque peu par une différenciation plus importante intra-section et par une différenciation inter-sections moins marquée que chez les *Ceanothus*.

L'origine des caféiers

Pour Demarly (1975) et Charrier (1978), le centre d'origine des caféiers serait centré sur le Kenya ; la radiation se serait faite à partir d'un "*Proto-Coffea*" (Leroy, 1982) sans caféine avec trois grandes lignées : les *Eucoffea* vers l'Ouest, les *Mozambicoffea* et les *Mascarocoffea* vers l'Est, et l'espèce tétraploïde *C. arabica* vers le nord. Comme le "*Proto-Coffea*", les premiers *Coffea* ont du être sans caféine eux aussi. Nos résultats montrent la position intermédiaire des *Mozambicoffea* entre les deux autres sections. On ne trouve pas d'espèce sans caféine entre les forêts d'altitude de l'est-africain où croît *C. eugenioides* et le détroit du Mozambique (en dehors bien sûr de *C. pseudozanguebariae*). A partir de ces éléments nous penchons pour un centre d'origine des *Coffea* dans la zone littorale est-africaine à cheval, au Crétacé supérieur, sur ce qui allait devenir le détroit du Mozambique après la dislocation du vieux continent Gondwana. La séparation de deux lignées de caféiers avec et sans caféine se serait faite à ce niveau : les *Mascarocoffea* (sans caféine) vers la région malgache, les *Mozambicoffea* (pourvus de caféine) diffusant sur le continent . La transgression vers les *Eucoffea* et *C. arabica* aurait bien pu se faire à partir de *C. eugenioides* au niveau du centre de diversité centré sur le Kenya comme dans le schéma de Demarly (1975) et Charrier (1978) .

L'existence du "complexe *C. paolia-C. grevei*" (sous-genre *Baracoffea*), à fleurs et à fruits de caféier mais à développement mixte monopodial-sympodial (caractère des

Psilanthus), de part et d'autre du canal du Mozambique, atteste l'ancienneté de la présence de *Coffea* dans la zone littorale est-africaine (Leroy, 1982). Ce complexe constituerait en quelque sorte une relique vivante du clivage des caféiers avec et sans caféine. L'hypothèse d'une origine des caféiers au niveau de la zone littorale est-africaine, sans être strictement formulée, est présente chez Leroy (1982). D'après cet auteur, il n'y a pas de fossiles connus sur quoi appuyer l'hypothèse de l'origine kenyane.

Toutes les espèces est-africaines littorales sont à fructification rapide, caractère sans doute hérité des premiers caféiers. Les recherches sur l'origine des caféiers devraient donc surtout porter sur les relations entre les espèces africaines et malgaches ayant ce caractère. De ce point de vue les deux espèces décrites *C. racemosa* (*Mozambicoffea*) et *C. sakarahae* (*Mascarocoffea*) semblent les plus rapides (7 à 8 semaines). La différenciation entre les espèces de *Mozambicoffea* et *C. eugenioides* se serait surtout organisée autour de l'acquisition d'une plus longue durée de fructification. Les autres espèces d'altitude en Afrique de l'Est pourraient représenter des étapes de cette différenciation ou des voies évolutives originales.

Compte tenu de la diversité des caféiers à fructification lente dans la région malgache (Charrier, 1978), on pourrait s'attendre à une diversité équivalente chez les caféiers africains. Berthaud (1986) et Anthony (1992) associent la répartition de la diversité actuelle des caféiers aux régions phytogéographiques (White, 1983) et aux refuges forestiers ayant échappé aux régressions de la forêt au quaternaire récent (Maley, 1987). Dans la région guinéo-congolaise, ces refuges coïncident avec les trois zones de diversité mises en évidence par White (1979). Elles sont centrées sur le Liberia, le Gabon et l'est de la cuvette zaïroise, celle du Gabon paraissant la plus riche. Les matériels récemment prospectés au Cameroun et au Congo sont pour la plupart indéterminés. A l'exemple de la forme *C. sp.* "Moloundou", autofertile (Anthony, 1992), ils pourraient représenter une voie de différenciation originale parmi les caféiers de l'Ouest. Pour *C. sp.* "Moloundou", Anthony (1992) propose entre autres une migration via l'Angola en provenance d'Afrique de l'Est. Cette forme pourrait préfigurer une autre voie de différenciation à partir des *Mozambicoffea* : "la voie sud" par opposition à "la voie nord" impliquant *C. eugenioides*. L'étude des relations de ces nouveaux caféiers avec les *Eucoffea* et les *Mozambicoffea* est à entreprendre. La diversité des caféiers prise au sens large recouvre les genres *Coffea* et *Psilanthus*. Les tentatives d'hybridation inter-génériques au niveau diploïde, peu nombreuses, n'ont jusqu'à présent rien donné et sont à poursuivre. Des hybrides ne semblent pas hors de portée puisqu'un hybride *P. ebracteolatus* (4x) x *C. arabica* a été obtenu à Man par Couturon (c. p.), montrant bien qu'il n'y pas d'obstacle infranchissable entre les deux genres.

Tableau 72 : Caractéristiques intéressantes des six espèces hybridées avec l'espèce cultivée *C. canephora* pour son amélioration.

Espèces	Caractéristiques intéressantes
<i>C. congensis</i>	<ul style="list-style-type: none"> - adaptation aux zones à forte pluviosité - insensibilité aux races locales de <i>Hemilesei vastatrix</i>
<i>C. liberica</i>	<ul style="list-style-type: none"> - localement cultivé en Centrafrique (DEW) - architecture unicaule très ramifiée - rusticité et taille des grains (LIB) (1) - tolérance à la sécheresse (DEW) (2)
<i>C. eugenioides</i>	<ul style="list-style-type: none"> - faible teneur en caféine - goût très doux - ascendance supposée vis à vis de <i>C. arabica</i>
<i>C. sp X</i>	<ul style="list-style-type: none"> - autofertilité
<i>C. racemosa</i>	<ul style="list-style-type: none"> - localement cultivé (Mozambique) (3) (4) - résistance à la sécheresse - rapidité de fructification - faible teneur en caféine (5)
<i>C. pseudozanguebariae</i>	<ul style="list-style-type: none"> - graines dépourvues de caféine (6) - rapidité de fructification

(1) Porteres, 1937 ; (2) Dublin, 1957, 1962 ; (3) Halle et Faria, 1973 ;
 (4) Guerrero Filho, 1992 ; (5) Lopes, 1973 ; (6) Hamon et coll., 1984.

4 / POSSIBILITES D'AMELIORATION DE L'ESPECE CULTIVEE *C. CANEPHORA* ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Indépendamment des contraintes propres aux structures hybrides, les objectifs théoriques de l'amélioration devraient être de retrouver chez les hybrides interspécifiques les caractéristiques favorables des espèces associées, tout en ayant perdu celles défavorables propres à chacune d'elles. En fait cette démarche souvent limitée à l'introggression de caractères des espèces sauvages chez les espèces cultivées ne peut valablement être retenue que si les caractéristiques recherchées sont présentes chez l'une au moins des deux parties. C'est le cas par exemple dans les hybridations avec *C. arabica*, où on cherche à associer la bonne valeur organoleptique de l'espèce cultivée avec la résistance à certaines maladies des espèces diploïdes (Carvalho, 1988 ; Orozco, 1989).

L'amélioration de *C. canephora* par hybridation avec les espèces diploïdes relève d'un autre ordre. Les caractéristiques recherchées sont surtout liées à sa faible valeur organoleptique et il y a peu d'informations exploitables sur les composantes du goût ; il en va de même pour les autres caractères, en dehors de la taille des graines ou de leur teneur en caféine ayant une assez bonne hérédité (Charrier, 1982 ; Le Pierrès, 1987 ; Leroy et Coll., 1991). Dans ces conditions l'amélioration génétique, si elle a lieu, ne peut être que ponctuelle ou relever pour une bonne part du domaine de l'aléatoire. Malgré ce handicap, les possibilités de multiplication végétative chez les caféiers autorisent à tous les niveaux la diffusion d'individus "élites" qui correspondraient aux objectifs de la sélection portant sur l'accroissement de la productivité et l'amélioration qualitative (Charrier, 1985 ; Berthouly et Coll., 1987 ; Zamarripa et Coll., 1991). Ceci permet d'envisager l'exploitation de toutes sortes de situations dès qu'un niveau de fertilité suffisant aura été atteint.

Plusieurs caractéristiques du café-boisson sont à corriger chez l'espèce cultivée *C. canephora* : le corps, la force, l'amertume et la teneur en caféine tous trop élevés. En dehors de cela, citons parmi les caractères susceptibles d'être modifiés dans le sens d'une amélioration : la taille des graines souvent trop petite, l'inadaptation aux zones sèches ou trop humides, l'allogamie stricte ou la longueur des délais de fructification. D'une manière générale, *C. canephora* se révèle dans l'ensemble tolérant ou résistant à la plupart des maladies et des ravageurs. Des exceptions peuvent toutefois être relevées (Portères, 1959) : la sensibilité à la trachéomycose (*Fusarium xylarioides*) et à la rouille orangée (*Hemileia vastatrix*) pour les populations se rattachant au groupe guinéen, les attaques du scolyte des rameaux (*Xyleborus morstatti*) fréquentes dans le groupe congolais, ou du scolyte des graines (*Hypothenemus hampei*). Sur la base des caractéristiques de six espèces sauvages (tab. 72), certains des défauts

ou particularités inhérents à *C. canephora* pourraient être corrigés ou modifiés par hybridation interspécifique.

A) LE POOL GENETIQUE DE *C. CANEPHORA* ET LES POSSIBILITES D'AMELIORATION

D'après nos résultats sur les hybrides F1, seul *C. congensis* peut faire partie du pool génétique primaire de *C. canephora*. Les premiers résultats sur les secondes générations hybrides de Yapo et Coll. (1989) vont dans ce sens.

Les autres espèces font partie du pool génétique secondaire. A ce niveau, toutes les combinaisons interspécifiques montrent une dépression hybride en seconde génération, y compris les hybrides avec les *Mascarocoffea* comme l'a analysé Lanaud (1979) sur la combinaison *C. kianjavatensis* x *C. canephora*. Sur la base des résultats concernant la recherche des causes de stérilité partielle chez les hybrides F1, une hiérarchie peut être établie au sein du pool secondaire selon les sections où se rangent les espèces. La différenciation de *C. canephora* avec :

- les *Eucoffea* aboutit à un niveau moyen de régularité méiotique et n'est pas suffisante pour entraîner, après disjonction-recombinaison des génomes, la stérilité des gaméophytes renfermant un nombre euploïde de chromosomes ;
- les *Mozambicoffea* aboutit à un faible niveau de régularité méiotique et implique une différence de structure entre génomes ;
- les *Mascarocoffea* aboutit à une quasi absence de régularité méiotique, et pourrait impliquer des différences de structure entre génomes.

Nous avons déjà abordé l'utilisation pratique des hybrides interspécifiques (Louarn, 1987). Seule la combinaison *C. canephora* x *C. congensis* présente un niveau de fertilité compatible avec les objectifs de la sélection. La fertilité et la productivité de ce type d'hybrides, dénommé *Congusta* par Cramer (1948), avaient déjà été remarquées à Java, au Zaïre et à Madagascar (Cramer, 1957 ; Charrier, 1972). En Côte-d'Ivoire, les résultats sont tels que dès 1985 Charrier suggère d'introduire *C. congensis* dans les schémas classiques d'amélioration intraspécifique de l'espèce cultivée : l'espèce sauvage pourrait intervenir comme troisième origine génétique dans le schéma de sélection de type récurrent réciproque envisagé par Berthaud (1986) entre les groupes guinéen et congolais de *C. canephora*.

Pour tirer parti des potentialités d'amélioration offertes par les autres combinaisons, on doit passer obligatoirement par une phase de restauration de la fertilité. Elle a été envisagée aux niveaux diploïde, après rétrocroisement par l'espèce cultivée, et tétraploïde, après duplication chromosomique des hybrides F1. Les tentatives effectuées :

- au niveau diploïde montrent qu'une seule génération de rétrocroisement par l'espèce cultivée n'est pas suffisante pour y arriver. Les hybrides avec *C. liberica* sont en Côte-d'Ivoire les plus prometteurs : certains individus ont des fertilités analogues à celles des espèces mais ne satisfont pas à l'ensemble des autres critères de sélection [en particulier la productivité (Yapo et Coll., 1991)]. Les hybrides avec *C. eugenioides* avaient à Madagascar le même type de comportement (Louarn, 1976 et non publié) ;
- au niveau tétraploïde semblent déboucher sur une impasse du fait d'une forte irrégularité méiotique : les amphiploïdes croisés entre eux expriment une dépression hybride importante en seconde génération, les rétrocroisements par des autotétraploïdes de *C. canephora* non fixés, à méiose irrégulière, sont quasi-stériles.

B) PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Les perspectives de recherche centrées sur l'amélioration de *C. canephora* par hybridation interspécifique au niveau diploïde concernent les limites de la recombinaison entre espèces. Elles reposent sur :

- l'évaluation globale du contrôle des flux de gènes entre espèces et de la fertilité des hybrides ;
- les "populations interspécifiques" existantes ou aisément réalisables de seconde génération ;
- l'émergence de nouveaux matériels, en particulier les haploïdes doublés de *C. canephora* (Couturon et Berthaud, 1982 ; Berthaud et Coll., 1987) et le taxon sauvage autofertile *C. sp.* "Moloundou" (Anthony, 1992).

Les travaux engagés à ce niveau devront permettre à terme d'apporter des éléments de réponse à deux questions principales: 1) Est-il possible de restaurer complètement la fertilité après plusieurs générations de rétrocroisement des hybrides par *C. canephora* ? 2) Est-ce que les limites à la recombinaison entre cette espèce et celles relevant des divers groupes de différenciation mis en évidence ou pressentis chez les caféiers africains sont différentes ?

La combinaison hybride *C. liberica* x *C. canephora*, cheval de bataille de nos travaux en Côte-d'Ivoire, témoin de différenciation moyenne et qui implique une ancienne espèce cultivée, sera poussée en avant. Dans cet ordre d'idée, il serait souhaitable d'avoir des représentants de l'origine *C. eugenioides* en collection à Madagascar, ou leurs équivalents génétiques, pour pouvoir reconstituer en Côte d'Ivoire une génération F1 *C. canephora* x *C. eugenioides* moyennement fertile et ayant selon toute probabilité de plus fortes potentialités d'amélioration que les F1 avec l'origine kenyane.

Outre la combinaison avec *C. liberica* qui sera abordée globalement pour la fertilité, les limites de la recombinaison entre espèces seront étudiées dans une optique finalisée chez trois types d'hybrides entre *C. canephora* et les trois espèces *C. sp. X*, *C. pseudozanguebariae* et *C. racemosa*. Dans la mesure du possible nous étudierons les descendance hybrides issues du rétrocroisement par les deux espèces parentes en suivant l'introgression croisée des caractères. L'analyse de trois couples de caractères sera ainsi engagée :

- "autofertilité auto-incompatibilité" chez les hybrides avec *C. sp. X*, le modèle sera élargi aux hybrides *C. eugenioides* x *C. sp. X* et, s'ils s'avèrent fertiles, aux hybrides avec le taxon *C. sp.* "Moloundou" ;
- "présence absence" de caféine chez les hybrides avec *C. pseudozanguebariae*, les hybrides *C. pseudozanguebariae* x *C. liberica*, plus nombreux, serviront de modèle ; l'étude des descendance aux champs devra aller de pair avec des études biochimiques ;
- "court longs" délais de fructification chez les hybrides avec *C. racemosa* et *C. pseudozanguebariae*.

Comme nous l'avons observé chez les hybrides avec *C. liberica*, les effets du fardeau génétique porté par certains géniteurs *C. canephora* interfèrent avec ceux de la disjonction-recombinaison des génomes, déprécient les descendance et limitent les possibilités d'introgression. Dans la mesure où l'on peut supposer que les gamètes provenant des haploïdes doublés fertiles de *C. canephora* sont peu suspects d'un tel fardeau et homogènes, ce qui reste à démontrer par ailleurs, ces matériels seront privilégiés dans les rétrocroisements. De par leur qualité génétique, ils devraient permettre l'expression d'une plus large représentativité des gamètes recombinés des hybrides et par leur homogénéité, faciliter les comparaisons fines entre recombinés.

Chez les hybrides F1 *C. liberica* x *C. canephora*, nous avons souligné les variations importantes de niveaux de viabilité pollinique entre individus au sein d'une même descendance. Nous les avons reliées à des niveaux équivalents de viabilité pollinique. La variation continue des deux paramètres nous a fait suggérer un contrôle polygénique de la régularité des

associations chromosomiques qui pourrait résulter de la forte hétérozygotie des parents allogames (Louarn, 1980). L'obtention de descendances hybrides F1 en utilisant des haploïdes doublés de *C. canephora* devrait permettre de vérifier cette hypothèse. Si des différences étaient effectivement mises en évidence entre haploïdes doublés pour la régularité des appariement chez les hybrides, on pourrait avoir là une méthode permettant d'augmenter la fréquence des individus F1 fertiles et partant d'envisager une sélection à leur niveau.

La mise au point de marqueurs moléculaires permettant de suivre les caractères aux stades jeunes, en particulier les caractères récessifs lorsqu'ils sont présents à l'état hétérozygote, serait très appréciable. En retour, les descendances interspécifiques recombinaées devraient constituer un matériel de choix pour les études de biologie moléculaire et de cartographie des génomes en cours de développement chez les caféiers.

Les premiers résultats sur les amphiploïdes n'offrent pas de grandes perspectives de recherches. Quelques individus ont des comportements se rapprochant de celui des amphidiploïdes, chez les hybrides *C. eugenioides* x *C. canephora* par exemple. On pourrait à ce niveau aboutir à une diploïdisation progressive du comportement méiotique au cours des générations en tablant sur un appariement préférentiel des chromosomes homologues appartenant à la même espèce. D'après Sybenga (1969), cette allopolyploïdisation du comportement autopolyploïde serait toutefois plus aisée chez les plantes autofertiles. Parmi les amphiploïdes, le seul hybride *C. canephora* x *C. sp. X* étudié a un comportement plutôt régulier. Au niveau diploïde, cette combinaison exprime le plus faible niveau d'appariement ; selon le schéma de Darlington (1937, cité par Dobzhansky, 1977) de tels hybrides ont des méioses le plus souvent régulières après duplication chromosomique. Cette voie pourrait être développée pour tester l'autofertilité de la combinaison et tenter d'introgresser ce caractère au niveau tétraploïde chez *C. canephora*.

L'utilisation des amphiploïdes en croisement avec *C. arabica* dans le programme "Arabusta élargi" ne semble pas devoir déboucher sur de plus grandes perspectives pour l'amélioration du café en basse altitude (Le Pierrès, à paraître), tant que le problème de leur irrégularité méiotique n'aura pas été solutionné. Elle pourrait cependant aider à l'introggression de caractéristiques intéressantes des espèces diploïdes chez l'espèce tétraploïde, puisqu'on dispose avec *C. arabica* d'un parent génétiquement équilibré. Les travaux effectués à partir de descendances de l'hybride de Timor pour introgresser la résistance à *Hemileia vastatrix* chez cette dernière espèces en constituent un bon exemple (Moreno, 1990).

CONCLUSION

Nos recherches avaient un double objectif : établir une classification biosystématique des caféiers diploïdes africains et reconnaître différentes voies possibles d'amélioration de l'espèce cultivée *C. canephora*.

Quand nous avons commencé nos travaux sur l'hybridation interspécifique en 1975, il n'y avait dans les collections de Côte-d'Ivoire que les deux espèces cultivées, *C. canephora* et l'espèce tétraploïde *C. arabica*, et quelques représentants des autres espèces. Le premier objectif de notre travail, la classification biosystématique, ne s'est vraiment affiché qu'avec l'émergence des matériels spontanés collectés dans divers pays africains, en particulier d'Afrique de l'Est, et la réalisation de 48 types d'hybrides entre douze espèces. Dans l'intervalle, nous avons mis en évidence chez les hybrides *C. liberica* x *C. canephora* le modèle de relation entre la viabilité du pollen et la régularité méiotique (Louarn, 1980). La fertilité femelle des hybrides est apparue contrôlée par deux formes indépendantes de stérilité en rapport respectivement avec la stérilité des ovules et la dégénérescence des albumens. La relation entre les fertilités mâle et femelle, sous-jacente chez les hybrides, n'a pu vraiment être établie que lorsque nous avons disposé de descendances hybrides représentant toute la gamme des viabilités polliniques entre une quasi-stérilité et une fertilité complète. En définitive, la baisse de fertilité chez les hybrides s'est surtout révélée imputable à des stérilités gamétiques.

Parallèlement à nos travaux s'édifiaient les nouvelles conceptions des genres et sous-genres sur les caféiers établies par Leroy (1980 a et b, 1982) et officialisées par les diagnoses de Bridson (1987). Elles laissaient de côté la diversité foisonnante au rang spécifique. A ce niveau, les descripteurs botaniques classiques s'avéraient impuissants pour des regroupements, nécessitant le recours à d'autres méthodes pour parvenir à ce but, en particulier par des tentatives de classification biosystématique. A partir de nos travaux, pour la plupart originaux, nous aboutissons pour les caféiers africains à une structure en deux groupes, groupe de l'Ouest et groupe de l'Est et du Sud-Est, en rapport avec l'origine géographique des espèces et séparés par une discontinuité génétique. Cette structure semble s'appuyer de manière fondamentale, pour les caractères directement appréciables, sur la phénologie de la reproduction : les caféiers de l'Est et du Sud-Est ont des délais de fructification beaucoup plus courts. Les relations entre les espèces africaines et celles de la région malgache étudiées par Charrier (1978), et nos travaux originaux dans ce domaine, expriment une discontinuité entre les deux ensembles africain et malgache, sans pour cela sortir des limites d'un complexe d'espèces englobant le sous-genre *Coffea*. En définitive, cette structure en trois groupes rejoint la classification botanique en trois sections de Chevalier (1942) : *Eucoffea* (groupe de l'Ouest), *Mozambicoffea*

(groupe de l'Est et du Sud-Est) et *Mascarocoffea* (région malgache). Elle se recoupe avec les conclusions de l'approche biogéographique de Berthaud (1986). Une synthèse nous amène à l'idée implicite de Leroy d'une origine des *Coffea* (1982) dans la zone littorale est-africaine à cheval, au Crétacé supérieur, sur le futur détroit du Mozambique.

Les études ne sont pas terminées. De nouveaux travaux sont à développer avec les caféiers, non identifiés pour la plupart, en provenance du centre de diversité Cameroun-Congo. Certains de ces caféiers pourraient préfigurer une ligne de différenciation originale parmi les caféiers de l'Ouest, à l'image de la forme *C. sp.* "Moloundou" autofertile. Pour tenter de cerner les limites du complexe d'espèces des caféiers, l'étude des relations intergénériques avec les *Psilanthus* devra aussi être engagée. Quand ces voies auront aussi été analysées nous disposerons d'un bon modèle d'étude des relations entre espèces chez des plantes pérennes arbustives.

La reconnaissance des différentes voies possibles d'amélioration de l'espèce cultivée *C. canephora*, second objectif de nos travaux, a consisté à privilégier l'étude du contrôle interne des flux de gènes chez les hybrides où elle était impliquée (Louarn, 1987). Une seule espèce, *C. congensis*, semble faire partie de son pool génétique primaire et pourrait de ce fait être introduite dans des schémas classiques de sélection intraspécifique. Les autres espèces font partie du pool secondaire. Leur utilisation pour l'amélioration nécessite une phase de restauration de la fertilité des hybrides. Cette restauration n'est pas acquise après une génération de rétrocroisement par l'espèce cultivée, ni chez les amphiploïdes obtenus après duplication chromosomique des F1. Quel que soit le niveau de ploïdie, les secondes générations expriment une forte dépression hybride.

Nous envisageons de poursuivre cette reconnaissance sur les voies d'amélioration et les problèmes de restauration de fertilité par l'étude des limites de la recombinaison entre espèces. La combinaison *C. liberica* x *C. canephora*, cheval de bataille de nos travaux en Côte d'Ivoire, sera abordée globalement pour la fertilité. Dans la mesure du possible, nous suivrons chez les autres combinaisons l'introggression croisée de quelques couples de caractères après rétrocroisement par les espèces parentes (couples "autofertilité auto-incompatibilité", "présence absence" de caféine, "long court" délais de fructification). Les haploïdes doublés de *C. canephora*, fertiles, seront privilégiés dans les rétrocroisements. Ces descendances seront utilisées pour les études de biologie moléculaire et la cartographie des génomes en cours de développement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMAD F., SLINKARD A., E. SCOLES G.J. (1988)
Investigations into the barrier (s) to interspecific hybridization between *Cicer arietinum* L. and 8 other annual *Cicer* species.
Plant Breed., 100, 193-
- ANTHONY F. (1992)
Les ressources génétiques des caféiers. Collecte, gestion d'un conservatoire et évaluation de la diversité génétique.
Travaux et Documents de l'ORSTOM, 81, 320p..
- ANTHONY F., CLIFFORD M. N., NOIROT M. (1989)
La diversité biochimique dans les genres *Coffea* et *Psilanthus*.
13ème Colloque de l'A.S.I.C., Paipa (Colombie), 474-484.
- ANTHONY F., COUTURON E., NAMUR C. de (1985)
Les caféiers sauvages du Cameroun : résultats d'une mission de prospection effectuée par l'ORSTOM en 1983.
11ème Colloque de l'A.S.I.C., Lomé (Togo), 495-505.
- ANTHONY F., LE PIERRES D. (1987)
La diversité génétique de l'espèce *C. congensis* Froehner. Evaluation en Côte d'Ivoire de caféiers sauvages originaires de République centrafricaine.
Café-Cacao-Thé, XXXI, 251-266.
- BENZECRI J. P. (1980)
Pratique de l'analyse des données : analyse des correspondances.
Dunod ed., 423 p..
- BERTHAUD J. (1976)
Etude cytogénétique d'un haploïde de *C. arabica*.
Café-Cacao-Thé, XX, 91-96.
- BERTHAUD J. (1980)
L'incompatibilité chez *C. canephora* : méthode de test et déterminisme génétique.
Café-Cacao-Thé, XXIV, 267-274.
- BERTHAUD J. (1985)
Propositions pour une nouvelle stratégie d'amélioration des caféiers de l'espèce *C. canephora*, basée sur les résultats de l'analyse des populations sylvestres.
11ème Colloque de l'A.S.I.C., Lomé (Togo), 445-452.
- BERTHAUD J. (1986)
Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes : évaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application.
Travaux et Documents de l'ORSTOM, 188, 372 p..

- BERTHAUD J., ANTHONY F., LE PIERRES D. (1984).
Les caféiers de la Nana. Résultats des observations faites en collection en Côte d'Ivoire.
Café-Cacao-Thé, XXVIII, 3-12.
- BERTHAUD J., ANTHONY F., LOURD M. (1983)
Les caféiers sauvages de Tanzanie. Résultats d'une mission de prospection effectuée du 5 mars au 11 avril 1982.
Café-Cacao-Thé, XXVII, 245-258.
- BERTHAUD J., CHARRIER A., COUTURON E., LOUARN J., VALVERDE V. (1987)
Utilization of *Coffea canephora* haploids: results of studies in progress.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 453-458.
- BERTHAUD J., GUILLAUMET J. L. (1978)
Les caféiers sauvages en Centrafrique. Résultats d'une mission de prospection (janvier-février 1975).
Café-Cacao-Thé, XXII, 171-186.
- BERTHAUD J., GUILLAUMET J. L., LE PIERRES D., LOURD M. (1980)
Les caféiers sauvages du Kenya : prospection et mise en culture.
Café-Cacao-Thé, XXIV, 101-112.
- BERTHOU F. (1975)
Méthode d'obtention de polyploïdes dans le genre *Coffea* par traitements localisés de bourgeons à la colchicine.
Café-Cacao-Thé, XIX, 197-202.
- BERTHOU F., MATHIEU C., VEDEL F. (1983)
Chloroplast and mitochondrial DNA variation as indicator of phylogenetic relationships in the genus *Coffea* L.
Theor. Appl. Genet., 65, 77-84.
- BERTHOU F., TROUSLOT P. (1977)
L'analyse du polymorphisme enzymatique dans le genre *Coffea* : adaptation d'une méthode d'électrophorèse en série, premiers résultats.
8ème Colloque de l'A.S.I.C., Abidjan (Côte d'Ivoire), 373-384.
- BERTHOU F., TROUSLOT P., HAMON S., VEDEL F., QUETIER F. (1980)
Analyse en électrophorèse du polymorphisme biochimique des caféiers : variation enzymatique dans dix-huit populations sauvages, variation de l'ADN mitochondrial dans les espèces *C. canephora*, *C. eugenioides* et *C. arabica*.
Café-Cacao-Thé, XXIV, 313-326.
- BERTHOULY M., GUZMAN N., CHATELET P. (1987)
Micropropagation in vitro de différents lignées de *Coffea arabica* v. *catimor*.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 462-467
- BOAVENTURA Y. M. S., CRUZ N. D. da, GOMES C. R. B. (1988)
Observações na microsporogênese de *Coffea eugenioides* Moore com número de cromossomos duplicado.
Turrialba, 38, 31-38.
- BOTHMER, R. von, LINK J., LANDSTRÖM T. (1986)
Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. I. Diploid combinations
Can. J. Genet. Cytol., 28, 525-535.
- BOUHARMONT J. (1959)
Recherche sur les affinités chromosomiques dans le genre *Coffea*.
Publication I.N.E.A.C. (série scientifique), 77, 94 p..

- BOUHARMONT J. (1963)
Somatic chromosomes of some *Coffea* species.
Euphytica, 12, 254-257.
- BRIDSON D. (1986)
Additional notes on *Coffea* (*Rubiaceae*) from East Tropical Africa.
Kew Bulletin, 41, 307-311.
- BRIDSON D., (1982)
Studies in *Coffea* and *Psilanthus* (*Rubiaceae* subfam. *Cinchonoideae*) for part 2 of 'Flora of Tropical East Africa': *Rubiaceae*.
Kew Bulletin, 36, 817-859.
- BRIDSON D., (1985)
The lectotypification of *Coffea liberica* (*Rubiaceae*).
Kew Bulletin, 40, 805-807.
- BRIDSON D., (1987)
Nomenclatural notes on *Psilanthus*, including *Coffea* sect. *Paracoffea* (*Rubiaceae* tribe *Coffeae*).
Kew Bulletin, 42, 453-460.
- BRIDSON D., VERDCOURT B. (1988)
Coffea. in Flora of Tropical East Africa. Rubiaceae (Part 2), R. M. Polhill ed., A. A. Balkema (Rotterdam), 703-723.
- CAPOT J. (1964)
La pollinisation artificielle des caféiers allogames et son rôle dans leur amélioration.
Café-Cacao-Thé, VIII, 75-88.
- CAPOT J. (1972a)
L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire. Les hybrides Arabusta.
Café-Cacao-Thé, XVI, 3-18.
- CAPOT J. (1972b)
Les anomalies de la fructification chez les Arabusta.
in Rapport annuel IFCC Côte-d'Ivoire 1972, p. 26.
- CARVALHO A. (1952)
Taxonomia de *Coffea arabica* L. VI. Caracteres morfológicos dos haploides.
Bragantia, 12, 201-212.
- CARVALHO A. (1988)
Principles and practice of coffee plant breeding for productivity and quality factors : *Coffea arabica*.
in Coffee. Volume 4 : Agronomy, R. J. Clarke et R. Macrae éd., Elsevier Applied Science (Londres), 129-165.
- CARVALHO A., MONACO L. C. (1959)
Híbridos entre *Coffea* e *Psilanthopsis*.
Bragantia, 18, 21-29.
- CARVALHO A., MONACO L. C. (1968)
Relaciones genéticas de especies seleccionadas de *Coffea*.
Cafe, 4, 3-19.
- CHAPMAN C. G. D., KIMBER G. (1992)
Developments in the meiotic analysis of hybrids. II; Amended models for tetraploids.
Heredity, 68, 105-113.

- CHARRIER A. (1972)
L'intercompatibilité des clones de caféiers cultivés sur la côte Est malgache.
Café-Cacao-Thé, XVI, 111-122.
- CHARRIER A. (1978)
La structure génétique des caféiers spontanés de la région malgache (*Mascarocoffea*). Leurs relations avec les caféiers d'origine africaine (*Eucoffea*).
Mémoires ORSTOM, 87, 223 p..
- CHARRIER A. (1982)
Quelques réflexions sur les possibilités d'amélioration génétique de la qualité des cafés.
10ème Colloque de l'A.S.I.C., Salvador (Brésil), 369-374.
- CHARRIER A. (1985)
Progrès et perspectives de l'amélioration génétique des caféiers.
11ème Colloque de l'A.S.I.C., Lomé (Togo), 403-425.
- CHARRIER A., BERTHAUD J. (1975)
Variation de la teneur en caféine dans le genre *Coffea*.
Café-Cacao-Thé, XIX, 251-264.
- CHARRIER A., BERTHAUD J. (1988)
Principles and methods in coffee plant breeding: *Coffea canephora* Pierre.
in Coffee. Volume 4 : Agronomy, R. J. Clarke et R. Macrae ed., Elsevier Applied Science (Londres), 167-197.
- CHEVALIER A. (1940)
Nouveau groupement des espèces du genre *Coffea* et spécialement de celles de la section *Eucoffea*.
Rev. Bot. Appl., 18, 827.
- CHEVALIER A. (1942)
Les caféiers du globe. II) Iconographie des caféiers sauvages et cultivés, et des Rubiacées prises pour des caféiers.
in Encyclopédie biologique, P. Lechevalier ed. (Paris), 36 p., 158 pl..
- CHEVALIER A. (1947)
Les caféiers du globe. III) Systématique des caféiers et faux caféiers. Maladies et insectes nuisibles.
in Encyclopédie biologique, 28, Fas. III, P. Lechevalier ed. (Paris), 356 p..
- CHINNAPA C. C. (1968)
Interspecific hybrids of *Coffea canephora* and *C. arabica*.
Curr. Sci., 37, 676-677.
- CHINNAPA C. C. (1970)
Interspecific hybrids of *Coffea canephora* and *C. liberica*.
Genetica, 41, 141-146.
- CLAUSEN J., KECK D. D., HIESEY W. M. (1945)
Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphidiploidy and autopoloidy, with examples from *Madiineae*.
Carnegie Inst. Washington Publ. 564, 174 p..
- CLIFFORD M. N., GIBSON C. L., RAKOTOMALALA J. J., CROS E., CHARRIER A. (1991)
Caffeine from green beans of *Mascarocoffea*.
Phytochemistry, vol 30, n° 12, 4039-4040.

- CLIFFORD M. N., WILLIAMS T., BRIDSON D. (1989)
Chlorogenic acids and caffeine as possible taxonomic criteria in *Coffea* and *Psilanthus*.
Phytochemistry, 28, 829-838.
- CONAGIN C. H. T. M., 1961
Microsporogênese, incompatibilidade e esterilidade masculina em *Coffea congensis* Froehner.
Bragancia, 20, 669-677.
- CONAGIN C. H. T. M., MENDES A. J. T., (1961)
Pesquisas citológicas e genéticas em três espécies de *Coffea*. Auto-incompatibilidade em *C. canephora* Pierre ex Froehner.
Bragantia, 20, 787-804.
- CORDIER L. (1961)
Les objectifs de la selection caféière en Côte d'Ivoire.
Café-Cacao-Thé, V, 147-159.
- COUTURON E. (1980)
Le maintien de la viabilité des graines de caféiers par le contrôle de la teneur en eau et de la température de stockage.
Café-Cacao-Thé, XXIV, 27-32.
- COUTURON E., BERTHAUD J. (1979)
Le greffage d'embryons de caféiers : mise au point technique.
Café-Cacao-Thé, XXIII, 267-270.
- COUTURON E., BERTHAUD J. (1982)
Présentation d'une méthode de récupération d'haploïdes spontanés et d'obtention de plantules diploïdes homozygotes chez *C. canephora*.
10ème Colloque de l'A.S.I.C., Salvador (Brésil), 385-391.
- CRAMER P. J. S. (1948)
Les caféiers hybrides du groupe *congusta*.
Bull. Agric. Congo Belge, 39, 29-48.
- CRAMER P. J. S. (1957)
Review of literature of coffee research in Indonesia.
F. L. Wellman ed., Interamerican Institute of agricultural Sciences, Turrialba (Costa Rica), 262 p..
- DEMARLY Y. (1975)
Amélioration du caféier liée aux progrès génétiques.
7ème Colloque de l'A.S.I.C., Hambourg (Allemagne), 423-435.
- DEVREUX M., VALLAYES G., POCHET P., GILLES A. (1959)
Recherches sur l'autostérilité du caféier robusta (*C. canephora* Pierre).
Publication I.N.E.A.C., Série Scientifique, 78, 44 p..
- DOBZHANSKY T (1977)
Génétique du processus évolutif.
Nouvelle Bibliothèque Scientifique, ed. Flammarion, 585 p..
- DUBLIN P. (1957)
Recherches sur la floraison et la fructification du caféier de la Nana.
Agronomie Tropicale, 12, 173-208.
- DUBLIN P. (1962)
Le caféier Excelsa en République Centrafricaine : La fructification et le fruit.
Café-Cacao-Thé, VI, 19-38.

- ELLIS M. F., SEDGLEY M., GARDNER A. (1991)
Interspecific pollen-pistil interaction in *Eucalyptus* l'hérit. (*Myrtaceae*) : The effect of taxonomic distance.
Annals of Botany, 68, 185-194.
- F.A.O. (1968)
F.A.O. coffee mission to Ethiopia 1964-1965.
Rapport F.A.O., 200 p..
- GRANT V., (1981)
Plant speciation.
Columbia University Press ed. (New York and London), 563p..
- GRASSIAS M. (1980)
Etude de la fertilité et du comportement méiotique des hybrides interspécifiques tétraploïdes Arabusta
(*Coffea arabica* x *C. canephora*).
Thèse de 3ème cycle, Paris XI (Orsay), 98 p..
- GRIFFIN A. R., BURGESS I. P., WOLF L. (1988)
Patterns of natural and manipulated hybridisation in the genus *Eucalyptus* l'hérit. - a review.
Aust. J. Bot., 36, 41-66.
- GUERREIRO FILHO O. (1992)
Coffea racemosa Lour. Une revue.
Café-Cacao-Thé, XXXVI, 171-186.
- GUILLAUMET J. L., HALLE F. (1978)
Echantillonnage du matériel *C. arabica* récolté en Ethiopie.
Bulletin I.F.C.C., 14, 13-18.
- HALLE N., FARIA M. T. (1973)
Le *Coffea racemosa* Lour..
Agro. Mozamb. Lourenço Marques, 7, 243-250
- HAMON S., ANTHONY F., LE PIERRES D. (1984)
La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section *Mozambicoffea* A. Chev. 1) Précisions sur
deux espèces affines : *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson.
Adansonia (Paris), 4ème série, 6, section B, 2, 207-223.
- HARLAN J. R., de WET J. M. (1971)
Toward a rational classification of cultivated plants.
Taxon, 20, 509-517.
- HASHEMI A., WEST J. E., WAINES J. G. (1986)
Chromosome pairing and pollen fertility in interspecific hybrids of species of *Parthenium* (*asteraceae*).
American Journal of Botany, 73(7), 980-988.
- HENDERSON S. A., LU C. B. (1968)
The use of haematoxylin for squash preparations of chromosomes.
Stain Technology, 43, 233-236.
- HUNZIKER J. H., SAIDMAN B. O., NARANJO C. A., PALACIOS R. A., POGGIO L., BURGHARDT A. D.
(1986)
Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis*.
Forest Ecology and Management, 16, 301-315.

- JAUHAR P. P. (1990)
Multidisciplinary approach to genome analysis in the diploid species, *Thinopyrum bessarabicum* and *Th. elongatum* (*Lophopyrum elongatum*), of the *Triticeae*.
Theor. Appl. Genet., **80**, 523-536.
- JONSSON A., ERIKSSON G. (1989)
Cytology, flowering frequency and hybridization in the genera *Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Prunus*, *Quercus*, *Tilia* and *Ulmus*.
Dept. Forest Genetics (Sweden), Research notes 43, .14 p..
- KAMMACHER, (1980)
Sur le comportement méiotique des dihaploïdes de *Coffea arabica* L.
9ème Colloque de l'A.S.I.C., Londres (Grande-Bretagne), 717-724.
- KAMMACHER P., CAPOT J. (1972)
Sur les relations caryologiques entre *Coffea arabica* et *C. canephora*.
Café-Cacao-Thé, **XVI**, 289-294.
- KEEP E. (1977)
Interspecific hybridization in black currant breeding.
8th congress of Eucarpia, Madrid (Espagne), 345-355.
- KIMBER G., YEN Y. (1990)
Genomic analysis of diploid plants.
Proc. Natl. Acad. Sci., **87**, 3205-3209.
- KRUG C. A., MENDES A. J. T. (1940)
Cytological observations in *Coffea*.
J. Genet., **39**, 189-203.
- LANAUD C. (1979)
Etude de problèmes posés chez le caféier par l'introggression de caractères d'une espèce sauvage (*C. kianjavatensis* : *Mascarocoffea*) dans l'espèce cultivée *C. canephora* (*Eucoffea*).
Café-Cacao-Thé, **XXIII**, 3-28.
- LE PIERRES D. (1987)
Influence des facteurs génétiques sur le contrôle de la teneur en caféine du café.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 468-475
- LE PIERRES D. (à paraître)
Etude des hybrides interspécifiques tétraploïdes de première génération entre *Coffea arabica* et les caféiers diploïdes.
Thèse Paris XI (Orsay).
- LE PIERRES D., CHARMETANT P. (1985)
Relations entre la vigueur, la fertilité et la production des arabusta : bilan de deux campagnes d'hybridation en Côte d'Ivoire.
11ème Colloque de l'A.S.I.C., Lomé (Togo), 427-434.
- LE PIERRES D., CHARMETANT P., YAPO A., LEROY T., COUTURON E., BONTEMS S., TEHE H. (1989)
Les caféiers sauvages de Côte d'Ivoire et de Guinée : bilan des missions de prospection effectuées de 1984 à 1987.
13ème Colloque de l'A.S.I.C., Paipa (Colombie), 420-428

- LEBRUN J. (1941)
Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo.
Publ. I.N.E.A.C., Hors Série, 184 p..
- LEROY J. F. (1980a)
Evolution et taxogenèse chez les caféiers. Hypothèse sur leur origine.
Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), 291, 593-596.
- LEROY J. F. (1982)
L'origine kenyane du genre *Coffea* et la radiation des espèces de Madagascar.
10ème Colloque de l'A.S.I.C., Salvador (Brésil), 413-420.
- LEROY J. F. (1980b)
Les grandes lignées de caféiers.
9ème Colloque de l'A.S.I.C., Londres (Grande Bretagne), 473-477.
- LEROY T., PERRIOT J. J., ESKES A.B., GUYOT B., MONTAGNON C. (1991)
Qualités technologiques et organoleptiques de quelques clones de *Coffea canephora* en Côte d'Ivoire.
14ème Colloque de l'A.S.I.C., San Francisco (U. S. A.), 438-443.
- LOBREAU-CALLEN D., LEROY J. F. (1980)
Quelques données palynologiques sur le genre *Coffea* et autres genres du cercle des caféiers.
9ème Colloque de l'A.S.I.C., Londres (Grande-Bretagne), 479-506
- LOPES, (1973)
Teneur en caféine de caféiers sauvages du Mozambique.
5ème colloque de l'A.S.I.C., Lisbonne (Portugal), 63-69.
- LOUARN J. (1976)
Hybrides interspécifiques entre *Coffea canephora* Pierre et *C. eugenioides* Moore.
Café-Cacao-Thé, XX, 33-52.
- LOUARN J. (1980)
Hybrides interspécifiques entre *Coffea canephora* Pierre et *C. liberica* Bull. ex Hiern. Résultats préliminaires sur les hybrides F1.
Café-Cacao-Thé, XXIV, 297-304.
- LOUARN J. (1987)
Possibilités d'amélioration de l'espèce cultivée *Coffea canephora* Pierre par hybridation interspécifique avec les caféiers africains diploïdes : données cytogénétiques sur les hybrides F1.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 441-452.
- LUCAS H., JAHIER J. (1988)
Phylogenetic relationships in some diploid species of *Triticineae* : cytogenetic analysis of interspecific hybrids.
Theor. Appl. Genet., 75, 498-502.
- MALEY J. (1987)
Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques.
in Palaeoecology of Africa and surrounding islands, 18, J. A. Coetzee ed., A. A. Balkema (Rotterdam), 307-334.
- MAYR E. (1974)
Populations, espèces et évolution.
Hermann ed., 496 p..

- MAYR E. (1992)
Alocal flora and the biological species concept.
American Journal of Botany, 79, 222-238.
- MEDINA D. M. (1963)
Microsporogénese em um híbrido triploide de *C. racemosa* x *C. arabica*.
Bragantia, 22, 299-318.
- MEDINA D. M., CONAGIN C. H. T. M., CRUZ N. D. da (1977)
Microsporogenesis in diploid species of *Coffea* L.
Caryologia, 30, 13-25.
- MEDINA D. M., RIJO L. (1969)
Microsporogénese em *C. stenophylla* G. Don e *C. salvatrix* Swynn et Phil.
Bragantia, 28, 307-321.
- MEDINA D.M., CONAGIN C.H.T.M. (1959)
Auto-incompatibilidade em *Coffea dewevrei* de Wild et Th. Dur.
Bragantia, 18, 283-293.
- MENDES A. J. T. (1949)
Introdução ao estudo da auto-esterilidade no gênero *Coffea*.
Bragantia, 9, 35-41.
- MITTEMPERGER L., LA PORTA N. (1991)
Hybridization studies in the eurasian species of elm (*Ulmus spp.*).
Sylvae Genetica, 40, 237-243.
- MONACO L. C., 1972
Incompatibilidade em *Coffea racemosa*.
Ciência e cultura, 24, 150.
- MONACO L. C., MEDINA D. M. (1965)
Híbridacoes entre *Coffea arabica* e *C. kapakata*. Análise citológica de um híbrido triploide
Bragantia, 24, 191-201.
- MORENO RUIZ G. (1989)
Etude du polymorphisme de l'Hybride de Timor en vue de l'amélioration du caféier Arabica : variabilité enzymatique et agronomique dans les populations d'origine ; résistance incomplète à *Hemileia vastatrix* dans les croisements avec *C. arabica*.
Thèse, E.N.S.A.M. (Montpellier), 153 p..
- NAMUR C. de, COUTURON E., SITA P., ANTHONY F. (1987)
Résultats d'une mission de prospection des caféiers sauvages du Congo.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 397-404.
- NARASIMHASWAMY R. L., VISHVESHWARA S. (1961)
Report on hybrids between some diploid species of *Coffea* L.
Indian Coffe (Bangalore), XXV, 104-109.
- NARASIMHASWAMY R. L., VISHVESHWARA S. (1967)
Progress report on hybrids between diploid species of *Coffea* L.
Turrialba, 17, 11-17.
- NDUNGO V., DEMOL J., MARECHAL R. (1988)
L'amélioration du cotonnier *Gossypium hirsutum* L. par hybridation interspécifique.
Publication Agricoles, 23, .92 p., 5 ann..

- NEIL D. A. (1988)
Experimental studies on species relationships in *Erythrina* (*leguminosae* : *papilionoideae*).
Ann. Missouri Bot. Gard. 75, 886-969.
- NOBS M.A. (1963)
Experimental studies on species relationships in *Ceanothus*.
Carnegie Inst. Wash. Publ. 623, 89 p..
- NOIROT M. (1990)
Diversité des mises en place des structures reproductives chez *Panicum maximum*. Logique d'une réponse optimale à des contraintes. Conséquences pour l'amélioration de la production semencière.
Études et thèses, ORSTOM ed., 145 p..
- NOIROT, 1978
Polyploïdisation de caféiers par la colchicine.
Café-Cacao-Thé, XXII, 187-194.
- OROZCO C. F. J. (1989)
Utilizacion de los híbridos triploides en el mejoramiento genético del café.
13ème Colloque de l'A.S.I.C., Paipa (Colombie), 485-495.
- PAROT C. (1984)
Les hybrides interspécifiques *Coffea racemosa* x *Coffea species* Lour. A. Bridson.
Multigraphie ORSTOM, 56 p..
- PERNES J., LOURD M. (1984)
Organisation des complexes d'espèces.
in Gestion des ressources génétiques des plantes. Tome 2 : Manuel, J. Pernès ed., A.C.C.T. (Paris), 7-106.
- PORTERES R. (1937)
Etude sur les caféiers spontanés de la section des *Eucoffea*.
Ann. Agric. Afrique Occid., 1, 68-91, 219-263, 405-439.
- PORTERES R. (1959)
Valeur agronomique des caféiers des types Kouilou et *Robusta* cultivés en Côte d'Ivoire.
Café, Cacao, Thé, III, 3-13.
- PORTERES R. (1962)
Les caféiers de la République de Guinée.
Café, Cacao, Thé, VI, 3-18.
- QUIROS C. F., OCHOA O., DOUCHES D. S. (1988)
Exploring the role of $x = 7$ species in *Brassica* evolution. Hybridisation with *B. nigra* and *B. oleracea*.
J. Hered., 79, 351- .
- RAKOTOMALALA J. J. (1992)
Diversité biochimique des caféiers: Analyse des acides hydroxycinnamiques, bases puriques et diterpènes glycosydiques. Particularités des caféiers de la région malgache (*Mascarocoffea* Chev.).
Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier), 187 p..
- RAKOTOMALALA J. J., CROS E., CLIFFORD M. N., CHARRIER A. (1992)
Caffeine and theobromine in *Mascarocoffea* and the need for a revision of Chevalier's classification.
Phytochemistry, 26, 273-279.
- RAY D. T., GATHMAN A. C., THOMSON A. E. (1989)
Cytogenetic analysis of interspecific hybrids in *Cuphea*.
The J. of Heredity, 80, 329-332.

- REFFYE P. de (1974)
 Le contrôle de la fructification et de ses anomalies chez les *Coffea arabica*, robusta et leurs hybrides Arabusta.
Café, Cacao, Thé, XXVIII, 237-254.
- RENDLE H., MURRAY B. G. (1989)
 Chromosome relationships and breeding barriers in New Zealand species of *Ranunculus*.
N. Z. J. Bot., 27, 437.
- RILEY R., LAW C. N. (1965)
 Genetic variation in chromosome pairing.
Advances in genetics, 13, 57-114.
- SALESSES G. (1973)
 Interspecific breeding and cytology in *Prunus* species. What can be expected.
8th congress of Eucarpia, Madrid (Espagne), 389-395.
- SINGH A. K., MOSS J. P. (1984)
 Utilisation of wild relatives in the genetic improvement of *Arachis hypogaea* L.
Theor. Appl. Genet., 68, 355-364.
- SINGH A. K., SALAMINI F., UHRIG H. (1989)
 Chromosome pairing in 14 F1 hybrids among 11 diploid potato species.
J. Genet. and Breed., 43, 1-5.
- SREENIVASAN M. S. (1980)
 Cytology of a spontaneous triploid *Coffea canephora* Pierre ex Froehner.
Caryologia, 34, 345-349.
- STEBBINS G. L. (1958)
 The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids.
Advances in genetics, 9, 147-215.
- STEBBINS G. L. (1967)
 Variation and evolution in plants.
Columbia University Press, (New York), 643 p..
- STEBBINS G. L. (1977)
 Patterns of speciation.
in Evolution, W. H. Freeman and company ed., 195-232.
- SYBENGA J. (1960)
 Genetics and cytology of coffee. A literature review.
Bibliographia Genetica, 19, 217-316.
- SYBENGA J. (1969)
 Allopolyploidization of autopolyploids. 2 Manipulation of the chromosome pairing system.
Euphytica, 22, 433-444.
- THOMAS A. S. (1944) The wild coffees of Uganda.
Empire Journal of Experimental Agriculture, 12, 1-12.
- VISVESHWARA S. (1960)
 Occurrence of a haploid in *Coffea arabica* L. cultivar Kents.
Indian Coffee, XXIV, 123-124.

- VISVESHWARA S. (1963)
A preliminary report on meiotic irregularities in diploids and diploid interspecific hybrids in coffee.
Caryologia, 16, 535-539.
- WHITE F. (1979)
The guineo-congolian region and its relationships to other phytochoria.
Bull. Jard. bot. nat. Belg., 49, 11-55.
- WHITE F. (1983a)
The vegetation of Africa. Unesco/AETFAT/UNSO maps and memoirs.
Unesco (Paris), 356 p..
- YAPO A. (1987)
Influence du sens du croisement sur la fertilité et le comportement végétatif des hybrides Arabusta.
12ème Colloque de l'A.S.I.C., Montreux (Suisse), 433-440.
- YAPO A., CHARMETANT P., LEROY T., LE PIERRES D., BERTHAUD J. (1989)
Les hybrides Congusta (*C. canephora* x *C. congensis*) : Comportement de rétrocroisements sur *C. canephora* dans les conditions de Côte d'Ivoire.
13ème Colloque de l'A.S.I.C., Paipa (Colombie), 448-456.
- YAPO A., LEROY T., LOUARN J. (1991)
Contribution à l'amélioration de *Coffea canephora* Pierre par hybridation interspécifique avec *C. liberica*
Bull ex. Hiern.
14ème Colloque de l'A.S.I.C., San Francisco (U. S. A.), 403-411.
- ZAMARRIPA A., DUCOS J. P., BOLLON H., DUFOUR M., PETIART V. (1991)
Développement d'un procédé de multiplication en masse du caféier par embryogénèse somatique en milieu liquide.
14ème Colloque de l'A.S.I.C., San Francisco (U. S. A.), 392-402.

Annexe A - 1 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. canephora* parent femelle et douze taxons parent mâle.

Parents mâles	CON	EUG	HUM	KAP	LIB	DEW	PSE	RAC	SAL	SES	STE	SPX
NPF	40	21	7	5	22	18	7	10	3	7	17	13
NPM	31	17+4m	2+3m	1	14+7m	12	1+3m	m	m	5	4+2m	m
NCX	132	65	10	5	49	45	8	10	3	12	27	14
NDE	112	13	0	2	12	18	2	0	2	0	2	5
NRT												
< 1 %	-	2	-	-	5	5	2	-	-	-	-	1
1 - 4,9	17	6	-	1	5	7	-	-	1	-	2	3
5 - 9,9	14	2	-	1	1	2	-	-	-	-	-	-
10 - 19,9	20	1	-	-	1	3	-	-	-	-	-	1
20 - 29,9	13	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
30 - 39,9	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
≥ 40%	37	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RMAX	114,0	50,2	-	5,2	10,0	27,4	0,7	-	26,1	-	3,0	18,5
RMPD	32,4	9,3	-	4,4	2,9	5,5	0,48	-	15,2	-	2,3	5,9
RMPC	27,5	1,9	0	1,8	0,71	2,2	0,12	0	10,1	0	0,16	2,1
Nfl	30531	14620	1698	1457	12008	10399	1840	3020	788	2942	9680	3450
Nfr	-	408	16	33	171	246	15	12	111	84	78	136
Ngr	-	389	3	37	143	269	13	0	125	10	34	126
Nhyb	8396	233	0	23	88	163	3	0	76	0	15	57
RMPPF	27,5	1,6	0	1,6	0,73	1,6	0,16	0	9,6	0	0,15	1,7

Légende des Annexes A1 à A12 :

NPF = Nb. de parents femelles
 NPM = Nb. de parents mâles
 NCX = Nb. de croisements
 NDE = Nb. de descendances
 NRT = Nb. de rendements

RMAX = rendement maximum
 RMPD = rendement moyen par descendances
 RMPC = rendement moyen par croisements
 Nfl = Nb. de fleurs

Nfr = Nb. de fruits
 Ngr = Nb. de graines
 Nhyb = Nb. d'hybrides
 RMPPF = rendement moyen pour 100 fleurs

Annexe A - 2 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. congensis* parent femelle et onze taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	EUG	HUM	KAP	LIB	DEW	RAC	SAL	SES	STE	SPX
NPF	3	9	4	2	2	11	4	2	4	6	7
NPM	16	6+1m	m	1	4	8	1	m	1	6	m
NCX	17	20	4	2	5	22	4	2	4	13	7
NDE	12	9	1	0	2	17	0	1	0	3	2
NRT											
< 1 %	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-
1 - 4,9	-	4	1	-	-	5	-	1	-	3	1
5 - 9,9	1	3	-	-	-	1	-	-	-	-	1
10 - 19,9	5	-	-	-	1	5	-	-	-	-	-
20 - 29,9	1	-	-	-	1	3	-	-	-	-	-
30 - 39,9	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
≥ 40%	3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
RMAX	75,4	7,3	3,8	-	15,2	43,9	-	2,6	-	4,0	5,0
RMPD	26,9	3,6	3,8	-	14,4	15,8	-	2,6	-	2,6	3,5
RMPC	19,0	1,6	1,0	0	5,8	12,2	0	1,3	0	0,61	1,4
Nfi	1348	3153	456	307	790	8928	593	297	686	2578	1032
Nfr	-	170	10	0	87	2541	18	5	35	60	14
Ngr	-	95	11	0	57	2834	0	9	0	56	12
Nhyb	256	44	5	0	36	1636	0	3	0	25	6
RMPPF	19,0	1,4	1,1	0	4,6	18,3	0	1,0	0	0,97	0,58

Annexe A - 3 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. eugenoides* parent femelle et onze taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	KAP	LIB	DEW	PSE	RAC	SAL	SES	STE	SPX
NPF	35	20	7	2	19	4	2	3	8	14	8
NPM	13	9	1	1	9	3	2	m	3+m	6+m	m
NCX	126	68	7	2	49	8	4	3	10	19	8
NDE	59	28	7	2	47	8	0	3	0	15	8
NRT											
< 1 %	18	9	-	-	1	-	-	-	-	-	-
1 - 4,9	38	12	-	1	15	4	-	1	-	7	-
5 - 9,9	3	5	1	1	10	1	-	2	-	2	2
10 - 19,9	-	2	4	-	8	3	-	-	-	3	2
20 - 29,9	-	-	-	-	6	-	-	-	-	2	2
30 - 39,9	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
≥ 40%	-	-	2	-	3	-	-	-	-	1	2
RMAX	6,4	15,8	57,9	8,8	63,1	18,7	-	7,2	-	58,9	61,7
RMPD	1,8	3,5	25,1	6,1	14,0	7,9	-	6,1	-	12,2	25,8
RMPC	0,82	1,4	25,1	6,1	13,4	7,9	0	6,1	0	9,6	25,8
Nfl	23605	9319	1134	275	9839	1017	711	354	2056	3359	1390
Nfr	3997	1156	306	32	1971	157	64	47	192	451	367
Ngr	4462	1254	461	37	2516	216	0	52	16	595	512
Nhyb	195	120	321	18	1251	75	0	22	0	338	364
RMPE	0,83	1,3	28,3	6,6	12,7	7,4	0	6,2	0	10,1	26,2

Annexe A - 4 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. humilis* parent femelle et quatre taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	LIB	DEW	STE
NPF	5	3	2	1
NPM	2	3m	2	m
NCX	5	3	3	1
NDE	3	3	1	1
NRT				-
< 1 %	1	-	-	-
1 - 4,9	1	3	1	-
5 - 9,9	1	-	-	-
10 - 19,9	-	-	-	-
≥ 20%	-	-	-	1
RMAX	8,0	2,7	1,8	25,2
RMPD	3,2	1,9	1,8	25,2
RMPC	1,9	1,9	0,61	25,2
Nfi	550	275	350	270
Nfr	15	6	6	99
Ngr	13	7	5	111
Nhyb	6	5	2	68
RMPPF	1,1	1,8	0,57	25,2

Annexe A - 5 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. kapakata* parent femelle et huit taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	DEW	PSE	SAL	STE	SPX
NPF	1	1	1	1	1	1	1	1
NPM	6	3	5	3	1	2m	2	m
NCX	6	3	5	3	1	2	2	1
NDE	1	3	5	0	0	2	0	1
NRT								
1 - 4,9	1	-	-	-	-	1	-	-
5 - 9,9	-	2	-	-	-	-	-	-
10 - 19,9	-	1	2	-	-	1	-	1
20 - 29,9	-	-	2	-	-	-	-	-
30 - 39,9	-	-	-	-	-	-	-	-
≥ 40%	-	-	1	-	-	-	-	-
RMAX	3,8	10,5	40,5	-	-	13,0	-	18,0
RMPD	3,8	8,6	26,2	-	-	7,1	-	18,0
RMPC	0,63	8,6	26,2	0	0	7,1	0	18,0
Nfi	666	320	536	351	80	346	196	267
Nfr	10	28	158	7	1	24	0	41
Ngr	11	29	187	4	1	24	0	52
Nhyb	3	27	156	0	0	16	0	48
RMPP	0,45	8,4	29,1	0	0	4,6	0	18,0

Annexe A - 6 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. liberica* LIB parent femelle et huit taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	HUM	DEW	RAC	STE	SPX
NPF	49	21	6	8	7	2	26	14
NPM	22	6	9+2m	2+3m	7	m	5+3m	5m
NCX	131	40	21	10	11	2	31	14
NDE	81	21	12	0	3	0	14	0
NRT								
< 1 %	3	-	2	-	-	-	2	-
1 - 4,9	27	9	3	-	-	-	2	-
5 - 9,9	14	4	1	-	-	-	2	-
10 - 19,9	17	4	1	-	1	-	1	-
20 - 29,9	8	3	1	-	1	-	3	-
30 - 39,9	7	1	2	-	-	-	1	-
≥ 40%	5	-	2	-	1	-	3	-
RMAX	54,1	32,4	48,5	-	46,0	-	112,7*	-
RMPD	13,3	9,9	17,8	-	28,2	-	24,6	-
RMPC	8,2	5,2	10,2	0	7,7	0	11,1	0
Nfl	24077	7123	3921	1305	2013	355	4651	2772
Nfr	5728	902	619	34	325	39	736	50
Ngr	5218	836	793	7	375	0	907	47
Nhyb	1942	398	512	0	223	0	710	0
RMPPF	8,1	5,6	13,1	0	11,1	0	15,3	0

Annexe A - 7 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. liberica DEW* parent femelle et dix taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	HUM	LIB	PSE	RAC	SES	STE	SPX
NPF	38	29	4	7	6	1	7	2	12	9
NPM	19	12	24+2m	1+m	4	2+m	2	1	6	m
NCX	177	52	41	7	9	3	7	2	20	9
NDE	9	4	14	0	6	0	0	0	13	0
NRT										
< 1 %	6	-	4	-	-	-	-	-	4	-
1 - 4,9	3	4	10	-	4	-	-	-	4	-
5 - 9,9	-	-	-	-	1	-	-	-	3	-
≥ 10 %	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-
RMAX	2,4	2,1	3,8	-	12,8	-	-	-	14,8	-
RMPD	1,0	1,7	1,6	-	5,6	-	-	-	4,4	-
RMPC	0,05	0,13	0,56	0	3,7	0	0	0	2,9	0
Nfi	46132	10331	11487	940	2885	679	1480	440	5310	1173
Nfr	274	77	186	0	107	11	0	0	283	0
Ngr	129	57	196	0	116	3	0	0	243	0
Nhyb	26	10	67	0	94	0	0	0	125	0
RMPPF	0,06	0,10	0,58	0	3,3	0	0	0	2,4	0

Annexe A-8 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. pseudozanguebariae* parent femelle et onze taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	KAP	LIB	DEW	RAC	SAL	SES	STE	SPX
NPF	7	4	4	5	2	4	3	5	19	5	2
NPM	7	7	5	1	1	4	2+m	m	10	4+m	m
NCX	15	14	9	5	2	5	4	5	33	9	2
NDE	7	2	6	3	1	5	0	5	0	2	0
NRT											
< 1 %	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
1 - 4,9	4	1	3	1	1	2	-	1	-	1	-
5 - 9,9	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-
10 - 19,9	-	-	-	2	-	1	-	-	-	1	-
20 - 29,9	-	-	1	-	-	-	-	3	-	-	-
30 - 39,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
≥ 40%	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-
RMAX	5,1	2,8	23,0	11,7	1,2	63,5	-	61,9	-	10,0	-
RMPD	1,9	1,9	6,5	8,9	1,2	18,8	-	30,0	-	5,7	-
RMPC	0,89	0,27	4,3	5,3	0,59	18,8	0	30,0	0	1,3	0
Nfi	2171	1985	1262	616	235	935	607	634	7150	1239	225
Nfr	85	51	130	65	3	201	64	177	0	26	4
Ngr	81	46	140	72	3	291	19	260	0	25	0
Nhyb	15	5	38	37	1	162	0	194	0	14	0
RMPF	0,69	0,25	3,0	6,0	0,43	17,3	0	30,6	0	1,1	0

Annexe A-9 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. racemosa* parent femelle et dix taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	KAP	LIB	DEW	PSE	SAL	SES	STE
NPF	7	3	5	1	8	12	5	1	8	1
NPM	6	1	8+3m	1	4	6	5	m	1	m
NCX	12	3	17	1	8	21	10	1	8	1
NDE	5	2	0	0	0	1	5	0	7	0
NRT										
< 1 %	1	1	-	-	-	1	1	-	2	-
1 - 4,9	3	1	-	-	-	-	2	-	1	-
5 - 9,9	1	-	-	-	-	-	1	-	2	-
10 - 19,9	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-
20 - 29,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
≥ 30 %	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
RMAX	5,0	1,0	-	-	-	0,3	15,4	-	37,0	-
RMPD	2,2	1,0	-	-	-	0,3	5,3	-	11,2	-
RMPC	0,73	0,67	0	0	0	0,014	2,7	0	9,8	0
Nfi	4070	940	5266	330	7862	19032	1868	330	1857	92
Nfr	76	8	51	0	3	4	70	0	174	0
Ngr	75	6	34	0	3	3	104	0	238	0
Nhyb	30	2	0	0	0	2	64	0	193	0
RMPPF	0,74	0,21	0	0	0	0,011	3,4	0	10,4	0

Annexe A-10 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. sessiliflora* parent femelle et douze taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	HUM	KAP	LIB	DEW	PSE	RAC	SAL	STE	SPX
NPF	1	12	1	4	4	3	8	7	1	3	7	3
NPM	5	13	3	m	1	1	5	13	2	m	5	m
NCX	5	26	3	4	4	3	13	20	2	3	14	3
NDE	5	13	3	1	1	1	5	8	2	0	2	1
NRT												
< 1 %	-	2	-	-	-	-	2	2	-	-	2	-
1 - 4,9	3	7	1	1	-	1	2	4	-	-	-	1
5 - 9,9	1	-	1	-	-	-	1	2	-	-	-	-
10 - 19,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20 - 29,9	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30 - 39,9	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
≥ 40%	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
RMAX	18,0	36,6	21,6	3,1	36,7	1,6	5,8	6,7	94,9	-	0,5	4,0
RMPD	5,8	10,5	11,7	3,1	36,7	1,6	2,0	2,8	87,2	-	0,5	4,0
RMPC	5,8	5,3	11,7	0,78	9,2	0,52	0,79	1,1	87,2	0	0,07	1,3
Nfi	1247	2870	674	356	602	850	3400	4480	508	662	2246	444
Nfr	325	414	178	47	104	11	80	-	292	7	37	11
Ngr	380	441	204	47	159	6	74	-	496	0	40	12
Nhyb	80	83	87	4	66	2	15	56	437	0	2	4
RMPF	6,4	2,9	12,9	1,1	11,0	0,24	0,44	1,2	86,0	0	0,09	0,90

Annexe A-11 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. stenophylla* parent femelle et sept taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	LIB	DEW	RAC	SAL	SPX
NPF	9	2	8	2	3	1	3
NPM	9	4	14+2m	4	3+m	m	m
NCX	25	7	21	5	4	1	3
NDE	2	1	13	4	0	0	0
NRT							
< 1 %	-	-	-	1	-	-	-
1 - 4,9	2	1	6	2	-	-	-
5 - 9,9	-	-	2	1	-	-	-
10 - 19,9	-	-	2	-	-	-	-
20 - 29,9	-	-	1	-	-	-	-
30 - 39,9	-	-	1	-	-	-	-
≥ 40%	-	-	1	-	-	-	-
RMAX	1,2	1,1	46,4	5,0	-	-	-
RMPD	1,2	1,1	12,8	2,0	-	-	-
RMPC	0,09	0,16	7,9	1,6	0	0	0
Nfi	6416	1319	3761	1400	913	103	940
Nfr	133	45	427	103	39	0	10
Ngr	52	48	469	87	0	0	0
Nhyb	4	2	319	29	0	0	0
RMPPF	0,06	0,15	8,5	2,1	0	0	0

Annexe A - 12 : Récapitulation des croisements interspécifiques entre *C. sp* X parent femelle et sept taxons parent mâle.

Parents mâles	CAN	CON	EUG	KAP	LIB	DEW	SAL
NPF	1	2	3	1	1	1	1
NPM	2	2	3	1	2	1	m
NCX	2	2	3	1	2	1	1
NDE	0	2	3	1	0	0	1
NRT							
< 1 %	-	1	-	-	-	-	-
1 - 4,9	-	1	-	-	-	-	-
5 - 9,9	-	-	1	1	-	-	-
10 - 19,9	-	-	2	-	-	-	-
≥ 20 %	-	-	-	-	-	-	1
RMAX	-	1,0	15,2	6,6	-	-	26,2
RMPD	-	0,9	11,7	6,6	-	-	26,2
RMPC	0	0,88	11,7	6,6	0	0	26,2
Nfl	111	332	643	137	97	203	107
Nfr	8	14	97	13	4	5	24
Ngr	0	13	147	19	5	6	35
Nhyb	0	3	75	9	0	0	28
RMPE	0	0,90	11,7	6,6	0	0	26,2

Annexe B : Etude de la viabilité du pollen des descendance issues de fécondation libre des clones IF126, IF197 et IF202 de *C. canephora* : analyse de la variance (données transformées $y = 2 \arcsin \sqrt{x}$).

Origine de la variation	SLE	ddl	CM	F	
Totale	24,4439	122	0,2004		
Descendances	1,5643	2	0,7821	1,52	NS
Pieds dans descendances	19,5323	38	0,5140	12,60	***
Résiduelle	3,3473	82	0,0408		

Annexe C : Distribution des viabilités polliniques chez 59 hybride *C. canephora* x *C. congensis* observés sur trois floraisons successives (A = fin de saison des pluies, B = entrée de saison sèche, C = fin de saison sèche) (Berthaud,c.p.).

Floraisons	Classes de viabilité pollinique (%)					
	< 50	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99
A	25,4	3,4	5,1	15,3	23,7	27,1
B	33,9	1,7	6,8	10,2	20,3	27,1
C	37,3	5,1	13,6	13,6	22,0	8,5

Annexe D1 : Associations chromosomiques en métaphase I, disjonctions en anaphase I et viabilités polliniques des hybrides *C. canephora* x *C. congensis*.

Matériel végétal	METAPHASE I							ANAPHASE I						
	Nb CMP	I	II	<i>p</i>	<i>l</i>	CMP 11 II %	VP %	Nb CMP	montées 9	aux 10	pôles 11	(%) 12	Chr. traîn. %	Nb ponts
IF126 x 03190														
231064	30	0,93	10,60	0,964	0,308	63	71	25	2	12	72	4	0,2	3
231065	30	0,07	10,97	0,997	0,422	97	36	25	-	8	86	6	0,2	-
231066	30	0,47	10,77	0,979	0,362	77	45							
231068	30	0,40	10,80	0,982	0,386	80	69							
231069	30	0,67	10,67	0,970	0,447	70	78	25	-	8	92	-	0,7	3
231070	30	0,33	10,83	0,985	0,394	83	73	25	-	4	94	2	0,2	2
231072	30	0,20	10,90	0,991	0,443	90	85	25	-	4	96	-	0,4	-
231073	30	0,40	10,80	0,982	0,506	80	60	25	-	6	90	4	0,2	2
231074	30	0,07	10,97	0,997	0,489	97	73	25	-	6	90	4	0,2	-
231075	30	0,13	10,93	0,994	0,418	93	88	25	-	6	94	-	0,5	1
IF126 x 03390														
231104	30	0,40	10,80	0,982	0,321	80	18	25	-	4	96	-	0,4	4
231106	30	0,67	10,67	0,970	0,416	70	43	25	-	10	86	4	0,5	1
231108	30	0,27	10,87	0,988	0,344	87	40							
231110	30	0,73	10,63	0,967	0,348	70	73	25	-	10	80	-	1,8	1
231111	30	1,27	10,37	0,942	0,286	57	61							
231112	30	0,27	10,87	0,988	0,350	87	65							
231113	30	0,40	10,80	0,982	0,435	80	25	25	-	4	92	4	-	1
231114	30	0,20	10,90	0,991	0,446	90	12	14	-	-	100	-	-	4
231116	30	0,07	10,97	0,997	0,426	97	24							
231117	30	0,33	10,83	0,985	0,452	83	42	25	-	10	90	-	0,9	2

Annexe D3 : Associations chromosomiques en métaphase I, disjonctions en anaphase I et viabilités polliniques des hybrides avec *C. humilis* et *C. stenophylla*.

Matériel végétal	Nb CMP	METAPHASE I								VP %	Nb CMP	ANAPHASE I					Chr. train. %	Nb ponts
		I	II	III	IV	<i>p</i>	<i>l</i>	CMP 11 II%	autres			montées 10	aux pôles 11 12	(%) autres				
HUM x CAN 72001	50	0,88	9,60	0,16	0,36	0,953	0,435	58	32	17	-	26,5	61,8	11,8	-	1,3	-	
HUM x LIB 75002	50	1,34	10,38	-	-	0,944	0,329	50	54	21	4,8	16,7	66,7	9,5	2,4	1,1	-	
75003	50	1,08	10,46	-	-	0,951	0,268	56	67	36	4,2	18,1	65,3	9,7	2,8	1,0	-	
HUM x STE 76001	50	2,03	9,94	-	-	0,904	0,249	36	48	42	16,7	20,2	50,0	8,3	4,8	3,5	2	
76002	50	3,40	9,30	-	-	0,845	0,202	6	34	20	42,5	22,5	17,5	12,5	5,0	9,3	1	
76003	50	1,48	10,26	-	-	0,933	0,234	44	61	15	13,3	26,7	43,3	13,3	3,3	3,3	1	
STE x CAN 62001	100	2,32	9,84	-	-	0,895	0,316	19	50	50	16	29	41	14	-	4,9	1	
62002	50	2,88	9,56	-	-	0,869	0,246	16	27									
STE x LIB 56002	50	1,28	10,36	-	-	0,942	0,361	50	42	33	4,5	21,2	62,1	9,1	3,0	1,4	3	
65407	30	3,27	9,37	-	-	0,852	0,295	20	22	25	32	32	24	6	6	7,5	1	
65415	30	2,60	9,70	-	-	0,882	0,289	20	18	25	32	34	32	-	2	9,6	-	
65414	30	1,87	10,07	-	-	0,915	0,457	40	44	25	12	26	54	8	-	4,0	-	
65418	30	4,13	8,93	-	-	0,812	0,287	7	8	25	66	22	10	2	-	20,5	-	

Annexe D5 : Associations chromosomiques en métaphase I, disjonctions en anaphase I et viabilités polliniques des hybrides avec *C. racemosa* et *C. sessiliflora* avec des taxons de l'Ouest.

Matériel végétal	METAPHASE I									ANAPHASE I								
	Nb CMP	I	II	III	IV	p	l	CMP 11 II %	VP %	Nb CMP	autres	9	montées 10	aux 11	pôles 12	(%) autres	Chr. traîn. %	Nb ponts
RAC x CAN																		
92001	50	1,84	10,08	-	-	0,916	0,287	32	7	28	1,8	5,4	26,8	58,9	7,1	-	3,2	-
92004	80	1,50	10,10	-	0,075	0,932	0,294	45	4	50	-	3	31	54	12	-	2,3	-
92006	50	1,80	10,10	-	-	0,918	0,368	38	7									
92008	27	1,92	10,04	-	-	0,912	0,232	33	3	18	5,5	2,8	50,0	30,6	11,1	-	2,8	-
92009	50	4,22	8,86	0,02	-	0,808	0,230	6	1	44	13,6	21,6	20,5	38,6	5,7	-	9,6	4
92013	50	3,20	9,30	0,04	0,02	0,855	0,211	14	3	50	6	15	29	37	8	5	5,5	3
92015	50	5,96	8,02	-	-	0,729	0,172	0	4	30	16,7	25,0	28,3	16,7	10,0	3,3	10,0	-
92021	100	5,80	8,22	0,02	0,05	0,759	0,158	5	4	50	14	27	30	19	7	3	10,7	2
92027	50	3,68	9,16	-	-	0,833	0,225	4	2	30	8,3	16,7	33,3	21,7	15,0	5,0	6,1	-
92034	50	4,56	8,72	-	-	0,793	0,154	6	8	38	21,1	19,7	30,3	17,1	9,2	2,6	11,2	1
92037	50	2,40	9,70	0,04	0,02	0,891	0,282	24	7									
RAC x CON																		
93002	26	5,04	8,34	0,04	0,04	0,771	0,175	0	17	23	34,8	17,4	28,3	15,2	2,2	2,2	16,8	-
RAC x DEW																		
95001	100	4,76	8,52	-	0,05	0,784	0,291	6	13	36	20,8	18,1	40,3	9,7	6,9	4,2	11,7	4
95002	100	2,57	9,55	0,03	0,06	0,885	0,326	27	15	38	7,9	13,2	28,9	42,1	7,9	-	6,8	1
SES x CAN																		
S2001	50	2,94	9,50	0,02	-	0,866	0,294	18	12	50	6	25	27	31	8	3	7,5	6
S2006	50	2,88	9,56	-	-	0,869	0,264	18	22									
S2010	50	5,72	8,04	0,04	0,02	0,740	0,172	0	4	25	10	22	30	12	20	6	7,1	-
S2027	50	2,64	9,68	-	-	0,880	0,324	24	8									
S2033	50	3,12	9,44	-	-	0,858	0,222	18	11									
S2040	50	3,96	9,02	-	-	0,828	0,293	8	4	50	2	8	40	33	16	1	4,0	4
S2044	50	3,48	9,26	-	-	0,842	0,322	12	19									
SES x DEW																		
S5001	50	4,68	8,66	-	-	0,787	0,192	8	4									
S5003	50	1,68	10,16	-	-	0,924	0,317	34	28									
S5004	50	3,24	9,38	-	-	0,853	0,205	24	20	41	3,7	15,9	25,6	39,0	13,4	2,4	4,5	1

Annexe D7 : Associations chromosomiques en métaphase I, disjonctions en anaphase I et viabilités polliniques des hybrides *C. eugenioides* x *C. canephora*, *C. eugenioides* x DEW.

Matériel végétal	Nb CMP	METAPHASE I								VP %	Nb CMP	ANAPHASE I						Chr. train. %	Nb ponts
		I	II	III	IV	p	l	CMP 11 II %	autres			montées 9	aux 10	pôles 11	(%) 12	13			
EUG x CAN																			
42007	30	1,70	10,10	0,03	-	0,923	0,472	43	22	25	-	8	40	42	8	2	4,0	1	
42010	30	3,73	9,03	0,07	-	0,830	0,317	10	9	25	4	24	42	20	10	-	8,4	3	
42012	30	3,30	9,20	0,10	-	0,850	0,370	10	12	25	6	28	34	26	4	2	9,1	1	
42051	30	1,87	10,07	-	-	0,915	0,414	40	4	25	10	26	20	40	4	-	8,9	-	
42052	30	1,70	10,10	0,03	-	0,923	0,399	37	12	25	4	18	18	58	2	-	5,8	-	
42058	30	2,07	9,87	0,07	-	0,906	0,453	40	9	25	-	10	28	54	8	-	3,6	44	
42059	30	1,27	10,37	-	-	0,942	0,459	57	31	25	4	18	12	58	6	2	4,7	1	
42061	30	2,90	9,33	0,10	0,03	0,868	0,425	17	22	25	16	14	30	34	4	2	9,3	2	
EUG x DEW																			
ED1	30	3,33	9,33	-	-	0,848	0,243	13	2	25	20	32	28	18	2	-	15,1	-	
ED2	30	2,00	10,00	-	-	0,909	0,293	37	4	25	14	14	36	34	2	-	9,8	2	

Annexe D8 : Associations chromosomiques en métaphase I, régularité en anaphase I et anaphase II*, et viabilités polliniques chez les hybrides *C. congensis* x *C. eugenioides*.

Matériel végétal	Nb CMP	METAPHASE I							ANAPHASE I	ANAPHASE II	VP %
		I	II	III	IV	<i>p</i>	<i>l</i>	CMP 11 II pot %	11 chrom. aux pôles %	11 chrom. aux pôles %	
04888 x 03390											
43021	30	3,00	9,50	-	-	0,864	0,572	23	56	-	13
43022	30	2,20	9,90	-	-	0,900	0,444	40	60	-	10
43023	30	2,30	9,80	0,03	-	0,895	0,235	23	60	-	13
43024	30	1,20	10,40	-	-	0,945	0,461	53	72	-	6
43025	30	2,00	10,00	-	-	0,909	0,387	30	48	-	12
43026	30	2,03	9,83	0,10	-	0,908	0,386	40	58	-	13
03518 x 04244											
34105	50	1,92	10,04	-	-	0,913	0,223	28	41	38	20
34106	50	2,04	9,98	-	-	0,907	0,196	28	30	-	13
03390 x 04244											
34113	100	1,90	10,00	0,02	0,01	0,914	0,219	27	52	58	14
34114	50	2,26	9,84	0,02	-	0,897	0,222	28	53	45	11
34115	76	2,88	8,66	0,41	0,14	0,869	0,242	11	34	43	12
34116	50	2,06	9,94	0,02	-	0,906	0,183	28	53	65	32
34117	50	2,40	9,76	-	0,02	0,891	0,230	24	34	60	29
34118	50	1,92	10,04	-	-	0,912	0,281	36	47	-	22
34119	100	2,73	8,00	0,21	0,66	0,876	0,179	13	49	-	14
34120	50	2,96	9,52	-	-	0,865	0,298	18	41	47	23
34121	100	2,17	9,88	0,01	0,01	0,901	0,285	29	44	68	34
34122	50	2,36	9,78	-	0,02	0,893	0,329	30	58	65	25
34123	50	2,80	9,60	-	-	0,873	0,223	18	32	36	16
34124	50	2,78	9,42	0,02	0,08	0,874	0,251	26	44	-	25

* (annexe E)

Annexe F : Croisements effectués entre géniteurs tétraploïdes de six taxons (nombre de croisements et nombre de fleurs).

mâle femelle	CAN - T	LIB - T	DEW - T	STE - T	CON - T	RAC - T
CAN - T	-	33 8536	31 7453	5 1323	4 1450	-
LIB - T	70 15054	-	11 2549	19 3527	11 1223	1 379
DEW - T	40 6909	6 1088	-	11 2076	6 1013	-
STE - T	2 350	2 360	1 180	-	-	-
CON - T	-	2 260	-	-	-	-
RAC - T	3 622	2 840	3 1576	-	-	-

Annexe G : Associations chromosomiques en métaphase I et viabilité pollinique chez les amphiploïdes et chez un individu T1 de *C. canephora*.

Matériel végétal	CMP	I	II	III	IV	<i>p</i>	<i>lca</i> *	VP
<i>C. canephora</i> 4x 22001	30	2,067	15,333	1,133	1,967	0,953	0,676	77
<i>C. canephora</i> x <i>C. congensis</i>								
23006	16	2,188	15,250	1,438	1,750	0,950	0,676	89
23010	16	2,938	15,687	1,313	1,438	0,933	0,702	86
23032	16	2,000	16,313	1,125	1,500	0,955	0,686	77
23080	16	2,563	15,812	1,688	1,188	0,942	0,709	80
23086	16	4,063	14,313	2,438	1,000	0,908	0,670	90
23090	16	2,938	15,750	1,688	1,125	0,933	0,688	65
23091	16	2,250	14,313	1,625	2,063	0,949	0,680	51
LIB x <i>C. canephora</i>								
52120	16	5,188	16,125	1,188	0,750	0,882	0,671	82
52136	16	7,000	15,125	1,750	0,375	0,841	0,625	79
52177	16	4,000	16,375	1,250	0,875	0,909	0,642	91
52266	16	3,125	16,750	0,875	1,188	0,929	0,691	87
52500	41	4,707	13,878	1,537	1,732	0,893	0,669	54
<i>C. eugenioides</i> x <i>C. canephora</i>								
42010	16	2,688	16,500	0,688	1,563	0,939	0,732	79
42013	16	1,688	17,875	0,188	1,500	0,962	0,733	55
42029	16	7,562	12,812	2,438	0,875	0,828	0,719	40
24200	16	2,125	12,500	1,125	3,375	0,952	0,728	25
<i>C. canephora</i> x <i>C. sp X</i> 2C017	29	4,103	16,276	0,931	1,138	0,907	0,678	81
<i>C. racemosa</i> x <i>C. canephora</i>								
92106	27	7,741	14,741	1,222	0,778	0,824	0,614	58
92108	20	9,900	14,450	0,800	0,700	0,775	0,591	79
92127	19	8,474	13,895	1,526	0,789	0,807	0,633	86
<i>C. eugenioides</i> x <i>C. congensis</i>								
43049	16	3,500	13,250	2,000	2,000	0,920	0,745	65
43051	16	4,000	13,687	1,625	1,938	0,909	0,703	52
34113	16	3,250	14,438	1,125	2,125	0,926	0,725	60
34117	16	4,375	14,563	1,500	1,500	0,901	0,727	64
34118	16	6,188	11,813	2,313	1,812	0,859	0,689	64
<i>C. eugenioides</i> x DEW								
45301	16	3,750	10,000	1,500	3,937	0,915	0,755	16
45302	16	5,500	11,250	2,250	2,313	0,875	0,729	5
45303	16	5,125	11,188	1,750	2,813	0,884	0,751	12
<i>C. racemosa</i> x DEW 95002	24	8,208	13,417	1,708	0,952	0,813	0,614	66

* *lca* = liaison par chromosomes associés.

Annexe H : Formules d'association chromosomique relevées en métaphase I chez les amphiploïdes après regroupement des quadrivalents effectifs (IV) et potentiels : (III + I) fréquence des CMP ayant de 0 à 7 paires d'univalents dans ces conditions.

I	II	IV + (III+I)	CAN C-TI	CAN x CON	LIB x CAN	EUG x CAN	CON x EUG	EUG x DEW	CAN x SPX	RAC x CAN	RAC x DEW
0	6	8	-	-	-	-	-	1	-	-	-
0	8	7	-	-	-	-	2	2	-	-	-
0	10	6	-	1	1	2	1	6	-	-	-
0	12	5	4	5	-	1	2	1	-	-	-
0	14	4	3	16	3	3	6	1	-	-	-
0	16	3	5	28	2	3	7	-	3	1	-
0	18	2	5	13	5	9	1	-	1	-	-
0	20	1	1	3	4	2	-	-	-	-	-
0	22	0	-	-	1	-	-	-	1	-	-
0I%			62,1	58,9	15,2	31,3	23,8	22,9	17,2	1,5	-
2	5	8	-	-	-	-	-	1	-	-	-
2	7	7	-	-	-	-	1	-	-	-	-
2	9	6	-	1	-	2	3	6	-	-	-
2	11	5	-	2	5	3	4	6	-	1	-
2	13	4	3	6	4	2	8	4	-	-	-
2	15	3	3	12	13	4	8	1	6	4	1
2	17	2	1	9	9	9	5	-	2	1	2
2	19	1	1	3	3	2	2	-	1	-	-
2	21	0	-	-	1	-	-	-	-	-	-
2I%			27,6	29,5	33,3	34,4	38,7	37,5	31,0	9,1	12,5
4	8	6	-	-	-	1	1	-	-	-	-
4	10	5	-	2	1	2	-	4	-	-	3
4	12	4	-	2	2	1	6	1	1	3	-
4	14	3	-	5	3	2	5	2	3	2	2
4	16	2	2	2	1	2	5	1	4	4	2
4	18	1	1	1	-	4	-	-	2	2	1
4	20	0	-	1	-	1	2	-	-	-	-
4I%			10,3	11,6	26,7	20,3	23,8	16,6	34,5	16,7	33,3
6	7	6	-	-	-	-	-	1	-	-	-
6	9	5	-	-	2	1	3	1	-	-	-
6	11	4	-	-	2	2	4	4	-	2	-
6	13	3	-	-	4	3	3	1	-	3	2
6	15	2	-	-	6	1	-	-	-	4	2
6	17	1	-	-	4	-	1	-	-	2	1
6	19	0	-	-	1	-	-	-	3	-	-
6I%			-	-	18,1	10,9	13,7	14,6	10,4	16,7	20,8
8	10	4	-	-	1	-	-	1	-	-	2
8	12	3	-	-	-	1	-	1	-	-	1
8	14	2	-	-	1	1	-	2	1	8	4
8	16	1	-	-	1	-	-	-	1	3	-
8	18	0	-	-	1	-	-	-	-	3	-
8I%			-	-	3,8	3,1	-	8,3	6,9	21,2	29,2
10	11	3	-	-	1	-	-	-	-	4	-
10	13	2	-	-	-	-	-	-	-	4	-
10	15	1	-	-	2	-	-	-	-	3	-
10	17	0	-	-	-	-	-	-	-	2	-
10I%			-	-	2,9	-	-	-	-	19,7	-
12	12	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-
12	14	1	-	-	-	-	-	-	-	3	-
12	16	0	-	-	-	-	-	-	-	3	-
12I%			-	-	-	-	-	-	-	10,6	4,2
14	11	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-
14	13	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-
14I%			-	-	-	-	-	-	-	4,5	-
			29	112	105	64	80	48	29	55	24

TABLE DES MATIERES

RESUME.....	5
MOTS CLES.....	5
INTRODUCTION.....	6

PREMIERE PARTIE: PRESENTATION DU MATERIEL VEGETAL ET DES METHODES D'ETUDE

CHAPITRE 1 :

TAXINOMIE ET RESSOURCES GENETIQUES DES CAFEIERS	10
A / DONNEES TAXINOMIQUES	10
1) Systématique des caféiers <i>sensu lato</i>	10
2) Le genre <i>Coffea</i> L.....	10
3) Le sous-genre <i>Coffea</i>	11
4) Les espèces d'origine africaine (<i>Eucoffea</i>).....	12
B / LES RESSOURCES GENETIQUES DES CAFEIERS EN COTE D'IVOIRE	13
1) Les collections de caféiers cultivés	13
2) Les collections de caféiers spontanés.....	14
a) Les espèces d'Afrique occidentale et centrale.....	15
b) Les espèces d'Afrique de l'Est.....	16
b1) Les espèces d'altitude.....	16
b2) Les espèces de basse altitude.....	17
3) Les reliquats de jardins botaniques	17

CHAPITRE 2 :

MATERIEL VEGETAL ET METHODES	18
A / ESPECES UTILISEES DANS LE PROGRAMME D'HYBRIDATION INTERSPECIFIQUE	18
1) Historique du programme d'hybridation	18
2) Origine et diversité du matériel végétal.....	19
3) Caractéristiques et phénologie des espèces.....	20
a) Nombres chromosomiques et modes de reproduction	20
b) Morphologie	20
c) Phénologie	22
d) Teneur en caféine	22
B / OBTENTION ET MULTIPLICATION DU MATERIEL VEGETAL	23
1) Croisements contrôlés.....	23
a) Choix des géniteurs	23
b) Réalisation des croisements	23
c) Réussite des croisements	24
2) Semis et cycles de génération.....	24
a) Semis	24
b) Cycles de génération: le caféier plante pérenne arbustive.....	25
3) Greffage	25
4) Polyploïdisation	26
C / ETUDE DU MATERIEL VEGETAL	26
1) Vigueur	26
2) Comportement méiotique.....	27
3) Fertilité.....	28
a) Viabilité du pollen	28
b) Fertilité femelle	29
b1) Fructification chez les caféiers.....	29
b2) Base bibliographique des méthodes d'estimation de la fertilité femelle.....	30
b3) Position adoptée	31
4) Traitement des données	33

**DEUXIEME PARTIE :
OBTENTION DES HYBRIDES INTERSPECIFIQUES F1**

CHAPITRE 1 :

REUSSITE DES CROISEMENTS PAR ESPECE	35
A / ETENDUE DU PROGRAMME D'HYBRIDATION	35
B / BILAN	35
C / EFFET DU SENS DU CROISEMENT	37
1) Taxons pris comme parent femelle	37
2) Taxons pris comme parent mâle	38

CHAPITRE 2 :

REUSSITE DES COMBINAISONS INTERSPECIFIQUES.....	39
A / BILAN.....	39
1) Les croisements entre taxons d'Afrique occidentale et centrale	40
2) Les croisements entre taxons d'Afrique de l'Est	40
3) Les autres croisements.....	41
B / VIGUEUR DES HYBRIDES.....	42

CHAPITRE 3 :

DISCUSSION SUR L'OBTENTION DES HYBRIDES F1	43
A / COMPARAISON AVEC LES TRAVAUX ANTERIEURS D'HYBRIDATION.....	43
1) Les hybrides obtenus au Brésil	43
2) Les hybrides obtenus dans d'autres pays	44
3) Conclusion.....	44
B / ANALYSE DE NOS RESULTATS.....	45
1) Homogénéité de comportement des caféiers de l'Ouest.....	45
2) Hétérogénéité de comportement des caféiers de l'Est.....	45
3) Regroupement possible de <i>C. kapakata</i> et <i>C. sp. X</i> avec les caféiers de l'Ouest.....	46
C / CONCLUSION	47

TROISIEME PARTIE :
VIABILITE POLLINIQUE DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

CHAPITRE 1 :

VIABILITE POLLINIQUE CHEZ LES ESPECES 49

A / LES GENITEURS ET LES POPULATIONS PARENTALES 50

B / LES DESCENDANCES INTRASPECIFIQUES 50

C / CONCLUSION 51

CHAPITRE 2 :

VIABILITE POLLINIQUE CHEZ LES HYBRIDES 51

A / QUALITE FLORALE..... 51

B / MISE EN EVIDENCE DE QUELQUES FACTEURS DE VARIATION DE LA VIABILITE

POLLINIQUE DANS LES COMBINAISONS INTERSPECIFIQUES..... 52

1) *C. canephora* x *C. congensis* 52

2) LIB x *C. canephora*..... 54

3) *C. sessiliflora* x *C. racemosa* 55

4) Conclusion..... 56

a) Effets génétiques 56

b) Effets du milieu 57

C / VIABILITE POLLINIQUE DES HYBRIDES SELON L'ORIGINE DES ESPECES PARENTES 58

1) Les hybrides entre taxons de l'Ouest..... 58

2) Les hybrides entre taxons de l'Est..... 60

3) Les hybrides entre taxons de l'Est et de l'Ouest..... 60

4) Les hybrides avec *C. kapakata* et *C. sp. X*..... 61

CHAPITRE 3 :

DISCUSSION SUR LA VIABILITE POLLINIQUE DES HYBRIDES 61

A / LES REGROUPEMENTS ENTRE TAXONS (fig. 14)..... 62

1) Les taxons de l'Est et de l'Ouest 62

2) *C. kapakata* et *C. sp. X*..... 62

B / RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LA REUSSITE DES HYBRIDATIONS 63

1) Le groupe de l'Ouest..... 63

2) Les taxons de l'Est et leurs relations avec les autres caféiers 63

a) Les taxons à fructification rapide	63
b) L'espèce d'altitude <i>C. eugenoides</i>	64
3) Conclusion.....	64
C / VIABILITE POLLINIQUE ET DESCENDANCES	65
D / CONCLUSION	66

QUATRIEME PARTIE :
COMPORTEMENT MEIOTIQUE ET RECHERCHE DES CAUSES DE STERILITE
DU POLLEN CHEZ LES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

CHAPITRE 1 :	
DONNEES GENERALES SUR LE COMPORTEMENT MEIOTIQUE	67
A / LES ESPECES PARENTES	68
1) Régularité méiotique.....	68
2) Variation des paramètres d'association chromosomique.....	69
3) Conclusion.....	69
B / LES HYBRIDES	70
1) Comportement en métaphase 1	70
a) La régularité métaphasique	70
b) Les paires d'univalents	71
c) Les multivalents.....	71
c1) Les multivalents à forte fréquence	72
c2) Les multivalents chez les hybrides <i>C. congensis</i> x <i>C. eugenoides</i>	73
d) Les paramètres d'association chromosomique	73
2) Comportement en anaphase 1 et relation avec la métaphase 1.....	75
a) Caractères généraux de l'anaphase 1	75
b) Relation entre l'anaphase 1 et la métaphase 1	75
b1) Relations entre les paramètres de régularité.....	75
b2) Relation globale entre la métaphase 1 et l'anaphase 1.....	76
3) Les autres stades méiotiques	77
a) Comportement en anaphase 2	77
b) Comportement au stade tétrade	78
C / CONCLUSION	79

CHAPITRE 2 :

RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LE COMPORTEMENT MEIOTIQUE..... 80

A / LE MODELE GENERAL ET LES PRINCIPALES CAUSES DE DEVIATION 80

1) Mise en évidence du modèle de base chez les hybrides LIB x *C. canephora* 80

2) Analyse de quelques situations s'écartant du modèle de base 82

a) Chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* 82

b) Chez les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* 83

c) Chez les hybrides *C. eugenioides* x *C. congensis* 85

3) Conclusion..... 87

B / LES REGROUPEMENTS ENTRE TAXONS ET LES RELATIONS MEIOSE-FERTILITE..... 88

1) Les hybrides entre taxons de l'Ouest..... 89

2) Les hybrides entre taxons de l'Est à fructification rapide..... 89

3) Les hybrides entre les taxons de l'Est et les autres caféiers..... 90

a) Les hybrides entre les taxons à fructification rapide et les taxons de l'Ouest..... 90

b) Les hybrides avec *C. eugenioides* 91

4) Les hybrides avec *C. kapakata* et *C. sp. X*..... 92

5) Conclusion..... 92

C / CONCLUSION 93

CINQUIEME PARTIE :

FERTILITE FEMELLE DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

CHAPITRE 1 :

FERTILITE FEMELLE CHEZ LES ESPECES 94

A / ETUDE DES PARAMETRES DE FERTILITE 95

1) Variation des paramètres..... 95

2) Relations entre les paramètres..... 96

B / ETUDE SUR LES CATEGORIES DE FRUITS 97

1) Analyses par taxon..... 97

2) Analyse globale..... 98

C / CONCLUSION 99

CHAPITRE 2 :

FERTILITE FEMELLE CHEZ LES HYBRIDES..... 100

A / ETUDE DES PARAMETRES DE FERTILITE 100

1) Variation des paramètres..... 100

a) Les combinaisons hybrides à fertilité élevée 100

b) Les autres combinaisons hybrides 101

2) Relations entre les paramètres 102

a) Les paramètres propres aux fruits 102

b) Les paramètres en rapport avec le nombre de fleurs 103

3) Mise en évidence d'effets génétiques dans les combinaisons hybrides 103

a) Effets généraux 103

b) Effets parentaux chez les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* 104

B / ETUDE SUR LES CATEGORIES DE FRUITS 105

1) Analyse par type d'hybrides..... 105

a) Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis*..... 105

b) Les autres hybrides..... 105

2) Analyse globale..... 107

3) Conclusion..... 107

C / EXEMPLES D'APPLICATION DU MODELE DE FRUCTIFICATION DE de REFFYE (1974) 108

1) Formation des fruits..... 108

a) Principes 108

b) Les hybrides LIB x *C. canephora* 109

c) Les hybrides LIB x *C. stenophylla* 110

2) Formation des grains..... 111

a) Principes 111

b) Résultats chez quatre combinaisons hybrides 111

3) Discussion-conclusion sur le modèle de fructification 112

D / CONCLUSION 113

CHAPITRE 3 :

RELATION ENTRE LES COMPOSANTES MALE ET FEMELLE DE LA FERTILITE..... 114

A / RELATION ENTRE LA VIABILITE POLLINIQUE ET LES PARAMETRES DE FERTILITE

FEMELLE..... 114

1) Relation dans les combinaisons hybrides..... 115

a) Les hybrides *C. canephora* x *C. congensis* et leurs parents..... 115

b) Les hybrides *C. sessiliflora* x *C. racemosa* 116

c) Les autres hybrides.....	116
2) Relation globale entre la viabilité pollinique et le taux de fruits à une écaille	117
3) Relation globale entre la viabilité pollinique et les catégories de fruits.....	118
B / RELATION ENTRE LES NIVEAUX DE VIABILITE POLLINIQUE ET DE FRUCTIFICATION	
POUR L'ENSEMBLE DES HYBRIDES.....	118
1) Les hybrides intra-groupe	119
a) Les hybrides entre taxons de l'Ouest	119
b) Les hybrides entre taxons de l'Est à fructification rapide	119
2) Les hybrides intergroupes	120
a) Les hybrides avec <i>C. eugenioides</i> et <i>C. sp. X</i>	120
b) Les autres hybrides.....	121
c) Remarques sur les combinaisons hybrides intergroupes.....	122
C / CONCLUSION	123

SIXIEME PARTIE :

LES TENTATIVES DE RESTAURATION DE LA FERTILITE: DESCENDANCES DIPLOIDES ET DERIVES TETRAPLOIDES DES HYBRIDES F1 DIPLOIDES

CHAPITRE 1 :

LES DESCENDANCES HYBRIDES DIPLOIDES DE DEUXIEME GENERATION	124
A / GERMINATION DES GRAINES G2.....	125
1) Les hybrides LIB x <i>C. canephora</i>	125
2) Les autres hybrides	126
3) Conclusion.....	126
B / VIGUEUR ET CARACTERISTIQUES VEGETATIVES DES DESCENDANCES G2.....	127
1) Les descendances des hybrides LIB x <i>C. canephora</i>	127
a) Observations en pépinière.....	127
b) Observations aux champs	128
2) Les descendances des hybrides <i>C. racemosa</i> x <i>C. canephora</i>	129
3) Conclusion.....	130
C / FERTILITE DES DESCENDANCES G2.....	130
1) Viabilité pollinique.....	130
a) Les descendances des hybrides LIB x <i>C. canephora</i>	130
a1) La génération F2.....	131
a2) La génération R1 issue du rétrocroisement par <i>C. canephora</i>	131

b) Les descendances des hybrides <i>C. racemosa</i> x <i>C. canephora</i>	132
c) Les descendants des hybrides <i>C. canephora</i> x <i>C. sp. X</i>	132
2) Fertilité femelle des générations G2 des hybrides LIB x <i>C. canephora</i>	133
a) Les descendances F2	133
b) Les descendances R1.....	133
b1) Les relations vigueur-fructification.....	133
b2) Les paramètres de fertilité.....	134
b3) Etude sur les catégories de fruits.....	135
3) Fertilité femelle des générations R1 chez les autres hybrides.....	135
4) Conclusion.....	136
D / CONCLUSION.....	137

CHAPITRE 2 :

LES HYBRIDES F1 TETRAPLOIDISES	139
A / OBTENTION ET CARACTERISTIQUES GENERALES DES AMPHIPLOIDES	139
1) Obtention et caractéristiques végétaives des amphiploïdes.....	139
2) Viabilité pollinique.....	140
B / COMPORTEMENT MEIOTIQUE	141
1) Les espèces parentes tétraploïdisées.....	141
2) Les amphiploïdes	142
a) Comportement en métaphase 1	142
a1) Comportement moyen des combinaisons hybrides	142
a2) Etude sur la diversité des associations chromosomiques	142
a3) Analyse des multivalents	144
b) Comportement en anaphase 1	145
3) Relation entre la viabilité pollinique et le comportement méiotique.....	145
4) Conclusion.....	146
C / FERTILITE FEMELLE	147
1) Les amphiploïdes LIB x <i>C. canephora</i>	147
a) Comparaison avec les souches diploïdes isogéniques.....	148
b) Comparaison avec des descendances tétraploïdes T1 de <i>C. canephora</i>	149
c) La génération T1	149
d) Conclusion.....	149
2) Les amphiploïdes <i>C. racemosa</i> x <i>C. canephora</i>	151
a) Fertilité femelle de la génération de duplication chromosomique T0	151
b) La génération T1	151
c) Discussion.....	152

d) Conclusion	153
D / CONCLUSION	154

**SEPTIEME PARTIE :
DISCUSSION-CONCLUSION**

1 / LES CONTROLES INTERNES DE FLUX DE GENES ENTRE CAFEIERS DIPLOIDES	
AFRICAINS	157
A) LES CONTROLES LIES A L'OBTENTION DES HYBRIDES F1	159
B) LES CONTROLES LIES A LA FERTILITE DES HYBRIDES	159
C) LES CONTROLES LIES A LA DEPRESSION HYBRIDE ET AUX PHENOMENES DE SELECTION EN SECONDE GENERATION	160
 2 / LA STRUCTURE DES CAFEIERS DIPLOIDES AFRICAINS	161
A) LES RELATIONS GENOMIQUES ET LA FERTILITE DES HYBRIDES	161
B) EBAUCHE D'UNE CLASSIFICATION BIOSYSTEMATIQUE DES CAFEIERS DIPLOIDES	
AFRICAINS	163
- Le groupe de l'Ouest	163
- Le groupe de l'Est et du Sud-Est	165
- <i>C. eugenioides</i>	166
 3 / LES RELATIONS AVEC LES AUTRES CAFEIERS ET LA STRUCTURE DU SOUS-GENRE	
COFFEA	166
A) LES RELATIONS AVEC LES CAFEIERS DE LA REGION MALGACHE	167
B) LES RELATIONS AVEC L'ESPECE TETRAPLOIDE <i>C. ARABICA</i>	168
C) CLASSIFICATION BIOSYSTEMATIQUE, TAXINOMIE, ORIGINE ET DIVERSITE DES CAFEIERS	169
 4 / POSSIBILITES D'AMELIORATION DE L'ESPECE CULTIVEE <i>C. CANEPHORA</i> ET	
PERSPECTIVES DE RECHERCHES	173
A) LE POOL GENETIQUE DE <i>C. CANEPHORA</i> ET LES POSSIBILITES D'AMELIORATION	174
B) PERSPECTIVES DE RECHERCHES	175
 CONCLUSION	178
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	179
ANNEXES	191