

T D M  
TRAVAUX ET DOCUMENTS  
MICROFICHÉS

N° 72

F 3

LES GOMBOS AFRICAINS  
(*ABELMOSCHUS SPP.*) :  
ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ  
EN VUE DE L'AMÉLIORATION

Jean KOECHLIN

ORSTOM  
Editions

Intitut National Agronomique  
Paris-Grignon

INA P-G

Institut Français de Recherche  
Scientifique pour le  
Développement en Coopération  
ORSTOM

## THESE

Présentée par : M. KOECHLIN JEAN

Titre : Ingénieur I.N.A.-P.G.

pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

SUJET : LES GOMBOS AFRICAINS (*ABELMOSCHUS SPP.*) :  
ETUDE DE LA DIVERSITE EN VUE DE L'AMELIORATION.

Soutenue le 30 mai 1989 devant la commission d'examen composée de :

M. GALLAIS  
M. SARR  
M. CHARRIER  
M. SCHWENDIMAN

Professeur, Président  
Professeur  
Directeur de recherche ORSTOM  
Docteur d'Etat, rapporteur

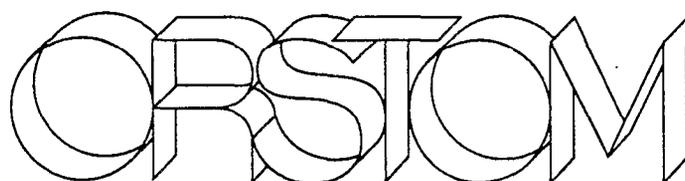
10 JUL. 1991

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 34.133 ex 2

Cote : A

# TDM 72



**Editions de l'ORSTOM**

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

*Collection :*

## **Travaux et Documents Microédités**

**PARIS 1991**

**ISBN : 2-7099-1047-0**

© ORSTOM

**F**

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

## AVANT PROPOS

Les travaux qui font l'objet de ce mémoire ont été réalisés au sein de l'Unité de Recherche de l'ORSTOM " Ressources Génétiques et Amélioration des Plantes Tropicales ", dans son laboratoire d'Adiopodoumé, Côte d'Ivoire

C'est un honneur pour moi que Monsieur le Professeur GALLAIS ait bien voulu assumer la présidence de cette thèse. Je tiens à le remercier pour sa confiance et pour la disponibilité dont il a fait preuve à mon égard malgré un emploi du temps bien chargé.

Monsieur CHARRIER a porté un intérêt constant à ce programme de recherches et m'a accordé toutes les facilités pour le mener à bien. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je remercie aussi Monsieur le Professeur SARR et Monsieur SCHWENDIMAN qui ont accepté de faire partie du jury de cette thèse. Leurs remarques ont largement contribué à améliorer la qualité du texte.

Je dois beaucoup à Monsieur HAMON, qui m'a initié à la génétique du Gombo. C'est avec lui que j'ai travaillé au jour le jour. Il m'a guidé avec clairvoyance, et ses suggestions, toujours constructives, ont été fructueuses. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je tiens à remercier les chercheurs du Laboratoire d'Adiopodoumé qui m'ont accordé leur soutien tout au long de ce travail. Enfin, sans la collaboration active des techniciens de ce laboratoire, ce travail n'aurait pu être ce qu'il est.

## RESUME

Le gombo (*Abelmoschus spp.*), plante maraîchère, dont on consomme les jeunes fruits, représente environ 1,5% de la production mondiale de légumes ; 85% provient des pays en voie de développement.

Ce travail s'inscrit dans le programme "Ressources génétiques des Gombos" qui a débuté en 1981 à l'ORSTOM à l'initiative de l'International Board for Plant Genetic Resources. Il se situe dans la phase d'évaluation de la collection qui a été regroupé par l'ORSTOM.

Les deux espèces cultivées majeures de l'Afrique de l'Ouest, *A.esculentus* pantropicale et *A.caillei* endémique de cette région sont bien individualisées. Bien que leurs extrêmes soit deux écotypes différents, elles constituent un continuum de formes cultivées. Ce continuum doit être considéré dans son ensemble pour décrire la diversité génétique disponible et pour être utilisé en amélioration variétale.

La diversité des *A.esculentus* d'Afrique de l'Ouest est très supérieure à celle observée dans le reste du monde. Son étude nous a permis de segmenter en onze groupes la collection d'Afrique de l'Ouest et de choisir quinze cultivars de référence.

L'autogamie préférentielle mais partielle de *A.esculentus* autorise la création et le maintien des multiples formes observées. Mais elle laisse de plus des possibilités d'hybridation artificielle qui contournent les problèmes liés à l'émasculature de la fleur.

Chaque cultivar est caractérisé par sa précocité de floraison, la longueur de son phyllochrone, son nombre de rameaux et le taux de nouaison. Les caractères morphologiques et ceux liés à la vitesse de développement contribuent directement à l'élaboration du rendement. Ils ont un comportement additif en croisement. Ils sont donc d'excellents critères de sélection. Le taux de nouaison est très dépendant du milieu, des conditions de culture et a un comportement non additif.

Nous avons choisis trois idéotypes comme objectif de sélection pour *A.esculentus*, en Afrique de l'Ouest. Le premier est très précoce et résistant à la sécheresse pour s'adapter aux conditions de faible pluviométrie. Le second est de type maraîcher. Le troisième s'intègre dans les cultures céréalières traditionnelles (mil, sorgho, maïs). Si la sélection des deux premiers types peut s'envisager de manière classique, pour le troisième nous proposons un schéma de sélection intégrant une pression de sélection non contrôlée en milieu traditionnel.

AFRICAN OKRAS (ABELMOSCHUS SPP.) :

A STUDY OF DIVERSITY WITH A VIEW TO SELECTION

The Okra (*Abelmoschus* spp.) is a vegetable plant, whose young fruits are edible, represents about 1.5% of world vegetable production, 85% coming from developing countries.

This study falls within the scope of the "Genetic resources of Okra" programme, initiated in 1981 by ORSTOM and sponsored by the International Board for Plant Genetic Resources ; and is part of the evaluation of the collection gathered by ORSTOM.

The two major cultivated species of West Africa, *A. esculentus* pan-tropical and *A. caillei* which is endemic in this region are well individualized. Although their extreme ecotypes are different, they represent one group of cultivated okras. The available genetic diversity is the mixing of genotypes from two distinct species.

The *A. esculentus* diversity in West Africa is far superior to that observed in the rest of the world. Study of this diversity has allowed us to divide the West African collection into 11 clusters and to choose a panel of 15 reference cultivated okras.

The nevertheless but facultative autogamy of *A. esculentus* permits the creation and maintenance of the multiple forms which have been observed. In addition, it allows for artificial hybridation, thereby avoiding the problems related to flowers emasculation.

Each genotype is characterized by earliness of flowering, duration of the phyllochrone, number of branches and fruit abortion rate. The morphological and development-rate characteristics directly contribute to yield elaboration. These characteristics showed preponderant additive effects and could therefore prove very reliable selection criteria. On the other hand, the fruit abortion rate showed an environmental and cultural conditions dependence and has non-additive effect.

3 crop objectives were selected for *A. esculentus* in West Africa. The first manifests itself very early and drought-resistant, having adapted itself to a low rate of rainfall. The second is a market-gardening variety and the third blends with traditional cereal food crops (millet, sorghum, maize). The selection of the first two types may be done by classical methods, but for the third one, we suggest a selection scheme using non-controlled selection constraints.

## SOMMAIRE

INTRODUCTION	9
1. LE GENRE ABELMOSCHUS	15
2. LA DIVERSITE DES GOMBOS AFRICAINS.	31
3. REPARTITION ET HEREDITE DE QUELQUES CARACTERES TYPIQUES DES CULTIVARS TRADITIONNELS D'AFRIQUE DE L'OUEST	49
4. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ A.ESCULENTUS	67
5. LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE	79
6. ETUDE D'UN DIALLELE CHEZ A.ESCULENTUS	95
7. STABILISATION INTERSPECIFIQUE DANS UN CROISEMENT AVEC A.TETRAPHYLLUS.	114
8. PROPOSITIONS DE QUELQUES VOIES D'AMELIORATION	127
9. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS	145

## TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
1. LE GENRE ABELMOSCHUS	15
1.2 Le matériel en collection	17
1.3 Les compartiments reproductifs	19
1.4 les systèmes de reproduction	23
1.5 Discussion	28
2. LA DIVERSITE DES GOMBOS AFRICAINS	31
2.1 La diversité électrophorétique	33
2.2 La diversité morphologique	35
2.2.1 Description de la diversité morphologique	35
2.2.2 Richesses et originalités des <i>A.esculentus</i> d'Afrique	37
2.2.3 L'espèce cultivée <i>A.caillei</i>	39
2.3 Structure de la diversité morphologique	41
2.3.1 La nomenclature traditionnelle	41
2.3.2 Choix des cultivars de travail	43
2.3.3 Définition de groupes homogènes	45
2.4 Discussion	47

<b>3. REPARTITION ET HEREDITE DE QUELQUES CARACTERES TYPIQUES DES CULTIVARS TRADITIONNELS D'AFRIQUE DE L'OUEST</b>	<b>49</b>
3.1 Les colorations de l'appareil végétatif	51
3.1.1 Répartition des colorations chez <i>A.esculentus</i>	51
3.1.2 Hérité de la coloration chez <i>A.esculentus</i>	53
3.2 Les couleurs et les formes des fruits	57
3.2.1 la couleur	57
3.2.2 Hérité du nombre d'arêtes	57
3.2.3 Répartition géographique des types d'aristation	59
3.3 La forme des feuilles	61
3.4 Discussion	65
<b>4. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ <i>A.ESCULENTUS</i></b>	<b>67</b>
4.1 Les effets de l'émasculatation	69
4.2 Mécanismes de pollinisation	73
4.3 L'allogamie en conditions réelles	74
4.4 Les possibilités allogames	75
4.5 Discussion	77
<b>5. LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE</b>	<b>79</b>
5.1 L'émission des noeuds	83
5.2 la ramification	85
5.3 la nouaison	85
5.4 Les corrélations entre caractères	87
5.5 Discussion	92

6. ETUDE D'UN DIALLELE CHEZ <i>A.ESCULENTUS</i>	95
6.1 Méthodes	96
6.2 L'absence de vigueur hybride (F1 et parents)	99
6.3 Les aptitudes à la combinaison	101
6.4 Méthode de Hayman	107
6.5 Seconde génération	109
6.6 Discussion	111
7. STABILISATION INTERSPECIFIQUE DANS UN CROISEMENT AVEC <i>A.TETRAPHYLLUS</i> .	115
7.1 Méthodologie	115
7.1.1 Obtention et description des générations successives	115
7.1.2 Expériences	117
7.2 Le pollen des générations F1, F2, F3.	118
7.3 Les zymogrammes F1, F2, F3	119
7.4 Etude multivariée de la F2 et de la F3.	121
7.5 Modèle quantitatif sur les descendances	123
7.6 Discussion	125
8. PROPOSITIONS DE QUELQUES VOIES D'AMELIORATION	127
8.1 Contraintes et objectifs d'amélioration.	127
8.1.1 Le choix du type de matériel à diffuser	127
8.1.2 Les conditions de culture traditionnelle	128
8.1.3 Les milieux de culture	129
8.1.4 Objectifs de sélection	130

8.2 Stratégies de sélection	131
8.2.1 Le matériel existant	131
8.2.2 Choix des méthodes de sélection	131
8.2.3 L'intercroisement.	133
8.2.4 Sélection pour la précocité	135
8.2.5 Sélection pour une variété maraîchère	139
8.2.6 Sélection pour une variété intégrée à l'agriculture traditionnelle	141
9. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS	145
9.1 Du genre à la plante : quelques niveaux d'observation.	145
9.2 La reproduction : quelques éléments structurants.	149
9.3 La production : une fonction du génome.	144
9.4 Conclusion	151
BIBLIOGRAPHIE	161
ANNEXES	169
TABLES : Tableaux, Figures et Planches	179
TABLE DES MATIERES	181

## INTRODUCTION

Le gombo (*Abelmoschus sp.*, famille des Malvacées) est un légume-fruit dont l'aire de culture couvre toute la zone tropicale et méditerranéenne. Plusieurs espèces du genre sont cultivées : *A. esculentus* est l'espèce principale, elle est présente sur toute la zone, *A. caillei* n'existe qu'en Afrique, *A. manihot* dont seules les feuilles sont consommées, se trouve en Asie du Sud-Est, enfin *A. moschatus* n'est présente que ponctuellement comme espèce mineure au côté des autres.

La production mondiale en fruits est estimée à environ quatre millions de tonnes, soit à peu près 1,5% de la production totale de légumes. 85% de la production provient des pays en voie de développement (GRUBBEN, 1977). Sa richesse en protéines et en vitamines le situe entre les légumineuses et les solanacées. Sa teneur en Ca est particulièrement importante (90 mg pour 100g de produit frais).

Deux espèces sont cultivées en Afrique de l'Ouest, *Abelmoschus esculentus* et *Abelmoschus caillei*, sous l'appellation de gombo en français, okra en anglais, quiabero en espagnol, et de nombreux noms vernaculaires (Salo en Puhlar, Kandjia en Woloff, Gbolou en Baoulé, Gban en Bambara, etc). *A. caillei* est très proche morphologiquement de *A. esculentus*, leurs fruits sont quasi identiques, ce qui explique que *A. caillei* n'ait été reconnu comme entité distincte qu'en 1982 par SIEMONSMA ("*A. esculentus* variété guinéenne"), puis classé comme espèce seulement en 1988 par STEVEL.

En Afrique de l'Ouest, ce légume dont on consomme les fruits, parfois les feuilles, a une importance variable selon les régions. Il représente en moyenne 10% de la consommation totale de légumes (25 Kg/habitant/an), ce qui le place parmi les cinq premiers légumes avec les aubergines, la tomate et divers légumes-feuilles différents selon les zones écologiques et les habitudes alimentaires.

Sur l'ensemble de la Côte d'Ivoire, il représente 24% des légumes consommés en frais et 41% des légumes consommés séchés (SIEMONSMA, 1982a). En effet, les fruits frais récoltés en grande quantité pendant la saison des pluies, sont séchés après avoir été découpés en rondelles puis conservés tels quels ou réduits en poudre.

Les fruits sont récoltés frais quelques jours après la floraison. La croissance du fruit est maximale la première semaine, au-delà les fruits se lignifient et deviennent impropres à la consommation. Pour récolter les graines, on attend la maturité complète atteinte trois à

quatre semaines après la floraison. Les fruits des espèces cultivées *A.esculentus* et *A.caillei* ne sont pas déhiscents.

La période de production dure d'un à trois mois selon l'espèce et le cultivar. Ils sont utilisés essentiellement dans la préparation des "sauces" comme légume d'accompagnement.

On trouve les gombos en "culture de case", en association ou en juxtaposition avec une culture annuelle principale (mil, sorgho, igname, riz, ...), et plus rarement en culture pure de maraîchage autour des grandes agglomérations. C'est une plante mineure du système de production traditionnel : en dehors du maraîchage, c'est la culture principale qui impose l'itinéraire technique et le calendrier de travail de la parcelle. Le gombo cultivé par les femmes se place soit avant, soit dans des espaces ménagés dans la culture principale. Son cycle varie de trois mois pour les variétés les plus précoces (de l'espèce *A.esculentus*) à un an et parfois plus pour les plus tardives (de l'espèce *A.caillei*). Les plantes de port buissonnant ont une hauteur variant entre 0,5 et 2 mètres.

Notre travail s'inscrit dans le programme "Ressources Génétiques des Gombos" qui a débuté en 1981 à l'ORSTOM<sup>1</sup> à l'initiative de l'IBPGR<sup>2</sup>. Le genre *Abelmoschus* fait partie des huit genres retenus en 1979 par la section horticole de l'IBPGR (SLOTEN, 1980).

Dans le cadre de ce programme, l'ORSTOM a regroupé du matériel végétal en provenance d'anciennes collections (USDA<sup>3</sup>, collection du Centre Néerlandais en Côte d'Ivoire,...) et procédé à des collectes au Togo et au Bénin (HAMON et CHARRIER, 1983), au Niger en 1985, en Thaïlande (HAMON *et al.* 1987), étendant la collection aux nombreux cultivars d'Afrique de l'Ouest, aux autres espèces du genre et en particulier à *A.caillei*. Ce matériel conservé à moyen terme sous forme de graines congelées au centre d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire) a été multiplié et des échantillons ont été diffusés dans différents centres.

Parallèlement à cette phase de collecte et de conservation, l'étude du matériel a été entreprise. C'est dans cette phase d'évaluation de la collection que se situe ce travail. Nous nous sommes fixé deux objectifs principaux. Le premier relatif aux ressources génétiques

---

<sup>1</sup> Institut Français de Recherche pour le Développement en Coopération

<sup>2</sup> International Board for Plant Genetic Resources

<sup>3</sup> United States Department of Agriculture

des gombos cultivés d'Afrique de l'Ouest vise à une description et une analyse de la diversité regroupée au sein de la collection ORSTOM/IBPGR. Le second concerne l'utilisation de cette diversité pour l'amélioration génétique des gombos pour la production et pour la résistance aux ravageurs.

L'étude de la diversité s'est faite en collaboration avec Serge HAMON. Celui-ci a défini la taxonomie du genre, recueilli le matériel végétal et de nombreuses données sur l'ensemble de la collection (HAMON, 1987). Nous avons abordé ensemble l'étude des systèmes de reproduction, de la diversité morphologique, de la biologie de la reproduction et du croisement interspécifique (*A. esculentus* X *A. tetraphyllus*).

Nos cinq premiers chapitres constituent une première partie, où nous abordons successivement : les espèces au sein du genre (chapitre 1) ; puis les cultivars dans l'espèce (chapitres 2 et 3) et enfin la biologie de la reproduction et la production de graines au niveau de la plante (chapitres 4 et 5).

La méthodologie employée est identique : nous étudions les caractéristiques des entités, puis leurs relations et leur maintien. Ce cadre n'est pas strict, mais il permet de hiérarchiser l'étude du matériel.

Le premier chapitre présente les relations entre les espèces du genre. Nous regardons leur aire de présence, leur mode de reproduction et les possibilités d'hybridations interspécifiques. Cela nous permet de préciser l'individualisation des deux espèces cultivées Ouest-Africaines. Nous pouvons donc envisager une étude génétique séparée de ces espèces.

Les second et troisième chapitres portent sur la collection d'Afrique de l'Ouest. Dans le second chapitre, après un bref rappel de la diversité électrophorétique, nous étudions la diversité morphologique des deux espèces cultivées. L'analyse de cette diversité chez *A. esculentus* nous a conduit au choix d'un matériel de travail la représentant et à une typologie fine aboutissant à la définition de quelques types.

Des raisons pratiques liées à la longueur du cycle de *A. caillei*, ne nous ont pas permis son étude simultanée. Pourtant, une approche globale de l'amélioration des gombos africains doit tenir compte des deux espèces qui comprennent des cultivars occupant des milieux différents. La suite du travail a porté surtout sur *A. esculentus*.

Dans le chapitre trois, nous étudions plus en détail des descripteurs qualitatifs (coloration, forme des feuilles et du fruit) importants des cultivars africains.

Plusieurs caractéristiques de la plante avaient besoin d'être précisées pour comprendre l'organisation de la diversité et pour élaborer des stratégies d'amélioration. Dans le chapitre 4, nous nous sommes intéressés à la biologie de la reproduction pour définir les possibilités et les conditions d'hybridation spontanée et artificielle. Trois aspects sont abordés : l'allogamie au champ, les mécanismes de la pollinisation et les effets de l'émasculature. Enfin dans le chapitre 5, nous étudions les variables quantitatives qui typent le développement de la plante et qui contribuent à la production. L'étude de leurs corrélations montre les limites à l'amélioration génétique.

Le second objectif est l'utilisation de la diversité des gombos africains pour l'amélioration génétique.

Les travaux antérieurs ont porté sur du matériel *A.esculentus* extérieur à l'Afrique et pour la quasi-totalité ont été effectués en Inde et aux Etats-Unis. Ces travaux se sont intéressés à des aspects agronomiques, ou à des objectifs d'amélioration variétale à court terme (comparaison de variétés, calcul du gain de production en hybridation,...) et très précis (création de variétés "mécanisables").

Dans le chapitre 6, nous étudions un diallèle établi à partir de matériel choisi au sein de la collection Ouest-Africaine de *A.esculentus*. Nous y analysons les aptitudes générales et spécifiques à la combinaison (GRIFFING, 1956) et nous regardons leurs relations avec les valeurs des parents.

L'espèce *A.tetraphyllus* présente des résistances à plusieurs parasites des gombos cultivés, en particulier à des viroses et des mycoses. Le croisement interspécifique *A.esculentus* X *A.tetraphyllus* a des caractéristiques qui pourraient permettre l'élargissement de la diversité de *A.esculentus* au pool secondaire *A.tetraphyllus*. Le chapitre 7 porte sur l'étude de descendances de ce croisement et en particulier sur la fertilité des générations successives et la ségrégation de quelques caractères.

Enfin, nous concluons dans le chapitre 8 par quelques stratégies d'amélioration que l'on peut établir à partir des résultats obtenus et de notre connaissance du matériel.

## 1. LE GENRE ABELMOSCHUS

### 1.1 Rappel de classification systématique

En 1924, HOECHREUTINER a proposé de séparer le genre *Abelmoschus* du genre *Hibiscus*. Le manque de critères strictement botaniques entraîna une longue controverse, source d'une partie des multiples appellations. CHARRIER (1984) en recensa cinquante deux. La distinction entre les deux genres se fait actuellement sur le calice. Spatiforme à cinq dents courtes, soudé à la corolle, il est caduc après la floraison chez *Abelmoschus* (TERREL et WINTERS, 1974).

La classification (Figure 1) du genre en 14 espèces, proposée par HOECHREUTINER, a été modifiée par Van BORSUUM WAALKES (1966), puis par BATES (1968). Mais il subsiste des ambiguïtés que la connaissance des nombres chromosomiques de certaines espèces permet de lever partiellement. HAMON (1987) maintient la distinction entre *A.esculentus* et *A.tuberculatus*, cette dernière espèce comprendrait moitié moins de chromosomes. De même, au sein de *A.manihot*, HAMON distingue *A.manihot sensu stricto*, de *A.tetraphyllus* et de *A.caillei*. Enfin, *A.tuberosus* est séparée de *A.moschatus*, qui comprend alors uniquement les formes à 70 chromosomes.

*Abelmoschus caillei* (STEVENS, 1988) endémique en Afrique n'était décrite que comme *Abelmoschus manihot ssp caillei* (CHEVALIER 1940 a,b) et *A.esculentus* type guinéen (SIEMONSMA 1982).

Nous adopterons dans ce qui suit la classification de HAMON (1987) tenant compte à la fois des critères botaniques et cytologiques.

Le genre est organisé en plusieurs niveaux de ploïdie (CHARRIER, 1984). Quatre niveaux ont été définis (HAMON, 1987), mais la méconnaissance des génomes de base et *a fortiori* des espèces de niveaux supérieurs rend la phylogénie encore floue. (Figure 1b).





(1) *A. esculentus*. (2) *A. caillei*  
(3) *A. tetraphyllus*

Planche 1 : Trois espèce du genre *Abelmoschus*.

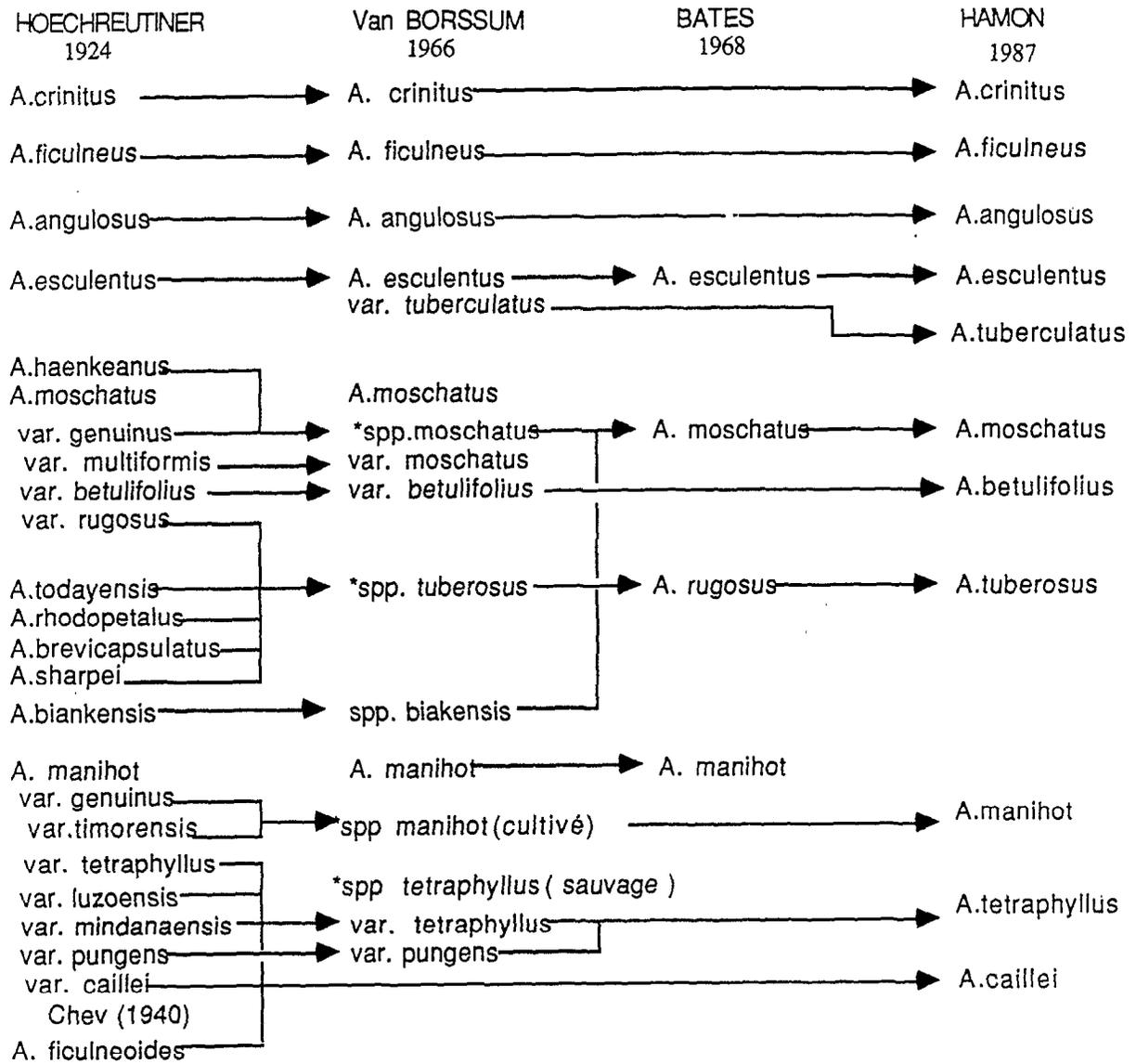


Figure 1 : Les différentes classifications du genre *Abelmoschus*, depuis Hoechreutiner jusqu'à Hamon.

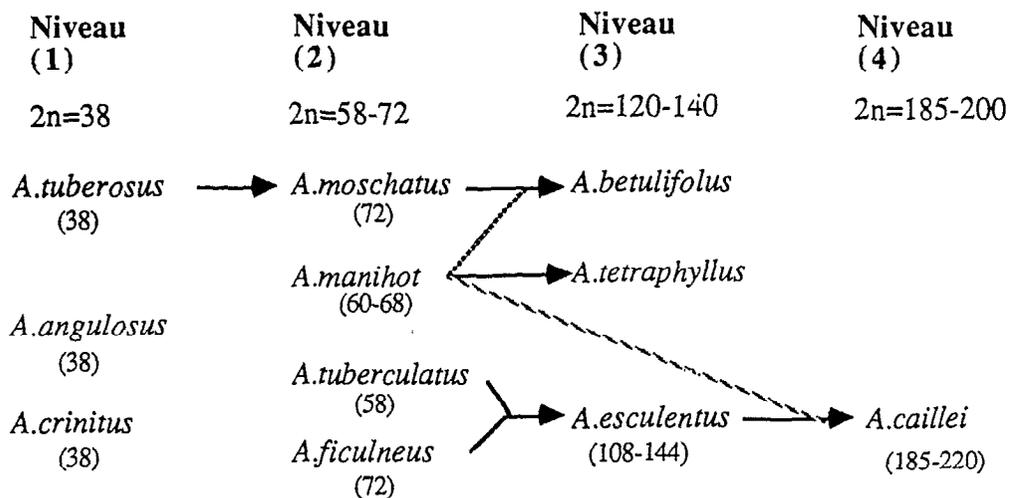


Figure 1 b : Phylogénie du genre *Abelmoschus* d'après Hamon et Charrier

## 1.2 Le matériel en collection

Nous avons représenté sur la Figure 2 la répartition géographique des différentes espèces dans le monde. On remarquera : d'une part, l'opposition entre *A.caillei* endémique en Afrique de l'Ouest et *A.esculentus* de répartition pantropicale ; d'autre part, la situation de l'Afrique de l'Ouest relativement isolée de la zone indo-polynésienne qui comprend toutes les espèces du genre exceptée *A.caillei*.

Se pose alors le problème de l'origine de *A.esculentus*, de sa présence dans l'aire de culture Ouest-Africaine et des relations entre *A.esculentus* et *A.caillei*.

Nous avons travaillé sur le matériel de la collection ORSTOM/IBPGR, celle-ci ayant été constituée en 1982 à partir de la collection USDA de Porto Rico et de la collecte effectuée en Côte d'Ivoire entre 1977 et 1980 par SIEMONSMA (1982). Elle fut complétée par plusieurs prospections de l'ORSTOM en Afrique. L'Annexe 1 récapitule l'origine géographique des introductions par espèce.

En 1984, nous ne disposions dans la collection que d'un échantillon de *A.manihot*, un de *A.tetraphyllus* et quelques échantillons, très semblables, de *A.moschatus*. La distinction entre ces espèces est aisée. *A.moschatus* possède un épicalice composé de nombreux segments fins et courts, un fruit portant de longs et fins poils. *A.manihot* et *A.tetraphyllus* ont un épicalice composé de moins de 7 segments, larges et recouvrant presque la moitié du fruit à maturité. *A.manihot* (ORS 592) a un port dressé, la tige principale a un diamètre supérieure à 1,5 cm, sa taille dépasse 2 m et les rameaux sont orthotropes. *A.tetraphyllus* (ORS 278) est une plante très ramifiée dont les rameaux sont rampants. La tige principale est orthotrope, son diamètre reste inférieur à 1 cm et les rameaux sont plagiotropes.

*A.manihot* et *A.tetraphyllus* n'existent pas en Afrique. Nous nous sommes néanmoins particulièrement intéressé à *A.tetraphyllus* qui a des potentialités d'hybridation avec *A.esculentus* et possède de bonnes résistances aux viroses du gombo (Leaf Curl en particulier) et à diverses mycoses (*Fusarium*).

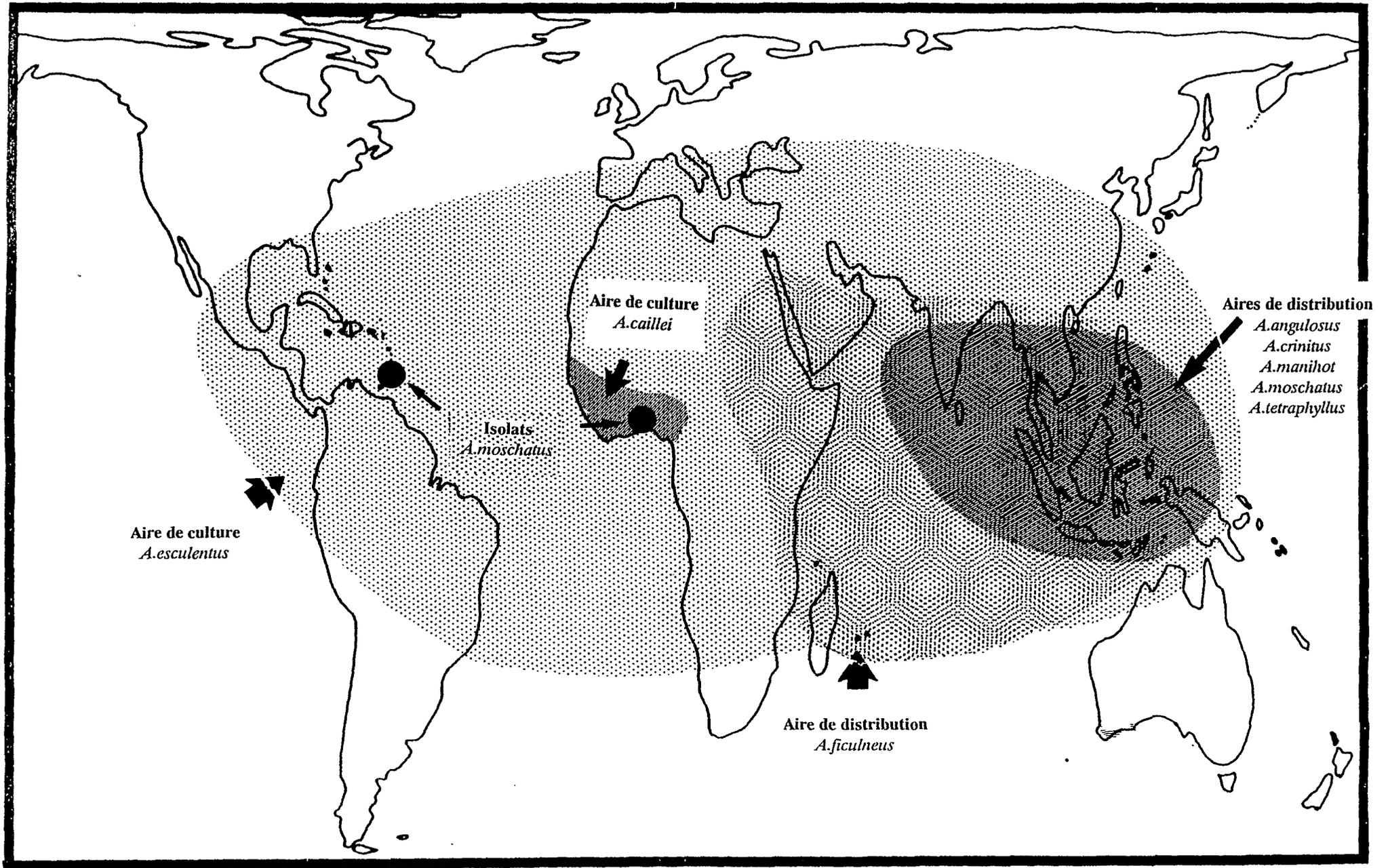


Figure 2 : répartition des espèces du genre *Abelmoschus* dans le monde.

*A.moschatus* est une espèce cultivée en Afrique de manière très ponctuelle, elle rentre dans le système totémique de quelques ethnies africaines<sup>1</sup>. Morphologiquement, les introductions *A.moschatus* d'Afrique sont très différentes de celles d'Asie du Sud. Ce sont des petites plantes (moins de 1,5 m), pratiquement pas ramifiées et leur cycle dure de 3 à 5 mois. Ces formes se trouvent uniquement en culture. Par contre, en Asie du Sud-Est *A.moschatus* est présente en bordure de culture dans les milieux ouverts par l'homme. Son port est très buissonnant, sa hauteur peut atteindre 2 m, ces plantes sont pérennes et produisent de nouvelles tiges après recépage.

### 1.3 Les compartiments reproductifs

Nous nous intéressons dans ce paragraphe aux barrières reproductives entre les différentes espèces et aux conditions de maintien des hybrides interspécifiques.

Nous avons croisé manuellement toutes les espèces présentes en collection *A.esculentus*, *A.caillei*, *A.manihot*, *A.moschatus*, *A.tetraphyllus*. Ces croisements ont été réalisés en castrant la plante mère, c'est à dire en éliminant la veille de l'anthèse, les pétales et les anthères. (Cf chapitre 4). Au moins 20 fleurs du parent femelle ont été castrées. La pollinisation est effectuée le matin en mettant en contact les étamines de la fleur mâle avec les stigmates femelles. Quelques fleurs castrées et ensachées n'ont pas été fécondées.

Nous observons sur le parent femelle, le nombre de fruits noués après hybridation puis le nombre de graines récoltées dans ces fruits. Quelques graines ont été ouvertes, nous avons regardé la présence de l'embryon et de l'albumen.

Les graines récoltées sont mises à germer. On mesure sur ces hybrides le taux de germination, le taux de nouaison et le nombre de graines par fruit. Les plantes hybrides sont laissées en fécondation libre. Sur la génération suivante si elle existe, on mesure les mêmes variables.

---

<sup>1</sup> Les fruits de *A.moschatus*, relativement épineux, sont consommés par les individus, les "familles" ayant pour interdit alimentaire *A.esculentus*, "le gombo". Le totémisme, pratique très générale se trouve rarement associée au gombo. Néanmoins *A.moschatus* est présent en isolats depuis le Sud du Benin jusqu'à la Côte d'Ivoire et dans la boucle du Niger.

Tableau 1 : Croisements contrôlés entre les espèces du genre et fertilité des descendance obtenues.

Femelle	Mâle	Obtention de la F1		F1 >=====			==> F2 >=====			==> F3
		Nouaison %	graines/fruits	germination %	Nouaison %	graines/fruits	Germination %	Nouaison %	graines/fruit	Germination %
<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	30	58	90	10	10	<<			
<i>A.esculentus</i>	<i>A.moschatus</i>	20	18	<<						
<i>A.esculentus</i>	<i>A.tetraphyllus</i>	45	65	90	90	1	1	90	0	0.1 à 1
<i>A.esculentus</i>	<i>A.manihot</i>	28	47	<<						
<i>A.caillei</i>	<i>A.esculentus</i>	38	52	90	10	10	<<			
<i>A.caillei</i>	<i>A.moschatus</i>	32	17	<<						
<i>A.caillei</i>	<i>A.tetraphyllus</i>	76	62	90	89	2	0,1	90	0	<<
<i>A.caillei</i>	<i>A.manihot</i>	30	15	<<						
<i>A.moschatus</i>	<i>A.esculentus</i>	33	25	<<						
<i>A.moschatus</i>	<i>A.caillei</i>	52	21	<<						
<i>A.moschatus</i>	<i>A.tetraphyllus</i>	11	6	<<						
<i>A.moschatus</i>	<i>A.manihot</i>	24	37	<<						
<i>A.manihot</i>	<i>A.esculentus</i>	43	34	<<						
<i>A.manihot</i>	<i>A.caillei</i>	61	31	<<						
<i>A.manihot</i>	<i>A.moschatus</i>			<<						
<i>A.manihot</i>	<i>A.tetraphyllus</i>	53	28	<<						

<< Aucune plante obtenue avec le nombre de graines hybrides issus de nos croisements.

Néanmoins, certains croisements ont pu donné quelques plantes hybrides, postérieurement à l'expérience.

Les fleurs castrées et non fécondées ne produisent jamais de fruits. Il est nécessaire qu'il y ait formation de graines pour que le fruit noue. Les graines formées peuvent être "vides" : observées suffisamment jeunes elles présentent un albumen laiteux mais pas d'embryon visible à l'oeil, à maturité seul le tégument est présent. Ces graines "vides" ne se forment qu'en présence de pollen.

Dans tous les croisements, on arrive à obtenir des fruits. Ces fruits contiennent au moins quelques graines. La germination du pollen a lieu plus ou moins facilement dans tous les croisements<sup>1</sup>.

On observe une première barrière effective au niveau de la fécondation et du développement des embryons. Certains croisements ne donnent que des graines vides. Nos observations macroscopiques ne permettent pas de savoir si la fécondation a eu lieu et si l'embryon a avorté ou si le développement de la graine a été induit par le pollen sans réelle fécondation au niveau du zygote.

Dans les fruits *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*, on a 65 graines : tous les ovules sont fécondés et donnent une graine. En revanche, dans le croisement *A.esculentus* X *A.moschatus* seulement 18 graines se sont formées, pour les autres ovules soit ils n'ont pas été fécondés, soit les graines ont avorté très tôt. (Tableau 1)

Nous nous plaçons uniquement au niveau macroscopique, nous avons testé la germination des graines F1, pour mettre en évidence l'existence et la viabilité des embryons hybrides. Les espèces *A.moschatus* et *A.manihot* se séparent nettement. Nous n'avons pas réussi à obtenir de plantes hybrides pour toutes les combinaisons les comprenant.

Par contre, les graines hybrides de *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*, *A.esculentus* X *A.caillei*, *A.caillei* X *A.tetraphyllus* germent normalement. Les plantes sont très vigoureuses, les hybrides avec *A.tetraphyllus* produisent un fruit à chaque noeud; à l'opposé ceux avec *A.caillei* ont leurs fleurs qui avortent presque systématiquement (HAMON, 1987).

Nous avons ensuite regardé sur ces F1 obtenues en grande quantité la production de graines en autofécondation et la germination de ces graines. Les trois combinaisons hybrides produisent quelques graines par fruit.

---

<sup>1</sup> Certaines espèces ont des fleurs qui supportent difficilement la castration, cela limite le nombre de croisements réalisables. On apprécie ce phénomène en autofécondant après castration une espèce. Avec *A.tetraphyllus*, nous n'avons pu effectuer que quelques croisements.

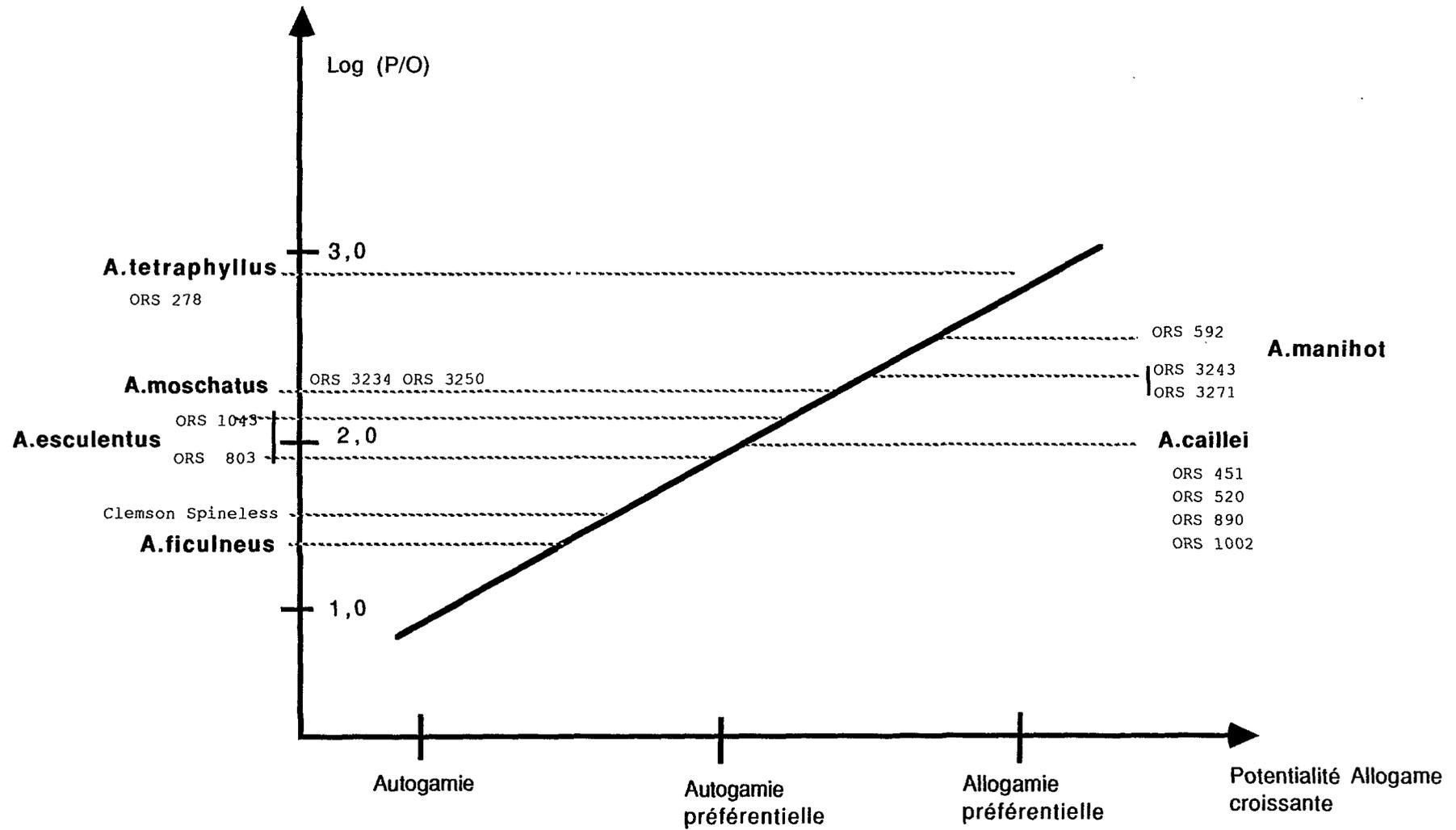


Figure 3 : Système de reproduction et Log(P/O) dans le genre *Abelmoschus*.  
Echelle de Cruden.

Ces graines, obtenues par fécondation libre des hybrides<sup>1</sup>, germent très difficilement. Néanmoins, les nombres de fruits et donc de graines sont suffisant pour assurer la génération suivante (équivalent d'une F2) des hybrides avec *A.tetraphyllus*.

Ces plantes F2 produisent assez de graines pour effectuer une génération de plus, compte tenu du faible taux de germination dans le croisement *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*. Les plantes F2 issues du croisement *A.caillei* X *A.tetraphyllus* sont mal formées et improductives.

Il n'y a pas de barrière pour la germination du pollen entre ces différentes espèces. Par contre au niveau de la fécondation et/ou du développement de l'embryon (viabilité de l'embryon ?), *A.manihot* et *A.moschatus* se séparent distinctement l'une de l'autre et des trois autres espèces. L'hybride *A.esculentus* X *A.caillei* produit très peu de graines, graines qui ne germent pas. La séparation des deux espèces se fait au niveau de l'hybride (de la méiose F1 ?). Pour les croisements *A.caillei* X *A.tetraphyllus* et *A.esculentus* X *A.tetraphyllus* on dépasse le stade de la F1.

#### 1.4 les systèmes de reproduction

Les fleurs des espèces étudiées présentent toutes les caractéristiques de plantes entomophiles (larges pétales colorés, nectar, déhiscence extrorse des anthères, grains de pollen ornementés et collants, stigmate apparent et coloré). Le type extrême est la fleur de *A.manihot* (ORS 592) qui peut atteindre 15 cm de diamètre corolle ouverte; son style fait environ 5 cm et le stigmate rouge forme une étoile. A l'opposé, *A.ficulneus* possède des petites fleurs (5 cm de diamètre) aux pétales blancs et au style court non anthocyané.

Cette entomophilie ne va pas de pair avec une allogamie stricte ; ces espèces sont autocompatibles. Quelle est la part d'allogamie, pour ces espèces autocompatibles et dont l'entomophilie favorise l'allopollinisation ? La mesure de l'allogamie réelle au champ est délicate et dépendante des conditions du milieu (en particulier des populations d'insectes). Nous nous sommes appuyé sur les théories relatives à la sélection du système de reproduction telles qu'elles ont pu être définie par WILLSON (1979). Selon cet auteur, la sélection agit sur la répartition de ressources entre la fonction mâle et la fonction femelle.

---

<sup>1</sup> Cette fécondation libre est presque certainement une autofécondation. Cf chapitre 7.

Tableau 2 : Nombre de grains de pollen et d'ovules pour les introductions de référence

Numéro orstom	Espèce	Anthère	Pollen /anth	OVULE	POLLEN	Log(P/O)
520	CAI	95	112	119	10 622	1,95
1002	CAI	124	96	130	11 835	1,96
1026	CAI	79	76	60	6 048	2,01
451	CAI	122	69	83	8 430	2,01
890	CAI	104	75	70	7 832	2,05
1260	CAI	142	116	108	16 564	2,18
407	CAI	138	106	82	14 627	2,25
<b>CAILLEI</b>				93	10851	2,07
280	MOS	92	186	146	17 019	2,07
3275	MOS	100	127	127	12 700	2,00
3245	MOS	92	144	132	13 248	2,00
3280	MOS	96	142	134	13 632	2,01
3230	MOS	106	159	153	16 902	2,04
280	MOS	92	186	146	17 019	2,07
3233	MOS	105	164	143	17 138	2,08
3231	MOS	99	171	137	16 929	2,09
3234	MOS	100	190	153	19 000	2,09
3242	MOS	112	171	154	19 152	2,10
3234	MOS	101	191	154	19 223	2,10
3235	MOS	102	203	163	20 706	2,10
3250	MOS	96	198	145	19 008	2,12
3292	MOS	102	202	157	20 604	2,12
3250	MOS	96	199	145	19 096	2,12
3255	MOS	110	206	167	22 578	2,13
3236	MOS	110	174	141	19 151	2,13
3253	MOS	94	200	130	18 663	2,16
3291	MOS	109	207	154	22 598	2,17
3247	MOS	114	195	151	22 230	2,17
3237	MOS	115	197	151	22 655	2,18
3293	MOS	89	223	129	19 825	2,19
3244	MOS	107	204	140	21 828	2,19
3239	MOS	102	223	146	22 854	2,20
3246	MOS	103	265	174	27 295	2,20
3239	MOS	102	223	145	22 746	2,20
3280	MOS	96	222	135	21 318	2,20
3246	MOS	104	266	174	27 596	2,20
3240	MOS	122	211	147	25 742	2,24
3232	MOS	112	216	136	24 084	2,25
3249	MOS	109	227	134	24 743	2,27
3256	MOS	115	237	140	27 255	2,29
<b>MOSCHATUS</b>				146	20 728	2,15

Numéro orstom	Espèce	Anthère	Pollen /anth	OVULE	POLLEN	Log(P/O)
C.S.	ESC	100	61	124	6 100	1,69
1347	ESC	114	74	99	8 436	1,93
803	ESC	120	79	107	9 480	1,95
2137	ESC	104	72	78	7 488	1,98
1355	ESC	127	75	98	9 525	1,99
1467	ESC	112	66	73	7 392	2,01
1506	ESC	123	67	78	8 241	2,02
958	ESC	110	86	84	9 460	2,05
1159	ESC	150	68	73	10 200	2,15
1051	ESC	107	66	50	7 062	2,15
1043	ESC	116	79	62	9 164	2,17
<b>ESCULENTUS</b>				84	8 413	2,00
3286	MAN	113	130	145	14 690	2,01
3273	MAN	109	116	116	12 609	2,04
3258	MAN	96	157	128	15 072	2,07
3276	MAN	120	104	104	12 480	2,08
3274	MAN	93	164	117	15 252	2,11
3243	MAN	89	137	90	12 204	2,13
3243	MAN	89	137	89	12 193	2,14
3269	MAN	95	132	85	12 474	2,17
3277	MAN	117	143	98	16 731	2,23
3290	MAN	100	190	110	19 000	2,24
3260	MAN	118	146	97	17 228	2,25
3265	MAN	121	160	108	19 360	2,25
3288	MAN	107	159	95	17 045	2,25
3281	MAN	121	158	104	19 118	2,26
3264	MAN	109	164	97	17 876	2,27
3262	MAN	111	159	95	17 649	2,27
3285	MAN	119	165	99	19 635	2,30
3257	MAN	116	173	101	20 068	2,30
3241	MAN	107	183	96	19 581	2,31
3263	MAN	126	176	106	22 176	2,32
3271	MAN	100	205	95	20 500	2,33
3271	MAN	100	205	95	20 544	2,33
<b>MANIHOT</b>				104	17 037	2,21
592	MAN	102	315	104	32 130	2,49
278	TET	90	385	40	34 784	2,94

Le rapport du nombre de grains de pollen et du nombre d'ovules est un bon indicateur de cette répartition. Mais il est alors nécessaire de considérer que les grains de pollen et les ovules sont équivalents à des gamètes qui participent effectivement à la constitution de la génération suivante. Pour le pollen, l'unité de dispersion (par grain, par tétrade ou plus) et le mode de transport ont donc leur importance. Le nombre d'ovules peut être, lui, toujours supérieur aux nombre de graines produites après fécondation complète, du fait de la limitation des ressources de la plante pour la maturation des différents fruits ou des différents zygotes (WILLSON, 1979). Pour les espèces cultivées, nous pensons que le choix de l'unité, servant à la constitution de la génération suivante (toutes les graines d'une plante, un échantillon de la population, etc), exerce une pression de sélection sur le système de reproduction.

Pour CRUDEN (1976), le rapport du nombre de grains de pollen (P) sur le nombre d'ovules (O) est étroitement corrélé avec le régime reproductif de l'espèce. Plus précisément CRUDEN utilise le Log P/O qui sert d'échelle depuis la cléistogamie (Log P/O =0,65) jusqu'à l'allogamie stricte (Log P/O =3,65). Nous avons utiliser ce critère pour placer nos espèces sur cette échelle. Cette échelle exprime pour nous les potentialités du système de reproduction compte tenu des conditions données par WILLSON.

Pour évaluer les nombres de grains de pollen et d'ovules, nous avons prélevé pour chaque cultivar et chaque représentant d'une espèce sauvage vingt fleurs avant l'anthèse. Sur chacune des fleurs, le nombre d'anthères et le nombre d'ovules ont été comptés. Puis, dix anthères ont été choisies aléatoirement dans l'ensemble des anthères des vingt fleurs, les grains de pollen de ces dix anthères ont été comptés. Ces mesures ont été effectuées sur nos quinze cultivars de référence pour *A.esculentus*, sur 7 cultivars pour *A.caillei*, 21 introductions de *A.manihot*, 27 de *A.moschatus* et le représentant de *A.tetraphyllus* et de *A.ficulneus*.

le Tableau 2 donne les résultats pour nos numéros de référence.

On remarque une variabilité des trois composantes mesurées (nombre d'ovules, nombre d'anthères, nombre de grains de pollen par anthère) d'une espèce à l'autre et au sein d'une même espèce. Pourtant le rapport P/O ou Log P/O reste relativement constant pour

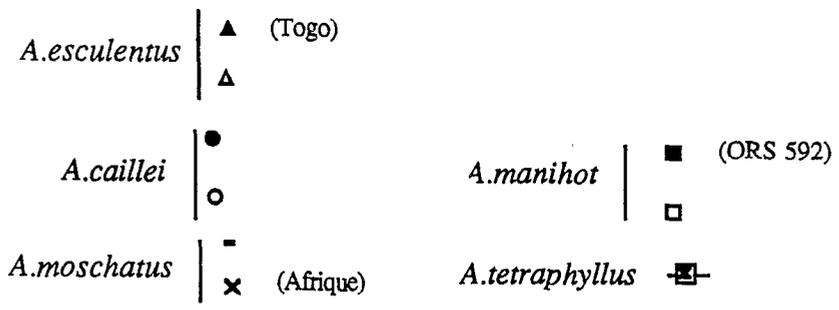
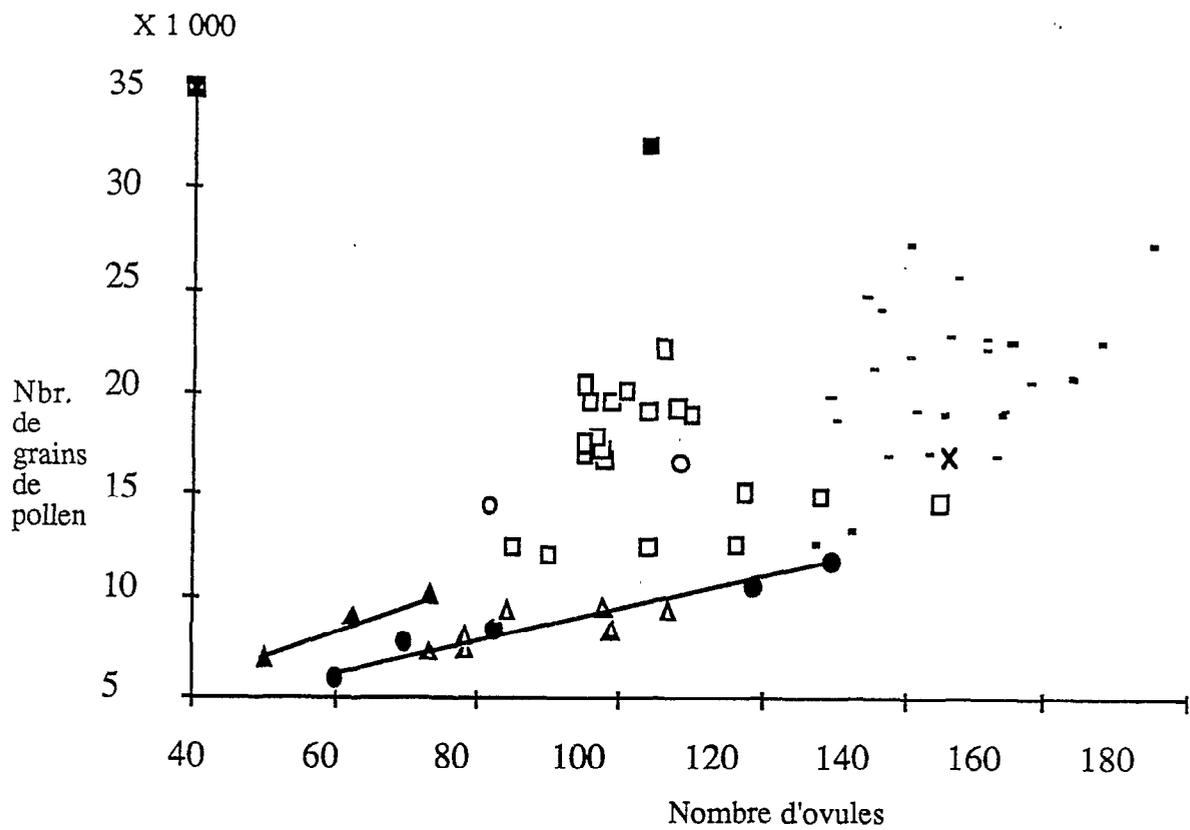


Figure 4 : Le nombre de pollen en fonction du nombre d'ovules pour nos introductions de référence.

chacune des espèces, ce qui le justifie en tant qu'échelle (HAMON et KOEHLIN, 1988)(Figure 3).

Les formes sauvages *A.tetraphyllus*, *A.manihot*, *A.moschatus* d'Asie du Sud-Est tendent vers l'allogamie. *A.moschatus* cultivée (Afrique de l'Ouest), *A.esculentus*, *A.caillei* et surtout *A.ficulneus* sont plus autogames au sens de CRUDEN.

*A.ficulneus* est considérée comme une plante pionnière ce qui expliquerait sa plus forte tendance à l'autogamie. Les trois autres espèces les plus autogames sont cultivées.

Il existe cependant des différences au sein de chacune des espèces. Pour une population donnée, on peut se baser sur le modèle de CHARNOV *et al.* (1976). Pour une population à l'équilibre de plantes hermaphrodites autoincompatibles, il existe une répartition stable des allocations à la fonction mâle et à la fonction femelle. GOUYON (1983) a montré que lorsque l'autofécondation est possible, l'allocation à la fonction femelle croît avec le taux d'autofécondation.

Nous faisons l'hypothèse que le rapport P/O est un indicateur de la répartition des allocations de ressources reproductives pour les plantes d'une population. Dans ce cas, les introductions d'*A.esculentus* d'Afrique de l'Ouest mesurées peuvent être scindées en deux populations. Les trois cultivars ORS 1043, ORS 1051, ORS 1159 originaires du Togo ont un rapport P/O supérieur aux autres. ORS 958 aussi originaire du Togo se situe à la limite de l'autre groupe. (Figure 4).

Pour *A.caillei*, on constate aussi que deux cultivars ont une valeur de Log P/O supérieure aux autres.

Pour Clemson Spineless, dont le Log P/O est particulièrement faible, nous pensons qu'il s'agit de la conséquence d'une sélection sur le nombre de graines (fonction femelle).

Nous verrons (chapitre 4) que pour *A.esculentus* les mécanismes de la reproduction ont aussi leur importance dans les stratégies reproductives.

Les espèces *A.moschatus* et *A.manihot* sont pérennes. Pour expliquer la variation importante du rapport P/O, il serait nécessaire de prendre en compte la pérennité de la plante qui intervient certainement (RAMEAU, 1986).

## 1.5 Discussion

USTINOVA (1936) a réalisé des hybridations entre *A.esculentus* et *A.manihot* ; il obtient des hybrides sans difficulté. De même, DHILLON *et al.* (1982) avec *A.esculentus* et *A.manihot ssp. manihot* (qui est probablement *A.caillei*), et FATOKUN (1987) entre *A.esculentus* et *A.caillei* ont obtenu des hybrides interspécifiques. PAL *et al.* (1962) ont effectué entre les espèces *A.ficulneus*, *A.manihot*, *A.manihot ssp. pungens*, *A.esculentus* et *A.tuberculatus*, un plan complet. Nos résultats sont en parfait accord avec les leurs : obtention plus ou moins facile d'hybrides sauf avec *A.ficulneus*, ces hybrides produisant peu de fruits et peu ou pas de graines dans chaque fruit.

Le système de reproduction de l'ensemble du genre est relativement constant. Il va de l'allogamie partielle à l'autogamie partielle sans mécanisme d'autoincompatibilité.

La spéciation par allopolyploïdie est l'équivalent d'une spéciation en "bottleneck" (PICKERSGILL, 1976) ou par effet fondateur (CARSON et TEMPLETON, 1984). C'est de ce processus que découle très certainement la phylogénie du genre. Cela entraîne une réduction notable de la variabilité et un isolement génétique de la nouvelle espèce. Dans ce contexte d'isolement génétique, l'autocompatibilité semble nécessaire. Mais la recréation d'une variabilité importante ne suppose-t-elle pas la possibilité d'allogamie ?

Les trois espèces présentes en Afrique de l'Ouest *A.esculentus*, *A.caillei*, *A.moschatus* ne se reproduisent que par graines<sup>1</sup>.

Leur mode de reproduction, autogame préférentiel, rend la création spontanée d'hybrides interspécifiques très peu probable. De plus, la stérilité des hybrides rend leur multiplication impossible. L'absence de pérennité diminue très fortement les possibilités de rétrocroisements.

Enfin, comme ces formes n'existent que sous formes cultivées, la très faible fructification des hybrides entraîne leur contre-sélection par l'homme et par conséquent leur élimination.

---

<sup>1</sup> Certaines formes sauvages de *A.moschatus* d'Asie du Sud-Est ainsi que *A.manihot* sont pérennes.

On a donc trois niveaux d'isolement reproductif :

- une très faible hybridation spontanée,
- des hybrides stériles et non pérennes,
- une contre sélection anthropique.

Ces arguments nous semblent suffisants pour maintenir l'isolement génétique des trois espèces cultivées d'Afrique de l'Ouest.

## 2. LA DIVERSITE DES GOMBOS AFRICAINS.

Après un bref rappel de la diversité enregistrée par électrophorèse, nous nous intéressons à la diversité morphologique.

Nous commençons par une description de l'ensemble des différents cultivars d'Afrique de l'Ouest disponibles en 1984. Cette description globale nous permet de positionner cet ensemble par rapport aux collections plus anciennes (USDA) et déjà utilisées en sélection.

A ce stade, la distinction des espèces *A.esculentus* et *A.caillei* devient essentielle. En effet, le caractère endémique à l'Afrique de l'Ouest de *A.caillei* l'élimine de toute comparaison globale. Néanmoins, les cultivars de *A.caillei*, parce qu'ils ont un cycle plus long et parce qu'ils sont plus tolérants aux viroses et mycoses (SIEMONSMA, 1982) occupent une place différente et complémentaire dans les systèmes de culture. L'éventail des gombos cultivés en Afrique de l'Ouest ne se réduit pas à *A.esculentus*, *A.caillei* étend la diversité cultivée.

Puis, nous nous sommes fixé comme objectif d'appréhender la structure de la diversité morphologique rencontrée chez *A.esculentus*. Différentes méthodes ont été utilisées pour définir quelques types et choisir un certain nombre de cultivars de travail représentant au mieux l'éventail de cette diversité.



(1) ORS 772. Type sahélien. (2) ORS 1506. Bénin.  
(3) ORS 958. Côte d'Ivoire.

Planche 2 : Quelques représentants de la diversité chez *A. esculentus*

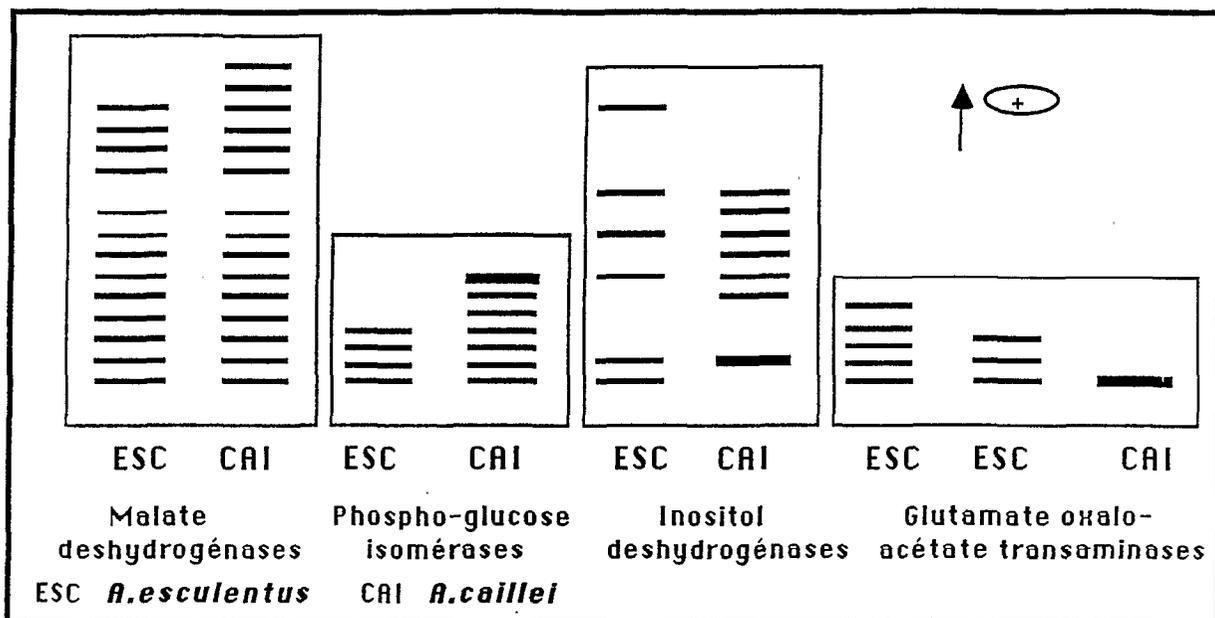


Figure 5 : Zymogrammes des systèmes enzymatiques permettant de distinguer *A. esculentus* de *A. caillei* d'après Hamon (1987)

## 2.1 La diversité électrophorétique

Les systèmes isoenzymatiques (révéls par électrophorèse sur gel d'amidon) ont été étudiés par ZOUMENOU (1985), et HAMON (1987). Les principaux résultats sont les suivants :

- Les deux espèces cultivées sont distinguées des espèces sauvages par les bandes lentes du système alcool deshydrogénase AdH.

- Quatre systèmes (phosphoglucoisomérase PGI, malate deshydrogénase MdH, inositol deshydrogénase IdH, glutamate oxalo-acétate transaminase GOT) discriminent les deux espèces *A.esculentus* et *A.caillei*. (Figure 5).

- Ces quatre systèmes sont monomorphes chez *A.caillei*.

- Les GOT présentent deux profils chez *A.esculentus*. Le phénotype à cinq bandes n'est présent qu'au Soudan et en Egypte. Le système AdH exprime les mêmes particularités (deux profils dont l'un n'existe qu'au Soudan et en Egypte).

- Seul le système shikimate deshydrogénase SdH exprime une réelle variabilité. Six électromorphes sont recensés pour *A.esculentus* et quatre pour *A.caillei*.

- Le polymorphisme enzymatique global est très faible, néanmoins la variabilité est plus importante en Afrique de l'Est qu'à l'Ouest pour *A.esculentus*.

- *A.caillei* est très peu polymorphe, un système seulement (SdH) varie et un phénotype (un zymogramme) représente 94% des introductions.

Tableau 3 : relations entre les axes et les variables mesurées sur la collection

<i>A. ESCULENTUS</i> Variable	QL(6) ‰	AXE1			AXE2			AXE3		
		COORD	COR	CTR	COORD	COR	CTR	COORD	COR	CTR
HAUTEUR	596	-246	61	13	719	517	181	-2	0	0
Nbr. de NOEUDS	805	626	391	82	623	388	136	-135	18	13
DIAMETRE	738	685	469	98	500	250	88	2	0	0
Nbr. de FRUITS 1° récolte	716	-440	193	40	637	406	142	314	99	71
JOUR de 1° FLORAISON	769	863	745	156	-11	0	0	95	9	6
NOEUD de 1° FLORAISON	814	838	702	147	223	50	17	221	49	35
NOEUD du 1° FRUIT	849	883	779	163	212	45	16	120	14	10
AMPLITUDE de 1° FLORAISON	619	401	161	34	-160	26	9	-515	265	189
Nbr. de RAMEAUX	814	822	675	141	160	26	9	-288	83	59
LARGEUR du FRUIT	793	113	13	3	-8	0	0	474	225	160
LONGUEUR du FRUIT	738	-181	33	7	262	69	24	-616	379	271
Nbr. d'ARETES	775	-208	43	9	151	23	8	-29	1	1
POIDS de MILLE GRAINS	676	-400	160	34	103	11	4	-402	162	115
FRUITS sur la TIGE	566	-306	94	20	667	445	156	-55	3	2
FRUITS sur les RAMEAUX	423	378	143	30	-405	164	57	-277	77	55
POIDS de GRAINES	599	-345	119	25	661	436	153	-136	19	13
INERTIE (%)		30.2			29.7			14.3		

COORD : coordonnée  
COR : corrélation  
CTR : contribution

34

<i>A. CAILLEI</i> Variable	QL(6) ‰	AXE1			AXE2			AXE3		
		COORD	COR	CTR	COORD	COR	CTR	COORD	COR	CTR
HAUTEUR	629	-765	540	117	37	1	0	-291	85	44
Nbr. de NOEUDS	805	-735	541	117	332	110	39	-351	124	64
DIAMETRE	833	-781	609	132	-210	44	16	-383	147	76
Nbr. de FR. 1° récolte	730	-130	17	4	394	155	56	-688	473	244
JOUR de 1° FLORAISON	735	-752	566	123	317	101	36	158	25	13
NOEUD de 1° FLORAISON	785	-817	667	145	-7	0	0	318	101	52
NOEUD du 1° FRUIT	870	-840	706	153	3	0	0	366	134	69
AMPLITUDE de 1° FLORAISON	496	-121	15	3	-309	96	34	607	368	190
Nbr. de RAMEAUX	645	-786	619	134	95	9	3	-3	0	0
LARGEUR du FRUIT	844	79	6	10	-209	44	16	-299	89	46
LONGUEUR du FRUIT	741	20	0	0	26	1	0	-325	106	55
Nbr. d'ARETES	648	-51	3	1	228	52	19	25	1	0
Pd. de MILLE GRAINS	680	253	64	14	-461	212	76	-518	269	139
FRUITS sur la TIGE	849	-110	12	3	-907	823	295	-21	0	0
FRUITS sur les RAMEAUX	680	-415	173	37	-577	333	119	-63	4	2
Pd. de GRAINES	905	-261	68	15	-901	812	291	-114	13	7
INERTIE (%)		28.7			17.5			12.1		

## 2.2 La diversité morphologique

### 2.2.1 Description de la diversité morphologique

Pour décrire la collection, nous avons utilisé les données recueillies lors des multiplications des introductions : dans un premier temps ( Automne 1981), les échantillons de l'USDA et ceux collectés par SIEMONSMA en Côte d'Ivoire ; puis à l'été 1982 ceux collectés par l'ORSTOM. Ces essais ont été mis en place par HAMON.

Chaque introduction était semée sur une ligne de 10 m par poquet de 4 graines. L'interligne était de 1 m et l'espacement entre poquets de 50 cm. Les variables morphologiques et de production mesurées sont les suivantes : J1FL, N1FL, AMPL, NEN2, RX2, LGRX, HAUT, PMIL, FRT1, FRTG, FRRX, GRFR. La définition des variables figure en Annexe 3.

Nous avons retenu les introductions qui ne montraient pas d'hétérogénéité flagrante et celles pour lesquelles au moins 8 plantes avaient été mesurées. Les calculs ont été effectués sur les moyennes par ligne des 652 introductions africaines. Les introductions d'Inde, d'Asie, d'Amérique et du Bassin Méditerranéen issus de la collection USDA ont été considérées comme individus supplémentaires.

Ces essais ont permis de choisir deux cultivars de référence, un pour chaque espèce. Il s'agit de Clemson Spineless (*A.esculentus*), cultivar créé aux Etats Unis d'Amérique dont les semences sont commercialisées en France par Tézier, et de ORS 520 (*A.caillei*), cultivar traditionnel de la région de Touba (Côte d'Ivoire), parfaitement homogène et particulièrement fructifère. A partir de 1982, dans tous les essais, ces deux cultivars ont été utilisés comme références pour apprécier les influences des conditions pédoclimatiques.

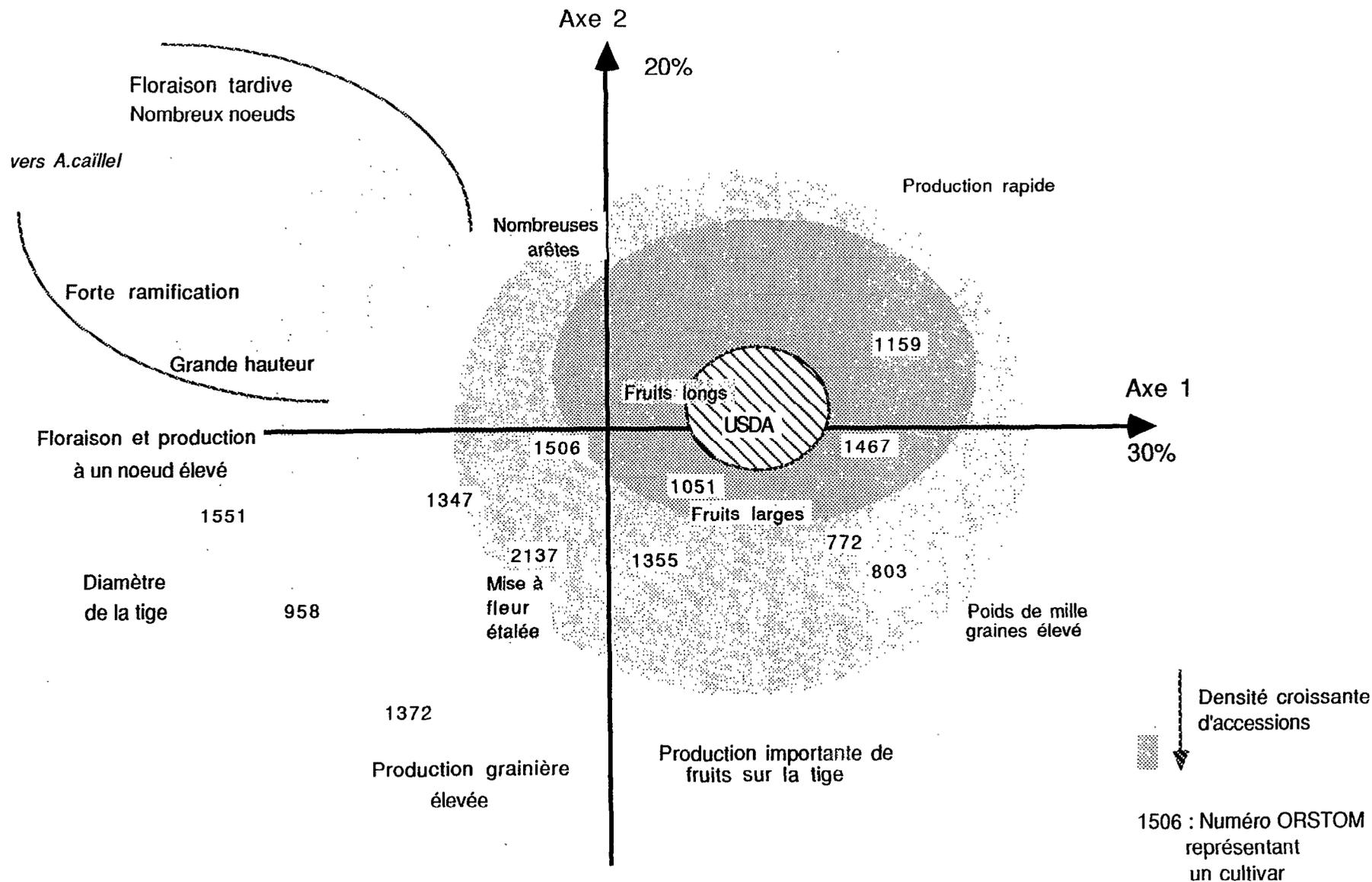


Figure 6 : Représentation (plan factoriel 1-2) de la diversité morphologique des cultivars d'*A.esculentus* d'Afrique.

Les deux espèces ont été séparées pour les traitements mathématiques. Nous représentons la collection par sa projection sur les plans factoriels obtenus par Analyse en Composantes Principales des variables quantitatives mesurées (Figures 6 et 7 ). Le Tableau 3 résume les résultats obtenus.

Pour les deux espèces, l'axe 1 représente la vigueur de la plante. Pour *A.esculentus*, sur cet axe, la précocité de floraison se projette aussi en opposition à la vigueur. L'axe 2 représente, dans les deux cas, la production et les variables qui lui sont liées.

### 2.2.2 Richesses et originalités des *A.esculentus* d'Afrique

La comparaison entre les introductions africaines et la collection de référence USDA porte sur *A.esculentus* qui est la seule espèce dont la répartition soit pantropicale.

Nous avons replacé le "nuage USDA" dans le plan factoriel 1-2 de l'ACP des échantillons africains. Sur ces caractères quantitatifs ( Figure 6 ), la variabilité de la collection de l'USDA apparaît extrêmement faible.

La collection USDA ne contient qu'un type de plante : ce sont des plantes précoces à fructification groupée, de petite taille (1 m) à entre-noeuds courts, faiblement ramifiées avec des petites feuilles laciniées ; les fruits sont fins et moyennement longs<sup>1</sup>.

La variabilité des formes africaines est par contre impressionnante. La date de 1<sup>ère</sup> floraison s'étend de 1 mois 1/2 à 3 mois. La hauteur varie entre 50 cm et 2 m. Le nombre de rameaux primaires varie entre zéro et plus de dix. Les feuilles peuvent être entières de plus de 25 cm de diamètre ou complètement laciniées. La longueur des fruits secs varie de 7 cm à 20 cm, leur largeur (diamètre à la base) de 2 cm à 5 cm, leur nombre de carpelles va de cinq à dix. (Toutes les bornes des intervalles sont les déciles)

Le fruit peut prendre des formes extrêmes, par exemple : "joue d'agouti" très trapu (5 cm de large et 5 cm de long) ou "corne d'antilope" (35 cm de long).

La diversité s'exprime aussi sur de nombreux caractères qualitatifs, en particulier sur la coloration des différents organes de la plante qui passe du vert-blanc au violet. Pour ces caractères, le polymorphisme de la collection de l'USDA se réduit à deux colorations, rouge ou vert, et à quelques individus à fruits lisses (Annexe 4).

---

<sup>1</sup> Environ 1,5 cm de large. Un cultivar indien, Pusa Savani possède des fruits longs.

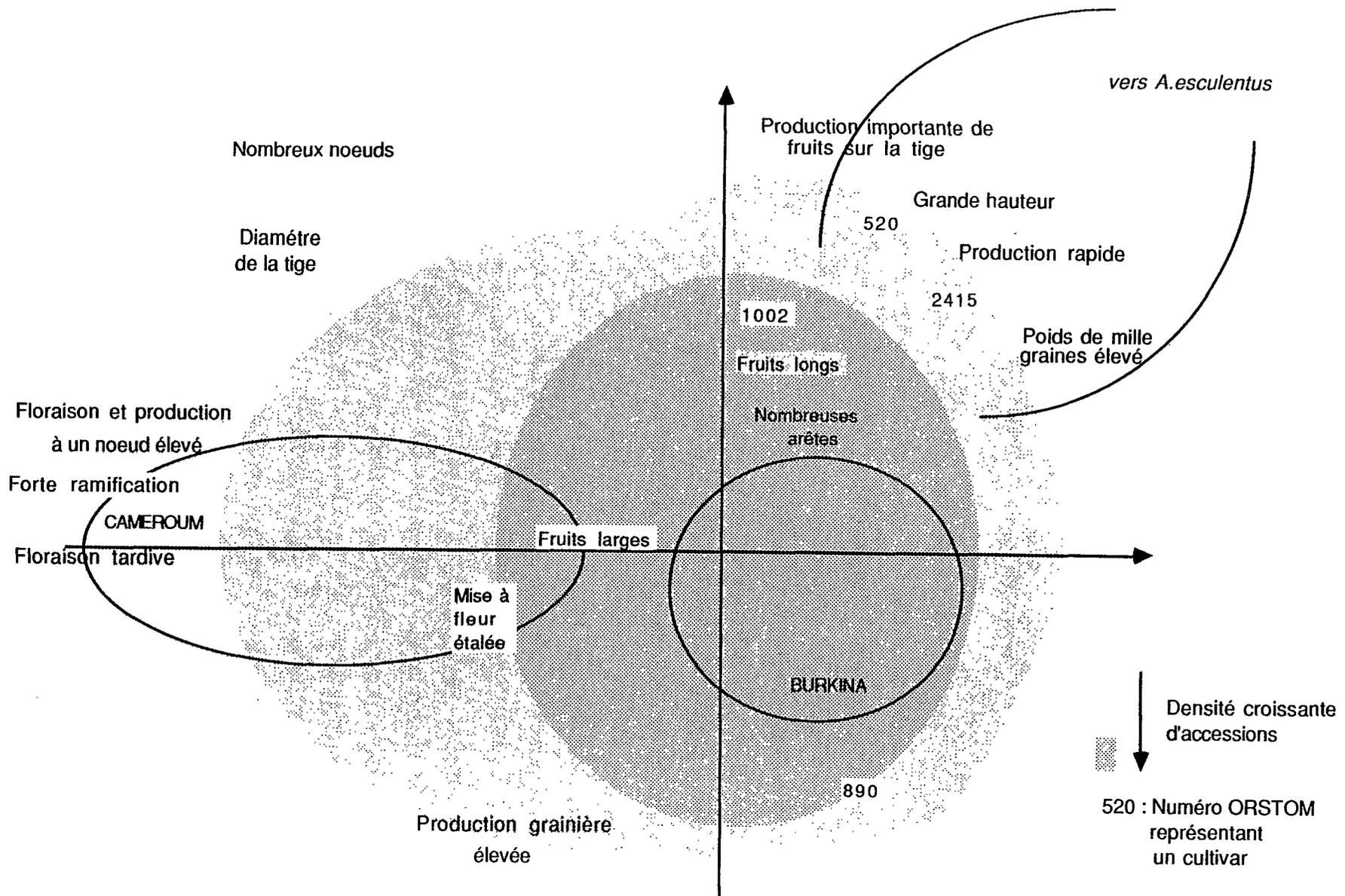


Figure 7 : Représentation (plan factoriel 1-2) de la diversité morphologique des cultivars d' *A. caillei* d'Afrique.

### 2.2.3 L'espèce cultivée *A.caillei*

#### -L'apport de *A.caillei*

La répartition éco-géographique des deux espèces est différente. Dans la zone sahélienne (au Nord au delà de 10 à 11° de latitude), on ne trouve plus que des cultivars *A.esculentus*. Dans la zone guinéenne (zone de forêt sempervirens), on trouve par contre principalement des cultivars *A.caillei*. Dans la zone intermédiaire (zone soudanienne), les deux espèces se rencontrent simultanément.

Les gombos de l'espèce *A.caillei* ont un développement végétatif très important. Leur mise à fleur est tardive (de 60 à 120 jours). Leurs rameaux primaires nombreux ont une croissance qui peut atteindre celle de la tige principale. De plus, la ramification présente souvent un niveau secondaire. La production par plante est de deux à trois fois celle de *A.esculentus*. Lorsque les conditions locales (saison des pluies assez longue) permettent leur culture, ils sont préférés à *A.esculentus* parce que leur production est plus étalée et qu'ils sont plus tolérants aux ravageurs. Ce sont typiquement des cultivars rustiques.

Chacune des espèces correspond à un écotype particulier, bien que les aires de culture se recouvrent largement.

#### - Différences entre *A.esculentus* et *A.caillei*

Bien que *A.esculentus* et *A.caillei* soient deux espèces bien séparées tant au niveau botanique qu'au niveau reproductif (HAMON, 1988), il n'y a pas de solution de continuité morphologique. Dans les ACP, nous avons représenté par commodité les deux espèces sur deux figures différentes, pourtant l'intersection des deux nuages n'est pas nulle.

La taxonomie traditionnelle sépare les gombos de saison sèche des gombos de saison des pluies, séparation liée au cycle<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Les gombos de saison sèche sont des *A.caillei* ; ils sont nommés ainsi parce qu'ils produisent pendant la saison sèche du fait de leur cycle long et de leur enracinement profond.

Quatre variables quantitatives (précocité de floraison, nombre de noeuds, hauteur à 90 jours et ramification) discriminent les deux espèces à plus de 90% (HAMON *et al.* 1985). Ces quatre variables sont liées au cycle. On peut donc dire que la taxonomie traditionnelle sépare les deux espèces. Néanmoins, elle ne les distingue que comme sous-groupes d'une même "entité cultivée". Cette distinction est cependant suffisante pour le système de culture traditionnel.

Le critère botanique basé sur l'aspect des segments de l'épicalice (fins et supérieurs à sept chez *A.esculentus*, larges et inférieurs à sept chez *A.caillei*<sup>1</sup>) est suffisant dans la mesure où l'on dispose de fleurs entières. Les graines des deux espèces sont semblables à l'oeil nu. Néanmoins, en les observant à la loupe binoculaire, on remarque que les stries à la surface sont plus espacées pour *A.caillei* que pour *A.esculentus* (ENS, 1988). Cela permet un tri par comparaison, si l'on ne dispose que de graines.

#### -La stabilité variétale chez *A.caillei*

Aucune étude n'ayant jamais été faite sur *A.caillei*, nous avons observé des hybrides créés à partir des cultivars suivants : ORS 451, ORS 520, ORS 1002, ORS 2415. L'hybridation a été effectuée avec castration. ORS 520 a été utilisé comme parent femelle avec les quatre autres cultivars, ORS 451 femelle avec ORS 1002 et ORS 1002 avec ORS 2415.

L'hybridation a fait apparaître, de manière aléatoire, des formes hors-types (plantes aux entre-noeuds inexistantes sans rameaux avec un développement foliaire important et sans fructification, plantes aux fruits complètement épineux). Leur proportion est faible, de l'ordre de quelques pour-cents. Les autres plantes hybrides sont bien intermédiaires entre les deux parents.

L'utilisation de ORS 520 comme témoin dans de nombreux essais nous a permis de vérifier son homozygotie dans des générations successives. Cependant, des formes hors-types sont apparues en très faible proportion (moins de 1%). Leur diversité est très importante. Nous avons semé la descendance de quelques unes et leurs particularités semblent fixées.

---

<sup>1</sup> Ces segments larges ont entraîné un classement abusif de *A.caillei* dans le groupe des *A.manihot* par de nombreux auteurs.

Ces deux observations montrent l'existence d'aberrations de la reproduction chez *A.caillei*. Le niveau de ploïdie très élevé (  $2n$  compris entre 190 et 220 chromosomes ) peut expliquer des aberrations méïotiques.

### 2.3 Structure de la diversité morphologique

Diverses approches peuvent être utilisées pour structurer la diversité, nous en avons retenu trois : la nomenclature paysanne, l'observation visuelle en station, la classification hiérarchique automatique.

Le cultivateur est intéressé avant tout par la reproduction de ses cultivars et la connaissance de leurs caractéristiques importantes. La nomenclature traditionnelle est une représentation de cette connaissance et c'est elle qui maintient la diversité des gombos telle que nous l'observons. L'observation visuelle en station permet par contre de dégager plusieurs types par leurs originalités. Enfin, la classification hiérarchique automatique crée des groupes de cultivars à partir de l'ensemble de leurs caractéristiques mesurées.

#### 2.3.1 La nomenclature traditionnelle

En général, un élément caractéristique sert à identifier la variété. Cet élément forme le nom, mais le nom fait référence à toutes les caractéristiques de la variété. Bien que le nom soit signifiant, il ne décrit pas les variétés portant la caractéristique mais la variété connue localement possédant cette caractéristique.

La traduction du nom vernaculaire ne traduit pas l'appartenance à un groupe. Par exemple, "Tchingnenai" (en Sénoufo) et "Blompou" (en Yacouba) signifient tous les deux "corne d'antilope", mais représentent des variétés complètement différentes.

Les homologues de traduction sont néanmoins très intéressantes ; elles montrent des préoccupations identiques d'un lieu à l'autre. On peut hiérarchiser selon leur fréquence, les critères qui forment les noms vernaculaires. On obtient alors une classification à partir des noms spécifiques des cultivars (HAMON, 1987).(Figure 8).

Si cette classification n'est qu'une nomenclature, c'est elle qui maintient la diversité.

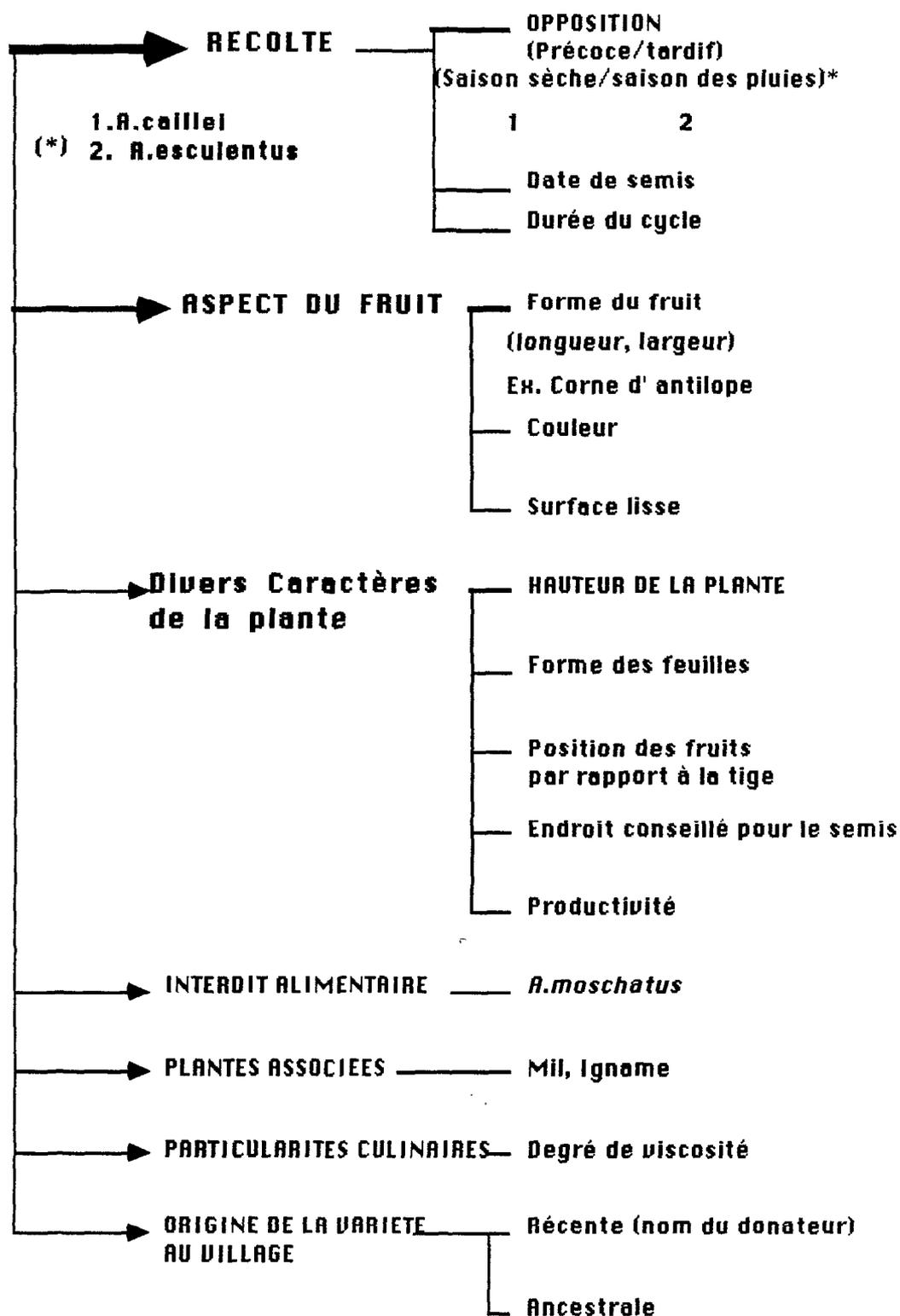


Figure 8 : Hiérarchisation des critères traditionnels de reconnaissance des cultivars. (d'après Hamon 1987)

La durée du cycle jusqu'à la floraison est le critère de reconnaissance le plus utilisé. La séparation de fait qui apparaît entre *A.esculentus* et *A.caillei* est accessoire dans la typologie traditionnelle.

Le deuxième critère est l'aspect du fruit. Il présente de très nombreuses variantes (Cf ci-dessous). De plus, comme les semences sont traditionnellement conservées par fruit entier, une reconnaissance directe des cultivars à l'état de semences est possible.

Ces quelques éléments ne recouvrent qu'un aspect très général des connaissances traditionnelles. La confrontation des fiches de prospection, de l'observation in situ puis en station dégagent quelques types très caractéristiques :

- des cultivars sahéliens très ramifiés et rampants avec des fruits ailés à cinq arêtes,
- des gombos "à mil" très hauts, fructifiant à des noeuds élevés, très généralement vert clair et dont les fruits ont cinq arêtes,
- des types petits sans rameaux aux fruits "cornes d'antilopes" et généralement anthocyanés...

### 2.3.2 Choix des cultivars de travail

Pour choisir plusieurs cultivars représentatifs de la diversité des deux espèces, nous avons procédé par étapes.

D'abord, nous avons éliminé toutes les introductions hétérogènes<sup>1</sup>, c'est-à-dire en ségrégation pour au moins un des caractères qualitatifs observés. L'hétérogénéité est appréciée visuellement au champ.

Nous emploierons désormais le terme de cultivars pour tous les échantillons parfaitement homogènes issus de ce tri. Ce sont tous des formes cultivées parfaitement reproductibles d'une génération à l'autre.

Ensuite, nous avons utilisé l'Analyse en Composantes Principales effectuée sur l'ensemble de la collection de *A.esculentus*.

A priori, il suffisait de prendre des échantillons répartis sur l'ensemble du nuage. Nous avons procédé différemment parce qu'il y avait peu de chance de regrouper par un tel tirage, le maximum d'originalités. D'autre part, nous risquions de choisir des cultivars trop

---

<sup>1</sup> Les gombos sont des plantes largement autogames. Cf ci-dessous.

Tableau 4 : Origine et principales caractéristiques des cultivars.

Référence ORSTOM	Pays d'Origine	Caractéristiques principales
ORS 772	Burkina Faso	Très précoce, port rampant, fruits "aillés" feuilles charnues.
ORS 776	Burkina Faso	Fruits à dehiscence incomplète, peu de rameaux, coloration bordeaux.
ORS 803	Burkina Faso	Précoce, petite plante, couleur rouge, fruits très longs.
ORS 958	Togo	Très tardif, feuilles entières, coloration vert foncée.
ORS 1043	Togo	Coloration verte, feuille entière, fruits lisses et longs.
ORS 1051	Togo	Coloration vert clair, fruits très globuleux "joue d'agouti".
ORS 1159	Togo	Coloration bronze à anthocyanée, fruit triangulaire à surface granuleuse.
ORS 1347	Bénin	Grande plante, pourpre, boutons floraux surnuméraires soudés au pétiole.
ORS 1355	Bénin	Bonne production, fruits à surface granuleuse particulière.
ORS 1372	Bénin	Très grande taille, "gombo de mil", peu de rameaux, fruits à 5 arêtes.
ORS 1467	Bénin	Coloration générale vert clair, feuille entière, fruits blancs.
ORS 1506	Bénin	Petite plante, entre-noeuds courts, petits à 5 arêtes, productive.
ORS 1551	Bénin	Parmi les plus tardifs, rameaux longs, feuille entière.
ORS 2137	Soudan	Feuille laciniée, coloration verte typique du fruit, grande plante.
Clemson Spineless	Distribuée par Gr. Tezier (France)	Précoce, feuille laciniée, fructification groupée. Témoin cultural.

peu productifs et/ou avec une floraison trop étalée ce qui empêcherait leur utilisation.

Nous avons donc fixé un seuil minimal de production et un seuil maximal d'étalement de floraison qui nous ont conduit à éliminer 10% de cultivars peu intéressants. Puis, nous avons découpé le nuage *A.esculentus* restant en dix parties.

Dans chaque partie du nuage, nous avons choisi à partir de nos observations visuelles, le cultivar présentant le maximum d'originalités ( par exemple forme du fruit, coloration, ...). Dans les parties comprenant beaucoup de points, nous avons choisi deux cultivars connus.

Nous avons donc retenu quinze cultivars de travail pour représenter la diversité de la collection. Leur description est présentée dans le Tableau 4.

### 2.3.3 Définition de groupes homogènes

La constitution de groupes homogènes est une autre approche de la diversité qui tend à la définition de types. Si les mesures morpho-phénologiques effectuées sont bien choisies, ces types ont de bonnes chances d'être des écotypes.

La segmentation de la collection par classification hiérarchique a été postérieure au choix de nos cultivars de travail. Nous ne possédions pas à ce moment les moyens informatiques suffisants. Cette classification hiérarchique (logiciel ADDAD, distance euclidienne, algorithme des voisins réductibles) a été calculée sur les mêmes variables quantitatives que l'ACP précédente après élimination des introductions hétérogènes et choix aléatoire d'un cultivar sur deux.

L'ensemble des cultivars forme un continuum qui rend la segmentation délicate, et rend sujette à caution la limite de chaque groupe obtenu. D'autre part, la fréquence variable au sein du nuage<sup>1</sup> introduit des biais dans les calculs de distances entre les groupes d'individus.

Nous nous sommes fixé un nombre de groupes relativement élevé (20) pour observer l'arbre obtenu. Un grand nombre de groupes était nécessaire pour séparer d'éventuelles originalités là où les cultivars sont très proches. La Figure 9 montre la partie supérieure (les vingt premiers groupes) de cet arbre. Nous avons ensuite utilisé notre connaissance

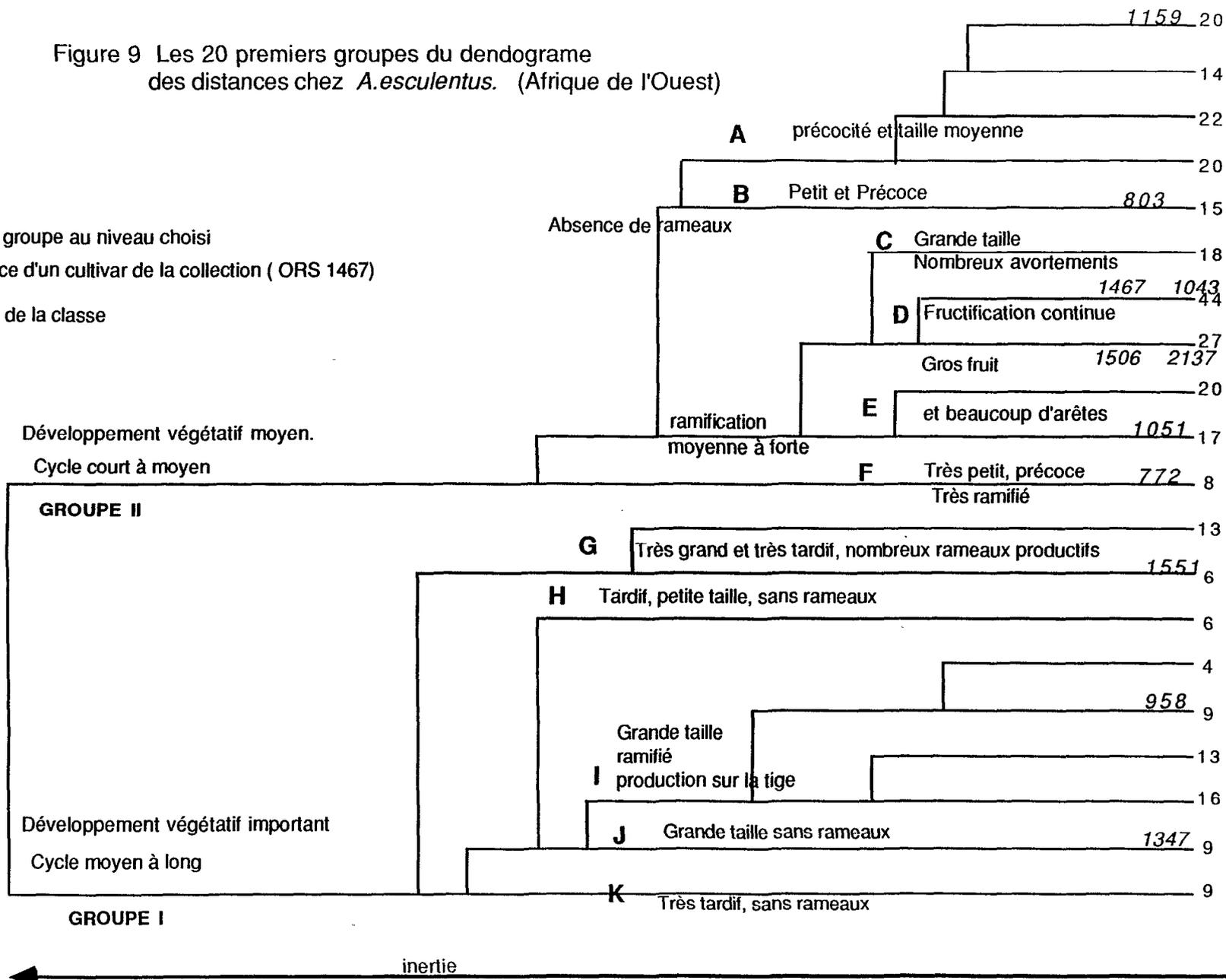
---

<sup>1</sup> Plus d'un tiers des cultivars sont quasiment identiques et moins de 10% représentent la moitié de la diversité

Figure 9 Les 20 premiers groupes du dendrogramme des distances chez *A. esculentus*. (Afrique de l'Ouest)

**D** sous groupe au niveau choisi  
 1467 référence d'un cultivar de la collection (ORS 1467)  
 17 effectif de la classe

46



pratique de plusieurs cultivars et les observations d'origine recueillies lors des prospections pour caractériser les groupes et les critères les différenciant. La Classification Hiérarchique Ascendante distingue deux grands groupes à un niveau élevé. Cette séparation intègre de nombreuses variables morphologiques et des variables de production qui correspondent à un développement végétatif et une production de graines importants pour le groupe I, contrairement au groupe II.

Les cultivars du groupe I (20%) accumulent la plus grande part des variations quantitatives des critères morphologiques.

L'écart important entre les deux groupes doit provenir des grandes distances entre les individus du groupe I plutôt que d'une discontinuité entre eux.

Les vingt groupes obtenus ne présentent pas tous suffisamment de particularités pour être distingués. Nous les avons regroupés en onze types différents. Ils ne recourent pas exactement l'échelle des distances de la CAH à cause des grandes variations de distance intra-groupe.

## 2.4 Discussion

ARIYO (1987) a utilisé la distance de Mahalanobis  $D^2$  pour segmenter un ensemble de trente géotypes. Il n'observe aucune relation entre l'origine géographique des cultivars et leur position dans ses cinq classes. PARTAP *et al.* (1980) ont utilisé la même méthode dans un ensemble de sept cultivars et leurs vingt et un hybrides (1/2 diallèle); ils obtiennent six classes. Il n'y a pas de relation entre l'hétérosis chez l'hybride et la distance de Mahalanobis entre les parents.

Etant donné le nombre de nos cultivars, nous avons préféré utiliser une Analyse en Composantes Principales en première approche pour choisir un matériel de travail représentant la diversité morphologique de la collection. Ce choix a été confirmé par la Classification Hiérarchique Ascendante, nos quinze cultivars de travail représentent bien les différents groupes obtenus.

CHEDA et FATOKUN (1982) ont analysé la variabilité de 296 "variétés" provenant de divers pays. Ils distinguent trois grands types (A,B,C).

Le type C (13 échantillons originaires du Ghana) se confond sans aucun doute avec l'espèce *A.caillei* bien qu'ils ne la reconnaissent pas comme telle. Le type B

(58 échantillons) correspondrait à notre groupe G, et le type A se situerait parmi nos groupes A à E.

Comme les variables mesurées sont différentes des nôtres et qu'elles recouvrent aussi des aspects qualitatifs (cf ci-dessous), les correspondances restent forcément générales.

Néanmoins, la concordance est très bonne :

- séparation de l'espèce *A.caillei*
- deux types de plantes chez *A.esculentus* :
  - + les unes relativement précoces au développement végétatif moyen,
  - + les autres tardives avec un fort développement végétatif.

Les échelles de précocité des deux types de *A.esculentus* se recoupent.

CHEDA et FATOKUN (1982) supposent que le deuxième type est sensible à la photopériode, nos observations sur quelques cultivars semblent le confirmer.

### 3. REPARTITION ET HEREDITE DE QUELQUES CARACTERES TYPIQUES DES CULTIVARS TRADITIONNELS D'AFRIQUE DE L'OUEST

La diversité de la collection de cultivars d'Afrique de l'Ouest s'exprime, en particulier, par une multitude de formes et de couleurs des organes.

La coloration des organes (vert ou rouge) est un polymorphisme présent en dehors de l'Afrique. L'hérédité de la coloration des organes a été étudiée par plusieurs auteurs (ERICKSON *et al.*, 1963 ; KOLHE *et al.*, 1966 ; MEHERE *et al.*, 1980 ; MORE *et al.*, 1983 ; TOKPA, 1984). Seule la coloration de la base des pétales a un déterminisme simple (monogénique, rouge dominant). Pour les autres caractères de coloration, aucun modèle proposé n'est satisfaisant.

Des caractères de forme ont aussi été étudiés. ARUMUNGAN et MUTHUKRISHNAN (1977) ont calculé différents index appréciant la laciniation des feuilles et mis en évidence le plus approprié au gombo. En ce qui concerne la forme du fruit, sa longueur et sa largeur ont été étudiées comme des caractères continus (NATH et DUTTA 1970). SPARTIS (1972) a abordé l'étude du nombre de carpelles du fruit qui est variable chez *A. esculentus*, il a mis en évidence l'existence d'un caractère "5 carpelles". Nous avons étudié plus en détail les variations du nombre de carpelles parce qu'elles constituent une exception à la symétrie cinq des malvacées et de toutes les espèces sauvages du genre *Abelmoschus*.

Pour prolonger notre étude de la diversité morphologique, nous nous sommes intéressé à ces différents caractères qualitatifs. Nous avons d'abord cerné avec le plus de précision possible chacun des caractères et ses différentes modalités. L'extrême diversité de la collection africaine a posé des problèmes de définition des caractères, en particulier des colorations (quinze modalités au minimum). L'étude de la répartition de ces caractères dans la collection a été notre principale préoccupation. Ces caractères sont très importants pour la classification traditionnelle. Dans la mesure du possible, nous avons étudié leur hérédité afin de les utiliser comme d'éventuels marqueurs.

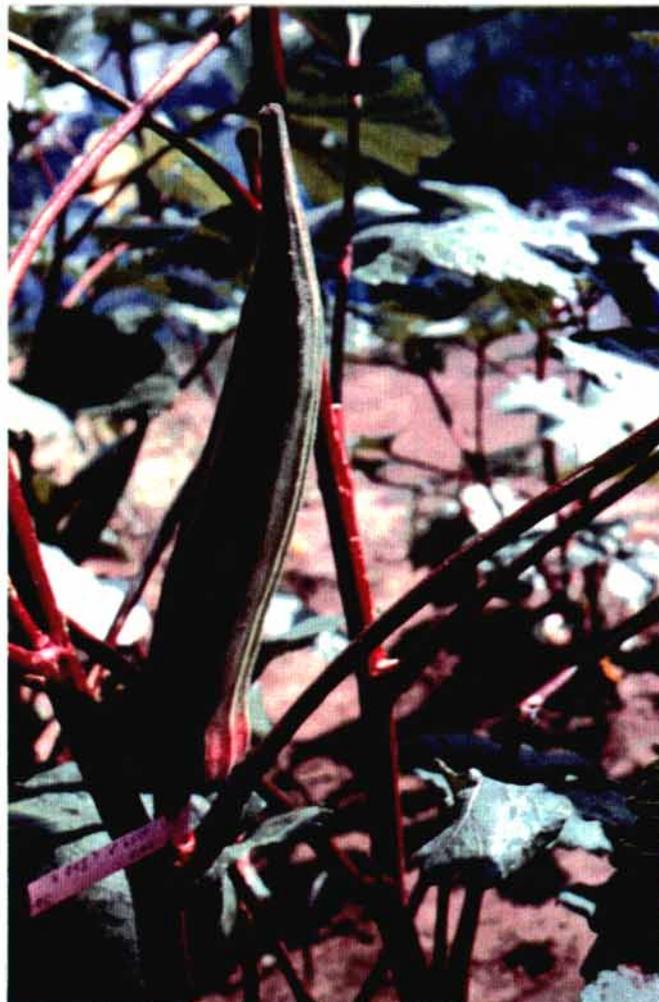


Planche 3 : Diversité des plantes et des fruits chez *A.esculentus*. Port et coloration.

### 3.1 Les colorations de l'appareil végétatif

#### 3.1.1 Répartition des colorations chez *A.esculentus*

Plusieurs caractères de coloration (spot floral SPFL, spot foliaire SPFE, coloration de la tige COTG, des nervures CONV, du pétiole COP, taches foliaires TAFO<sup>1</sup>) ont été observés sur l'ensemble de la collection. L'annexe 4 présente les colorations observées et leurs fréquences dans la collection pour les deux espèces. Nous ne regarderons en détail que les données relatives à *A.esculentus*.

Néanmoins, on peut remarquer que les fréquences des modalités sont différentes pour *A.caillei*, ce qui confirme son isolement reproductif. *A.caillei* présente moins de diversité de coloration.

Pour *A.esculentus*, nous avons effectué une Analyse Factorielle des Correspondances sur 652 individus<sup>2</sup> pour analyser de manière globale les relations entre les caractères indépendamment de toute hypothèse sur leur déterminisme génétique.

Les deux premiers facteurs représentent respectivement 17% et 11% de l'inertie totale du nuage. La Figure 10 est une représentation du nuage sur les axes 1 et 2. Elle a une forme en croissant caractéristique, connue sous le nom d'effet Guttman (BENZECRI, 1980). Ceci nous permet d'interpréter l'axe 1 comme un gradient de coloration. L'écartement important des deux pointes du croissant montre qu'il n'y a pratiquement pas de "correspondance" entre les variables définissant la couleur verte et celles définissant le rouge.

Ce résultat permet d'émettre les deux hypothèses suivantes :

-soit il existe une liaison génétique (gènes liés) ou physiologique (pléiotropie) entre les colorations des organes

-soit la sélection traditionnelle tend à "concentrer" la même coloration pour des organes différents.

Seule l'étude de l'hérité des caractères permettra de conclure.

---

<sup>1</sup> La définition et les modalités des caractères sont donnés en annexe 3.

<sup>2</sup> L'élimination des cultivars non originaires d'Afrique de l'Ouest et des introductions non homogènes nous laissent 652 cultivars pour les calculs.

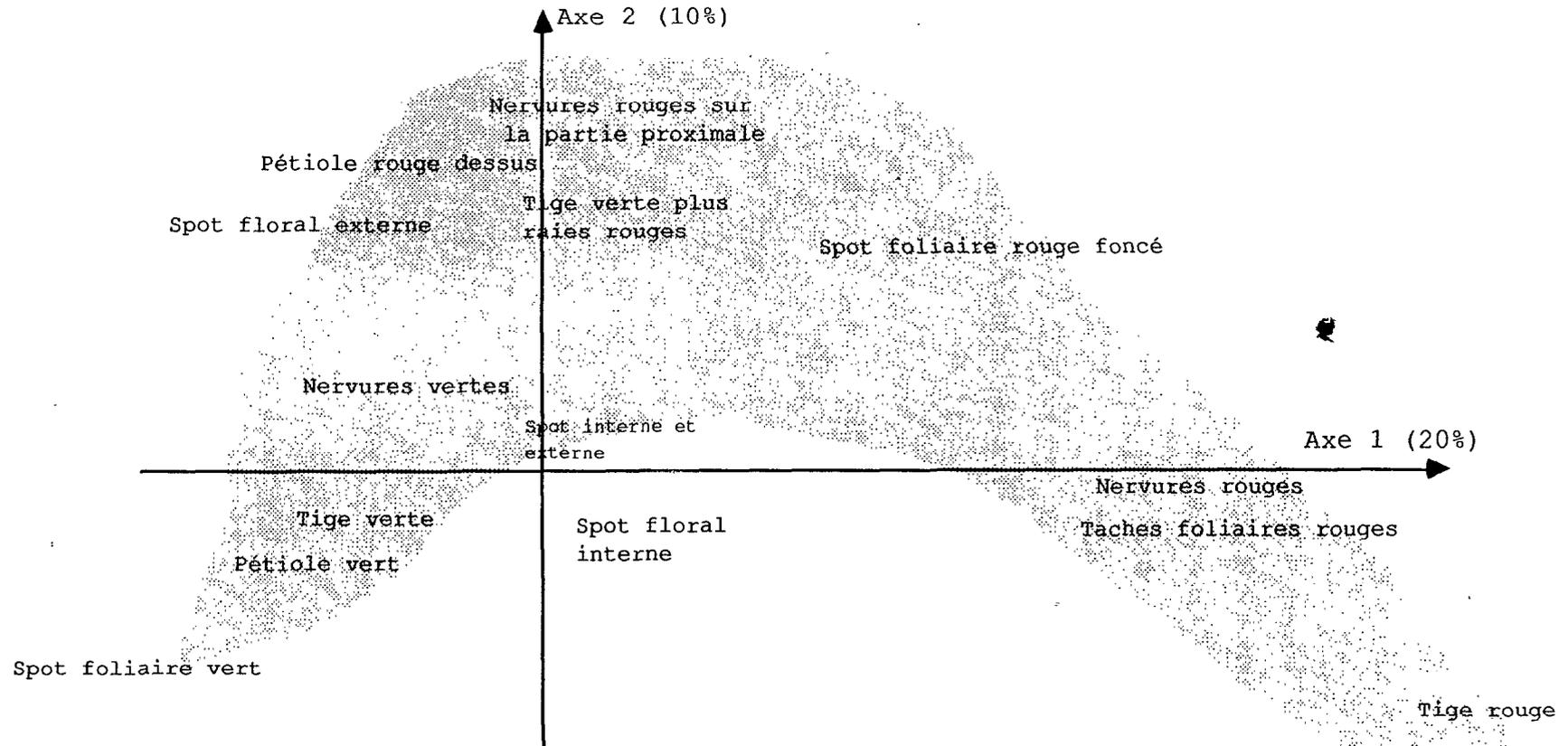


Figure 10 : Représentation des colorations des cultivars *A. esculentus* d'Afrique de l'Ouest (plan 1-2 de l'AFC)

### 3.1.2 Hérité de la coloration chez *A.esculentus*

MEHETRE, MORE et THOMBRE (1980), MORE et VIBHUTE (1983) ont étudié la coloration de la tige, du pétiole et des nervures sur quelques croisements. Ils ont conclu à des déterminismes compliqués faisant intervenir trois ou quatre gènes. Pour chaque organe, quatre gènes sont définis : un gène dupliqué responsable de la coloration rouge, un inhibiteur agissant sur ces deux gènes et un anti-inhibiteur portant sur l'inhibiteur. Pour la coloration de la tige dans leur premier croisement (1), les deux gènes dupliqués suffisent à expliquer les ségrégations qu'ils observent ; ce qui correspond aux résultats de ERICKSON et COUTO (1963). Pour la coloration du pétiole dans leur croisement deux, les deux gènes dupliqués et l'inhibiteur suffisent. Enfin, pour ces différents gènes, ils ont mis en évidence deux groupes de liaison.(Tableau 5 ).

Seule la coloration de la base des pétales (spot floral) possède un déterminisme monogénique<sup>1</sup> comme l'on montré ERICKSON et COUTO (1963), ce que nos observations ont confirmé.

Nous nous sommes attaché à définir avec précision les modalités de coloration des différents organes.

Pour la coloration de la tige et des nervures, il nous a paru nécessaire d'ajouter à l'alternative vert/rouge, une modalité (vert et anthocyané mélangé) lorsqu'il apparait des taches rouges dans le vert.

Pour le pétiole, nous avons séparé le cas où la face inférieure et la face supérieure sont anthocyanées, du cas où seule la face supérieure est anthocyanée. L'attache du pétiole sur la tige présente une coloration plus ou moins indépendante de celle du reste du pétiole, nous avons considéré ce caractère indépendamment.

La coloration de la base des nervures (spot foliaire) est plus ou moins indépendante de la coloration des nervures.

Nous avons utilisé en croisement les parents possédant le plus de diversité de coloration possible. Ainsi les tons de vert s'étendent du vert blanc (ORS 1051) au vert

---

<sup>1</sup> Le déterminisme de quelques bandes SdH obtenues en électrophorèse sur gel d'amidon ont aussi un déterminisme monogénique.

Tableau 5 : Gènes et liaisons mis en évidence par MEHETRE ; MORE et THOMBRE (1980) pour la coloration de la tige, du pétiole et des nervures

ORGANES	CROISEMENT 1 liaison	CROISEMENT 2 liaison
TIGE (rouge / vert )	R1: facteurs (a) R2: dupliqués (*)	Isp: inhibiteur Sp1: facteurs (b) Sp2: dupliqués IApbb: anti inhibiteur
PETIOLE (rouge / vert )	Ipp: inhibiteur Pp1: facteurs Pp2 dupliqués IApbb: anti inhibiteur	Ppa: facteurs (b)(a) Ppb: dupliqués IApbb: anti inhibiteur
NERVURE DE LA FEUILLE (rouge / vert )	Ivp: inhibiteur Vp1: facteurs (a) Vp2:dupliqués IApbb: anti inhibiteu (a)	Ivp: inhibiteur Vp1: facteurs (a) Vp2:dupliqués IApbb: anti inhibiteu (b)(a)

(\*) Symboles de Erickson et Couto (1963)  
pour les deux gènes impliqués dans la coloration de la tige  
S, P, V, : gènes de coloration  
Ip : inhibiteur de coloration pour le caractère considéré  
IA : anti inhibiteur  
(a),(b) groupes de liaison entre gènes

foncé (ORS 958), les tons de rouge du rouge carmin (ORS 803) au pourpre (ORS 776).  
l'Annexe 5 présente nos résultats pour les parents et pour les hybrides.

Ces résultats montrent une dominance nette de l'anthocyané pour les taches foliaires et la coloration de la base du pétiole. Pour les autres caractères, le sens de la dominance dépend du croisement. Néanmoins, la tendance générale va du vert à l'anthocyané dominant.

L'étude des ségrégations en autofécondation devait théoriquement permettre d'établir le déterminisme de ces caractères. Mais la diversité des colorations, le nombre de gènes à prendre en compte nécessiteraient pour pouvoir conclure des effectifs très importants. Nous nous sommes contenté de semer quelques combinaisons pour apprécier l'éventail des formes possibles. On trouve toutes les combinaisons de caractères d'un croisement à l'autre.

MEHETRE *et al.* (1980) ont observé diverses liaisons entre les colorations de la tige, du pétiole et de la nervure de la feuille (Tableau 5 ). Ces liaisons peuvent expliquer en partie le gradient dans les colorations des cultivars. Cependant, elles ne nous paraissent pas suffisamment fortes pour maintenir la concordance des couleurs des organes dans les cultivars.

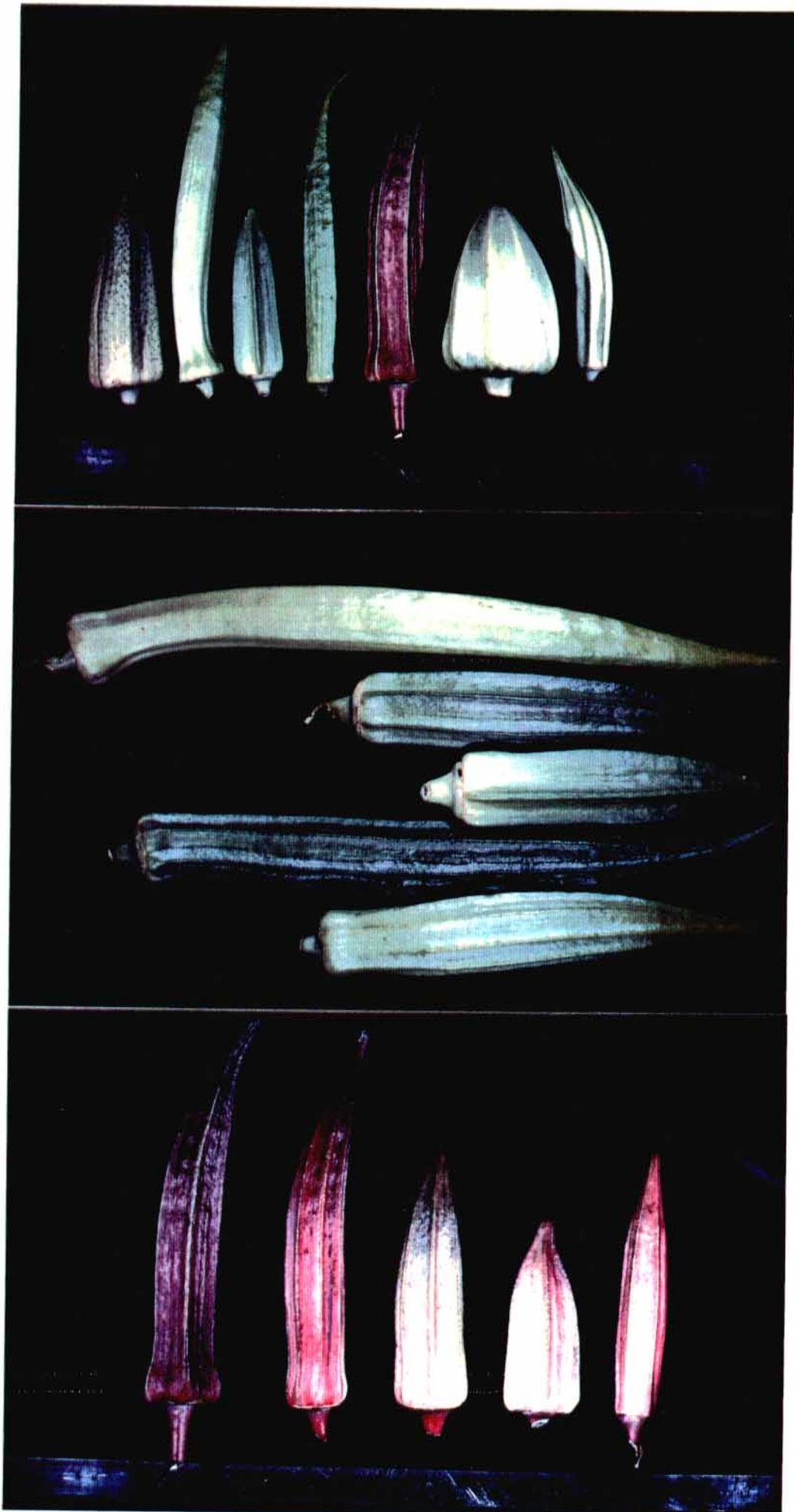


Planche 4 : Divers fruits chez *A.esculentus*. Forme et coloration

### 3.2 Les couleurs et les formes des fruits

Le fruit est, par degré d'importance, le deuxième critère après la durée du cycle entrant dans la taxonomie traditionnelle. La forme et la couleur du fruit, très diversifiées, typent les cultivars sans ambiguïté. D'autres caractères, comme la pilosité, ont été étudiés par NATH *et al.*, en 1970. (Planche 4).

#### 3.2.1 la couleur

La couleur du fruit est un caractère très variable et indépendant des colorations des organes végétatifs.

Sur les cultivars de la collection, nous avons observé toute une gamme de couleur. On peut définir plusieurs tons de rouge allant du rose au violet (ORS 776). De même, on observe plusieurs tons de vert allant du vert blanc (ORS 1051) au vert foncé (ORS 958). Les cultivars provenant du Soudan ont une couleur verte caractéristique. Nous avons également en collection quelques cultivars dont les fruits sont blancs (ORS 1467). De plus, certains cultivars comme ORS 772 ont des arêtes vert foncé et le reste du fruit vert clair.

Chez tous ces cultivars, la coloration est généralement uniforme, par contre pour les hybrides de première génération la couleur du fruit s'exprime souvent en taches dont le diamètre varie de un millimètre à plusieurs centimètres. On obtient tous les cas de figure: taches rouges dans du blanc ou dans du vert, taches vertes foncées dans du vert clair... Lorsque la couleur est uniforme, elle est intermédiaire entre celle des parents. A la génération suivante, la diversité des couleurs s'accroît encore.

#### 3.2.2 Hérité du nombre d'arêtes

La fleur des Malvacées présente une symétrie d'ordre cinq. Dans le genre *Abelmoschus*, les espèces sauvages ont toutes des fruits à cinq carpelles *i.e.* cinq arêtes. Par contre, chez les espèces cultivées *A. esculentus* et *A. caillei*, il y a un polymorphisme important: le nombre d'arêtes varie de cinq à onze.

Les cultivars se classent en deux groupes: ceux dont les fruits ont toujours cinq arêtes et ceux dont le nombre d'arêtes varie d'un fruit à l'autre (SPARTIS, 1972).

Nous les nommerons respectivement A5 et A+. Pour les cultivars A+, le nombre d'arêtes des fruits varie d'une plante à l'autre et sur la même plante. Néanmoins, en moyenne chaque cultivar a un nombre d'arêtes déterminé. Les moyennes observées vont de 5,5 (ORS 1467) à 11 (ORS 1159). L'expression du caractère "nombre d'arêtes" pour les cultivars A+ dépend des conditions du milieu.

Trois de nos cultivars ORS 772, ORS 1506 et ORS 2137 sont A5. Les hybrides obtenus avec des cultivars A+ sont toujours A+.

Nous avons étudié la descendance en autofécondation du croisement ORS 1506 (A5) par Clemson Spineless (A+) en comptant le nombre d'arêtes d'au moins cinq fruits par plante. Cette expérience nous a permis de vérifier que certaines plantes étaient A5 et d'autres A+. Il s'agit donc d'un vrai caractère sous contrôle génétique. Sur 41 plantes F2, nous avons obtenu 30 plantes A+ et 11 plantes A5. L'hypothèse d'un déterminisme monogénique récessif pour A5 s'impose. Le  $\chi^2$  (Khi2) avec une ségrégation théorique 3:1 est de 0,073 à 1 degré de liberté, soit une probabilité de 0,79.

Nous avons repris ensuite neuf F2 issues des trois parents A5 croisés avec des plantes A+. Nous avons prélevé un seul fruit par plante F2 et obtenu les résultats suivants :

parent	ségrégation en F2		$\chi^2$ ddl	Probabilité
	A+	A5		
772	28	12	0,533 (1)	0,48
1506	28	11	0,975 (1)	0,32
2137	26	13	1,444 (1)	0,23
Total			2,952 (3)	0,40
Global	82	36	1,91 (1)	0,16
Homogénéité (T-G)			1,042 (2)	0,60

Le  $\chi^2$  total (somme des  $\chi^2$  partiels) teste l'homogénéité des distributions et la conformité de l'ensemble à l'hypothèse 3:1, le  $\chi^2$  global la conformité des totaux à l'hypothèse 3:1, la différence des deux l'homogénéité des distributions. Au niveau de signification de 1%, tous les  $\chi^2$  sont non significatifs ; on ne rejette donc pas l'hypothèse de conformité à la distribution 3:1.

Le léger sureffectif en A5 s'explique par le fait que nous n'avons prélevé qu'un seul fruit sur chaque plante et donc quelques plantes A+ sont comptées A5.

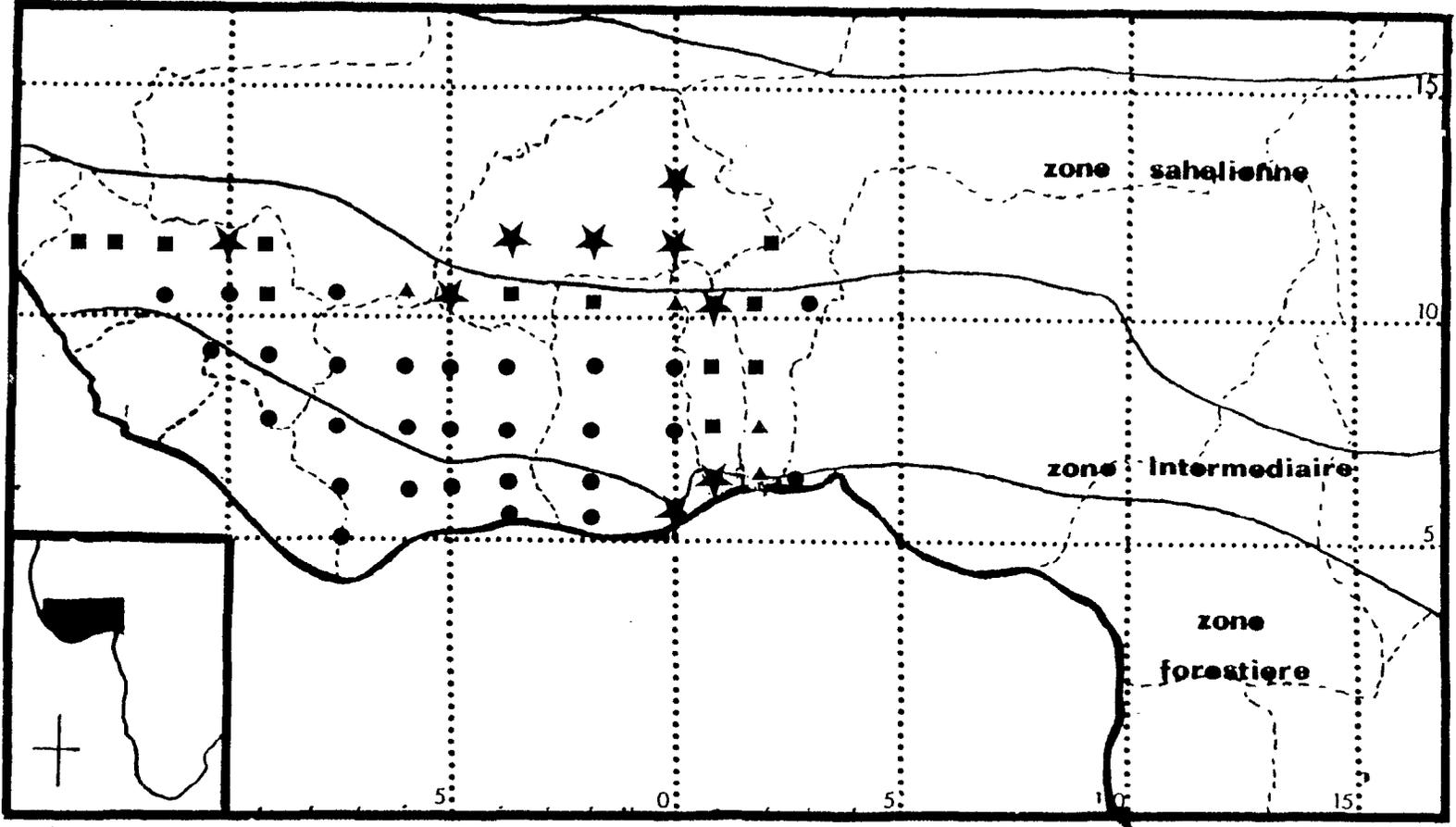
Le caractère A5 est par conséquent monogénique et récessif.

Si un gène gouverne le passage de A5 à A+, le nombre de carpelles reste un caractère complexe. Nous avons essayé de séparer les cultivars A+ en deux classes de nombre d'arêtes correspondant au dosage en allèle a5, soit trois classes pour le caractère nombre d'arêtes : homozygote (a5 a5) donnant le phénotype A5, hétérozygote (a5 a+) donnant un phénotype à moins de huit arêtes, homozygote (a+ a+) donnant un phénotype à plus de huit arêtes. Les ségrégations obtenues ne confirment pas cette hypothèse. On peut faire l'hypothèse de l'existence de gènes mineurs en plus du gène majeur a5/a+ gouvernant le caractère nombre de carpelle ; mais cela semble peu probable compte tenu de l'aspect "exceptionnel" du phénotype A+ pour une Malvacée et dans le genre *Abelmoschus*. Il paraît préférable d'envisager une expressivité variable de l'allèle a+ selon le contexte. Dans le croisement interspécifique Clemson Spineless (A+) avec *A.tetraphyllus* (sauvage donc à cinq arêtes), les hybrides ont toujours cinq arêtes. Ce renversement de la dominance en croisement interspécifique est un argument en faveur de l'"expressivité variable", avec dans ce cas un contexte génomique différent.

### 3.2.3 Répartition géographique des types d'aristation

Le fruit à plus de cinq arêtes n'existe que chez les espèces cultivées. Ce caractère qui améliore la qualité du fruit (plus de chair), fait partie du syndrome de domestication. Comme ce n'est pas un caractère obligatoire de la domestication, nous nous sommes intéressé à la proportion de cultivars portant ce caractère dans une zone géographique donnée. Pour cela, nous avons repris les coordonnées géographiques des 652 cultivars et regroupé ces cultivars par carré de 1° latitude sur 1° de longitude. Dans chaque carré, nous avons calculé le pourcentage de cultivars présentant le caractère A5 (Figure 11).

On constate qu'il n'y a en Afrique de l'Ouest, aucun cultivar ayant cinq arêtes dans la zone de forêt.



Pourcentage de cultivars collectés ayant des fruits à cinq arêtes dans un carré de 1° sur 1°

- 0%
- ▲ 0% < 20%
- 20% < 40%
- ★ 40% <

Figure 11 : Répartition des cultivars ayant des fruits à cinq arêtes par zone de 1° sur 1°.

Les cultivars à cinq arêtes appartiennent le plus souvent mais non nécessairement à trois grands types (Cf. chapitre 2) très marqués:

- le premier très précoce a un port rampant, très ramifié, il se trouve en zone sahélienne extrême (ORS 772)<sup>1</sup>

- le second de grande taille, assez tardif correspond aux gombos à "mil".

- le troisième regroupe les formes soudanaises à cinq arêtes à la couleur verte typique. Ils présentent des originalités dans leur zymogramme SdH.

Le processus de domestication a très probablement produit d'abord des gombos à cinq arêtes. On peut considérer que les cultivars actuels à cinq arêtes sont issus des formes les plus anciennes du point de vue évolutif, les plus anciennement sélectionnées. Cela ne s'applique certainement pas à tous les cultivars A5 actuels, mais certainement aux deux premiers types ci-dessus que l'on retrouve dans toute la zone soudano-sahélienne avec toutes leurs caractéristiques. Ce qui signifierait que les cultivars les plus anciens seraient dans la zone soudano-sahélienne, qu'ils auraient une origine définie à partir de laquelle ils auraient diffusé.

### 3.3 La forme des feuilles

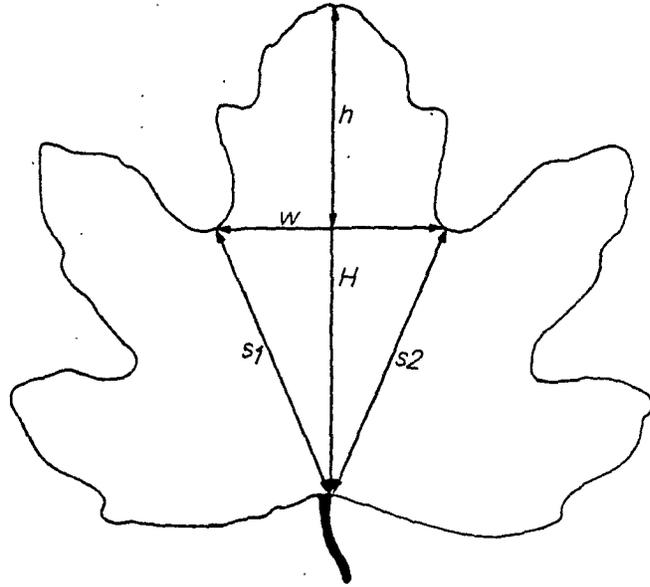
La forme des feuilles des gombos cultivés est très variable d'un cultivar à l'autre, ainsi que sur la même plante. Les feuilles sont de plus en plus laciniées en allant de la base de la tige à l'apex. Il faut attendre la huitième feuille depuis la base au minimum pour avoir une stabilisation de la forme. La taille de la feuille atteint par contre son maximum à peu près à ce niveau et diminue par la suite.

Pour pouvoir apprécier la lacination, il faut disposer d'un index regroupant les caractéristiques de la feuille.

Sur nos quinze cultivars de référence et plusieurs de leurs hybrides nous avons prélevé dix feuilles au-dessus du huitième noeud, chaque feuille sur une plante différente. Nous avons mesuré les variables H, h, W, S1, S2 définies sur la figure 12. Plusieurs index ont été calculés à partir de ces

---

<sup>1</sup> Ce type possède en plus des fruits ailés (arêtes proéminentes) de faible qualité gustative. Cette caractéristique est néanmoins conservée.



Index L de laciniation =  $h / H$

Figure 10: mesure de l'index de laciniation sur les feuilles.

données. Une analyse de variance a été effectuée pour chacun des index. La qualité de l'index s'apprécie par trois analyses successives. Le facteur cultivar doit être significatif au meilleur niveau possible. Les moyennes par cultivar doivent être les plus précises possible, nous avons calculé les intervalles de confiance au seuil 95% et comparé les groupes obtenus. Enfin, cet index doit être une échelle et classer les cultivars du moins lacinié au plus lacinié.

L'index L (rapport de la longueur du lobe médian depuis son insertion au niveau des sinus sur la longueur totale du lobe ; ARUMUNGAN et MUTHUKRISHNAN, 1977 ) est le meilleur. Les résultats sont présentés dans le Tableau 6 .

Il permet de regrouper les feuilles en cinq classes que l'on peut nommer de la manière suivante : (1) feuille entière, (2) feuille lobée, (3) feuille échancrée, (4) feuille découpée, (5) feuille laciniée.

Les sauts de valeur de l'index entre les différentes classes révèlent probablement un caractère discontinu gouverné par un nombre limité de gènes ou d'allèles. Cette hypothèse est renforcée par la position des hybrides, intermédiaire entre les parents mais néanmoins dans les limites des classes.

Sur les hybrides F1, on observe une dominance des types les plus laciniés sur les types entiers.

La variabilité importante de la forme des feuilles sur une même plante rend illusoire la mesure de l'index par plante. Par conséquent, pour étudier l'hérédité de l'index les mesures sur la génération F2 ne seront pas suffisantes. Nous n'avons pas pu étudier le déterminisme génétique de l'index. Deux possibilités pourraient être envisagées :

-l'étude de la croissance de l'index sur la même plante pour définir une valeur d'index théorique obtenue par régression. Disposant alors d'une mesure par plante, on peut envisager une étude des ségrégations.

-des mesures sur des familles F3 pour évaluer par leurs moyennes la valeur de l'index F2.

Tableau 6 : Variation de l'indice de lacination pour les cultivars de référence et leurs hybrides

Numéro ORSTOM	Indice L	Classe	Croisement
ORS 958 -----	0,218		
1467*958	0,293	1	1*1
ORS 1467 -----	0,299		
<b>0,300</b>			
1506*958	0,379		2*1
ORS 1506 -----	0,396		
ORS 1051 -----	0,398	2	
1506*1043	0,405		2*3
ORS 1347 -----	0,418		
<b>0,450</b>			
776*1043	0,501		3*3
ORS 1043 -----	0,507		
ORS 1372 -----	0,510	3	
ORS 776 -----	0,524		
<b>0,600</b>			
ORS 1159 -----	0,613		
1355*1159	0,614		4*4
ORS 803 -----	0,626		
ORS 1551 -----	0,632		
ORS 1355 -----	0,648		
1355*1043	0,659		4*3
1043*1467	0,670		3*1
1467*2137	0,689		4*1
2137*1467	0,690		1*4
C.S.*958	0,700		5*1
ORS 2137 -----	0,707	4	
1043*C.S.	0,733		3*5
1467*1043	0,750		1*3
2137*1355	0,762		4*4
1467*C.S.	0,766		1*5
1506*C.S.	0,767		2*5
<b>0,800</b>			
1159*C.S.	0,832		4*5
ORS C.S. -----	0,856	5	
1506*2137	0,882		2*4
2137*C.S.	0,897		4*5
1355*C.S.	0,899		4*5
C.S.*1051	0,913		5*2

### 3.4 Discussion

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié la diversité des caractères morphologiques et de production à variation continue pour la collection Ouest-africaine des *A.esculentus*. Dans cette diversité très large, nous avons défini onze grands types de cultivars. Dans ce chapitre, plusieurs caractéristiques d'ordre qualitatif (la coloration des organes végétatifs, du fruit, la forme du fruit, des feuilles) génétiquement indépendantes ont été observées. L'étude de la diversité et de sa structuration ne peut pas faire l'impasse sur les relations entre les différentes caractéristiques, celles-ci et les caractères quantitatifs. Nous avons effectué plusieurs Analyses Factorielles des Correspondances sur nos 652 cultivars en prenant en compte simultanément la coloration des organes végétatifs et la forme et la couleur du fruit ; l'ensemble des caractéristiques qualitatives ; les caractères quantitatifs avec chacune des caractéristiques séparément et toutes prises ensemble. Dans aucun des cas, nous n'avons observé de correspondance générale. il n'y a aucune relation générale entre des caractéristiques qualitatives et la morphologie de la plante. Seuls les trois types définis au chapitre deux, regroupent chacun des caractères morphologiques et des caractéristiques qualitatives.

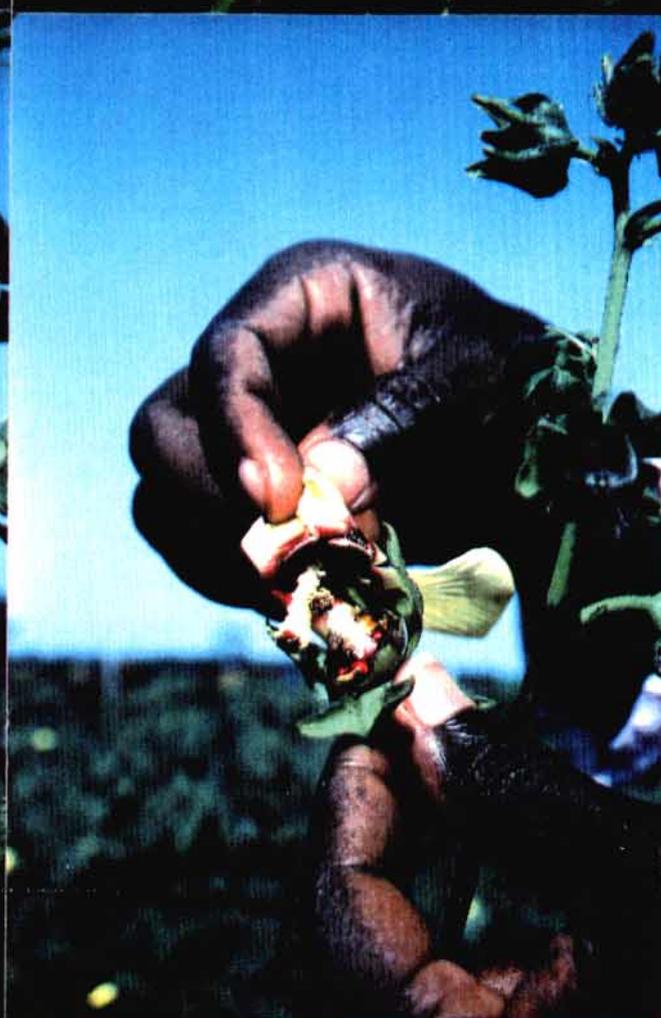
#### 4. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ *A.ESCULENTUS*

En 1985, nous avons effectué de nombreuses hybridations au sein d'*A.esculentus* pour étudier l'hérédité de caractères quantitatifs (Chapitre 6). Il est apparu des limites importantes à la production d'hybrides. Les taux de nouaison après émascation et fécondation manuelle sont inférieurs à 10% dans certaines combinaisons, c'est-à-dire inférieurs à des résultats obtenus pour certains croisements interspécifiques.

Ces limites étaient-elles liées à la technique d'hybridation (émascation manuelle puis pollinisation, Planche 5 ) ou révélaient-elles des sous-groupes d'*A.esculentus*? Pour lever ce problème, nous avons entrepris une étude plus approfondie de la biologie de la reproduction.

Nous avons alors observé de manière précise le processus de fécondation chez *A.esculentus* pour améliorer les performances des hybridations manuelles intra et interspécifiques et connaître les limites matérielles des brassages que l'on peut effectuer.

D'autre part, les résultats sur l'allogamie potentielle obtenus avec le rapport de CRUDEN sur l'ensemble du genre (Chapitre 1) montrent que la part d'allogamie potentielle ne peut être négligée chez *A.esculentus*. Que ce soit pour la conservation des ressources génétiques ou pour l'amélioration des plantes, les conditions du maintien de l'intégrité des cultivars sont essentielles. Nous avons donc mesuré l'hybridation spontanée au champ. Cette allogamie mesurée dépend étroitement des mécanismes de la reproduction.



(1) Fleur, le jour de l'anthèse.      (2) Bouton Floral, la veille de l'anthèse  
(3) Fleur émasculée                      (4) Hybridation manuelle

Planche 5 : La fleur et l'hybridation avec émasculation.

Tableau 7 : Résultats sur le Taux de nouaison, Nombre de graines et le Poids de graines par fruit.  
dans un plan factoriel ( 4\*6 ) avec émasculatation des parents femelles

Mâles	ORS 803	ORS 1467	ORS1506	ORS2137	ORS 1051	C.S.	moyenne	
<b>Femelles</b>								
	44%	56%	60%	50%	48%	48%	51%	Taux de nouaison
ORS 803	130	95	92	96	102	101	103	Nbr. de Graines /fruit
	56	72	70	65	68	68	67	Pd. de mille graines
	38%	52%	62%	54%	56%	60%	54%	Taux de nouaison
ORS 1506	83	74	77	80	74	83	79	Nbr. de Graines /fruit
	60	57	57	61	61	59	59	Pd. de mille graines
	34%	48%	32%	32%	32%	28%	34%	Taux de nouaison
ORS 2137	71	70	75	75	72	80	74	Nbr. de Graines /fruit
	72	71	71	69	72	61	69	Pd. de mille graines
	12%	4%	12%	8%	4%	6%	8%	Taux de nouaison
C. S.	103	71	119	72	83	85	89	Nbr. de Graines /fruit
	66	64	63	44	72	63	62	Pd. de mille graines

88

Tableau 7 b: Analyse du variance du plan factoriel.

Variation	Taux de nouaison			Nombre de Graines			Poids de graines			Poids de mille grains		
	D.D.L.	C.M.	F	D.D.L.	C.M.	F	D.D.L.	C.M.	F	D.D.L.	C.M.	F
Fac. Femelle (*)	3	513,8	<b>7,91</b>	2	12792	<b>68,7</b>	2	74,97	<b>59,72</b>	2	3256	<b>91,88</b>
Fac. Male	5	17,3	0,27	5	367	1,98	5	1,840	1,47	5	32,27	0,91
Int. Fem*Mal	(**)	-	-	10	204	1,1	10	1,670	1,33	10	103,8	<b>2,93</b>
Résiduelle	14	64,99		216	186		216	1,255		216	35,44	

(\*) Sur les trois cultivars ORS 803, ORS 1506, ORS 2137 toutes les variables ont été mesuré ;  
sur Clemson Spineless seul le taux de nouaison a été mesuré, le nombre de fruits obtenus est trop faible pour les autres variables.

(\*\*) Le taux de nouaison est le pourcentage de fruits noués : Il n'y a pas de répétition.

#### 4.1 Les effets de l'émascation

Pour émasculer une fleur, on élimine la veille de l'anthèse, à l'aide d'une pince fine les sépales, les pétales et les anthères. La colonne staminale est conservée, elle protège le style. L'ensemble est recouvert d'un sac en papier sulfurisé. Les boutons qui vont s'ouvrir se reconnaissent facilement, ils sont gonflés la veille au soir. Les fleurs qui serviront de mâles sont simplement recouvertes d'un sachet en papier. On pollinise le lendemain matin, en frottant les stigmates avec les anthères de la fleur mâle choisie. Avec une fleur mâle on peut effectuer environ cinq pollinisations. La fleur fécondée est de nouveau protégée par un sachet. Ce sachet tombe en général avec le style dans les jours suivants. La fleur n'est réceptive que le jour de l'anthèse. En l'absence de pollinisation, il y a abscission à la base du pédoncule floral.

Nous avons retenu quatre cultivars (ORS 1506, ORS 803, ORS 2137, Clemson Spineless) parmi nos quinze de référence. Ces quatre cultivars avaient présenté des particularités lors d'hybridations antérieures (facilité ou difficulté à s'hybrider, nombre de graines variable dans les fruits) et avaient des origines éloignées (Bénin, Burkina Faso, Soudan, Etats-unis). Nous les avons utilisés comme parents femelles dans un plan de croisements 4 X 6 ; les parents mâles comprenaient ces mêmes cultivars plus ORS 1051 et ORS 1467. Pour chacun des 24 croisements, quinze fleurs ont été émasculées le soir précédent l'anthèse, puis fécondées le lendemain matin.

Par jour, 10 fleurs de chaque parent femelle étaient castrées et chaque parent mâle intervenait pour 5 fécondations par croisement. Une permutation circulaire des parents mâles sur 9 jours permettait d'effectuer l'ensemble du plan.

Pour chaque croisement, nous avons mesuré le taux de nouaison des fleurs émasculées puis fécondées ; sur les fruits récoltés, le nombre et le poids de graines. Ceci a permis le calcul du poids de mille graines.

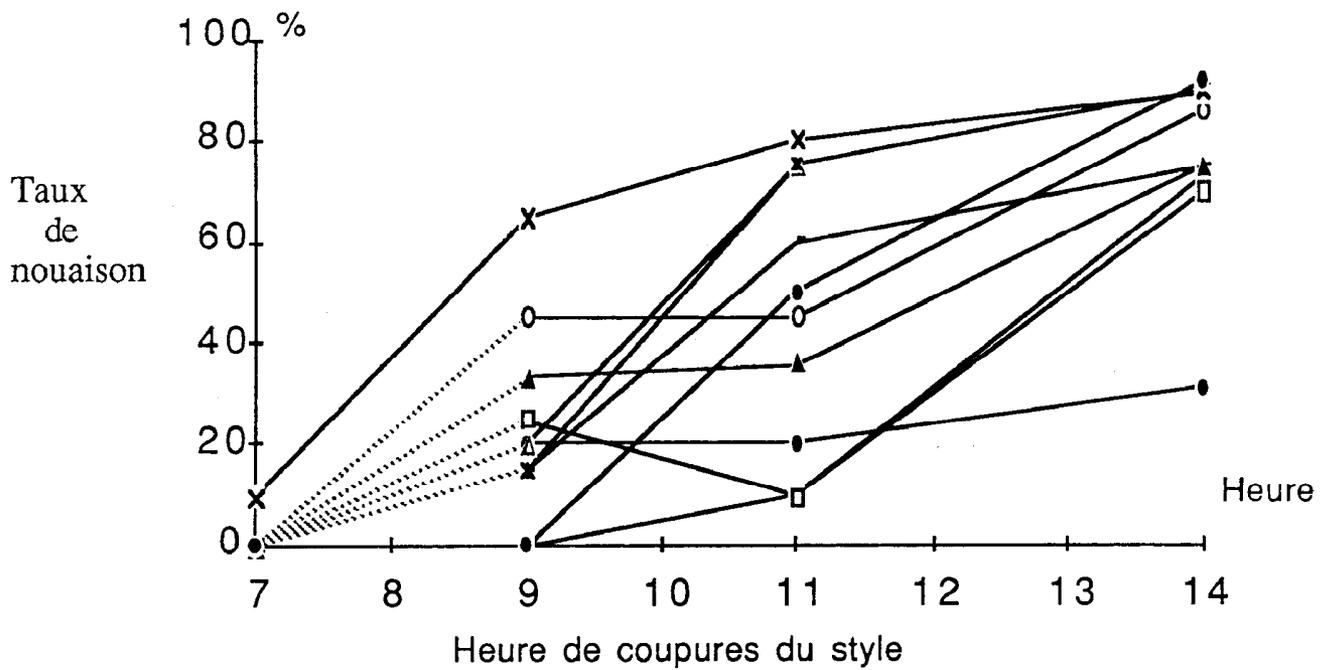
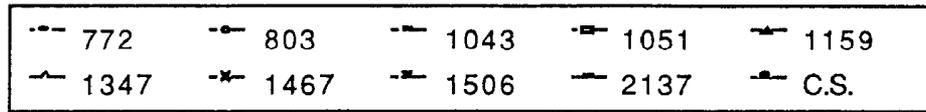


Figure 13 : Taux de nouaison en fonction de l'heure de coupure du style pour les cultivars de référence.

Une analyse de variance a été effectuée, pour dégager l'influence des facteurs mâles, femelles et de l'interaction. Le taux de nouaison (nombre moyen de fruits obtenu) est difficile à évaluer avec précision dans l'hypothèse d'une distribution de Bernoulli (probabilité  $p$  pour qu'un fruit noue), la précision est bonne avec vingt fleurs pour les grandes et les petites valeurs. L'absence de répétition par croisement ne permet pas d'évaluer l'interaction. Dans ce cas, lorsque le rapport de Fisher-Snedecor est significatif, on peut en déduire que le facteur l'est ; par contre si le rapport est non significatif, on ne peut rien déduire sur le facteur. Pour les mesures sur les fruits récoltés, nous avons éliminé les résultats de Clemson Spineless, en trop petit nombre pour être pris en compte dans l'analyse de variance.

L'analyse de variance (Tableau 7) montre l'importance du parent femelle pour la nouaison lors d'une fécondation avec émasculature. L'effet mâle non significatif n'est pas séparable *a priori* d'une interaction mâle-femelle. En l'absence d'émasculature, le taux de nouaison est toujours supérieur à 70% . On n'observe pas de différence significative entre les autofécondations avec émasculature et les allofécondations. Le parent mâle ne semble pas être en cause. L'étude des autres variables permet d'étudier les interactions mâles-femelles.

L'importance du parent femelle se retrouve naturellement pour le nombre de graines (nombre initial d'ovules différents d'un cultivar à l'autre) et le poids de mille graines (taille des graines). Le facteur mâle est significatif à 5% pour le nombre de graines par fruit, mais pas l'interaction mâle-femelle. La qualité du pollen intervient pour le nombre de graines, mais celui-ci reste toujours très élevé, voisin de celui obtenu sans émasculature. L'interaction mâle-femelle est significative pour le poids de mille graines, deux croisements seulement (ORS 803 X ORS 803 et ORS 2137 X C.S.) interviennent et dans les deux cas la baisse du poids de mille graines est liée à un nombre particulièrement élevé de graines. Par contre, pour le nombre de graines, il n'y a pas d'interaction mâle-femelle.

Nous concluons que le taux de nouaison est lié au parent femelle, qu'il n'y a pas d'interaction significative entre les cultivars choisis. Cela nous amène à éliminer l'hypothèse de sous-groupes au sein d'*A.esculentus* et à retenir l'émasculature comme principale cause des difficultés en hybridation. Son déterminisme fait probablement

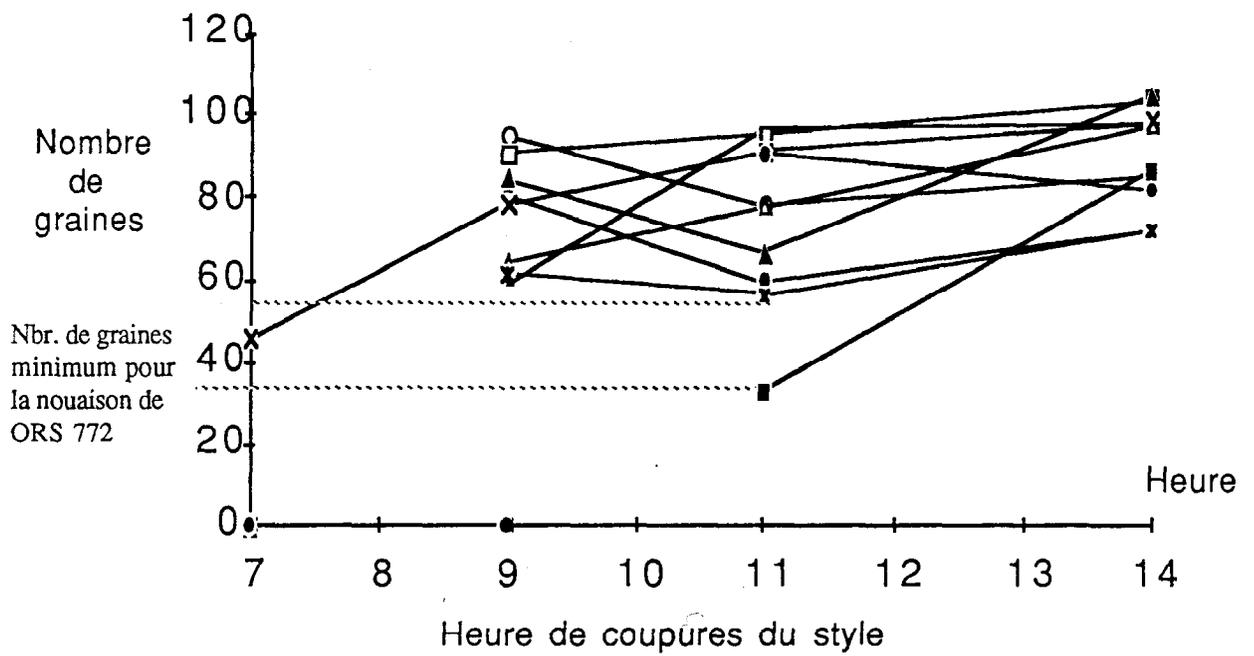
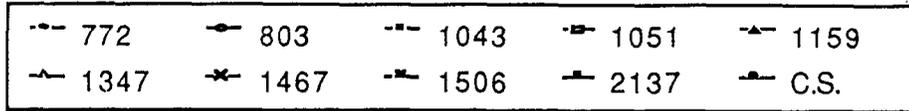


Figure 14 : Nombre de graines dans les fruits noués en fonction de l'heure de coupure du style pour les cultivars de référence.

intervenir des mécanismes d'abscission liés à la suppression des anthères et à la blessure de la fleur (HAMON, 1987).

## 4.2 Mécanismes de pollinisation

Nous avons ensuite examiné plus précisément le processus de pollinisation.

Sur dix cultivars (ORS 772, ORS 803, ORS 1043, ORS 1051, ORS 1159, ORS 1347, ORS 1467, ORS 1506, ORS 2137 et Clemson Spineless), nous avons coupé le style des fleurs à différentes heures de la matinée. Ces coupes situées juste sous les stigmates ont été effectuées sur vingt fleurs pour quatre heures différentes (7, 9, 11 et 14 heures). Pour Clemson Spineless, vingt coupes ont été faites en plus à 16 heures.

Ont été mesurés comme précédemment le taux de nouaison, le nombre et le poids de graines par fruit ; le poids de mille graines a été calculé sur chaque fruit.

A une heure donnée, la coupe du style entraîne une baisse du taux de nouaison. Cette baisse est spécifique à chaque cultivar. Les courbes (Figure 13) qui donnent le taux de nouaison en fonction de l'heure de "coupe" du style sont identiques d'un cultivar à l'autre bien que décalées dans le temps.

Cette baisse du taux de nouaison est une conséquence du nombre inférieur de graines dans les fruits, comme le prouve les mesures du nombre de graines. Pour Clemson Spineless, on n'observe jamais de fruit ayant moins de 75 graines ; par contre pour ORS 1467 on observe des fruits ayant seulement 40 graines sur un nombre total voisin de 100 graines pour ces deux cultivars.

Le nombre de graines formées (dès le premier jour) ne dépend que du nombre d'ovules fécondés et donc de la présence du pollen à cette heure là. Pour chaque cultivar, il y a un nombre minimum d'ovules qui doivent être fécondés pour que le fruit se développe.

Chaque cultivar a donc deux caractéristiques:

-son taux de nouaison lorsque l'on coupe son style à une heure donnée (le taux à neuf heures distingue bien nos cultivars.)

-le nombre d'ovules fécondés minimal par fruit pour que celui-ci se développe.

La position des étamines dans la fleur permet de comprendre ce processus de pollinisation. Au cours de la journée, la colonne staminale croît, ce qui place les étamines supérieures en contact avec le stigmate (CHANDRA et BHATNAGAR, 1975). Le pollen germe alors. Selon PUREWAL et RANDHAWA (1957), il met environ deux heures pour atteindre les ovules. Nos courbes montrent que l'autopollen ne sature les stigmates puis les ovules qu'après 11 heures. Le pollen n'est présent que progressivement dans la matinée sur les stigmates. Les coupes de style en interrompant ce phénomène limitent le nombre d'ovules fécondés.

La pollinisation est donc un processus continu durant toute la matinée. (Figure 14).

### 4.3 L'allogamie en conditions réelles

Le processus de pollinisation laisse une place à l'allogamie. Pour évaluer l'allogamie réelle et des éventuelles différences entre les cultivars, nous avons observé l'hybridation spontanée dans une parcelle cultivée.

L'hybridation spontanée est observée sur la descendance d'un récepteur. Les ségrégations sont mises en évidence facilement : les hybrides sont reconnus sans ambiguïté par leurs caractéristiques de coloration (le rouge est dominant) ou par leur caractère interspécifique. Deux pollinisateurs ont été utilisés ORS 803 (*A.esculentus* rouge), ORS 520 (*A.caillei*). Pour chacun, les plantes sont disposées par poquet de deux à quatre dans un bloc (24 lignes de 33 poquets) isolé par des rangées de maïs. L'interligne et l'interpoquet sont de 50 cm. Les récepteurs sont verts pour *A.esculentus* (ORS 958, ORS 1051, ORS 1467, ORS 1506, ORS 2137, Clemson Spineless) ou d'une autre espèce (ORS 278 *A.tetraphyllus*, ORS 451 *A.caillei*). Deux plantes d'un même récepteur remplacent le pollinisateur dans un poquet sur cinq, toutes les cinq lignes (intervalle entre récepteur et entre le bord et un récepteur 2,5 m). Chaque récepteur est répété deux fois par bloc. Le semis est décalé pour assurer un recouvrement des floraisons (une fleur tous les deux ou trois jours) d'un mois environ. Les fruits récoltés pendant cette période sont semés par cultivar, on compte alors le nombre d'hybrides.

La parcelle était distante d'au moins 500 m de la forêt. La population d'insectes résidents était contrôlée par l'application d'un traitement insecticide (produit commercial Décis) tous les quinze jours. Ce traitement était employé pour obtenir des plantes en bonne santé et parce qu'il correspondait à nos conditions de culture habituelles.

Les résultats obtenus (17 hybrides pour 6500 plantes, 3 en moyenne en intraspécifique soit 0,25%; 2 hybrides interspécifiques sur les 6500 plantes soit 0,03%) montrent qu'il y a très peu d'hybridation spontanée. Aucune différence entre les récepteurs *A.esculentus* n'a été enregistrée.

Les hybrides naturels sont issus de pollinisations par des gros insectes (Hyménoptères, Diptères, Coléoptères) qui ne restent pas dans la parcelle. Le traitement insecticide est sans effet apparent sur leur présence. L'hybridation se produit rarement parce que les insectes pollinisateurs ne sont actifs que tard dans la matinée, lorsque l'autopollinisation mécanique s'est déjà faite. De plus, des insectes résidant dans la fleur (petits diptères) interviennent aussi dans le processus d'autopollinisation.

#### **4.4 Les possibilités allogames**

Tant que l'autofécondation mécanique ne s'est pas produite, il y a une possibilité d'allopollinisation que nous avons essayé d'utiliser pour contourner les problèmes liés à l'émasculatation.

La méthode consiste à venir féconder le matin le plus tôt possible les fleurs non castrées qui se sont ouvertes dans la nuit. Nous avons effectué ces fécondations "doubles" (hybridation forcée) sur vingt fleurs du cultivar ORS 1506 toutes les heures entre 8h et 12h avec les parents mâles ORS 803 et ORS 1051. Les hybrides sont facilement reconnus du fait de leur coloration (ORS 803, rouge) ou de la forme de leurs fruits (ORS 1051, fruit "joue d'agouti"). L'allopollen est déposé en quantité saturante, environ 10 fois plus que l'autopollen présent. Le pourcentage d'hybrides est mesuré pour chacune des heures.

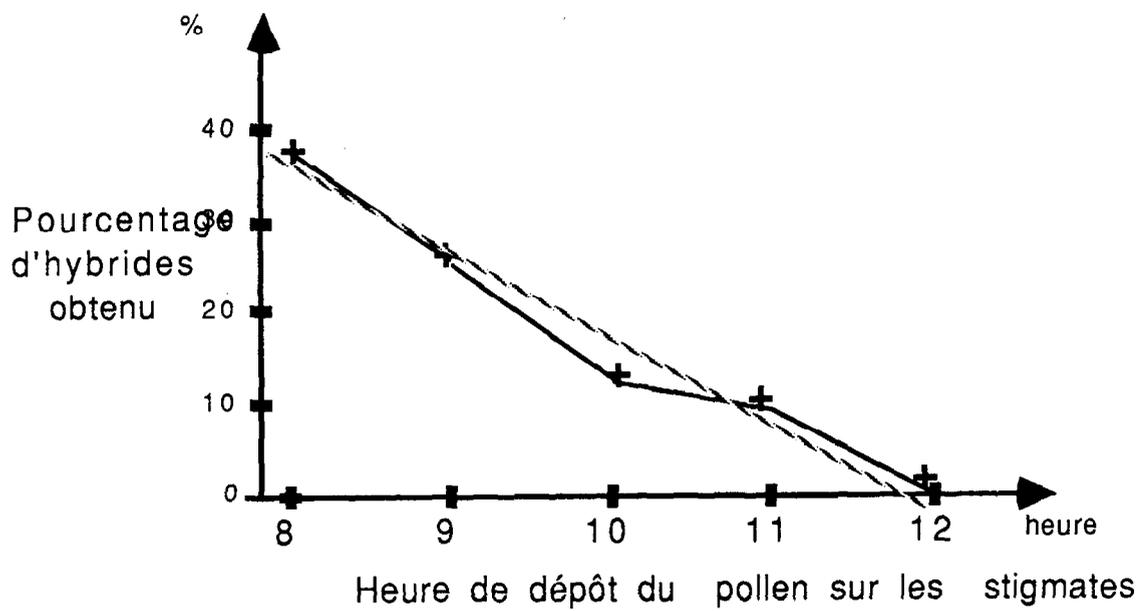


Figure 15 : Les possibilités d'allogamie chez *A.esculentus* (ORS 1506)

La Figure 15 montre l'évolution du nombre d'hybrides obtenus en fonction de l'heure de fécondation forcée. Il y a mise en compétition entre l'auto et l'allopollen. La quantité d'allopollen est très supérieure à l'autopollen présent du fait du contact des anthères du haut de la colonne staminale. Pourtant, nous observons une décroissance du taux d'hybrides entre 8 et 12 heures. Cette période correspond à l'occupation progressive des ovules par l'autopollen comme nous l'avons montré avec les coupes du style. La quasi-linéarité de la courbe laisse supposer que l'allopollen ne germe pas et ne progresse pas plus vite dans le style que l'autopollen.

L'intérêt d'une telle expérience est essentiellement pratique, puisqu'elle permet de prévoir le taux d'hybrides que l'on peut raisonnablement obtenir. Pour étudier les rôles respectifs de l'allo et de l'autopollen, la fécondation par un mélange de pollens serait plus appropriée.

#### **4.5 Discussion**

Sur le cotonnier, SCHWENDIMAN (1978) a observé que les jeunes capsules ne se maintiennent que si elles contiennent un nombre minimal de graines. Sur le gombo, l'étude des mécanismes de la fécondation dégage un tel phénomène.

Les problèmes de nouaison induits par les hybridations artificielles ont été levés sur le cotonnier par un dépôt d'acide gibbérellique à 1% en suspension dans la lanoline (SCHWENDIMAN, 1978). Nous relierions donc la susceptibilité à l'émasculature de gombos à une abscission physiologique, comme l'a proposé HAMON en 1987. Les possibilités de contourner ce problème par des hybridations forcées sans castration rend la production d'hybrides beaucoup plus facile. Cette méthode étend les modèles de sélection réalisables.

Le taux d'allogamie mesuré directement par la proportion d'hybrides obtenus en plein champ a fait l'objet de plusieurs études (SHALABY, 1972 ; MARTIN, 1983). Les taux observés sont très variables (de 5% à 60%); ils dépendent du climat, des populations d'insectes et des conditions de culture. Pour CHANDRA et BHATNAGAR (1975), l'autopollinisation se produit avant l'anthèse, ce qui induirait une autofécondation complète.

En Côte d'Ivoire, moins de 0,1 pour-cent d'hybrides se créent naturellement sur la station d'Adiopodoumé<sup>1</sup>. Nos résultats montrent que la proportion d'allopollinisation dépend du cultivar (croissance de la gaine staminale entraînant la mise en contact des anthères avec les stigmates) et des conditions extérieures (dynamique des populations d'insectes modifiant l'heure d'arrivée de l'allopollen).

Plusieurs questions se posent alors, relatives aux régulations du système de reproduction et à ses conséquences.

Nous avons vu dans le chapitre 1, que chez *A.esculentus* la quantité de pollen était de l'ordre de 100 grains par ovule. TER-AVANESIAN (1978) a étudié dans les genres *Gossypium*, *Vigna* et *Triticum* les effets de la variation du nombre de grains de pollen sur la fécondation et les descendances. Si selon cet auteur, un nombre élevé de grains de pollen est bénéfique pour la fécondation, le nombre nécessaire est de l'ordre de 2 à 7 grains par ovule. Effectivement chez le gombo, l'autofécondation ne se produit qu'à partir du pollen des anthères supérieures (environ 10 anthères), soit environ 700 grains pour une centaine d'ovules<sup>2</sup>. Quel rôle a alors le pollen excédentaire chez *A.esculentus* ? Ou plutôt quelle signification évolutive doit on attribuer au maintien d'une potentialité allogame importante alors que l'hybridation spontanée est très faible ?

---

<sup>1</sup> La conservation des cultivars collectés est alors aisée. Lors des multiplications, l'élimination du ou des quelques hors-types apparus sur la ligne suffit à maintenir la pureté des lignées.

<sup>2</sup> Le rapport du nombre de grains de pollen par anthère sur le nombre d'ovules dépend du cultivar. Le nombre d'anthères participant à l'autofécondation mécanique est une évaluation d'après nos observations et les émasculations partielles effectuées par HAMON (1987).

## 5. LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE

Il nous semblait important de bien identifier les différents paramètres du développement de la plante et leurs relations.

Le gombo cultivé est une plante dont la reproduction s'effectue uniquement par graines. Son programme génétique vise à produire le maximum de graines viables. La production de graines (nombre de graines, poids de mille graines) est une mesure de l'efficacité génétique d'un cultivar. Toutefois, l'organe récolté est le fruit immature, pas la graine<sup>1</sup>. Néanmoins, divers travaux KAULT, (1978), SIEMONSMA (1982), ARIYO *et al.* (1982) ont montré de bonnes corrélations entre le rendement en graines et le rendement en fruits, soit en terme de corrélation entre les deux variables, soit par comparaison entre les matières sèches totales produites. Nous ne séparerons pas le résultat économique (nombre ou poids de fruit) du résultat génétique (nombre de graines viables).

Nous avons utilisé l'essai mis en place dans le cadre du diallèle (Chapitre 6).

Le dispositif était un lattice 5 X 5 (6 blocs). Chaque bloc comprenait cinq lignes et cinq traitements par ligne. Chaque bloc était entouré par des lignes de Clemson Spineless. Quatre des six blocs étaient alignés, espacés d'environ 10 à 15 lignes de gombo. Les deux autres étaient dans un dispositif identique à côté de l'alignement des quatre.

L'interligne était de 1 m, un traitement occupait 2 m. Un traitement était constitué de huit plantes, en poquets de 2 plantes, espacées de 50 cm. Pour chaque poquet huit graines ont été semées, le nombre de plantes était ramené à deux 15 jours après le semis.

---

<sup>1</sup> Comme souvent chez les espèces cultivées, le poids des graines est élevé pour assurer une bonne germination. Chez le gombo, le nombre de graines par fruit reste important (50 à 120) peut-être du fait du très petit nombre de fruits servant de semences. Dans l'agriculture traditionnelle, au maximum un fruit par plante est conservé jusqu'à maturité et sert à produire la génération suivante.

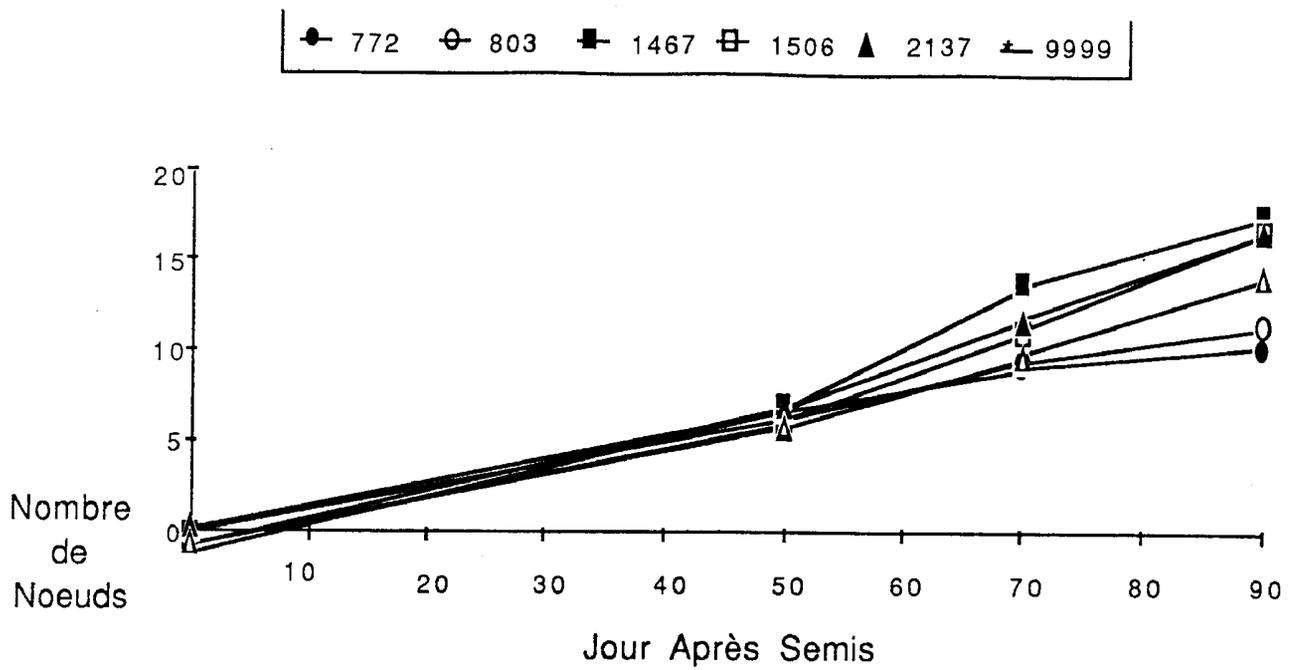


Figure 16 a : Nombre de Noeuds en fonction du nombre de Jours Après Semis pour six cultivars

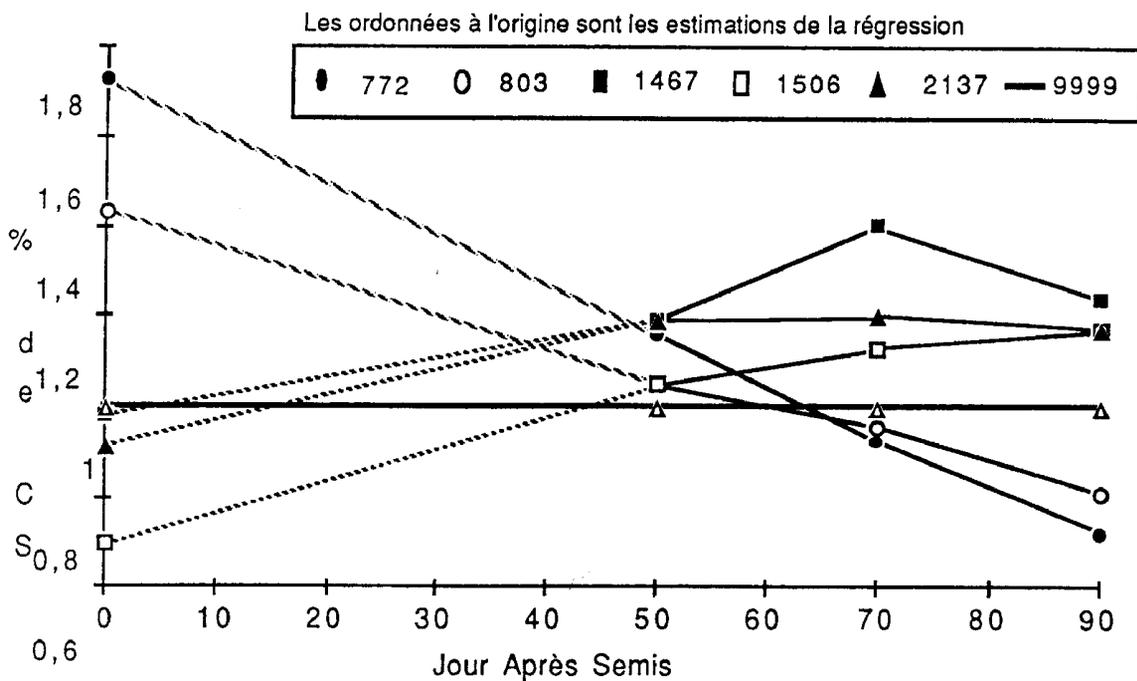


Figure 16 b : Nombre de noeuds rapporté au témoin Clemson Spinless en fonction du nombre de Jours Après Semis

Les six parents (ORS 772, ORS 803, ORS 1159, ORS 1467, ORS 1506, ORS 2137), les quinze hybrides (1/2 diallèle) plus un croisement réciproque, deux témoins (ORS 520, Clemson Spineless deux fois) formaient les 25 traitements.

Les mesures ont été effectuées par plante, chaque plante (1200 au total) était individualisée par un numéro. Ont été mesurés le jour de la première floraison : la date en Jour Après Semis (J1FL), le niveau du noeud de cette première fleur (N1FL), le nombre de noeuds sur la tige (NEN1), le nombre de rameaux (NRX1). A 70 Jours Après Semis (JAS), ont été mesurés le nombre de noeuds, de fruits sur la tige (NEN2, FRT1), le nombre de rameaux, de fruits sur les rameaux (RX2, FRX1). Ces mêmes mesures ont été effectuées à 90 JAS. Enfin, la récolte a été faite en séparant les fruits des rameaux (FRRX), de ceux de la tige (FRTG), le poids de graines récoltées (PDGR) a été mesuré sur le total. Ont été calculés le total de fruits récoltés (TOFR), le poids de mille graines (PMIL) et le poids de graines par fruit (GRFR).

Etant donnés nos objectifs de description génétique des phénomènes, nous avons choisi essentiellement comme variables des paramètres décrivant la morphologie de la plante. Cette partie a permis de retenir des variables pertinentes pour la comparaison des génotypes. Nous présentons uniquement leurs résultats.

Le peu de connaissances sur le développement de la plante rend le choix des paramètres relativement arbitraire. Chaque auteur a donc privilégié un type de données, ce qui rend la comparaison avec d'autres travaux difficile.

Nous avons retenu deux approches:

-l'une très orientée vers quelques descripteurs, l'émission des noeuds, la ramification, la nouaison;

-l'autre multivariable pour globaliser les observations et faire des rapprochements avec la description de la collection de référence.

Nous avons considéré les six cultivars utilisés comme géniteurs et nous avons rajouté le témoin Clemson Spineless.

Le modèle consiste à assimiler les différents cultivars à des traitements agronomiques pour étudier les variables.

Tableau 8 : Développement végétatif et précocité des cultivars de référence.

CULTIVARS	772	803	1159	1467	1506	2137	C.S.
Jour de 1° Floraison	45,5	50,8	51,2	52,5	48,9	53,8	52,8
Noeud de 1° Floraison	6,2	6,1	5,3	7,1	5,8	7,3	5,9
Noeuds à 70 Jours	11,9	13	13,4	15	14,8	15	13
Lieu de prélèvement longitude	1,5°O	3,5°O	0,0°E	1,2°E	1,4°E	33,3°E	-
Latitude	14,1°N	12,0°N	10,5°N	10,4°N	9,3°N	13,3°N	-
<b>ression : J1FL sur N1FL</b>							
Pente	0,119	0,129	0,136	0,190	0,180	0,182	0,151
écart type	0,0035	0,0041	0,0051	0,0059	0,0063	0,0060	0,0064
Ordonnée zéro	0,344	-0,047	-0,418	-0,658	-1,050	-0,762	-0,635
écart type	0,220	0,253	0,319	0,366	0,397	0,372	0,396
Abcisse zéro	-2,891	0,361	3,074	3,463	5,833	4,187	4,190
<b>Analyse de Variance</b>							
C.M. du modèle	2733,6	2405,0	3162,1	5307,0	5815,0	8316,1	4106,8
C.M. résiduel	2,4144	2,3606	4,4576	5,1120	7,2689	8,9710	7,2586
D.L.	1/170	1/126	1/150	1/131	1/158	1/222	1/158
F	1132,24	1018,79	709,36	1038,1	799,98	926,99	565,779

## 5.1 L'émission des noeuds

Plusieurs travaux, sur le riz (PIGEAIRE, 1980), sur le cotonnier (FRANQUIN, 1985) ont modélisé les émissions des noeuds de la tige principale et des rameaux primaires ou d'ordre supérieur.

L'hypothèse de base est d'admettre qu'il y a synchronisation de l'émission des noeuds, celle des rameaux étant décalée dans le temps.

Dans un premier temps nous ne nous intéresserons qu'à la tige principale. Le modèle devient alors très simple: l'émission de nouveaux noeuds est constante pendant toute la croissance de la plante.

La Figure 16 présente le nombre de noeuds en fonction du temps pour nos six cultivars. Les courbes obtenues sont linéaires (Tableau 8). Nous sommes donc en accord avec le modèle. Ceci signifie que pour un cultivar, les noeuds sont émis à "vitesse constante".

D'autre part, cette vitesse d'émission nodale est une caractéristique du cultivar<sup>1</sup>. Les écarts de développement qui en résultent sont le plus perceptibles vers 70 Jours Après Semis (JAS) ; lorsque les effets initiaux sont réduits et lorsque la sénescence n'affecte pas encore les plantes.

En classant les cultivars en fonction de l'abscisse à l'origine (nombre de jours qui correspond à 0 noeud), on remarque, malgré la faible précision, une bonne adéquation avec la précocité de floraison et la latitude de collecte du cultivar (Tableau 8). Cette abscisse-zéro nous paraît être un bon indicateur de la précocité de développement.

Pour pallier la faible précision, il faudrait effectuer une mesure du nombre de noeuds entre 10 et 20 JAS; ce qui nous semble correspondre au début de la croissance caulinaire.

---

<sup>1</sup> Cette constante s'exprime normalement en degré-jours. Ici, les températures enregistrées en Côte d'Ivoire pendant toute la durée de l'essai sont constantes. Pour les céréales, ce paramètre ne dépend d'aucune autre variable du milieu. Chez le soja, la nutrition minérale modifie le phyllochrone. Chez le gombo...

Tableau 9 : Les rameaux et la production pour nos cultivars de référence

	Nbr. de Rameaux		Fruits sur la Tige		Fruits sur les Rameaux		Fruits Totaux		% Fruits sur les Rameaux	Fruits par Rameaux
	moy.	s.e.	moy.	s.e.	moy.	s.e.	moy.	s.e.		
ORS 803	0,4	0,18	7,5	2,13	0	0,00	7,5	2,89	0%	0,0
ORS 1506	3,3	1,50	14,4	4,08	6,6	6,16	21	8,10	31%	2,0
ORS 1467	4,3	1,96	14	3,97	2,2	2,05	16,2	6,25	14%	0,5
ORS 772	5,5	2,50	5	1,42	4,4	4,10	9,4	3,63	47%	0,8
ORS 2137	3,6	1,64	11,4	3,23	2,6	2,43	14	5,40	19%	0,7
ORS 1159	1,8	0,82	9,3	2,64	0,5	0,47	9,8	3,78	5%	0,3

## 5.2 la ramification

Chez *A.esculentus*, les rameaux ne sont jamais très importants en nombre (inférieur à six) et en longueur (moins de cinq noeuds). On n'observe que des rameaux d'ordre primaire; et leur longueur est toujours très inférieure à celle de la tige principale. Néanmoins, pour certains cultivars, la production de l'ensemble des rameaux est loin d'être négligeable puisqu'elle peut atteindre celle de la tige. Le Tableau 9 montre la production des rameaux de différents cultivars.

La production sur la tige est positivement corrélée à celle des rameaux ( $r=+0.43$  significatif à 1% sur 336 plantes) sur l'ensemble des plantes. Pour éliminer l'influence du cultivar, on peut calculer une corrélation intragroupe ( $r=+0.67$  pour 294 ddl) qui est aussi significative.

Cette corrélation positive montre qu' en aucun cas le développement et la production des rameaux ne se fait en compétition avec la tige. La croissance et la production de la tige sont indépendantes de celles des rameaux. La corrélation positive résulte des différences de vigueur des plantes.

Néanmoins, la production moyenne par rameaux est relativement caractéristique du cultivar (Cf moyenne par rameau).

## 5.3 la nouaison

A partir du jour de première floraison et du noeud de la première fleur, chaque nouveau noeud formé sur la tige est florifère et donc potentiellement fructifère.

Il faut noter qu'avant l'émission de la première fleur, un certain nombre de boutons floraux peuvent avorter; soit parce que la plante subit un stress, soit parce que les conditions photopériodiques ne sont pas respectées (jour trop long).

Nous avons mesuré un taux de nouaison (TXNO) à partir du numéro du noeud de la première fleur (N1FL), du nombre de noeuds total sur la tige (ENTT), et du nombre de fruits récoltés sur la tige (FRTG). En comparant avec d'autres essais placés dans des conditions climatiques moins favorables, on constate la forte variabilité du taux de nouaison. Ce critère reflète pour nous l'aptitude de la plante à produire des fruits dans des conditions pédoclimatiques données.

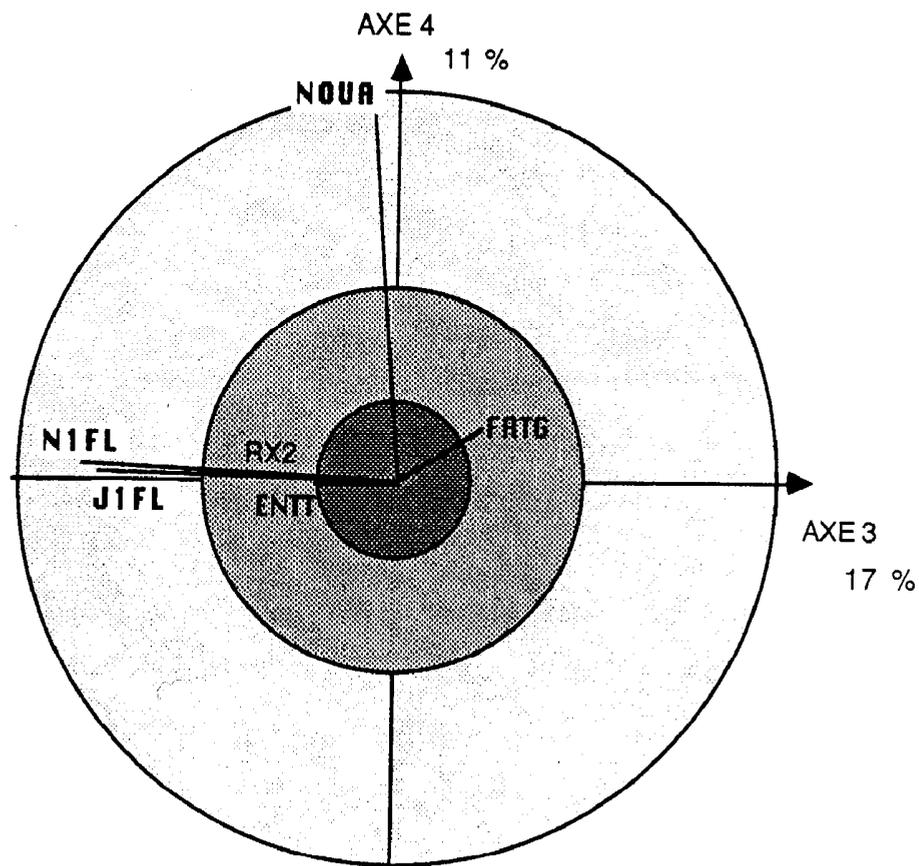
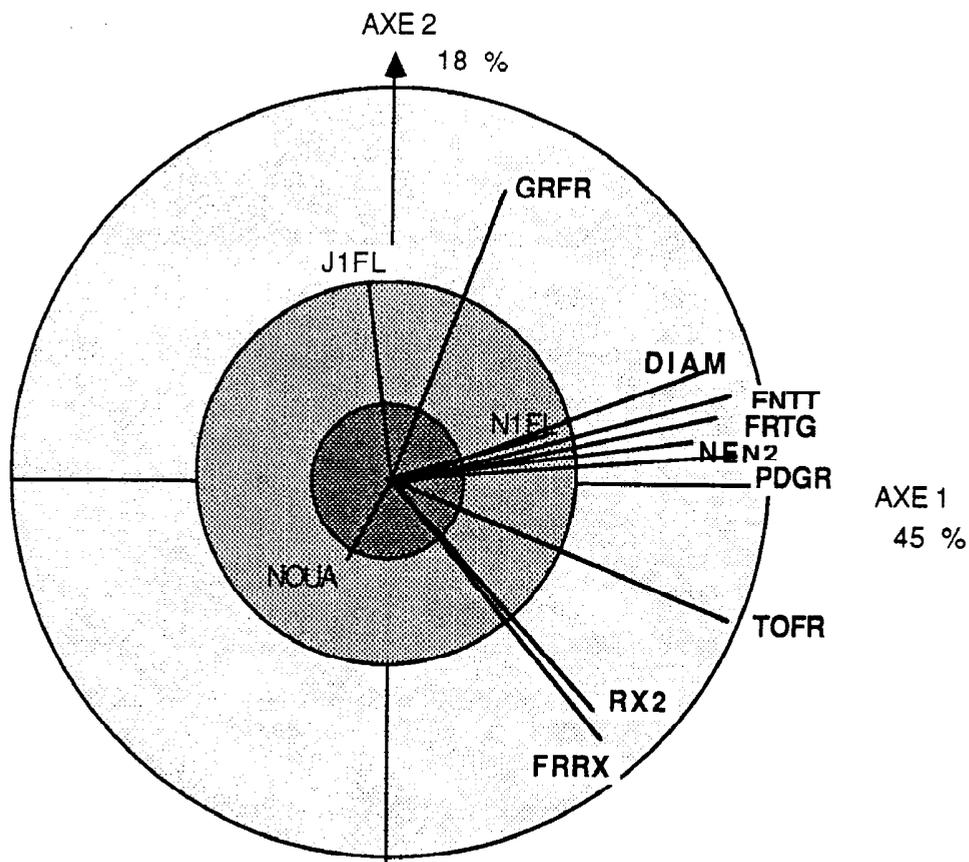


Figure 17: Cercles des corrélations 1-2 et 3-4 correspondant aux corrélations phénotypiques entre caractères

#### 5.4 Les corrélations entre caractères

Nous avons utilisé les 15 descendance F1 de l'essai diallèle, pour calculer les corrélations entre les variables retenues. L'apparement des F1 ne rend pas les traitements rigoureusement indépendants, néanmoins on peut calculer les corrélations. Le calcul sur les F1 plutôt que sur les parents permet d'augmenter le nombre de traitements. De plus, la vigueur hybride est imperceptible (Cf ci-dessous). Les résultats relatifs aux F1 seront généralisables aux cultivars.

Deux méthodes multivariées sont possibles.

Dans la première, nous n'utilisons pas la structure en bloc de l'essai diallèle. Parmi toutes les plantes mesurées pour chacun des 15 hybrides, nous en choisissons 17<sup>1</sup> de manière aléatoire. Chaque hybride représente un traitement. Nous calculons trois matrices de corrélations : les corrélations totales, intra-traitements et inter-traitements.

Ces corrélations s'interprètent respectivement comme corrélations phénotypiques, environnementales et génétiques(Annexe 6). Dans cette méthode, les corrélations environnementales et génétiques ne sont que des estimations. Pour traiter chacune de ces matrices de corrélations obtenues, nous avons tout naturellement effectué pour chacune une Analyse en Composantes Principales. Nous recherchons la signification biologique de chaque axe dans un contexte de relation avec le milieu pour les corrélations environnementales, de distinction entre génotypes pour les corrélations génétiques.

La deuxième méthode est une analyse de variance multivariée. Nous utilisons les moyennes par bloc pour chacun des 15 traitements (hybrides). Le logiciel effectuant cette analyse multivariée ne peut prendre en compte que 10 variables, nous avons donc éliminé le nombre total de noeuds

---

<sup>1</sup> 17 individus par traitement du fait de la limite des logiciels utilisés.

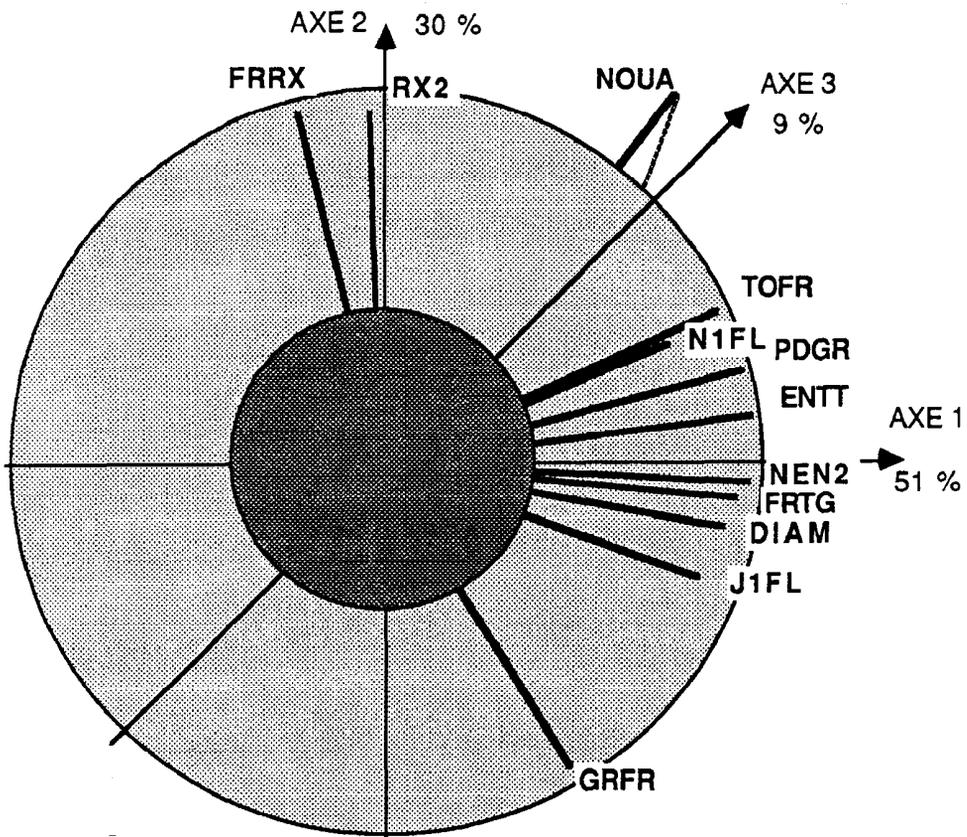


Figure 18 : Espace des corrélations 1-2-3  
correspondant aux corrélations génétiques entre caractères

Toutes les variables sont représentées en projection sur le plan 1-2 ( plan du cercle  
sauf NOUA ; seul sa corrélation avec l'axe 3 est significative.

(ENTT) très corrélé avec le nombre de noeuds à 90 JAS (NEN2) et le nombre de rameaux (RX2) en conservant le nombre de fruits par rameaux (FRRX). Nous calculons à partir des composantes résiduelles et des composantes traitements de la variance et du produit, des corrélations assimilables aux corrélations environnementales et génétiques respectivement. Nous comparons alors les valeurs obtenues pour la corrélation génétique et la corrélation environnementale.

Les termes de corrélations phénotypiques, génétiques, environnementale sont des interprétations des calculs, relatives à chacune des analyses.

#### - Première analyse

Les corrélations phénotypiques se représentent à 83% sur les quatre premiers axes. Le premier (45%) est un axe de vigueur générale. Le troisième (12%) est un axe de précocité. Le quatrième (9%) représente la nouaison, variable indépendante de toutes les autres. Le second axe (17%) est plus difficile à interpréter car il oppose les plantes à nombreux rameaux productifs à celles, plutôt tardives, ayant des fruits bien remplis. Nos trois parents les plus ramifiés (ORS 772, ORS 1506, ORS 2137) ont des fruits à cinq arêtes, ce qui explique probablement cette corrélation. (Figure 17)

Quatre axes représentent 80% des corrélations environnementales. L'axe 1 (49%) traduit la vigueur générale de la plante. Le second (13%) exprime un retard de développement probablement lié au semis. Les axes trois et quatre représentent respectivement la nouaison et le remplissage du fruit.

Trois axes (90%) suffisent pour les corrélations génétiques. Le premier (51%) représente l'importance du développement végétatif en opposition avec la précocité de floraison. Le second (30%), le nombre de rameaux productifs opposé au remplissage des fruits. La production sur la tige s'exprime sur le premier axe, alors que la production totale en nombre de fruits surtout sur le second. Le troisième axe (9%) exprime le taux de nouaison. (Figure 18)

Tableau 10 : Corrélations génétiques et environnementales  
issus de l'analyse de variance multivarié.

N1FL	NEN2	FRTT	FRRX	DIAM	AVOR	PDGR	GRFR	TOFR	
<b>.90</b>	<b>.75</b>	<b>.61</b>	-.33	<b>.58</b>	.25	<b>.64</b>	<b>.60</b>	.09	
.26	-.28	-.31	-.17	-.21	-.24	-.23	-.08	-.28	J1FL
	.51	.50	.15	.36	.41	<b>.71</b>	.24	.37	
	.43	.02	.11	.22	.24	.05	-.07	.11	N1FL
		<b>.71</b>	-.29	<b>.75</b>	-.03	<b>.76</b>	.52	.13	
		<b>.67</b>	.48	<b>.71</b>	.24	<b>.64</b>	.33	<b>.66</b>	NEN2
			-.02	<b>.88</b>	.25	<b>.97</b>	.10	<b>.61</b>	
			.58	<b>.79</b>	.14	<b>.85</b>	.52	<b>.81</b>	FRTT
				-.24	.34	.21	-.92	.77	
				<b>.67</b>	-.17	<b>.78</b>	.36	<b>.82</b>	FRRX
					.11	<b>.80</b>	.39	.32	
					.05	<b>.85</b>	<b>.58</b>	<b>.80</b>	DIAM
						.30	-.34	.41	
						.04	.08	.02	AVOR
							-.06	<b>.75</b>	
							<b>.64</b>	<b>.92</b>	PDGR
								-.69	
								.35	GRFR

Corrélations  
Génétiques 1<sup>o</sup> ligne  
environnementales 2<sup>o</sup> ligne

- Seconde analyse

La comparaison des corrélations génétiques et environnementales issues de l'analyse de variance permet de distinguer plusieurs types de liaisons entre les caractères. Lorsque deux caractères ont une liaison génétique et environnementale identiques, cela signifie qu'ils sont gouvernés par un même groupe de gènes. On est en présence d'un effet de pléiotropie, la liaison de nature physiologique sera difficile à modifier par la sélection. Lorsqu'on observe une liaison génétique mais une liaison environnementale inversée, ces caractères sont gouvernés par deux groupes de gènes fonctionnant indépendamment, mais regroupés dans une même unité, un linkat. Une telle liaison pourra être modifiée par sélection à condition de multiplier les possibilités de recombinaison. (Tableau 10).

On observe un effet de pléiotropie pour les couples de caractères suivants : le poids de graines (PDGR) et le nombre de fruits sur la tige (FRTG), PDGR et le nombre de noeud sur la tige (NEN2), PDGR et le diamètre (DIAM), PDGR et le nombre de fruits récoltés (TOFR) ; DIAM et NEN2, DIAM et FRTG ; FRTG et NEN2, FRTG et TOFR ; TOFR et le nombre de fruits sur les rameaux (FRRX). NEN2, FRTG, DIAM et PDGR semblent régulés par un même groupe de gènes.

Le jour de première floraison (J1FL) est génétiquement corrélé à plusieurs caractères (N1FL, NEN2, FRTT, PDGR, GRFR), les corrélations environnementales sont faibles et de sens inverse (sauf pour N1FL), nous concluons qu'il n'y pas d'effet de pléiotropie entre J1FL et ces caractères. L'hypothèse d'effet de linkage entre J1FL et NEN2, FRTT, PDGR serait intéressante à tester. En effet, une liaison entre ces caractères s'exprime aussi lorsque l'on étudie la variabilité de la collection.

La corrélation négative entre le poids de graines par fruits (GRFR) et le nombre de fruits sur les rameaux (FRRX) est probablement due à un effet de linkage.

## 5.5 Discussion

Plusieurs travaux sur le gombo (PADDA *et al.*, 1970; MAJUMBER *et al.*, 1974; RAO *et al.*, 1975; PARTAP *et al.*, 1979) ont abordé les corrélations entre des caractères morphologiques et de production. La production en fruits ou en graines est toujours corrélée positivement au nombre de noeuds, à la hauteur, au nombre de rameaux. Les variables utilisées diffèrent, mais il existe toujours de fortes corrélations positives entre les caractères liés à la vigueur de la plante. Il ne semble pas y avoir de phénomène de compensation simple entre les différentes variables. Pour hiérarchiser les variables, MAJUMBER *et al.* (1974), PARTAP *et al.* (1979) ont utilisé les coefficients de piste ; PADDA *et al.* (1970), RAO *et al.* (1975) la régression multiple. Seule l'influence directe du nombre de rameaux et de la hauteur sur la production en fruits, du nombre de fruits sur la production en graines a été mise en évidence.

L'Analyse en Composantes Principales, permet de dégager des axes indépendants sans hypothèses *a priori* ou *a posteriori* sur les variables. La signification biologique des variables n'est pas introduite dans les calculs, elle s'exprime sur les axes. Le cotonnier (famille des *Malvaceae*) a un développement comparable au gombo. L'approche par Analyse en Composantes Principales utilisée sur huit lignées de *Gossypium hirsutum* par HAU et MERDINOGLU (1982) classe bien les caractères. Leur axe 1 représente la vigueur générale, résultat fréquent dans ce type d'analyse. Ils ont montré (axe 2) l'importance de la répartition de la production entre les rameaux productifs et végétatifs et l'influence de la nouaison sur le nombre de capsules finales. La ramification est beaucoup plus faible chez le gombo (pas de rameaux secondaires, peu de rameaux primaires) que chez le cotonnier. Pourtant, l'importance de la ramification pour le rendement final se retrouve chez le gombo.

Chez le cotonnier, le nombre de fleurs est très supérieur au nombre de capsules finales. Chez le gombo par contre, le taux de nouaison sur la tige principale dépasse 70% ; plus faible sur les rameaux, il est lié au développement de ceux-ci. On n'observe pas chez le gombo de jeunes fruits formés qui n'arrivent pas jusqu'à maturité. La nouaison n'a pas la même signification physiologique chez le gombo. Elle est ici indépendante des autres caractéristiques de développement.

Chez le gombo, nous retiendrons l'opposition entre la précocité de floraison et le développement végétatif.

Le modèle de FRANQUIN (1985) établi sur le cotonnier trouve chez *A.esculentus* une expression simple du fait de la faible ramification. Ce modèle est très général, il apporte des résultats indépendants des conditions du milieu ou des résultats sur lesquels son influence peut être mesurée.

L'analyse effectuée montre que ce modèle est bien adapté au développement du gombo. On pourra donc dégager soit des caractéristiques générales du développement du gombo, soit comparer des cultivars entre eux. Ce sont les différences entre cultivars qui nous intéressent. Pour quelques uns, nous avons pu évaluer la durée de leur phyllochrone. Il reste à aborder le temps de retard des rameaux, leur nombre potentiel et leur vitesse de développement propre en tenant compte de l'absence de compétition avec la tige principale.

La comparaison de corrélations environnementales et génétiques issues de l'analyse de variance multivariée en fournit une interprétation génétique. Le développement de la tige, le nombre de fruits qu'elle porte, son diamètre et le poids de graines récoltées semblent gouvernés par un même groupe de gènes. En revanche, l'opposition entre le poids de graines par fruits et le nombre de fruits sur les rameaux serait dû à un effet de linkage. Enfin, l'opposition entre la précocité de floraison et le développement ne semble pas être une liaison physiologique.



## 6. ETUDE D'UN DIALLELE CHEZ *A. ESCULENTUS*

Parallèlement à l'étude de la diversité, nous avons voulu estimer les paramètres génétiques nécessaires à la construction de schémas d'amélioration.

Différents travaux portant sur du matériel indien (JOSHI *et al.*, 1958 ; SINGH *et al.*, 1975, 1978 ; PARTAP *et al.*, 1980 ; CHANGANI *et al.*, 1985) ou sur du matériel malais (JALANI *et al.*, 1973 ; NGAH *et al.*, 1973) ont étudié les effets d'hétérosis et d'aptitude à la combinaison.

L'originalité de notre matériel (cultivars africains issus d'une large collection) nous a amené à l'évaluer directement. Notre matériel possède-t-il les mêmes caractéristiques génétiques que les cultivars non africains? Pour étudier ses potentialités en croisement, nous avons réalisé un diallèle<sup>1</sup>. Dans le protocole retenu, nous envisagions d'utiliser nos quinze cultivars de référence pour croiser des formes extrêmes de notre population, afin de faire apparaître des recombinaisons. Pour limiter le nombre de croisements, nous avons choisi un 1/2 diallèle en faisant l'hypothèse de l'absence d'effet maternel. Deux étapes étaient prévues après l'obtention des hybrides F1 : un essai comprenant les parents et les F1, puis un second essai avec les parents, les F1 et les F2. Différents problèmes ont réduit nos expérimentations.

La difficulté d'hybridation, dont nous n'avons pas trouvé de traces dans la littérature (Cf chapitre 4), a limité à six le nombre de parents. L'essai complet (parents, F1, F2) a été endommagé par des mycoses et des nématodes, conséquences de pluies continues et journalières pendant les trois mois suivant le semis. Nous avons alors ressemé un essai comprenant les parents et les F2 ; nous ne possédions plus assez de graines F1. Les conditions climatiques sont restées mauvaises pendant toute la durée de ce dernier essai.

---

<sup>1</sup> Plan de croisement faisant intervenir chaque parent en combinaison avec tous les autres.

## 6.1 Méthodes

L'origine des six parents (ORS 772, ORS 803, ORS 1159, ORS 1467, ORS 1506, ORS 2137) est présentée dans le Tableau 4), les valeurs prises pour les variables mesurées dans le Tableau 15.

Les croisements F1 ont tous été effectués avec émasculation afin de contrôler parfaitement la pureté des descendance. De même, les familles F2 ont été obtenues en autofécondations contrôlées (pose de sachets protecteurs sur les boutons floraux).

La méthodologie pratique du premier essai (parents et F1) est décrite dans le chapitre 5. Nous avons utilisé la moyenne des dix plantes comme traitement unitaire et le carré moyen résiduel comme estimation de la variance résiduelle. Pour vérifier l'absence d'effet maternel, nous avons rajouté sur le terrain le croisement réciproque d'une F1. Pour aucun des caractères, nous n'avons enregistré d'effet maternel.

Pour le second essai, le dispositif était en blocs incomplets, 8 blocs au total qui comprenaient chacun 12 des 24 traitements. Les blocs étaient regroupés côte à côte en deux répétitions de 4 blocs, comprenant chacune 2 fois chaque traitement. Chaque bloc comprenait 4 lignes de trois traitements. Chaque traitement (10 poquets espacés de 50cm) occupait cinq mètres. Les traitements (les six parents, les quinze F2 et le témoin Clemson Spineless trois fois) étaient constitués de vingt plantes en poquets de deux. Dans chaque poquet, 8 graines ont été semées et deux plantes conservées quinze jours après. Six plantes bien développées ont été retenues pour chaque traitement.

Les mesures ont été effectuées plante par plante de la même manière que dans l'essai précédent. Les mêmes variables ont été mesurées. Le développement des rameaux a été trop faible pour que le nombre de rameaux puisse être considéré comme une variable continue. Nous avons néanmoins effectué les calculs sur le nombre de fruits des rameaux, variable restée continue. Contrairement au cas précédent, nous avons considéré les notations plante par plante. L'estimation de la variance résiduelle correspond au carré moyen résiduel de l'analyse de variance sur toutes les plantes.

Nous avons utilisé les méthodes classiques de GRIFFING (1956) et de HAYMAN (1954).

La méthode de GRIFFING, peu exigeante sur les hypothèses, s'est révélée bien adaptée à notre problème. Bien que disposant des données relatives aux parents, nous avons préféré utiliser la "méthode 4", qui ne tient compte que des croisements. En effet, elle offre l'avantage de fournir des paramètres génétiques simples (SINGH et SINGH, 1984). Les résultats ont été étendus avec la méthode de GARDNER et EBERHART (1966).

Le choix arbitraire de nos parents nous inscrit dans un "modèle fixe".

La valeur de chaque croisement est alors décomposée de la manière suivante:

$$v_{ijk} = M + g_i + g_j + s_{ij} + R_{d_{ijk}}$$

puis:

$$g_i = 1/2 * v_i + h_i$$

où :

$v_{ij}$  représente la valeur prise par le croisement du parent  $i$  avec le parent  $j$ ,

$M$  la moyenne du tableau,

$g_i$  l'aptitude générale à la combinaison associé au parent  $i$ ,

$s_{ij}$  l'aptitude spécifique à la combinaison du croisement  $i*j$ ,

$R_d$  le résidu.

Puis :

$v_i$  la valeur du parent  $i$ ,

$h_i$  l'hétérosis parentale,  $(g_i - 1/2*v_i)$ .

Nous testons en analyse de variance d'abord le facteur génotype, puis l'Aptitude Générale à la Combinaison (AGC) et l'Aptitude Spécifique à la Combinaison (ASC). Ces carrés moyens sont testés par rapport à l'estimation de la variance résiduelle. On peut étendre le test sur les  $g_i$  (AGC) aux  $h_i$  (test de signification de l'ensemble des  $h_i$ , nous noterons  $AG(h_i)$ ). Dans ce dernier cas, du fait de l'utilisation des  $v_i$  on ne possède pas de bonne estimation de la variance résiduelle. Nous testerons donc le facteur "hétérosis parentale" par rapport au facteur "hétérosis spécifique" qui est égale à l'ASC.

Tableau 11 : Moyennes des parents, des F1 et hétérosis

	J1FL	N1FL	NEN2	NBRX	FRTG	FRRX	DIAM	ENTT	NOUA	PDGR	GRFR	TOFR
moyenne des parents	50,4	6,3	14,4	3,2	10,3	2,7	22,3	19,0	82,5	67,0	5,3	13,0
moyenne des F1	49,9	6,1	14,1	3,5	9,5	3,2	21,9	17,4	85,8	72,8	5,9	12,8
% d'hétérosis	-1%	-4%	-2%	10%	-7%	20%	-2%	-8%	4%	9%	11%	-1%
Hybrides supérieur ou inférieur au parent moyen												
Nombre d'hybrides supérieur	0	0	0	4	1	5	1	0	2	6	8	3
inférieur	0	1	2	1	2	8	1	3	0	0	0	3
écart maximum en % du parent moyen												
+ %				31%	28%	170%	10%	13%		66%	18%	57%
- %				-27%	-24%	-77%	-18%	-17%				-19%
Hybrides supérieur ou inférieur à l'intervalle des parents												
Nombre d'hybrides supérieur				1	0	1	0	2		3	2	2
inférieur	0	1	1	0	0	0	0	0				1
écart maximum en % du meilleur parent												
+ %				7%	116%		9%			20%	23%	32%
- %				-28%	-3%							-7%
Meilleur hybride par rapport au meilleur parent												
+ /- %	-6%	-28%	-9%	-15%	-15%	44%	0%	-4%	0%	-8%	8%	16%

Nous n'utiliserons ces résultats que dans le cadre d'un modèle à effet fixé, bien que formellement il serait possible d'évaluer en modèle aléatoire des variances. Les résultats que nous pouvons obtenir avec seulement six parents n'auraient toutefois qu'une validité très réduite (FEYT 1976).

## **6.2 L'absence de vigueur hybride (F1 et parents)**

La moyenne des parents, la moyenne des F1, l'écart entre une F1 et le parent moyen, l'écart entre une F1 et le meilleur parent sont calculés pour chaque caractère (Tableau 13).

Les écarts entre la moyenne des F1 et des parents sont tous inférieurs à 10%, sauf pour le nombre de fruits sur les rameaux (NBRX). Ce résultat (20% pour NBRX) provient du parent ORS 803, non ramifié, qui fait baisser la moyenne parentale. Les autres pourcentages ne sont pas significatifs. En moyenne, les F1 ne sont pas supérieures aux parents.

Nous avons compté, pour chaque caractère, le nombre de croisements qui présentent une différence avec leur meilleur parent. Seulement pour quatre caractères (numéro du noeud de la première fleur N1FL, nombre de fruits sur les rameaux FRRX, poids de graines totales PDGR, nombre total de fruits TOFR), on trouve au moins un écart significatif (10%). Les croisements hétérotiques restent cependant exceptionnels. De plus, dans chaque cas on trouve aussi un hybride inférieur à son parent le moins bon.

Enfin, on peut comparer le meilleur hybride par rapport au meilleur parent sur l'ensemble de la table. Pour le total de fruit (TOFR), le nombre de fruits sur les rameaux et le noeud de 1° floraison (N1FL), l'hybride est significativement supérieur au meilleur parent, respectivement de 16%, 44%, 28%. Dans les trois cas, un seul hybride est meilleur que le meilleur parent.

Tableau 12 : Analyses de variance de la table diallèle. Génotypes/Blocs. Aptitude Générale et Spécifique.

\*\*\* \*\* \* significatif respectivement à 1/1000, 1%, 5%

	D.D.L.	J1FL			N1FL			NEN2			RX2			FRTT			FRRX		
		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F	
GEN.	14	27,9	23,4	***	2,58	9,66	***	6,42	5,54	***	11,1	24,3	***	17,9	8,06	***	41,7	18	***
BLOC	5	6,05	5,06	***	1,22	4,55	**	14,7	12,7	***	1,02	2,24		7,59	3,42	**	2,06	0,89	
Rd	70	1,19			0,27			0,46			2,22			2,32					
A.G.C.	5	11,9	59,8	***	1	22,5	***	1,97	10,2	***	4,76	62,6	***	6,8	18,4	***	17,1	44,2	***
A.G (Hi)		1,89			0,48		*	0,7			0,34			2,52			7,25		*
A.S.C.	9	0,64	3,22	**	0,12	2,7	**	0,57	2,95	**	0,23	3,03	**	0,86	2,32	*	1,32	3,41	**
Rd	70	0,2			0,04			0,19			0,08			0,37			0,39		

	D.D.L.	DIAM			ENTT			NOUA			PDGR			GRFR			TOFR		
		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F		C.M.	F	
GEN.	14	37	4,82	***	30,9	8,46	***	84,2	2,89	**	1325	3,74	***	6,98	23,5	***	56,5	7,94	***
BLOC	5	11,2	1,47		13,7	3,75	**	86,6	2,97	*	548	1,55		0,38	1,29		14,3	2,01	
Rd	70	7,67			3,66			29,2			354			0,3			7,11		
A.G.C.	5	11,9	9,31	***	11,7	19,2	***	13,1	2,69	*	467	7,92	***	3,15	63	***	21,9	18,6	***
A.G (Hi)		1,88			1,73			17,4			275		*	0,23			13,7		*
A.S.C.	9	3	2,35	*	1,52	2,49	*	14,6	3	**	83,6	1,42		0,06	1,2		2,43	2,06	
Rd	70	1,28			0,61			4,86			59			0,05			1,18		

### 6.3 Les aptitudes à la combinaison

Les résultats des analyses de variance<sup>1</sup> sont présentés dans le Tableau 12. Pour tous les caractères mesurés, les différences entre les génotypes F1 sont hautement significatives.

Le Tableau 13 présente les résultats relatifs à l'ensemble de la table diallèle.

Tous les caractères, sauf le taux de nouaison (NOUA), ont une Aptitude Générale à la Combinaison très significative. Néanmoins, l'Aptitude Spécifique à la Combinaison est importante (seuil à 1% ou 5%) sauf pour les variables liées aux rendements (PDGR, GRFR, TOFR). Le taux de nouaison a une AGC significative à 5%, mais son ASC est plus importante.

L'importance de l'AGC pour toutes les variables sauf pour le taux de nouaison nous conduit à une étude plus fine de l'aspect additif. Les hétéroses parentaux ( $AG(h_i)$ ) sont significatifs à 5% pour le noeud de la première fleur (N1FL), les fruits sur les rameaux (FRRX), le poids de graines récoltées total (PDGR) et par fruit (GRFR), le nombre total de fruits récoltés (TOFR).

Nous regardons alors caractère par caractère plusieurs paramètres :

- les contributions  $g_i$  des parents,
- les contributions  $s_{ij}$  des croisements aux effets,
- la corrélation entre les  $g_i$  et les  $v_i$  que nous noterons  $g_v$
- les corrélations associées  $g_i$  avec  $h_i$  et  $v_i$  avec  $h_i$ , que nous noterons respectivement  $g_h$  et  $v_h$ .

Les corrélations calculées sont des corrélations linéaires. Or la répartition des  $v_i$  n'est absolument pas normale puisque les parents ont été choisis pour leur originalité. Nous regarderons ces corrélations comme des indicateurs de tendance ; en toute rigueur seul un test non paramétrique (Test de Kendall par exemple) permet de conclure. Pour six parents, les valeurs au seuil de 1%, 5%, 10% et 20% sont respectivement 0,92 0,81 0,73 0,61 .

---

<sup>1</sup> Nous avons éliminé les traitements des parents pour avoir une estimation de la variance résiduelle qui soit compatible avec le modèle de GRIFFING que nous utilisons.

Tableau 13 : Effet généraux et spécifiques de l'analyse de Griffing

J1FL										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-0.77 **		0.43	-0.99		0.38	1.01	-0.94	-0.20	-0.24
1506	-0.63 **		-1.47	0.10			-0.96	-0.46	0.61	0.43
1467	1.55 **		1.63	0.73				1.05	-0.41	-0.69
772	-2.80 **		-4.87	-0.37					-0.07	0.42
2137	1.46 **		3.43	-0.26						0.08
1159	1.21 **		0.83	0.79						
se agc		0.20			se asc		0.35		r= -0.19	

N1FL										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-0.54 **		-0.20	-0.44		0.32	0.29	-0.66	-0.02	0.08
1506	-0.10		-0.50	-0.15			-0.18	-0.05	0.07	-0.15
1467	0.60 **		0.80	0.20				0.23	-0.03	-0.30
772	-0.46 **		-0.10	-0.41					0.05	0.44
2137	0.60 **		1.00	0.10						-0.06
1159	-0.10		-1.00	0.40						
se agc		0.10			se asc		0.16		r= -0.82	

NEN2										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-0.41 *		-1.35	0.27		0.75	0.02	0.65	-1.16	-0.27
1506	-0.06		0.45	-0.28			-0.70	0.23	0.06	-0.35
1467	1.10 **		3.65	-0.72				-0.88	0.82	0.73
772	-0.91 **		-2.45	0.31					0.19	-0.20
2137	0.46 *		0.65	0.13						0.08
1159	-0.18		-0.95	0.29						
se agc		0.20			se asc		0.34		r= 0.52	

RX2										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-1.88 **		-2.75	-0.50		0.38	0.22	0.18	-0.45	-0.33
1506	0.46 **		0.15	0.38			0.25	-0.81	0.38	-0.20
1467	0.47 **		1.15	-0.11				-0.02	-0.14	-0.32
772	1.23 **		2.35	0.05					0.00	0.65
2137	0.34 **		0.45	0.11						0.20
1159	-0.61 **		-1.35	0.07						
se agc		0.13			se asc		0.21		r= -0.46	

FRTG										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-0.87 **		-2.77	0.51		0.79	-0.16	1.42	-1.43	-0.62
1506	1.33 **		4.13	-0.74			-0.49	-0.42	-0.09	0.21
1467	0.60 *		3.73	-1.26				-0.83	0.99	0.49
772	-2.08 **		-5.27	0.56					0.22	-0.40
2137	1.13 **		1.13	0.56						0.31
1159	-0.12		-0.97	0.37						
se agc		0.28			se asc		0.47		r= -0.46	

FRRX										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-2.63 **		-2.72	-1.27		0.46	0.62	-0.76	-1.50	1.18
1506	0.96 **		3.88	-0.98			0.55	-0.56	0.29	-0.74
1467	-0.77 **		-0.52	-0.51				-0.96	-0.24	0.03
772	2.87 **		1.68	2.03					2.09	0.18
2137	1.27 **		-0.12	1.33						-0.65
1159	-1.73 **		-2.22	-0.62						
se agc		0.28			se asc		0.48		r= 0.41	

Pour le Jour de 1° Floraison (J1FL), les  $g_i$  sont toutes très significatives. Seule  $g_v$  (0,92) est significative. En ce qui concerne les  $s_{ij}$ , on remarquera que le croisement entre les deux parents les plus précoces ORS 803 et ORS 772 bénéficie en plus d'une  $s_{ij}$  négative (précocité encore plus grande). Par contre, ces deux parents croisés avec le parent ORS 1467 révèlent des  $s_{ij}$  positives. ORS 1467 présente un effet retardateur, spécifiquement marqué, avec ces deux numéros.

Pour le numéro du Noeud de la 1° Fleur (N1FL),  $g_i$  est significative pour quatre parents sur les six. Les deux parents moyens ORS 1506 et ORS 1159 n'expriment aucune  $g_i$ .  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,72 et 0,64. le croisement ORS 772\*ORS 803 présente de nouveau une  $s_{ij}$  négative significative. ORS 772 a avec les deux parents moyens une  $s_{ij}$  positive.

Pour le Nombre de Noeuds à 70 JAS (NEN2), ORS 1467 ( $g_i$  positive) et ORS 772 ( $g_i$  négative) contribuent fortement à l'AGC totale. ORS 803 ( $g_i$  négative) et ORS 2137 ( $g_i$  positive) ont un poids plus faible. L'ensemble des parents est parfaitement équilibré.  $g_v$ ,  $g_h$  et  $g_{vh}$  prennent les valeurs 0,97 -0,79 et -0,92. Les croisements avec ORS 1467 contribuent pour la plus grande part à l'ASC. Le croisement ORS 772\*ORS 2137 présente une  $s_{ij}$  négative importante.

Pour le Nombre de Rameaux (NRX2), tous les parents présentent une  $g_i$  très significative. ORS 803 qui ne porte presque aucun rameau et ORS 772 extrêmement ramifié ont des valeurs particulièrement élevées.  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,97 et 0,71. La  $s_{ij}$  du croisement entre ORS 772 et ORS 1506 qui ont des  $g_i$  positives, est négative.

Pour le nombre de Fruits Récoltés sur la Tige (FRTG), les  $g_i$  sont significatives pour cinq parents. ORS 772 a un effet dépressif.  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,93 et -0,8. Les  $s_{ij}$  des croisements ORS 803 avec ORS 772 et ORS 2137 sont particulièrement fortes.

Pour le nombre de Fruits Récoltés sur les Rameaux (FRRX), toutes les  $g_i$  sont très significatives. Comme pour le Nombre de Rameaux, ORS 803 et ORS 772 ont des valeurs très fortes.  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,77 et 0,82. De même le croisement ORS 803\*ORS 2137 a une  $s_{ij}$  très négative. Par contre les croisements ORS 2137\*ORS 772 et ORS 803\*ORS 1159 dont les  $s_{ij}$  du nombre de rameaux ne sont pas significatives, ont ici des  $s_{ij}$  très significatives.

Tableau 13 (suite) : Effet généraux et spécifiques de l'analyse de Griffing

DIAM										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	0.17		1.60	-0.63		1.69	-0.14	1.62	-2.61	-0.56
1506	0.84		0.50	0.59			0.79	-1.15	-0.40	-0.93
1467	0.79		3.70	-1.06				-2.36	0.57	1.14
772	-3.27 **		-6.90	0.18					1.99	-0.10
2137	1.66 **		2.60	0.36						0.44
1159	-0.19		-1.50	0.56						
se agc		0.52		se asc		0.88		r= -0.34		

ENTT										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-1.19 **		-3.07	0.35		0.72	0.49	1.58	-2.42	-0.37
1506	1.14 **		3.83	-0.78			-0.76	-0.30	0.53	-0.19
1467	1.41 **		4.53	-0.85				-1.02	1.36	-0.08
772	-2.62 **		-5.67	0.22					-0.18	-0.07
2137	1.70 **		2.73	0.33						0.71
1159	-0.47		-2.37	0.72						
se agc		0.36		se asc		0.60		r= 0.02		

NOUA										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-2.83 **		-3.69	-0.98		3.79	-3.15	-3.45	5.37	-2.56
1506	2.06 *		3.29	0.41			-0.41	-2.40	-3.67	2.69
1467	-0.73		4.73	-3.09				3.02	-1.87	2.40
772	-0.40		-6.15	2.68					2.76	0.06
2137	1.86		0.14	1.79						-2.59
1159	0.04		1.69	-0.80						
se agc		1.01		se asc		1.71		r= -0.24		

PDGR										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-11.00 **		-17.0	-2.50		5.70	-0.05	8.70	-16.05	1.70
1506	7.50 *		22.0	-3.50			1.45	-7.80	5.45	-4.80
1467	9.25 **		42.0	-11.75				-11.55	6.70	3.45
772	-13.50 **		-37.0	5.00					7.45	3.20
2137	11.25 **		-03.0	12.75						-3.55
1159	-3.50		-07.0	0.00						
se agc		3.51		se asc		5.95		r= -0.19		

GRFR										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	0.89 **		1.05	0.37		-0.19	0.28	-0.07	-0.12	0.10
1506	-0.70 **		-1.35	-0.03			0.14	0.16	0.11	0.00
1467	0.81 **		1.95	-0.17				-0.43	-0.04	0.05
772	-1.35 **		-2.15	-0.27					0.38	-0.04
2137	-0.07		-0.55	0.21						-0.11
1159	0.43 **		1.05	-0.10						
se agc		0.10		se asc		0.17		r= -0.36		

TOFR										
	Gi		Vi	Hi	Sij =>	1506	1467	772	2137	1159
803	-3.50 **		-5.47	-0.76		1.25	0.46	0.66	-2.93	0.56
1506	2.32 **		8.03	-1.70			0.06	-0.98	0.20	-0.53
1467	-0.16		3.23	-1.78				-1.78	0.74	0.51
772	0.80		-3.57	2.58					2.32	-0.21
2137	2.40 **		0.93	1.93						-0.33
1159	-1.85 **		-3.17	-0.26						
se agc		0.50		se asc		0.84		r= 0.13		

Pour le Diamètre de la tige à sa base (DIAM), seuls ORS 772 et ORS 2137 ont des  $g_i$  significatives.  $g_v$  prend la valeur 0,93. Les mêmes croisements que précédemment ont des  $s_{ij}$  significatives.

Pour le nombre Total de Noeuds (ENTT), tous les  $g_i$  sauf pour ORS 1159 sont très significatives. La  $g_i$  de ORS 772 est particulièrement négative.  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,96 et -0,72. Le croisement ORS 803\*ORS 2137 présente une  $s_{ij}$  très négative.

Pour le Taux de Nouaison (NOUA), seuls ORS 803 et ORS 1506 ont une  $g_i$  significative.  $g_h$  prend la valeur 0,64. Le comportement de ORS 803 est particulier puisqu'il présente en plus des  $s_{ij}$  significatives avec trois croisements sur cinq.

Pour le Poids de Graines total (PDGR), les  $g_i$  sont fortement significatives pour quatre parents, faiblement significatives pour ORS 1506 et non différentes de zéro pour ORS 1159.  $g_v$  et  $g_h$  prennent les valeurs 0,80 et -0,64. L'ASC globale n'est pas significative pourtant le croisement ORS 803\*ORS 2137 a une  $s_{ij}$  très significative.

Pour le nombre de Graines par Fruit (GRFR), tous les croisements sauf ORS 2137 ont une  $g_i$  significative.  $g_v$  prend la valeur 0,97.

Pour le nombre Total de Fruits récoltés (TOFR), quatre parents ont des  $g_i$  importantes.  $g_v$  prend la valeur 0,71. Les trois croisements ORS 772 \* ORS 2137, ORS 2137 \* ORS 803, ORS 1467 \* ORS 772 ont des  $s_{ij}$  encore une fois importantes.

Nous regroupons alors les caractères en trois groupes:

- groupe A :  $g_i$  et  $v_i$  sont fortement corrélés. Les autres corrélations ne sont pas significatives. L'AG( $h_i$ ) n'est pas significative.

- groupe B :  $g_i$  et  $v_i$  sont corrélés.  $v_i$  et  $h_i$  sont négativement corrélés. L'AG( $h_i$ ) n'est pas significative.

- groupe C : Quelques croisements sont hétérotiques. L'AG( $h_i$ ) est significative.

J1FL, NRX2 et DIAM font partie du groupe A. Pour ces variables, l'additivité prédomine et la corrélation entre la valeur propre et l'aptitude générale à la combinaison est très forte. L'hétérosis parentale n'a pas de signification ( $g_i = v_i/2$ ). On n'observe pas d'hétérosis par rapport au meilleur parent.

NEN2, FRTG, ENTT font partie du groupe B. L'additivité est prépondérante. Ces variables expriment un hétérosis parental corrélé négativement avec les valeurs propres,

Tableau 14 : Corrélations entre les effets additifs et la valeur propre

	J1FL	N1FL	NEN2	RX2	FRTG	FRRX	DIAM	ENTT	NOUA	PDGR	GRFR	TOFR
Gi / V	<b>.92</b>	.72	<b>.97</b>	<b>.97</b>	<b>.93</b>	.77	<b>.93</b>	<b>.96</b>	.43	<b>.80</b>	<b>.97</b>	.71
Gi / H	.58	.64	-.79	.71	-.53	<b>.82</b>	.09	-.51	.43	.07	.49	.29
Vi / H	.22	-.07	<b>-.92</b>	.53	<b>-.80</b>	.27	-.44	-.72	-.62	-.64	.25	-.46

en gras les corrélations significatives à 5%

mais l'AG(h<sub>j</sub>) n'est pas significative. D'autre part, on n'observe pas d'hétérosis par rapport au meilleur parent. Ces variables sont liées au développement de la tige.

N1FL, FRRX, GRFR, PDGR, TOFR font partie du groupe C. Pour ces variables, l'additivité reste importante mais certains croisements sont largement hétérotiques et on observe de l'hétérosis par rapport au meilleur parent. Pour GRFR, la corrélation gv est très bonne, ce qui est dû au caractère "plus de cinq carpelles", présent chez trois de nos parents (ORS 803, ORS 1159, ORS 1467). On est en présence d'un gène majeur dont l'allèle favorable est dominant (Cf chapitre 3).

Les effets spécifiques observés sont presque toujours liés aux parents ORS 772, ORS 803, ORS 1467, ORS 2137, et plus particulièrement aux croisements :

ORS 772\*ORS 803,  
ORS 772\*ORS 1467,  
ORS 772\*ORS 2137,  
ORS 803\*ORS 1467,  
ORS 803\*ORS 2137.

#### **6.4 Méthode de Hayman**

Bien que nous ne disposions pas d'un diallèle complet, nous avons pu calculer par la méthode classique les variances  $V_r$  et les covariances  $W_r, W'_r$  ; cela dans le but de tester l'adéquation de notre matériel aux hypothèses de Hayman.

La constance de  $W_r - V_r$  teste la validité du modèle d'additivité-dominance dans le cadre de Hayman.

On rejette l'égalité des  $W_r - V_r$  pour les caractères suivants : N1FL, NBRX, NEN2, ENTT, DIAM, FRRX, GRFR. Pour J1FL, FRTG, AVOR, PDGR, TOFR (niveau de signification respectif de 16%, 7%, 19%, 8%, 45%), on accepte l'égalité, le niveau de signification est limité pour FRTG, PDGR.

La discordance pour les sept caractères rejetés est trop importante pour essayer de calculer dans le cadre du modèle la cause des écarts. Cette discordance (sept caractères sur douze) montre les limites de l'adaptation du modèle à notre matériel. Cette inadéquation était fort prévisible du fait d'un probable résidu d'hétérozygotie, d'une mauvaise

Tableau 15 : Performances des cultivars de référence dans l'essai "F1" (A) et l'essai "F2" (B).

N° ORSTOM	J1FL		N1FL		NEN2		RX2		FRIG		FRRX	
	Jour Après Semis (A)	(B)	Niveau du Noeud (A)	(B)	Nombre de noeuds (A)	(B)	Nombre de rameaux (A)	(B)	Fruits sur la tige (A)	(B)	Fruits sur les rameaux (A)	(B)
1159	51	64	5,3	7,7	13,6	13,1	1,9	-	9,5	4,7	0,6	0,3
1467	52	61	7,1	8,4	17,9	15,8	4,5	-	13,1	6,2	1,8	0,9
1506	49	60	5,8	7,0	14,4	13,2	3,2	-	14,9	7,1	5,7	1,7
2137	54	62	7,4	9,2	14,7	15,8	3,5	-	11,5	8,2	2,9	1,2
772	46	51	6,5	8,0	11,9	13,9	5,5	-	4,9	4,7	4,7	3,7
803	51	62	6,2	8,0	13,2	13,2	0,4	-	7,4	4,8	0,0	0,1
C.S.	53	63	5,9	8,1	13,0	15,0	2,2	-	8,8	6,6	1,0	0,7
moy	50,9	60,4	6,3	8,1	14,1	14,3	3,0		10,0	6,0	2,4	1,2
s.e.	2,7	4,4	0,8	0,7	1,9	1,2	1,7		3,4	1,4	2,1	1,2
Prob. du Test de Kendall	19%		1,50%		28%				12%		0,10%	

N° ORSTOM	DIAM		ENTT		NOUA		PDGR		GFFR		TOFR	
	Diamètre (A)	(B)	Noeuds total (A)	(B)	Taux de nouaison (A)	(B)	Graines totales en g (A)	(B)	Graines par fruits en g (A)	(B)	Total de fruits (A)	(B)
1159	21,4	18,1	17,1	15,1	83,9	64,4	63,4	22,6	6,3	4,5	10,1	5,0
1467	25,2	16,9	22,2	18,7	88,8	60,5	100,2	30,2	7,2	4,5	15,0	7,1
1506	22,8	15,9	23,4	15,7	85,9	82,2	90,2	31,0	4,1	3,7	20,5	8,7
2137	25,1	19,2	21,8	18,9	82,7	84,4	68,0	34,8	4,9	3,7	14,4	9,3
772	15,8	13,9	13,7	14,6	71,7	73,7	31,0	28,0	3,3	3,3	9,6	8,5
803	23,8	18,5	15,8	15,2	80,1	69,7	49,8	28,6	6,3	6,5	7,5	4,9
C.S.	20,8	18,4	18,6	17,8	73,1	68,0	49,6	26,9	4,8	3,8	9,8	7,3
moy	22,1	17,3	18,9	16,6	80,9	71,8	64,6	28,9	5,3	4,3	12,4	7,3
s.e.	3,3	1,9	3,6	1,8	6,4	8,9	24,2	3,8	1,4	1,1	4,5	1,8
Prob. du Test de Kendall	12%		3,50%		<<		12%		2%		19%	

indépendance entre les allèles (les parents sont très typés) et du haut niveau de ploïdie (ségrégation complètement diploïde ?) (FEYT, 1976). Nous avons alors préféré nous arrêter à ce stade de l'analyse pour tous les caractères.

### 6.5 Seconde génération

Comparons d'abord la variance résiduelle des générations F1 et F2. Pour les caractères J1FL, N1FL, NEN2, FRTG et AVOR les variances résiduelles sont du même ordre. Pour FRRX, DIAM, ENTT, PDGR et TOFR la variance en F2 est beaucoup plus faible qu'en F1. Ces caractères sont liés au bon développement de la plante. Le caractère GRFR est intermédiaire : la variance F2 est légèrement plus faible.

Les mauvaises conditions de l'essai F2 tendent à niveler les différences entre les plantes. Les caractères de production sont particulièrement affectés par les mauvaises conditions (Tableau 15). Nous avons calculé les corrélations entre l'essai "F1" et l'essai "F2", pour les valeurs des parents et du témoin. Pour éliminer le poids des valeurs extrêmes, nous avons utilisé le Taux de Kendall. A un niveau de signification de 5%, nous pouvons comparer les valeurs des deux essais pour N1FL, FRRX, ENTT, GRFR ; pour toutes les autres variables, le niveau est supérieur à 10% . SINGH et SINGH (1987) ont aussi remarqué des interactions génotype-environnement dans leurs essais successifs.

Les écarts entre les moyennes en F2 et celles des parents-moyens ne sont significatifs pour aucune des variables.

Dans le cadre du modèle de GRIFFING, les calculs effectués sont identiques aux précédents. Nous avons estimé les effets additifs et d'interaction du modèle qui sont les équivalents des  $g_i$  et des  $s_{ij}$  pour la génération F2. (Tableau 16, Annexe 7).

Pour tous les caractères, l'AGC est très significative. L'AGC pour AVOR qui était juste significative en F1 devient très forte en F2.

L'ASC n'est pas significative pour N1FL, NEN2, FRTG, FRRX, ENTT, PDGR, TOFR.

Pour les quatre variables dont les valeurs des parents sont comparables d'un essai à l'autre, nous regardons la corrélation entre l'aptitude générale à la combinaison calculée sur les F1 et son équivalent calculé sur les F2. En utilisant le test de Kendall, nous obtenons pour ENTT, GRFR, N1FL, FRRX respectivement les niveaux de signification

Tableau 16 : Analyses de variance de la table diallèle. Géotypes / Blocs. Aptitude Générale et Spécifique. (F2)

	D.D.L.	J1FL		N1FL		NEN2			FRTT		FRRX	
		C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F		C.M.	F	C.M.	F
<b>GEN.</b>	14	132	12,9 **	4,37	3,94 **	44,5	6,17 **		80,4	4,88 **	30,5	5,93 **
<b>BLOC</b>	7	62,4	6,08 **	3,54	3,2 *	98,8	13,7 **		44,9	2,73 *	6,78	1,32
<b>Rd.</b>	698	10,3		1,11		7,21			16,5		5,14	
<b>A.G.C.</b>	5	7,34	33,4 **	0,26	11,2 **	14,2	94,7 **		4,05	11,6 **	1,67	15,2 **
<b>A.S.C</b>	9	0,75	3,41 **	0,05	2,07 *	0,29	1,93		0,31	0,89	0,13	1,18
<b>Rd.</b>	698	0,22		0,02		0,15			0,35		0,11	

	D.D.L.	DIAM		ENTT		AVOR		PDGR		GRFR		TOFR	
		C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F
<b>GEN.</b>	14	180	7,71 **	49,8	4,43 **	1973	7,5 **	1681	2,08 *	11,5	10 **	95	5,66 **
<b>BLOC</b>	7	130	5,59 **	38,6	3,43 **	558	2,12	1426	1,76	2,36	2,05	22,3	1,33
<b>Rd.</b>	698	23,3		11,2		263		809		1,15		16,8	
<b>A.G.C.</b>	5	6,91	14,1 **	2,26	9,42 **	106	19,1 **	69,7	4,08 **	0,64	32 **	5,5	15,7 **
<b>A.S.C</b>	9	1,9	3,88 **	0,32	1,33	16,6	2,98 **	22,1	1,29	0,05	2,5 *	0,34	0,97
<b>Rd.</b>	698	0,49		0,24		5,55		17,1		0,02		0,35	

suivants 7% , 3% , >10% , <1% .L'aptitude générale en F2 peut s'interpréter comme la somme d'un effet général égal à celui observé en F1 et d'un effet général résultant d'interaction en gènes homologues dont les allèles sont identiques en F2 du fait de l'autofécondation. Une absence de corrélation signifie alors que les interactions entre gènes homologues sont importantes. On observe donc pour N1FL des effets d'interaction entre gènes homologues.

## 6.6 Discussion

Pour toutes nos variables sauf le taux de nouaison, les aptitudes générales à la combinaison sont prépondérantes. PARTAP et DANKHAR (1980) ont obtenu le même résultat sur du matériel indien.

Pourtant, le matériel indien, très homogène de forme, présente des effets d'hétérosis. Ces effets ont été systématiquement mis en valeur depuis JOSHI et SINGH (1958) "Study in hybrid vigour: III bhindi". Les observations ont porté sur la supériorité par rapport au meilleur parent (SINGH *et al.* 1975 ; CHANGANI *et al.* 1985) et sur les aptitudes spécifiques à la combinaison (SINGH et SINGH *et al.* 1978, 1987<sup>1</sup>). En Malaisie, les travaux ont porté aussi sur l'hétérosis (JALANI *et al.* 1973) et sur les héritabilités (NGAH *et al.* 1973).

L'ensemble des travaux ne montre aucune constance quant à l'hétérosis pour un caractère donné. Les cultivars utilisés ont probablement une influence déterminante, puisque dans tous les cas seuls certains croisements sont hétérotiques. En plus, on trouve toujours un croisement dont l'"hétérosis" va dans l'autre sens puisqu'il est inférieur au moins bon parent. Nos résultats pourraient s'interpréter de cette manière. La définition du sens de l'hétérosis pour un caractère donné n'est pas toujours simple.

Deux théories classiques sont actuellement proposées pour expliquer la vigueur hybride. Nous reprenons les définitions donnés dans LEFORT-BUSON (1986). Selon la théorie de la dominance, la structure hétérozygote serait supérieure aux structures homozygotes dont elle est issue, parce qu'elle regroupe des allèles dominants favorables. La supériorité serait d'autant plus importante que les parents seraient complémentaires pour de nombreux allèles dominants favorables. Inversement, la consanguinité démasquerait des allèles récessifs défavorables. Des effets épistatiques pourraient

---

<sup>1</sup> Reprise des données de 1975

renforcer cette supériorité. Une structure homozygote théorique, regroupant tous les allèles dominants favorables, serait aussi bonne que les hétérozygotes.

Dans la théorie de la superdominance, les hétérozygotes sont intrinséquement supérieurs aux homozygotes. Cette supériorité serait due à la richesse allélique de l'hétérozygote. Cette richesse augmenterait et affinerait les possibilités de régulations, du fait de l'augmentation des produits des gènes homologues (plusieurs protéines légèrement différentes pour une même fonction). Face aux variations du milieu, l'homéostasie des hybrides serait meilleure.

DEMARLY (1972 *in* HEBERT, 1986) montre que la supériorité hybride s'exprime très tôt dans la croissance de l'embryon. Chez le gombo, JALANI *et al.* (1973) montrent que le poids et la taille de l'embryon sont supérieurs chez les hybrides et ils établissent des corrélations entre cette supériorité de l'embryon et le poids sec total, le nombre de fleur par plante et le poids total de fruits. Pour ces variables le sens de l'hétérosis ne poserait pas de problème.

La théorie de la dominance ne préjuge pas du niveau de la supériorité de l'hybride par rapport au meilleur des parents. Nous n'observons pour toutes les variables aucun hétérosis significatif, sur la moyenne des hybrides. Par contre, pour les variables TOFR, GRFR, FRRX, N1FL et PDGR appartenant au groupe C, on observe quelques croisements hétérotiques. La supériorité de l'hybride pour ces croisements est du même ordre que chez d'autres espèces autogames (10 à 30%, LEFORT-BUSON, 1986). Pour ces variables, l'Aptitude Générale à la Combinaison est très significative, mais une part importante est représentée par l'hétérosis parental. La présence d'hétérosis pour quelques hybrides seulement proviendrait alors de la faible proportion d'allèles dominants favorables et complémentaires chez les parents. Pour ces variables et en particulier pour la production de fruits (TOFR) et de graines (PDGR), l'importance de l'hétérosis parental montre que l'hétérosis doit être dans une large mesure "fixable".

Pour les variables du groupe B (NEN2, FRTG, ENTT), on observe une bonne corrélation entre la valeur propre et l'aptitude générale à la combinaison. Il n'y a pas d'hétérosis, les hybrides seraient plutôt inférieurs aux parents pour le développement de la tige. On n'observe pas d'hétérosis parental significatif, mais la valeur propre est corrélée négativement aux valeurs de l'hétérosis parental. Cela signifierait que la structure homozygote fixe cet hétérosis par des interactions cis entre linkats (DEMARLY, 1977).

Pour ces caractères, il existe des aptitudes spécifiques à la combinaison significatives qui peuvent être favorables.

Pour les variables du groupe A (J1FL, NRX2, DIAM), l'aptitude à la combinaison s'exprime à partir de chaque valeur propre. L'hétérosis parental n'a pas de signification. Ces caractères se situent dans un cadre parfaitement additif. Néanmoins, pour le Jour de 1° Floraison, on remarque que l'hybride issu des deux meilleurs parents présente un hétérosis favorable.

Pour ces deux derniers groupes de variables, les valeurs propres sont d'excellents prédicteurs des aptitudes générales en combinaison.



## **7. STABILISATION INTERSPECIFIQUE DANS UN CROISEMENT AVEC *A.TETRAPHYLLUS*.**

La facilité de croisement entre *A.esculentus* et *A.tetraphyllus* et la possibilité d'obtenir des générations successives nous ont conduits à étudier plus en détail ce croisement. En effet, *A.tetraphyllus* présente un intérêt dans l'élargissement de la diversité utilisable grâce à ses résistances aux différents ravageurs des gombos et, comme nous allons le voir, par l'hétérosis important qui apparaît en croisement avec *A.esculentus*.

Nous avons suivi les générations F1, F2 et F3 d'un croisement *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*. Le phénomène majeur de ce croisement est l'absence de ségrégations visibles en F2, malgré des parents très différents.

### **7.1 Méthodologie**

#### **7.1.1 Obtention et description des générations successives**

Jusqu'en 1987, nous ne possédions en collection qu'un seul représentant (un seul clone) de l'espèce *A.tetraphyllus*. La plante, de petite taille (inférieure à 1 mètre), a une tige principale orthotrope et de nombreux rameaux d'ordre primaire et secondaire rampants. Les "tiges" sont rapidement lignifiées et restent assez fines. La mise à fleur est précoce et du fait de la ramification le nombre de fruits produits est très important. Ces fruits sont courts (environ 5 cm), à cinq loges et déhiscents à maturité ; ils ne contiennent en moyenne qu'une cinquantaine de graines.

Les hybrides étudiés sont issus de croisements contrôlés entre ORS 278 (*A.tetraphyllus*) et Clemson Spineless (femelle). L'aspect général de ces hybrides ne dépend pas du cultivar *A.esculentus* employé comme nous avons pu le vérifier sur des croisements ORS 803 X ORS 278 et ORS 1506 X ORS 278.

Les hybrides F1 sont morphologiquement ressemblants à *A.tetraphyllus*. Ils ont cependant un développement végétatif très nettement supérieur (hauteur jusqu'à 2,5 mètre). Seuls les fruits montrent leur ascendance *A.esculentus*. Ils ont toujours cinq

arêtes mais sont déhiscents seulement à l'extrémité, plus ronds, plus charnus et moins épineux que ceux de *A.tetraphyllus*.

La génération F2 est issue des graines obtenues sur environ deux cents plantes F1. Les fleurs n'ont pas été ensachées, que ce soit pour l'obtention de la F2 ou de la F3. Sur les F1, l'interpollinisation est équivalente à une autopollinisation ; d'autre part la pollution par du pollen *A.esculentus* aurait été immédiatement détectée dans la descendance. Sur les F2, de la même manière du pollen étranger aurait été immédiatement détecté ; l'interpollinisation entre plantes F2 nous est apparue très peu probable, leurs fleurs sont peu attractives pour les insectes, la quantité de pollen est relativement faible. Les deux cents plantes F1 ont produit plusieurs milliers de graines que nous avons séparées en deux classes de taille : 80% des graines sont minuscules, ne germent pas et ont un poids de mille graines inférieur à 10 g; les 20% restant dont environ 1% germent, ont un poids de mille graines supérieur à 40 g<sup>1</sup>. Le tégument de ces graines de par la couleur (grise) et la striation est très proche de celle d'*A.esculentus*, contrairement aux petites graines dont le tégument est noir.

Nous avons pu obtenir alors un premier lot de 140 plantes F2 qui ont produit la génération F3.

Les plantes F2 ont un port général très voisin de la F1, mais sont par contre très déprimées, globalement moins vivaces que ORS 278. Toutes ces plantes F2 sont morphologiquement semblables, c'est-à-dire qu'on ne peut les différencier à l'oeil.

La production grainière en F2 est très faible, avec peu de fruits et quelques graines par fruit. La récolte des graines s'est faite plante par plante. Plus de 50% des plantes donnent une ou zéro graine, et n'auront pas de descendance. La production des autres plantes est variable, une dizaine de plantes ont donné plus de 100 graines. La qualité des graines est meilleure qu'en F1, on obtient en proportion plus de grosses graines. (Le poids de mille graines par plante n'est pas calculable avec précision).

La génération F3 est très semblable à la F2. On n'observe de différences notables ni dans les familles<sup>2</sup> ni entre les familles. Quelques différences de coloration entre les familles (tige plus ou moins rouge) sont visibles. De même, la forme du fruit n'est pas absolument semblable, plus ou moins rond, plus ou moins épineux. Ces différences ne sont

---

<sup>1</sup> Le poids de mille graines de ORS 278 varie de 10 g à 14 g ; celui de Clemson Spineless de 50 g à 60 g.

<sup>2</sup> Une famille F3 est un ensemble de plantes issues des graines d'une même plante F2.

pas mesurables. Au niveau de la vigueur, la F2 et la F3 sont identiques et très inférieures à la F1. Certaines plantes F3 produisent néanmoins relativement beaucoup de graines (plus de 500).

### 7.1.2 Expériences

Nous avons abordé l'étude de ce croisement interspécifique particulier avec plusieurs expériences :

- La faible production de graines viables en F1 nous a amené à regarder la qualité du pollen en F1 puis en F2 et en F3.

- Les données de HAMON (1987) qui a effectué l'électrophorèse de cinq systèmes discriminant les deux espèces parentales, sur la F1, les 140 plantes F2 et un échantillon des plantes F3.

- L'absence de ségrégation visible nous a conduit à l'étudier avec plus de précision.

Nous avons regardé la variation de caractères quantitatifs d'une génération à l'autre. En effet, malgré une homogénéité apparente, le nombre total de grains de pollen, de grains colorés, de fruits sur la tige et sur les rameaux et le nombre de graines ne sont pas égaux pour les 140 plantes F2. Nous avons donc segmenté ces individus en 10 groupes (nuées dynamiques de DIDAY) et comparé la descendance F3 de chacun des groupes.

De plus, pour le jour de 1<sup>o</sup> floraison, la hauteur, le nombre de noeuds et de fruits, qui présentent des variations continues des parents aux F3, nous avons testé la conformité des valeurs obtenues avec le modèle additif-dominance selon la méthode de MATHERS et JINKS (1982).

## 7.2 Le pollen des générations F1, F2, F3.

Nous avons prélevé une vingtaine de fleurs sur des plantes F1 différentes, deux à trois fleurs sur chacune des 140 plantes F2 et par famille F3 (12 au total) une fleur sur deux plantes de chaque famille. Le pollen de chaque fleur, issu de plusieurs anthères, a été coloré à l'eau iodée, pour mettre en évidence la présence de cytoplasme. Cette méthode simple donne une évaluation par excès de la viabilité du pollen. Le nombre de grains colorés a été compté sur cent grains. La qualité du pollen (forme et taille des grains) a été évaluée qualitativement.

Les résultats de la méthode précédente nous laissaient supposer une bonne fertilité du pollen. La fertilité réelle du pollen a alors été testée en croisements en retour de la F1, la F2 et la F3 sur Clemson Spineless. Nous avons utilisé comme témoin mâle ORS 278 (*A.tetraphyllus*). Ces croisements (au minimum 20) ont été effectués en fécondation forcée entre 7 et 8 heures du matin (Chapitre 4). Le nombre de graines par fruit a été compté. Ces graines ont été semées et le nombre d'"hybrides" compté. Le nombre de graines par fruit permet d'évaluer le nombre de fécondations croisées ayant avorté. Cette méthode fournit une évaluation par défaut de la fertilité du pollen. En effet, l'allopollen doit être suffisamment viable pour féconder les ovules avant l'autopollen.

En F1, plus de 90% du pollen est coloré, mais on observe des grains de tailles très différentes. En effet, 30% des grains ont une taille très faible. Le reste du pollen (70%) a une taille supérieure à celle des parents (HAMON, 1987). Il est probable que seuls ces 70% sont fertiles. En F2 et F3, les grains de pollen ont une taille homogène et on ne trouve pratiquement pas de grains mal formés. La colorabilité est voisine de 75% en F2 et de plus de 90% pour la F3.

Il y a une restauration de la fertilité apparente (colorabilité et taille) du pollen après deux générations d'autofécondation.

Pour la fertilité en rétrocroisement sur Clemson Spineless (*A.esculentus*), les résultats sont les suivants :

-70 graines hybrides sur les 90 pour chaque fruit pour le croisement *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*. (obtention de l'hybride).

-0 graine hybride sur les 90 pour chaque fruit dans les croisements *A.esculentus* X F1, *A.esculentus* X F2 et *A.esculentus* X F3 ; cela quel que soit le choix des plantes F2 et F3.

Si le pollen germait et produisait des embryons avortés, le nombre total de graines serait très faible pour ces trois derniers croisements. On peut affirmer qu'il n'y a pas fécondation. La germination du pollen est soit nulle, soit très faible et très lente, sinon on aurait au moins quelques graines avortées.

Le pollen F2 et F3, pourtant coloré et bien formé, a peu ou pas de pouvoir fécondant.

### **7.3 Les zymogrammes F1, F2, F3**

Des électrophorèses ont été effectuées sur les générations F1, F2, et F3 pour cinq systèmes enzymatiques (PGI, PGM, IdH, SdH, MdH) (HAMON, 1987). Les zymogrammes F1 présentent les bandes de *A.esculentus* et les bandes de *A.tetraphyllus*.

Les zymogrammes des 140 plantes F2 et d'une centaine de plantes F3 sont tous identiques entre eux et identiques à ceux obtenus en F1. Au niveau des systèmes observés, il y a absence totale de ségrégation en F2 et en F3. (Figure 19).

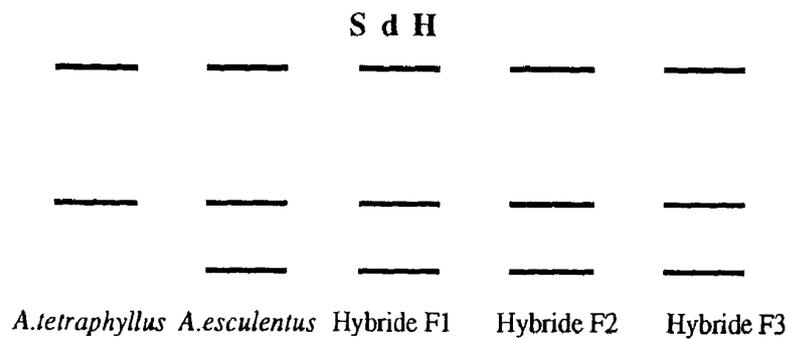
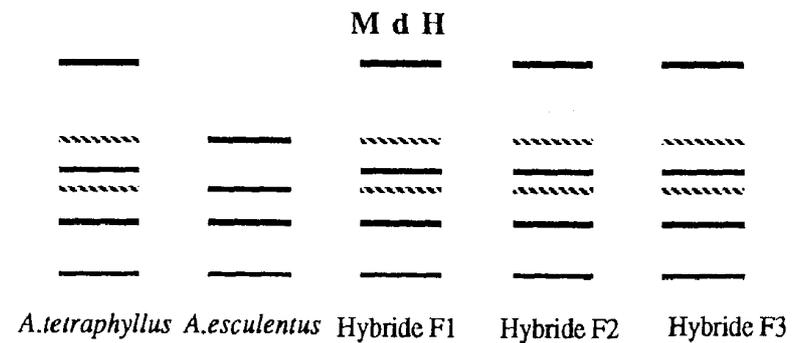
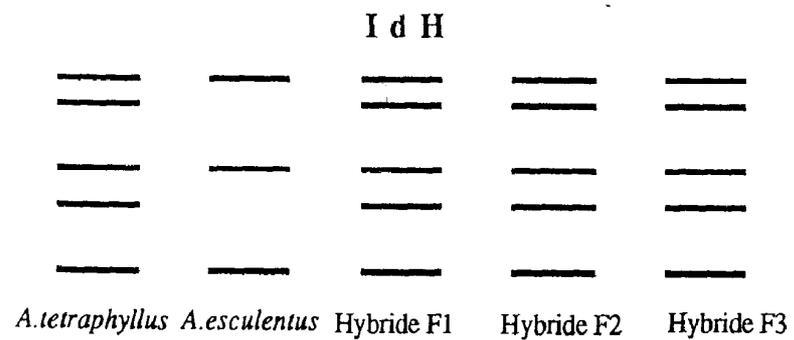
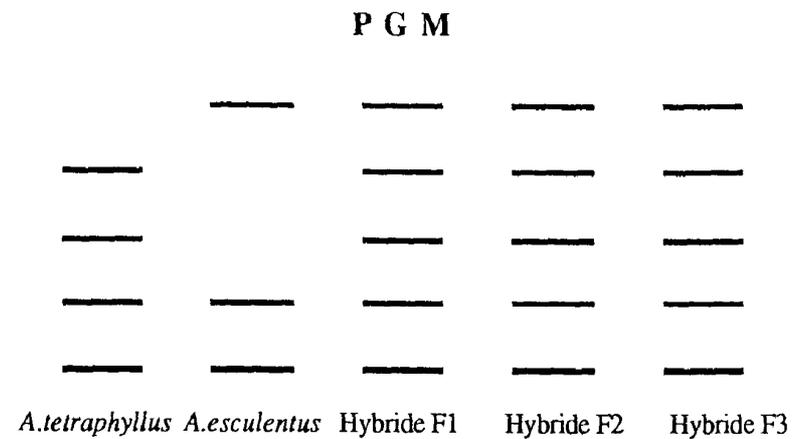
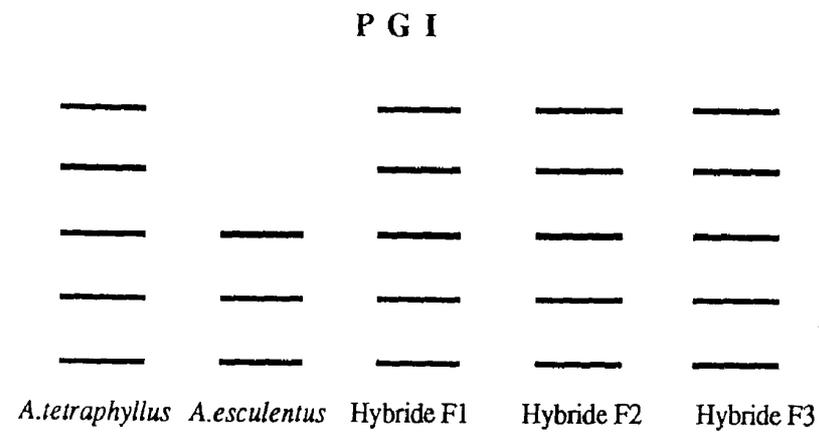


Figure 19 : Zymogrammes discriminants *A.esculentus* et *A.tetraphyllus* pour les deux espèces, l'hybride et sa descendance.

#### 7.4 Etude multivariée de la F2 et de la F3.

Sur les 140 plantes F2, nous avons fait des mesures sur le pollen (le pourcentage de grains vides, de grains pleins, le nombre total de grains par anthère), la production fruitière (nombre de fruits sur la tige et sur les rameaux) et grainière (nombre de graines par plante), le nombre de rameaux.

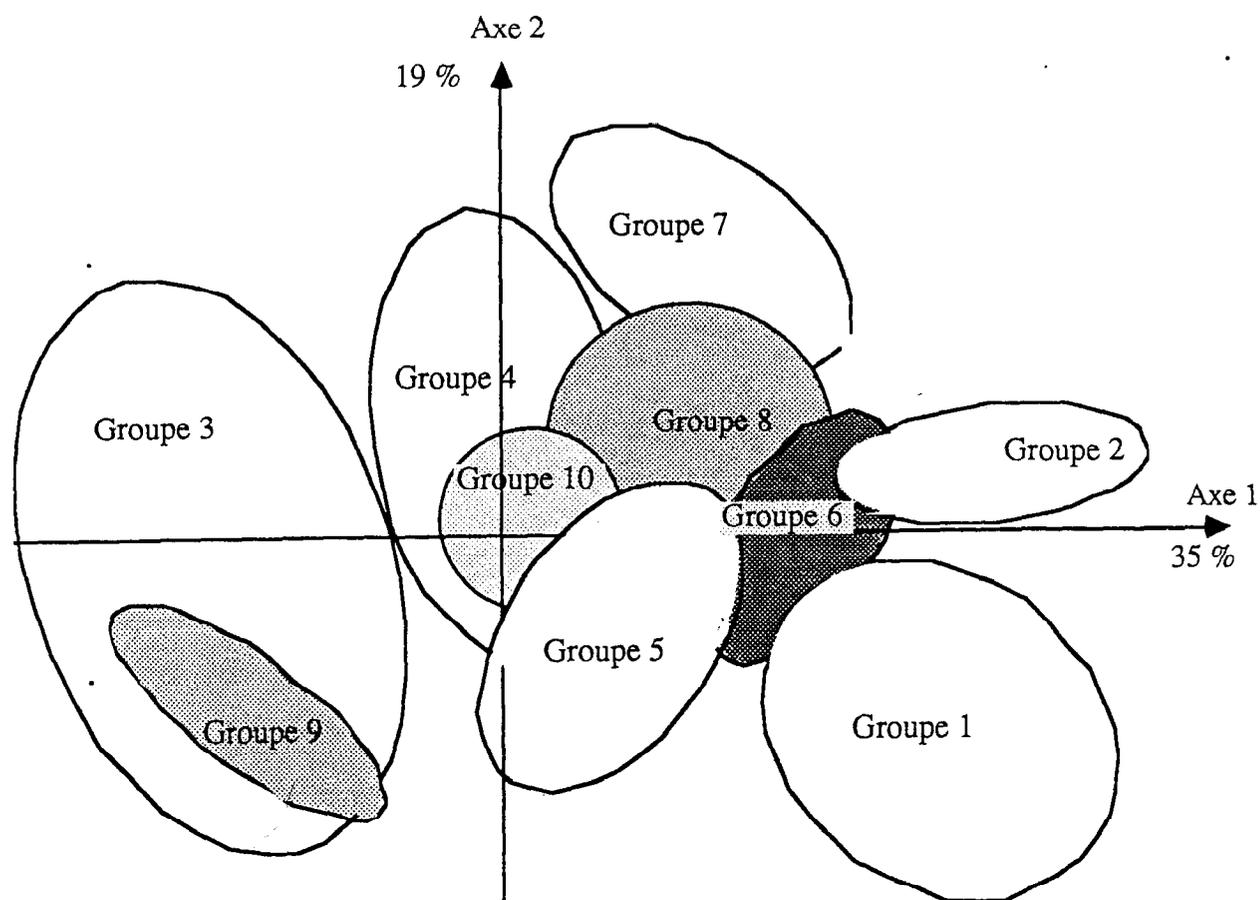
Nous avons effectué une ACP sur ces données, les seules qui sont variables d'une plante à l'autre. Puis, en utilisant l'algorithme des nuées dynamiques de DIDAY, nous avons constitué dix groupes de plantes F2. Dans chacun des groupes, nous avons choisi deux plantes comme parents des familles F3. La projection des groupes sur le plan factoriel de l'ACP, est représentée sur la figure 20.

On ne remarque aucune corrélation entre les variables relatives au pollen et celles relatives à la production grainière. Les trois variables de production sont par contre bien corrélées.

Les deux premiers axes représentent 54% de la variabilité totale ( Figure 20). Le premier axe est un axe de production, le deuxième est un axe de fertilité (grains de pollen fertiles et nombreux opposés aux vides). Le nuage ne présente pas de structure particulière ; on remarquera seulement le grand nombre de plantes présentant des poids de milles graines faibles.

Un groupe contient toutes les plantes n'ayant donné aucune graine. Le second celles dont le poids de mille graines est inférieur à 20 g. Ces deux groupes (60 % des plantes) n'auront aucune descendance. Les familles F3 issues des autres groupes ont été observées dans l'essai présenté ci-dessous. Le taux de germination est différent d'un groupe à l'autre.

Les plantes F3 sont homogènes du point de vue de la fertilité apparente (nombre et coloration des grains de pollen). Leur étude ne peut se faire sur les mêmes critères que la F2. Nous avons mesuré le nombre de fruits et de graines, la hauteur, le nombre de noeuds (cf ci-dessous). Les groupes définis en F2 ne sont pas pertinents pour segmenter l'ensemble des plantes F3. Quoiqu'il en soit, les écarts phénotypiques sont



Moyenne des différentes variables et corrélation avec les axes

	Nbr. de tige et rameaux	Nbr. de fruits tige	Nbr. de fruits rameaux	Poids de Graines	mille grains	Pollen		
						% vides	% coloré	Nbr. total
moyenne	1,9	6,33	6,27	65,31	21,91	0,28	0,47	183,9
Ecart-type	1,5	7,56	4,76	82,902	25,66	0,18	0,26	70,79
Fac 1 Correl.	-0,46	-0,88	-0,81	-0,93	-0,54	-0,12	-0,02	0,1
Fac 2 Correl.	-0,45	-0,1	0,04	-0,07	0,56	0,82	-0,72	-0,67

Figure 20 : Représentation sur un plan factoriel des descendants F2 de l'hybride *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*

trop faibles pour mesurer par famille d'éventuels écarts génotypiques. Seule l'apparition de quelques plantes très productives (plus de 500 graines) montre l'importance de la sélection involontaire mais forcée effectuée.

### 7.5 Modèle quantitatif sur les descendance

L'hétérosis très important en F1, l'aspect très déprimé des plantes F2 et leur stabilisation en F3 (Figure 20), amènent à vérifier si un modèle additif-dominance n'explique pas les valeurs obtenues.

Les deux parents *A.tetraphyllus* ( ORS 278 ) et *A.esculentus* ( Clemson.Spineless.), la F1, la F2 et 12 familles F3 ont été suivis dans un essai à dispositif complètement randomisé. Chaque poquet est occupé par deux plantes d'un même traitement, les espacements sont de 50 cm et l'interligne de 1 m. Chaque traitement (parents, F1, F2, chaque famille F3) est répété 40 fois.

Nous avons retenu quatre variables (Jour de 1° floraison, Hauteur, Nombre de noeuds, Nombre de fruits) *a priori* indépendantes des problèmes de fertilité<sup>1</sup>.

Nous testons la linéarité des valeurs moyennes obtenues (MATHERS et JINKS, 1982) en écrivant :

$$[P1] = m + a$$

$$[P2] = m - a \quad m: \text{valeur du parent moyen}$$

$$[F1] = m + d \quad a: \text{effet additif}$$

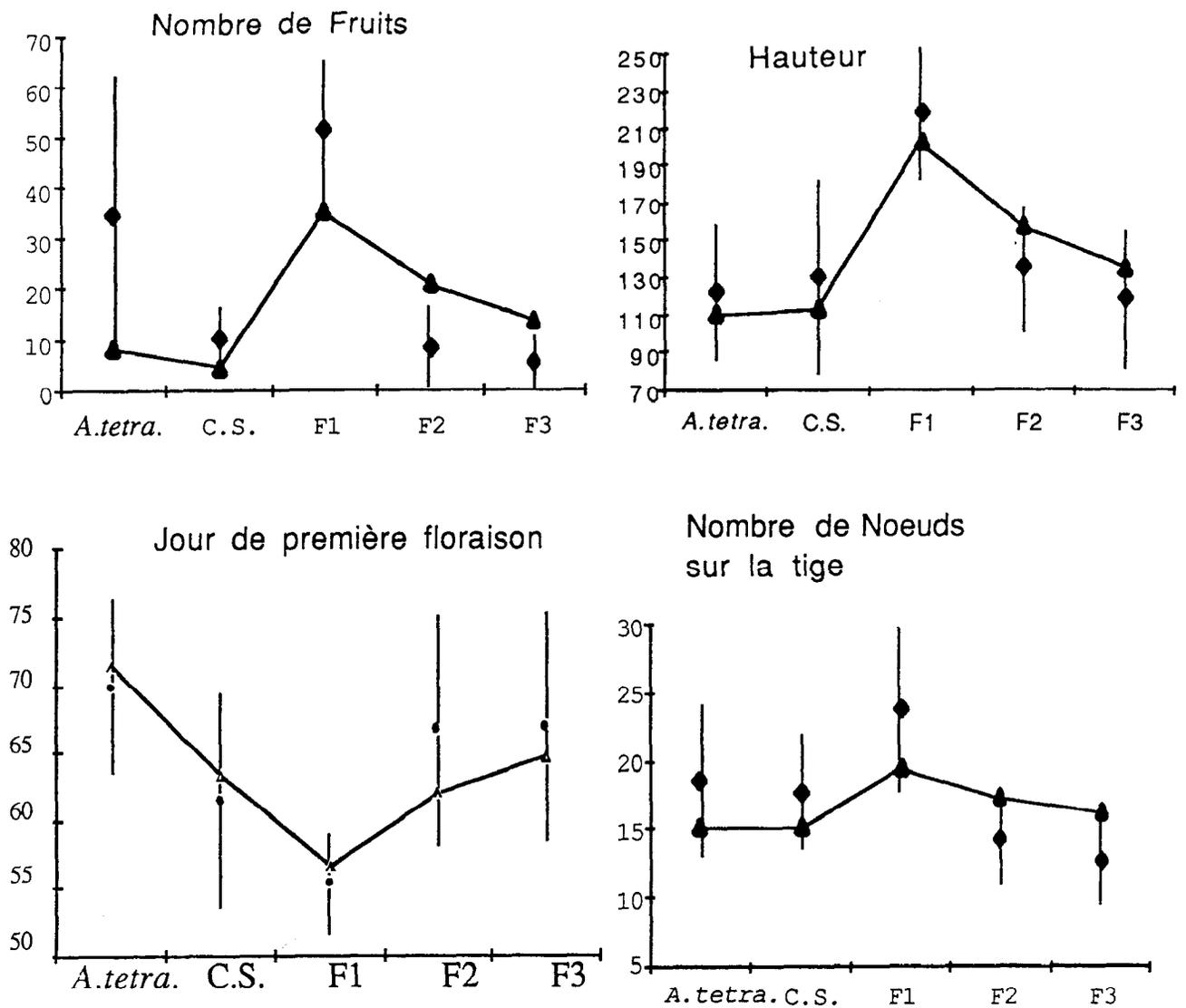
$$[F2] = m + 1/2 d \quad d: \text{effet de dominance}$$

$$[F3] = m + 1/4 d$$

On peut comparer des valeurs estimées qui tiennent compte des variances de chaque traitement aux valeurs mesurées, et tester la concordance du modèle par un  $\chi^2$  (Figure 21).

---

<sup>1</sup> Il y a absence de corrélation en F2 entre le nombre de graines et le nombre de fruits. Leur indépendance peut donc être retenue.



	A.tetra.	C.S.	F1	F2	F3
<b>Valeur mesurée</b>					
J1FL	69,9	61,4	55,4	66,6	66,9
s.e.	6,4	7,9	3,6	8,4	8,3
HAUT	122,3	130,4	217,9	135,2	118,8
s.e.	35,7	51,5	35,2	33,7	36,6
NOEUDS	18,6	17,7	23,8	14,3	12,7
s.e.	5,5	4,2	6,0	3,4	3,2
FRUITS	34,9	10,6	51,4	8,7	5,7
s.e.	27,3	6,0	14,0	7,7	5,1
<b>valeur estimé</b>					
J1FL	71,4	63,3	56,6	62,0	64,7
HAUT	110,7	113,6	202,4	157,3	134,7
NOEUDS	15,1	15,1	19,5	17,3	16,2
FRUITS	5:571.05.	4,8	35,0	20,8	13,6
<b>contribution au X2</b>					
J1FL	0,37	0,45	0,43	2,56	0,61
HAUT	3,76	5,51	6,83	14,52	6,95
NOEUDS	2,20	1,64	3,05	2,64	3,87
FRUITS	25,89	5,64	19,22	18,91	12,42

Conformité au modèle additif/dominance du croisement  
*A.esculentus* X *A.tetraphyllus*

X2 à 2 ddl Prob.	
J1FL	4,43 0,11
HAUT	37,57 0
NOEUDS	13,40 0,001
FRUITS	82,08 0

Figure 21 : Valeurs mesurées et estimations du nombre de noeuds, de fruit, de la hauteur et du jour de 1<sup>o</sup> floraison pour ORS 278, Clemson Spineless, l'hybride et sa descendance.

On rejette le modèle additif-dominance pour chaque variable sauf J1FL dont le niveau de signification est limite (89%). Pour la hauteur, la valeur en F2 et en F3 est trop faible par rapport à l'hétérosis en F1. Pour le nombre de noeuds et de fruits, la valeur en F2 est à l'opposé de la valeur F1.

Le modèle ne convient pas, les valeurs observées ne peuvent résulter de la consanguinité. Cela confirme que la descendance F2 n'est pas produite par ségrégation.

## 7.6 Discussion

JAMBAHALE et NERKAR (1981) ont déjà observé un tel "hybride" F1 (une seule plante), stabilisé en F2. Leur hypothèse de création spontanée par fusion des génomes lors de l'hybridation puis d'un doublement chromosomique (amphidiploïdisation) n'a pas été confirmée, malgré les essais de recréation artificielle par doublement à la colchicine d'hybrides *A.esculentus* X *A.tetraphyllus* ( JAMBAHALE et NERKAR 1982).

Les plantes F1, hybrides entre *A.esculentus* et *A.tetraphyllus* sont des hybrides interspécifiques comme on peut aussi en obtenir entre *A.caillei* et *A.tetraphyllus*<sup>1</sup>.

C'est l'origine des graines F2 qui est inconnue. Plusieurs hypothèses sont envisageables.

Une origine asexuée explique bien l'identité des zymogrammes F1, F2 et F3 et l'homogénéité des générations. L'aspect déprimé des F2 et des F3 pourrait être alors lié à l'absence d'un albumen bien formé puisqu'il n'y a pas fécondation. L'augmentation de la colorabilité du pollen de la F1 à la F3 et les variations du nombre de graines en F2 et en F3 sont plus difficilement interprétables.

Une autre hypothèse est possible en tenant compte des hauts niveaux de ploïdie (2n voisin de 130 chromosomes ) des espèces *A.esculentus* et *A.tetraphyllus*. Elle fait appel une régulation particulière de la méiose chez l'hybride interspécifique.

On peut considérer que *A.esculentus*, bien qu'ayant un comportement diploïde en croisement intraspécifique, est issu d'une duplication et a conservé de bonnes homologies entre paires de chromosomes homologues (STEBBINS, 1971). On peut noter son génome

---

<sup>1</sup> Dans le croisement *A.caillei* X *A.tetraphyllus* on obtient des plantes F1 très analogues. Malgré des problèmes de stérilité et de germination, quelques plantes F2 se développent. Elles sont stériles et très mal formées mais très différentes les unes des autres.

(2A+2A'), (4n). De même pour *A.tetraphyllus* (2B+2B'), (4n). La F1 est alors (A+A'+B+B'), (4n).

La première division de la méiose de la F1 interspécifique, sépare alors chacune des paires homéologues du génome *A.esculentus* et du génome *A.tetraphyllus*. Les gamètes sont alors de type (A+B). La probabilité d'obtenir une telle division est faible, ce qui explique le petit nombre de graines fertiles issues de la F1. On obtient alors en F2 des plantes de type 2(A+B), la probabilité d'avoir le même équilibre qu'en F1 est infime. Toutes les plantes F2 sont donc aussi semblables entre elles que les génomes *A.esculentus* et *A.tetraphyllus* sont proches d'anciennes duplications. L'identité entre les zymogrammes F1, F2 et F3 est donc possible. On comprend alors assez bien l'hétérogénéité du pollen F1 (réussite de la 1<sup>re</sup> méiose difficile), l'homogénéité et la colorabilité du pollen F2, F3. La dépression en F2 et F3 s'explique par le déséquilibre de la formule du génome. La sélection drastique à chaque génération induit les légères différences (nombre de graines, coloration) enregistrées en F2 et surtout en F3.

Le choix de l'une ou l'autre des hypothèses (asexualité ou régulation particulière de la méiose) n'est pas possible à ce stade. La détermination du niveau de ploïdie des F1, F2, F3 ou mieux de leur caryotype devient indispensable. Le grand nombre de petits chromosomes rend les méthodes classiques délicates. Les nouvelles techniques, analyse et reconnaissance automatique d'images en particulier chromosomique, devraient résoudre ces difficultés.

## **8. PROPOSITIONS DE QUELQUES VOIES D'AMELIORATION**

Nous proposons dans cette partie, quelques voies d'amélioration génétique du gombo utilisant les résultats obtenus sur la diversité, sur l'hérédité de caractères quantitatifs. Ces résultats sont très partiels et il nous manque des données relatives aux résistances aux maladies et à la qualité du fruit (richesse en éléments, qualité gustative). Néanmoins, nous regardons à partir des méthodes utilisées sur d'autres plantes quelles stratégies d'amélioration doivent être envisagées.

### **8.1 Contraintes et objectifs d'amélioration.**

Cette première partie vise à éclaircir les objectifs à atteindre dans un plan d'amélioration du gombo. Les objectifs que l'on peut raisonnablement se fixer dépendent étroitement des contraintes quelles soient d'ordre génétique (liée au matériel végétal), d'ordre pratique (liée au coût de réalisation) ou d'ordre économique (liée à la diffusion des produits).

Les produits d'un plan d'amélioration peuvent s'exprimer en terme de "variétés" pour un type de production dans un milieu donné<sup>1</sup>. Il s'agit alors de choisir quelles "variétés", pour quel type de production et pour quel milieu.

#### **8.1.1 Le choix du type de matériel à diffuser**

Notre étude de génétique quantitative (Cf chapitre 6) montre que la vigueur hybride est très faible sur la moyenne des croisements étudiés et n'affecte pour la production que un croisement (+ 16%). Le gain obtenu avec des hybrides F1 est faible et ne compense certainement pas leur coût de production. On se placera donc dans un schéma de sélection de plantes autogames: partant des lignées plus ou moins pures actuelles (cultivars traditionnels ou variétés améliorées), on veut diffuser après sélection et recombinaison des lignées. (WRICKE, 1986).

---

<sup>1</sup> Nous entendons par milieu les conditions de cultures dans leur environnement pédoclimatique

En Afrique de l'Ouest, la réglementation n'impose pas des semences lignées pures, on peut donc envisager la diffusion de lignées plus ou moins fixées, de variétés composites...

### 8.1.2 Les conditions de culture traditionnelle

Dans le système de culture traditionnel, le milieu cultivé est peu transformé : pas de fertilisation, pas de protection phytosanitaire et un travail du sol très hétérogène. De plus, le gombo est très généralement associé à une autre culture. Il doit s'adapter à la culture principale maïs, igname, riz, sorgho... Un nouveau cultivar, pour être largement diffusé, devra s'adapter à divers niveaux de fertilisation, de rayonnement intercepté. Les conditions de culture sont extrêmement variables au sein même de la parcelle.

Ces conditions sont difficilement reproductibles en station. Il y a une grande différence entre la station du sélectionneur et les futurs lieux de culture de ses variétés.

Mais surtout, il y a une large part de variabilité non contrôlée due à l'hétérogénéité du milieu. Cette variabilité environnementale va masquer les différences génétiques. Des essais génétiques en milieu non contrôlé risquent de ne fournir aucun résultat.

C'est la différence de variabilité entre les deux conditions qui est la plus préoccupante. Deux alternatives se posent alors:

-le milieu contrôlé est utilisé pour produire des génotypes optimaux qui sont ensuite testés en conditions réelles. L'héritabilité du caractère à sélectionner pour le champ, dépend alors de la corrélation entre celui-ci et le caractère mesuré en station.

- le milieu non contrôlé est utilisé dans le plan de sélection lui-même pour produire des variétés adaptées. L'héritabilité du caractère à sélectionner pour le champ dépend alors de sa variance environnementale.

Ce problème se rencontre dans tout programme d'amélioration, il est particulièrement important ici du fait des différences de techniques entre la station et le champ.

### 8.1.3 Les milieux de culture

Le gombo *A. esculentus* est cultivé dans toute la zone intertropicale, qui couvre des milieux extrêmement divers. En Afrique de l'Ouest, la pluviométrie varie en moyenne annuelle de 500 mm à plus de 2.000 mm. Les sols vont des "types forestiers" aux "types sableux" sans parler des sols de bas-fonds... Ce problème très général est dans notre cas incontournable. Le milieu cultivé, le champ, est ici très dépendant des conditions "naturelles". Les cultivars traditionnels sont en général bien adaptés à ces conditions.

L'extrême diversité des milieux rend illusoire la recherche d'une variété partout supérieure. Une telle variété ne serait que meilleure en moyenne sur l'ensemble des terroirs et rien ne permet d'affirmer qu'elle serait meilleure que les cultivars traditionnels. A l'inverse, la division à l'extrême en zones homogènes conduit à une typologie des environnements pédoclimatiques et donc de cultivars adaptés qui n'est pas différente de celle élaborée par les cultivateurs traditionnels<sup>1</sup>. La variabilité d'un schéma de sélection basée sur cette typologie serait trop importante pour pouvoir espérer un progrès génétique.

Le choix d'un bon niveau de regroupement en zones homogènes dépasse largement ce cadre, et ferait appel à des méthodes plus générales issues par exemple d'expérimentations multilocales. A partir de nos observations et de l'étude de la diversité, nous pouvons néanmoins tirer quelques règles.

Lorsque les conditions hydriques le permettent (en zone de forêt ou en irrigation), l'espèce *A. caillei* assure des productions par plante supérieures à *A. esculentus*, mais étalées sur un cycle plus long.

En zone de savane, le calage du cycle est le plus important, d'autant plus que le gombo est associé avec des céréales (mil, sorgho, maïs).

En zone sahélienne ou en période sèche, il est nécessaire de posséder des cultivars précoces et résistants à la sécheresse (cultivars sahéliens ou de "butte d'igname").

En zone péri-urbaine, le maraîchage intensif crée des conditions qui lui sont propres. Les intrants (engrais, phytosanitaires et irrigation) rendent la culture moins dépendante du milieu, mais plus dépendante de leurs coûts.

---

<sup>1</sup> Dans l'environnement socioéconomique traditionnel, le gombo est cultivé chez presque toutes les ethnies par les femmes. Celles-ci ont une connaissance des différentes zones de leur terroir. Les noms vernaculaires des cultivars d'un lieu le traduisent assez bien.

#### 8.1.4 Objectifs de sélection

A partir de ces observations, nous fixerons pour *A. esculentus*, trois objectifs :

-une variété très précoce pour le début de la saison des pluies et les zones les plus sahéliennes. Cet idéotype a un bon rendement dans les 60 premiers jours et est résistant à la sécheresse. Cet idéotype est sélectionné en station : la précocité de floraison ne dépend pas des conditions de culture et les conditions de début de saison des pluies peuvent être simulées en saison sèche en espaçant des arrosages (10 à 20 mm) tous les huit à quinze jours.

-une variété maraîchère pour les marchés urbains. L'idéotype est une plante de petite taille, fleurissant avant 60 jours, dont la production est concentrée sur 1 mois. La production doit être relativement précoce pour minimiser l'occupation du sol. Elle est concentrée pour diminuer le temps consacré à la récolte et faciliter la commercialisation. Cet idéotype a une bonne réponse aux apports d'engrais, pour valoriser les investissements dans la culture. La production à l'hectare doit être maximale, pour valoriser la surface cultivée (son coût et le travail effectué).

-une variété s'intégrant aux cultures céréalières (mil, sorgho, maïs). Cet idéotype a une taille relativement élevée (compétition pour la lumière). Son cycle est le plus long possible pour valoriser le travail sur la culture et correspond à la pluviométrie du lieu. La résistance aux maladies est très importante.

## 8.2 Stratégie de sélection

### 8.2.1 Le matériel existant

Dans les trois situations définies, il existe des variétés qui sont actuellement cultivées. Ces cultivars ont, pour la plupart, des performances raisonnables ; certains d'entre eux sont suffisamment bons pour envisager leur diffusion directe.

Actuellement en Côte d'Ivoire, il n'est diffusé qu'une variété, *Clemson Spineless*. Celle-ci a été sélectionnée aux Etats Unis et est particulièrement sensible aux maladies présentes en Côte d'Ivoire (viroses et mycoses). Pour la production évaluée en station, elle est bien inférieure aux cultivars *A.caillei* présents en zone de forêt et atteint juste le niveau des meilleurs cultivars traditionnels de notre collection. Pour le maintien de la diversité génétique, il nous semble dangereux de diffuser une unique variété très moyenne, alors qu'il existe une large diversité de cultivars présentant ses performances.

A partir de notre connaissance de la collection, nous avons remarqué :

ORS 772 et ORS 803 comme variétés précoces.

ORS 2137 et ORS 776 comme variétés "céréalières".

ORS 1506 comme variété maraîchère.

Et ORS 520, ORS 1256 pour des cycles plus longs (*A.caillei*).

Ces choix peuvent être affinés, et dans tous les cas ces cultivars devront être testés en plusieurs lieux et sur plusieurs cycles.

### 8.2.2 Choix des méthodes de sélection

L'existence de cultivars performants et adaptés aux objectifs nous situe dans une perspective d'amélioration à moyen et long terme. Un schéma de sélection récurrente permet de séparer la création de variétés, de l'amélioration de populations préservant la variabilité (GALLAIS, 1977a, 1981). De nouvelles variétés seront sélectionnées à partir de la population améliorée.

A partir d'un matériel de base, constitué de cultivars que l'on intercroise, on crée par intercroisements successifs une population source P0, puis des populations

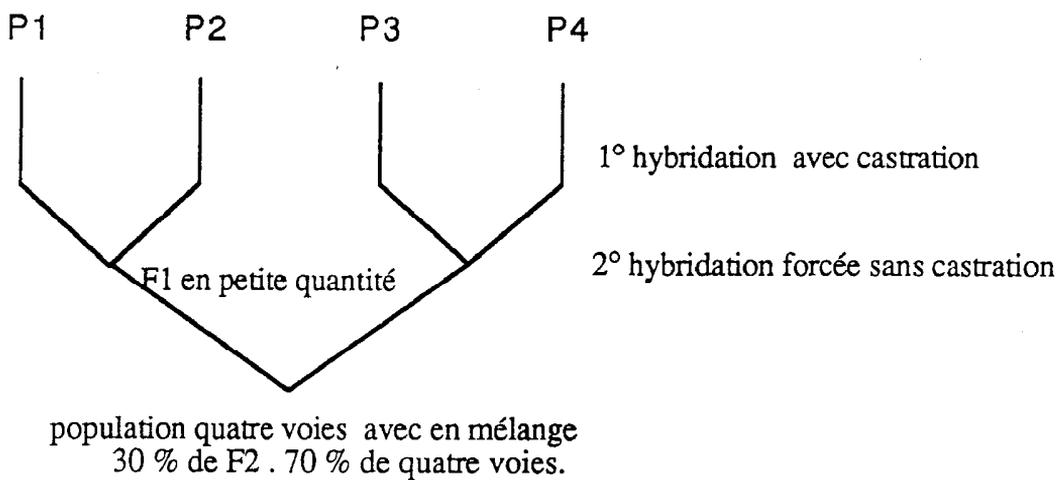
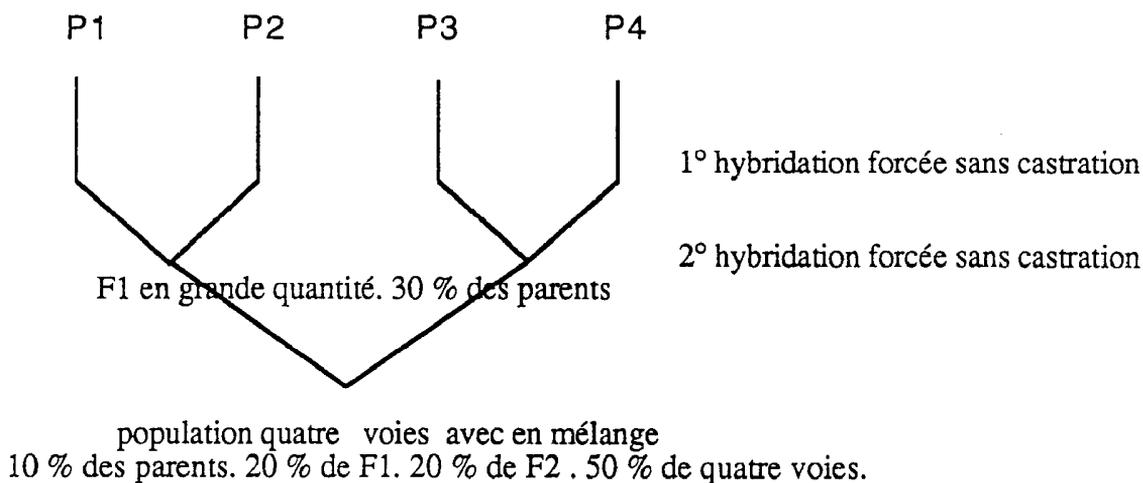
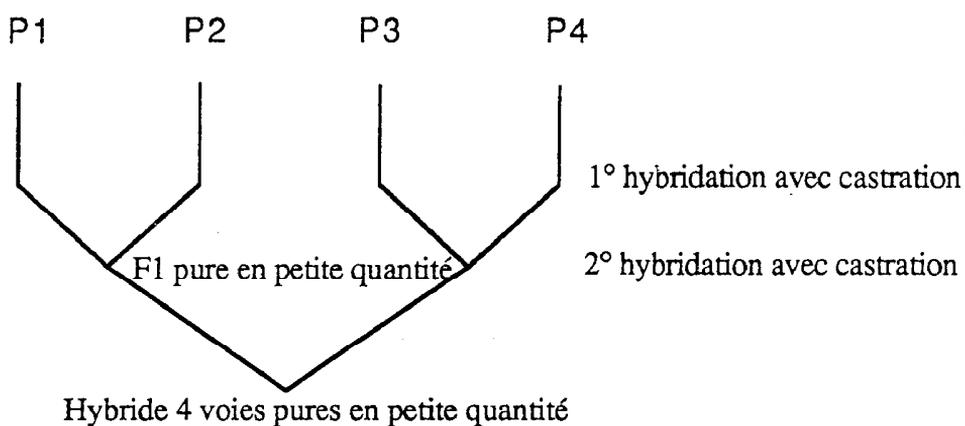


Figure 22 : croisements quatre voies selon différentes méthodes de fécondations

améliorées  $P_n$ ,  $P_{n+1}$ . Le passage d'une population  $P_n$  à une population  $P_{n+1}$  se fait par sélection et intercroisement d'unités (plantes, familles,...) de la population  $P_n$ . Un test est utilisé pour choisir ces unités. La constitution de la population source, le test (opérateur de tri) et les modalités de l'intercroisement (opérateur de reproduction) sont à définir. Chaque population est utilisée pour créer des variétés, on doit donc définir aussi à partir de quelles unités et de quelles manières seront créées les variétés.

Si la sélection récurrente permet les plus importants progrès génétiques à long terme, à moyen terme une méthode classique (sélection généalogique par exemple) qui n'effectue qu'un intercroisement et dont l'intensité de sélection est plus forte, permettrait d'obtenir plus rapidement des variétés améliorées. En effet, le grand nombre d'intercroisements risque de diminuer dans un premier temps, la valeur de la population (PEDERSON, 1974 *in* KERVELLA, 1987). Il est possible alors d'utiliser la première ou la seconde étape d'intercroisements, aboutissant à la population  $P_0$ , pour démarrer une sélection généalogique.

Nous avons trois objectifs différents qui feront donc appel à des critères de sélection distincts. Néanmoins, plusieurs éléments de la méthode sont communs.

### 8.2.3 L'intercroisement.

Le succès de l'hybridation contrôlée est souvent un facteur limitant le brassage de génotypes différents, particulièrement chez les plantes autogames dont la structure florale gêne les manipulations. Chez le gombo, on peut faire des hybridations assez facilement. Deux méthodes sont en concurrence : en castrant les fleurs, et en pollinisation forcée.

Avec la première méthode, on obtient par fleur castrée 100% d'hybrides avec un taux de réussite moyen de 25% (Cf Chapitre. 4). Soit pour 100 graines, 8 castrations ou encore environ 45 minutes de travail. Avec la seconde, par fleur fécondée on obtient en moyenne 60% d'hybrides avec un taux de réussite de 100%. Soit pour 100 graines (les graines sont mélangées avec des autofécondations), 2 fécondations ou 5 minutes de travail. Le tri des hybrides ne peut se faire qu'a posteriori.

La première méthode permet la réalisation de quelques hybrides bien définis, la seconde est plus adaptée à des croisements interpopulations si l'on ne craint pas la présence résiduelle d'autofécondation.

On peut illustrer les deux méthodes par l'exemple d'un brassage de quatre lignées.(Figure 22)

Les différents paramètres<sup>1</sup> dont dépendent les résultats des deux méthodes sont génétiquement variables et donc sujets à évolution, voulue ou non, dans le déroulement d'un plan de sélection que les connaissances actuelles ne permettent pas de prévoir. Les surveiller est donc indispensable pour éviter de se retrouver avec des génotypes du type de Clemson Spineless pratiquement inutilisables en hybridation avec castration (taux de réussite du croisement inférieur à 10%).

Pour obtenir une population source présentant suffisamment de variabilité, il est nécessaire d'utiliser au départ un grand nombre de parents. Nous nous fixerons 16 parents choisis selon l'objectif de sélection. Ces parents sont croisés selon un plan circulaire : on croise chaque unité avec deux unités non apparentées, les unités sont successivement les parents de départ, les hybrides simples obtenus, puis les hybrides doubles,... Cela permet d'équilibrer la contribution de chaque parent et de conserver l'ensemble des cytoplasmes (GALLAIS, 1977).

Le nombre de croisements à effectuer est relativement important, c'est pourquoi seule l'obtention des hybrides simples se fait avec castration, les croisements suivants se font en fécondation forcée.

Les "hybrides doubles" sont produits en grande quantité, pour pouvoir démarrer une sélection généalogique.

L'intercroisement dans le cycle de la sélection récurrente dépend des unités sélectionnées. Le type d'unité sera différent selon notre objectif, nous précisons les modalités de l'intercroisement pour chacun des schémas de sélection.

---

<sup>1</sup> Cf chapitre 4. L'aptitude à la castration détermine le taux de réussite lors d'hybridation avec castration ( de moins de 10% pour Clemson Spineless à 90% pour ORS 1506). La vitesse d'autopollinisation conditionne le taux d'hybride obtenu en fécondation forcée ( taux 50% à 7 heures pour ORS 1467, à 12 heures pour Clemson Spineless).

#### 8.2.4 Sélection pour la précocité

L'objectif est de créer des variétés les plus précoces possibles, ayant un bon rendement dans les 60 premiers jours, résistantes à la sécheresse. (Figure 23)

##### - La création de la population initiale

Deux types de cultivars issus de la zone sahélienne sont parmi les plus précoces observés : le premier est petit à port rampant, très ramifié, ses fruits ailés ont cinq arêtes; le second est à port dressé, sans rameau, et ses fruits sont allongés. ORS 772 et ORS 803 en sont de bons représentants.

Dans le croisement ORS 772\*ORS 803 apparaît un hétérosis vers une plus grande précocité de floraison (Cf chapitre 6). Une bonne complémentarité existe certainement entre les deux types. Plusieurs représentants de chacun des types peuvent être retenus.

Dans le choix des cultivars de départ, il est nécessaire d'introduire également des variétés possédant de bons rendements mais néanmoins relativement précoces. (ORS 1506 par exemple).

16 cultivars sont choisis et croisés selon un plan circulaire. Le croisement ORS 772\*ORS 803 peut servir de départ à une sélection généalogique.

##### - Les modalités de la sélection

Le caractère principal à sélectionner est la précocité de floraison (J1FL). Il est très additif (Cf chapitre 6). On peut pratiquer une sélection massale sur les plantes issues de l'intercroisement (en  $S_0$ ).

En revanche, le rendement est faiblement héritable. Celui-ci n'est pas essentiel, mais on doit le conserver à un niveau suffisant et si possible l'améliorer. Nous n'avons mis en évidence de corrélation ni négative, ni positive entre les deux caractères. Néanmoins, la précocité de floraison est corrélée négativement avec le développement de la tige. Il semble nécessaire de sélectionner aussi pour la production à 60 jours.

Pour éviter une perte de variabilité et permettre une sélection sur le rendement, l'intensité de sélection sur J1FL devra être faible. Nous retiendrons une intensité de 30%

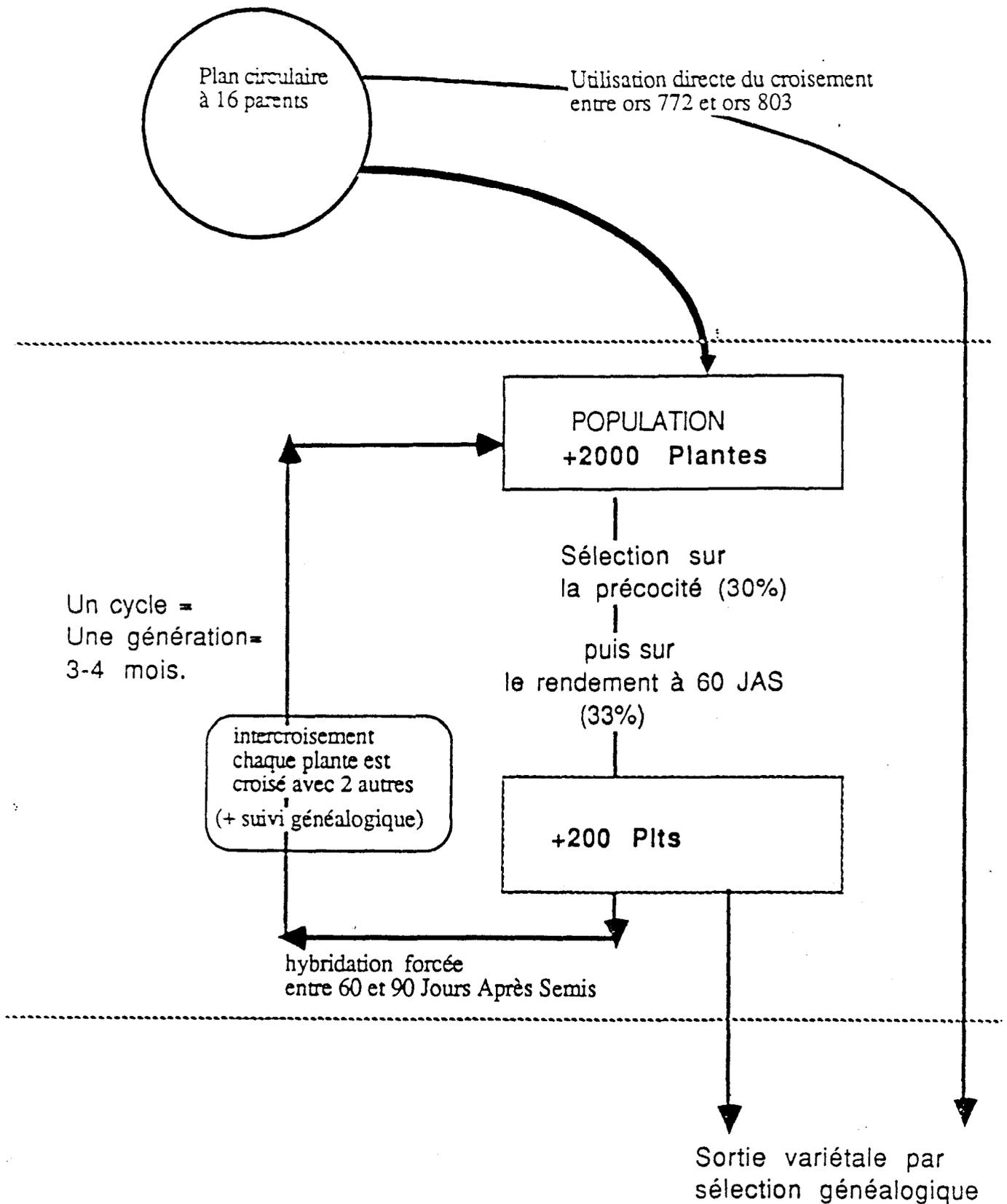


Figure 23 : Schéma d'amélioration pour un idéotype précoce à partir des deux types collectés.

(AVEY *et al* 1982 *in* KERVELLA, 1987). Pour la production à 60 jours, nous fixerons une intensité de 33% pour retenir 10% des plantes initiales.

Le nombre de plantes retenues doit être suffisant pour conserver la variabilité, soit de l'ordre de 200. La population à évaluer comprendra donc plus de 2000 plantes. Le jour de première floraison peut être mesuré sur un tel effectif sans problème. La limite matérielle apparaît pour la mesure de la production sur les 30% restants.

D'autres variables peuvent être introduites après quelques cycles : le nombre de rameaux, variable liée au rendement et à la plasticité de la plante ; des variables liées à la qualité du fruit<sup>1</sup>.

#### - les modalités d'intercroisement

Avec la sélection massale en  $S_0$ , nous pouvons utiliser la particularité d'une floraison en cyme indéfinie<sup>2</sup> pour effectuer sur la même génération la sélection et la recombinaison. Après la mesure du rendement à 60 Jour Après Semis (JAS) et on peut intercroiser les plantes entre 60 JAS et 90 JAS. Il faut, dans ce cas, hybrider en fécondation forcée. La génération suivante est alors un mélange d'autofécondations et d'hybrides. Cela permet le doublement du nombre de cycles par unité de temps (4 cycles théoriques, 2 à 3 en pratique par an).

Le temps pour effectuer les hybridations est limité, chaque plante retenue sera croisée avec deux autres prises au hasard. On suit la généalogie pour éviter de croiser des plantes apparentées.

A terme, il est probablement nécessaire d'introduire une génération issue d'autofécondation pour retenir les plantes sur la valeur de la famille d'autofécondation. Cela permettrait une meilleure évaluation de la valeur en lignée. (Cf infra).

La sortie variétale se fait simplement par autofécondation, puis sélection généalogique des plantes retenues.

---

<sup>1</sup> Nous n'avons malheureusement pas de données relatives aux qualités du fruit. Il serait indispensable de connaître les variations du taux de protéines, des quantités de vitamines, des qualités culinaires, et en outre les relations entre ces éléments et le rendement.

<sup>2</sup> Le bourgeon apical a une croissance continue sans interruption, il produit un nombre indéfini de feuilles et de bourgeons latéraux florifères

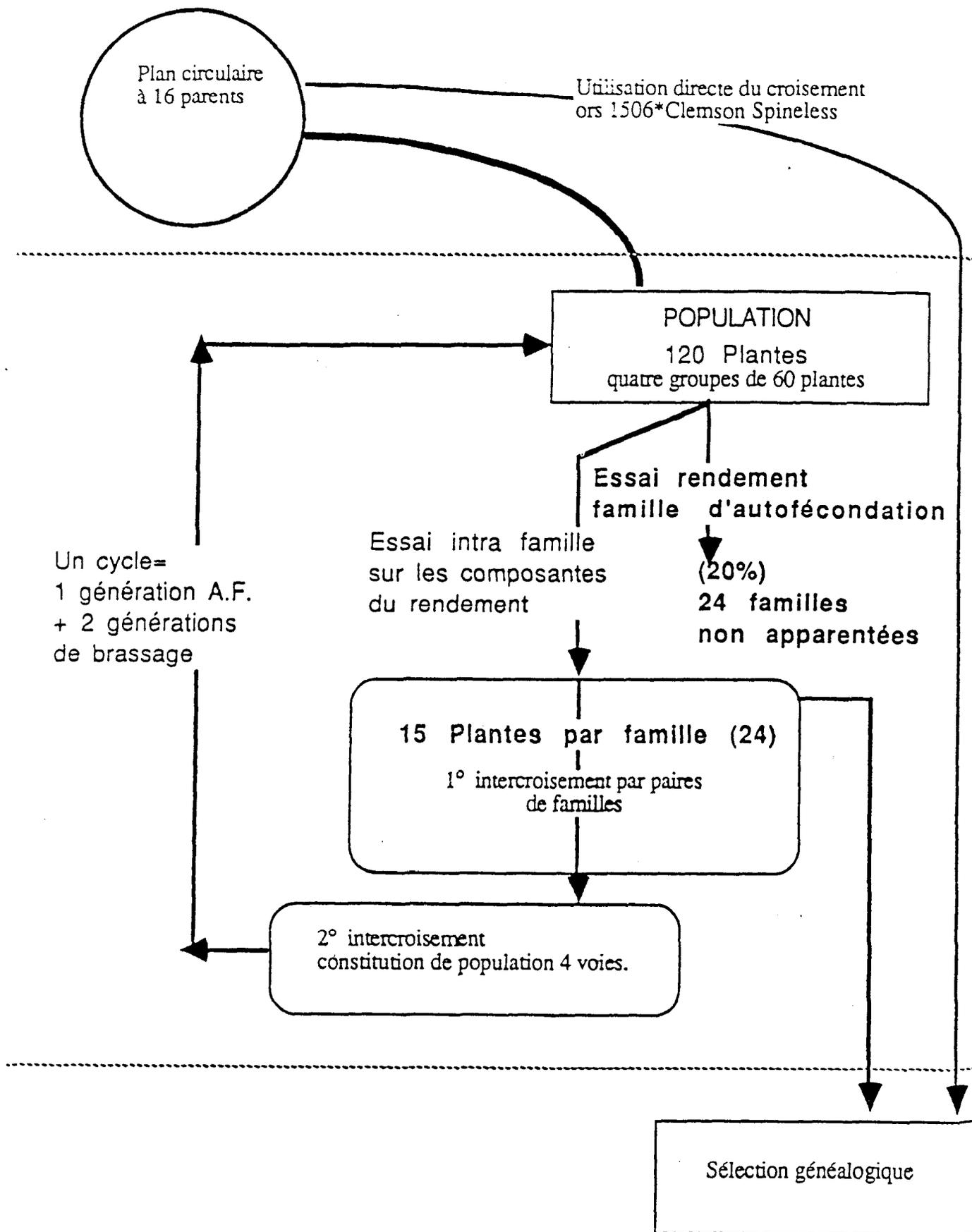


Figure 24 : Schéma d'amélioration pour un idéotype maraîcher.

### 8.2.5 Sélection pour une variété maraîchère

L'idéotype est une plante de petite taille fleurissant avant 60 JAS, concentrant sa production sur un mois, répondant aux intrants, et dont la production à l'hectare est maximale. (Figure 24).

#### - La création de la population initiale

Les variétés sources devront être choisies parmi les cultivars africains mais aussi dans les variétés américaines et indiennes. La complémentarité entre origines et entre types devra être recherchée (par exemple ORS 1506, ORS 2137, Clemson Spineless).

Il peut être intéressant d'ajouter le cultivar ORS 958 qui présente une bonne tolérance à la virose Leaf Curl. Cependant, ce cultivar tardif est sensible à la photopériode (floraison en jours courts, SIEMONSMA 1982). Une étape de sélection devrait alors se faire en jours longs.

Les 16 cultivars choisis sont croisés selon un plan circulaire. Le croisement ORS 1506\*Clemson Spineless peut servir de base à une sélection généalogique.

#### - Les modalités de la sélection

Le caractère principal à sélectionner est la production par hectare. Ce caractère est peu héritable. Nous choisissons de sélectionner le rendement sur la valeur des familles d'autofécondation pour les raisons suivantes :

- La sélection massale est peu efficace sur un caractère peu héritable.

- La valeur en autofécondation est un indicateur de la valeur en lignée (FOUILLOUX, 1981).

- Le nombre élevé de graines (1000 à 1500) issues des plantes autofécondées permet d'effectuer des répétitions.

- En effectuant la mesure de la valeur d'une famille sur une même microparcelle, on se place dans les conditions de la culture.

Pour éviter d'augmenter la consanguinité, on utilise la descendance des plantes sélectionnées pour l'intercroisement. Le nombre de graines permet de sélectionner dans les familles  $S_1$  les plantes à croiser. On sélectionne sur des caractères héréditaires et mesurables au début du cycle de la plante. On s'intéresse en particulier à la précocité de floraison et aux composantes du rendement (nombre de rameaux, constante de vitesse de croissance de la tige,...). La qualité du fruit devra intervenir comme critère de sélection inter- ou intra-famille, selon l'hérédité et les corrélations avec le rendement.

Pour conserver la variabilité, on doit retenir au minimum une vingtaine de plantes. Le nombre de familles  $S_1$  que l'on peut évaluer est limité. En se fixant une intensité de sélection de 20%, on aboutit à un choix de 24 familles parmi 120, effectifs proches de ceux de KENWORTHY et BRIM (1979, *in* KERVELLA, 1987) sur le soja. Le nombre de plantes à conserver par famille dépend des modalités de l'intercroisement, cependant pour représenter la variabilité intrafamille, un nombre minimal de plantes est nécessaire.

#### -Les modalités de l'intercroisement

La génération issue des plantes retenues sert aux croisements des plantes retenues. La sélection intrafamille n'est pas essentielle.

On envisage un intercroisement sur deux générations pour favoriser les recombinaisons (GALLAIS, 1977). Le cycle court de la plante le permet. De plus, avec deux croisements successifs on peut envisager d'hybrider en fécondation forcée sans risque d'obtenir trop d'autofécondations. Les familles sont regroupées par quatre pour constituer des populations quatre voies.

Un suivi généalogique est alors indispensable pour éviter l'apparement d'un cycle à l'autre, et on doit s'imposer de sélectionner des plantes dans chacune des populations ainsi constituées pour éviter une perte trop importante de variabilité.

La création de variétés peut se faire par sélection généalogique dans le but d'obtenir une variété composite.

### 8.2.6 Sélection pour une variété intégrée à l'agriculture traditionnelle

Nous voulons proposer ici un schéma de sélection qui tienne compte des conditions de culture traditionnelle. Il s'agit de surmonter l'irréductibilité entre la station, milieu contrôlé où des mesures sont possibles, de l'espace cultivé, non contrôlé où les mesures sont non significatives. Nous prendrons l'exemple d'un idéotype adapté aux cultures céréalières. (Figure 25).

#### - La création de la population initiale

Les modalités sont identiques au cas précédent, seul le choix des variétés sources est différent. On peut choisir dans les 16 parents ORS 2137, ORS 776 et aussi ORS 958 pour les mêmes raisons que précédemment.

#### - Les modalités de la sélection

Dans les essais multilocaux, on utilise des mesures provenant de lieux divers. C'est la comparaison de ces mesures méthodologiquement homogènes qui permet une classification des lieux, l'appréciation des potentialités des variétés (la meilleure, la plus plastique, la plus spécialisée,...). A défaut de pouvoir regrouper des mesures, nous voulons utiliser l'information recueillie par des générations en ségrégation, lorsqu'elles subissent une sélection naturelle et paysanne.

Des expérimentations sur le blé ont montré une stabilisation en moins de dix générations vers une ou quelques variétés, de composites conduits en "bulk" (ALLARD, 1968). Dans notre cas, en plus de la sélection naturelle, le choix volontaire des semences par les cultivatrices doit amener à une stabilisation plus rapide de familles d'autofécondation.

Nous plaçons dans plusieurs champs les autofécondations des plantes de la population à améliorer. La sélection est alors équivalente à une sélection massale par bloc en  $S_1$ .

Le choix des cultivatrices se pose sur plusieurs plantes sur lesquelles elles laissent quelques fruits atteindre leur maturité. Cette sélection réduit fortement la variabilité, mais n'est certainement pas très efficace pour les caractères peu héréditaires. Pour augmenter son

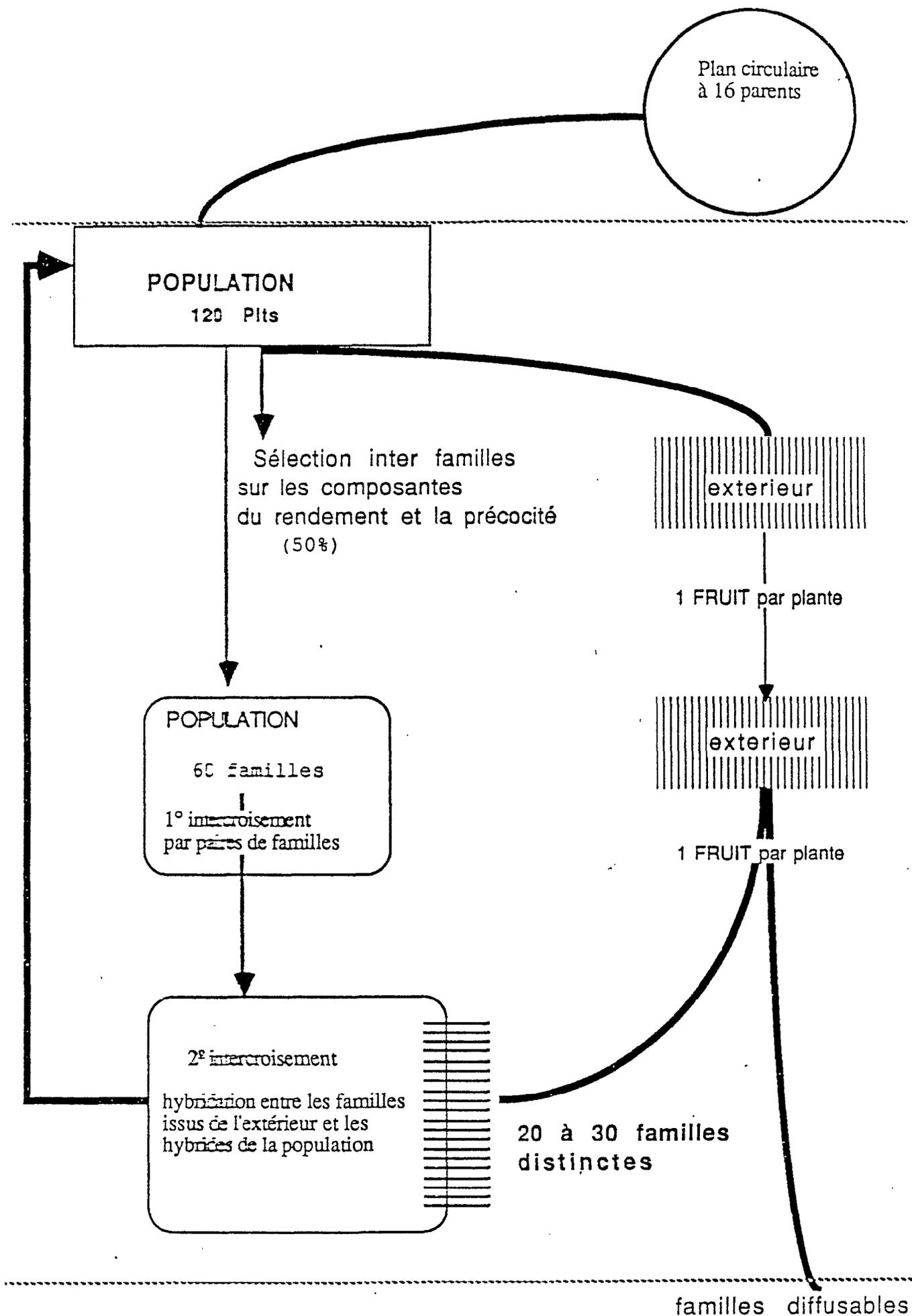


Figure 25 : Schéma d'amélioration faisant intervenir un milieu non contrôlé

efficacité, nous envisageons une deuxième génération de sélection massale sur la descendance des plantes retenues. Ce modèle se rapproche de ceux effectués par REDDEN et JENSEN (1974) et BYRNE et RASMUSSEN (1974) sur le blé (*in* KERVELLA, 1987).

Les plantes retenues servent de parents pour l'intercroisement.

La perte de variabilité risque d'être très importante. On peut augmenter le nombre de champs d'expérimentation pour conserver suffisamment de lignées. Mais il nous paraît préférable de la conserver en station, en effectuant une sélection de faible intensité pour des caractères héréditaires sur la population à améliorer. Nous proposons l'effectif d'une dizaine de champs expérimentaux pour lesquels on retient 2 à 3 familles F3.

#### - Les modalités de l'intercroisement

Nous envisageons de croiser la population diversifiée conservée en station avec les familles issues de la sélection en plein champ. Chaque famille est croisée avec deux unités de la population. Ces unités peuvent être issues d'un premier croisement.

Ce schéma revient à sélectionner fortement sur la moitié des plantes intervenant dans le cycle suivant, faiblement sur l'autre moitié. Les deux moitiés sont intercroisées.

La sortie variétale et la diffusion sont particulièrement faciles, en continuant l'autofécondation et la sélection sur les familles.



## 9. DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

### 9.1 DU GENRE A LA PLANTE : QUELQUES NIVEAUX D'OBSERVATION.

Les espèces du genre *Abelmoschus* sont réparties dans toute la zone tropicale. En Asie du Sud-Est, on trouve toutes les espèces sauf *A.caillei*. Par contre, en Afrique de l'Ouest, il n'existe que trois espèces, toutes cultivées, *A.esculentus*, *A.caillei*, *A.moschatus*.

Les hybridations interspécifiques classiques (de USTINOVA, 1936 à FATOKUN, 1987) et celles effectuées sans castration (HAMON, 1988 comm.pers.) permettent d'obtenir tous les hybrides entre les espèces, sauf avec *A.ficulneus*.

En Afrique de l'Ouest, les trois espèces présentes demeurent pourtant parfaitement individualisées :

- L'hybridation spontanée (taux d'allogamie) est extrêmement faible.

- Les hybrides F1 quasi-stériles sont contre-sélectionnés par les cultivatrices parce qu'improductifs pour les fruits et pour les semences.

- L'absence de pérennité des trois espèces et des hybrides empêche le maintien d'un "pool" de formes hybridées.

Sans préjuger de leur origine, les stocks géniques des trois espèces restent donc isolés.

En Asie du Sud-Est par contre, l'existence de formes pérennes ou semi-pérennes de *A.tetraphyllus*, *A.moschatus*, *A.manihot* voisinant *A.esculentus* rend probable des phénomènes d'introgession. En effet, HAMON,S. *et al* 1987 ont observé en Thaïlande : des hybrides interspécifiques naturels entre *A.moschatus* et *A.manihot*, des formes de *A.moschatus* possédant plus de cinq carpelles (caractère des espèces cultivées en particulier de *A.esculentus*)

Selon VAVILOV (1935), *A.esculentus* proviendrait du centre d'origine d'Afrique de l'Est (foyer Abyssin). La variabilité enzymatique de *A.esculentus* décroissante du Soudan au Sénégal ( ZOUMENOU, 1985) le confirmerait.

PORTERES (1950) et MURDOCK (1959) préconisent l'existence d'un foyer de domestication en Afrique de l'Ouest ; mais ils n'abordent pas le cas des gombos.

L'hypothèse de l'origine de *A.caillei* en Afrique de l'Ouest et plus particulièrement en Guinée nous paraît justifiée (HAMON, 1987). Mais la présence de *A.esculentus* dans la domestication de *A.caillei* (Cf ci-dessous) pose les problèmes de relations entre les deux centres et celui de l'antériorité du foyer Abyssin.

L'organisation du genre en une série polyploïde a été proposée par CHARRIER (1984), et revue par HAMON (1987). Si l'organisation en plusieurs niveaux est acquise, la phylogénie des espèces cultivées en Afrique de l'Ouest reste incertaine.

Chez certains cultivars de *A.caillei*, on observe des caractères sauvages, comme des épines sur le fruit ou du duvet sur les graines. Cependant la présence d'une espèce sauvage, *A.manihot* comme le propose SIEMONSMA (1982), ne nous paraît pas nécessaire pour expliquer la résurgence de caractères sauvages chez *A.caillei*. L'origine de *A.caillei* en Afrique de l'Ouest directement à partir de *A.esculentus* seule peut être envisagée. Chez ces deux espèces, les bandes lentes de AdH ont disparu.

*A.caillei*, apparue dans le contexte cultivé de *A.esculentus*, est alors reconnue comme nouvelle espèce, occupant un "créneau cultural" différent de *A.esculentus* et est donc conservée pour cela.

Ces deux espèces cultivées sont des polyploïdes de haut niveau. La faible variabilité enzymatique observée chez *A.esculentus* et sa réduction chez *A.caillei* confortent un processus de spéciation par effet fondateur, traduction ici de phénomènes d'amphiploïdisation (PICKERSGILL, 1976, CARSON et TEMPLETON, 1984).

Néanmoins, le passage à un niveau de ploïdie supérieur se traduit par une part d'hétérozygotie fixée. Les zymogrammes MdH de *A.esculentus* possèdent seize bandes (HAMON, 1987). La diversité morphologique est très importante : cela exprime-t-il les potentialités de régulation d'un polyploïde de haut niveau (DEMARLY, 1977) ?

La diversité morphologique et la diversité des colorations des *A.esculentus* d'Afrique de l'Ouest englobent très largement celles des formes non africaines.

Si l'organisation de la diversité enzymatique est le reflet d'une origine Est africaine de *A.esculentus*, la diversité morphologique serait plus en accord avec la théorie de HARLAN (1987) sur le "non centre de domestication" africain, aire de domestication des espèces cultivées africaines recouvrant la zone sahélienne actuelle.

Si l'on considère les deux espèces conjointement<sup>1</sup>, elles constituent un continuum de formes cultivées. *A.caillei* prenant la relève de *A.esculentus* dans des formes ramifiées, de plus en plus tardives, avec de nombreux noeuds. Ce continuum est néanmoins structuré pour des caractères agromorphologiques :

-la précocité, le nombre de noeuds, le diamètre de la tige discriminent les deux espèces.

-on trouve deux extrêmes chez *A.caillei* (très grande taille, précoce ; massif et tardif).

-les *A.esculentus* forment deux groupes liés au rapport production/développement végétatif.

La nomenclature traditionnelle des cultivars ne confirme pas cette structure, pourtant c'est elle qui la conserve. Seule la reconnaissance par le cycle des deux espèces concorde avec nos calculs<sup>2</sup>.

Le mode de conservation des semences (fruits secs) détermine la reconnaissance locale du cultivar. Il s'y ajoute souvent des caractéristiques de la plante : le nom d'un cultivar renvoie à l'ensemble de ses manifestations.

Les caractéristiques qualitatives (colorations, formes du fruit,...) et les caractères morphologiques sont indépendants génétiquement et indépendants dans la structure de la diversité de la collection. Ce sont ces indépendances qui permettent une reconnaissance précise d'écotypes, reconnaissance qui reste cependant locale.

Néanmoins, certains écotypes de *A.esculentus* très particuliers semblent avoir diffusé dans toute la zone soudano-sahélienne avec toutes leurs caractéristiques qualitatives. Par exemple, la caractéristique cinq carpelles est gouvernée par un gène récessif. L'alternative "plus de cinq carpelles" est un caractère de domestication, présent uniquement chez les espèces cultivées, améliorant la qualité du fruit, mais non obligatoire. Ce caractère de domestication est dominant. La caractéristique "cinq carpelles" est présente principalement chez quelques écotypes sahéliens.

---

<sup>1</sup> La troisième espèce, *A.moschatus* est présente en Afrique de l'Ouest en isolats ponctuels depuis le Bénin jusqu'à la boucle du Niger.

<sup>2</sup> Les deux espèces ne sont reconnues que comme des variétés différentes par la durée de leur cycle.

On retrouve l'opposition entre la diffusion depuis l'Afrique de l'Est (VAVILOV, électrophorèse, écotype complètement conservé) et le "non centre" (HARLAN, le morphophénologique, non concordance entre "éco" et "type qualitatif").

Pour la diffusion et l'utilisation des ressources génétiques collectées, cela signifie qu'il faut d'une part rechercher ces écotypes conservés parce qu'ils possèdent des caractéristiques intéressantes, d'autre part traiter la variabilité de l'ensemble de la collection.

La variabilité de l'ensemble des cultivars s'exprime bien par les méthodes mathématiques classiques (ACP, AFC, CAH...). La définition des grands groupes ci-dessus résulte d'une telle analyse. En affinant la classification, nous avons pu obtenir onze groupes chez *A.esculentus* décrivant bien l'ensemble de la variabilité de la collection africaine. La position relative de cultivars entrant dans des analyses de génétique quantitative est alors bien connue et nous permet d'étendre ou de restreindre, hors modèles statistiques, les résultats partiels obtenus (Cf infra).

Ces méthodes, par leur nature même, ne permettent pas de reconnaître quelques types qui représentent moins de 1% de l'ensemble. La pratique de la collection (visualisation et mesure directe) et l'étude des connaissances traditionnelles font apparaître ces écotypes conservés et intéressants.

## 9.2 LA REPRODUCTION ; QUELQUES ELEMENTS STRUCTURANTS.

Aucun auteur n'a signalé sur le gombo de problèmes engendrés par les techniques d'hybridation manuelle. Pourtant, nous avons pu montrer une réponse différentielle des cultivars à l'émasculature, abaissant largement les possibilités d'hybridation.

L'étude de la reproduction permet d'envisager d'autres méthodes pour contourner les problèmes.

Chez le gombo, l'autopollinisation est progressive dans la matinée. Ce processus est dû au déversement des anthères supérieures sur le stigmate.

Chaque cultivar est alors caractérisé par le nombre d'ovules minimal devant être fécondés pour assurer la nouaison et par le nombre d'ovules déjà autofécondés à neuf heures.

La morphologie de la fleur et le fonctionnement de la fécondation offrent des possibilités d'intercroisements. Un apport de pollen étranger sur le stigmate d'une fleur non castrée, tôt dans la matinée permet des hybridations artificielles faciles. La proportion d'hybrides obtenus est une fonction linéaire pour un cultivar donné de l'heure de pollinisation "forcée". L'allopollen ne semble pas plus compétitif, il féconde les ovules laissés disponibles par l'autopollen.

Malgré ces possibilités d'allogamie, on observe dans un champ de gombo très peu d'hybridations spontanées (<0,2%). Les insectes pollinisateurs ne sont actifs en Côte d'Ivoire qu'après que l'autopollinisation mécanique ait eu lieu.

Le critère de CRUDEN (Logarithme du rapport du nombre de grains de pollen sur le nombre d'ovules) nous a permis par contre d'exprimer les potentialités d'allogamie. Ce critère très conservatif dans les différentes espèces distingue :

- *A.tetraphyllus*, *A.manihot*, les formes sauvages de *A.moschatus* tendant vers l'allogamie

- *A.moschatus* cultivée, *A.esculentus*, *A.caillei* et surtout *A.ficulneus* plus autogame.

Le caractère de plante pionnière de *A.ficulneus* expliquerait sa forte tendance à l'autogamie.

Les trois autres espèces les plus autogames sont cultivées. Selon DEMARLY (1986), la domestication pousserait les espèces cultivées vers l'autogamie.

En revanche, PERNES (1986), remarque qu'il n'y a pas de modification majeure du système reproductif d'une espèce durant sa domestication.

*A.esculentus* par ses représentants africains présente un bon compromis entre ces deux positions : le critère de CRUDEN indique des potentialités allogamiques importantes puisqu'il place *A.esculentus* dans les espèces autogames préférentielles. Pourtant le fonctionnement de la reproduction empêche pratiquement les potentialités allogamiques de s'exprimer dans les conditions de Côte d'Ivoire. La tendance à l'autogamie s'expliquerait par la physiologie de la reproduction.

Le rapport du nombre de grains de pollen sur le nombre d'ovules varie néanmoins au sein de l'espèce *A.esculentus*. Trois cultivars se différencient des autres, ce sont ceux originaires du Togo. Cela signifie-t-il qu'ils sont soumis à une sélection de leurs allocations de ressources reproductives telle qu'elle a été définie par CHARNOV *et al.* (1976)? Dans ce cas, plusieurs populations d'*A.esculentus* seraient distinguables, chacune étant en équilibre pour une allocation optimale dans son contexte des ressources reproductives.

Le cultivar Clemson Spineless a un rapport P/O beaucoup plus faible, il est donc beaucoup plus autogame selon le critère de CRUDEN que les introductions africaines. Par contre son autofécondation mécanique plus tardive est moins bien assurée. Le contrôle de l'autofécondation est différent. Cela peut être dû à une sélection récente sur la fonction femelle (nombre de graines) ou de la population d'origine. Dans l'hypothèse où des faibles valeurs du rapport existent pour la population d'origine, on observerait un effet analogue à celui enregistré pour les cultivars originaires du Togo.

Le résidu d'allogamie chez les gombos africains nous intéresse parce qu'il suppose le maintien d'une structure florale adéquate et nécessairement coûteuse. Pourquoi cette structure n'a-t-elle pas été contre-sélectionnée ? Nous pensons que le choix comme semence du dernier fruit de quelques plantes a un effet important<sup>1</sup> ; mais cela reste à vérifier.

---

<sup>1</sup> Chez le gombo, les agriculteurs retiennent quelques fruits parmi les derniers produits sur les plantes pour constituer les semences. Chez le Sorgho (ref M45), le choix des semences est identique ; l'allogamie est aussi très conservée. Mais dans ce cas, l'hétérosis important joue certainement un rôle.

D'autre part, ce contexte d'allogamie très partielle permet de créer et de maintenir facilement la diversité morphologique et la diversité de coloration que l'on observe.

Il semblerait qu'il y ait localement une recréation continuelle de nouvelles formes ; ce qui expliquerait le continuum de cultivars dispersés sur toute l'Afrique de l'Ouest (Cf supra).

### 9.3 LA PRODUCTION : UNE FONCTION DU GENOME.

Par rapport aux allocations de ressources reproductives (Cf supra), nous discutons d'abord d'allocations de ressources entre les organes de la plante, ici *A.esculentus*.

L'émission des noeuds de la tige principale est constante au cours du temps et ne dépend que du cultivar. Si l'on considère que la température durant nos essais est restée constante, nous sommes en accord avec la théorie de DURAND (1967)<sup>1</sup>.

Le nombre de fleurs de la tige et donc le nombre potentiel de fruits par unité de temps sont fixés pour chaque cultivar donné. Cette constante variétale peut néanmoins dépendre d'autres conditions du milieu (cas du soja).

Les rameaux obéissent certainement au même modèle de développement que la tige (FRANQUIN 1985) ; d'autres caractéristiques variétales (temps de retard des rameaux, nombre potentiel) sont donc à rechercher.

Nous avons effectué quatre types d'analyses multivariées légèrement différentes :

- ACP sur l'ensemble de la collection pour chacune des deux espèces,
- CAH sur la collection *A.esculentus*,
- corrélations intra-intergroupes pour nos cultivars de référence,
- analyse de variance multivariable pour ces mêmes cultivars.

L'opposition entre la précocité de floraison et le développement d'organes végétatifs semble être l'échelle prépondérante que ce soit pour séparer les deux espèces, distinguer les deux groupes dans *A.esculentus*, ou représenter la moitié des corrélations intercultivars ("génétiques"). Cette concordance forte montre l'importance de l'alternative précocité de floraison/développement d'organes végétatifs chez ces espèces à développement en cyme indéterminée. L'analyse de variance multivariable nous permet d'affirmer qu'il ne s'agit pas d'un effet de pléiotropie, nous pouvons poser l'hypothèse d'un effet de linkage.

---

<sup>1</sup> La vitesse de développement (rythme d'apparition de nouveaux organes) est une fonction linéaire de la température...

Le développement de la tige principale dépend en partie de cette corrélation : plus le cultivar à une floraison précoce, moins la tige porte de noeuds (son phyllochrone est long) et plus sa production potentielle est faible.

Mais la production totale effective en fruits dépend plus du développement des rameaux, du taux de nouaison sur ceux-ci et sur la tige. Alors que le taux de nouaison sur la tige est indépendant des autres caractères mesurés, qu'ils soient morphologiques, de précocité ou de production, le nombre de fruits sur les rameaux est négativement corrélé avec le poids de graines par fruit. Cette corrélation est la traduction d'un effet de linkage.

Il n'y pas de relation entre la production totale observée et la précocité de floraison.

Chez *A.esculentus*, le déterminisme de quelques caractères (spot floral externe KALIA *et al.* 1962 ; nombre d'arêtes cinq ou plus ; certains électromorphes dans les systèmes SdH et GOT HAMON, 1987 ) est monogénique ; les ségrégations observées sont diploïdes. Par contre, l'étude de la coloration des organes ainsi que le nombre de bandes MdH d'un zymogramme révèlent probablement des duplications de gènes. Malgré le peu de caractères dont le déterminisme soit connu, nous avons considéré, en particulier dans l'étude du diallèle, que *A.esculentus* se comporte comme un diploïde.

Des observations analogues sur *A.caillei* permettraient d'obtenir des résultats sur sa structure génomique.

Le traitement du diallèle (intra *A.esculentus*), que nous avons utilisé, décompose les valeurs des descendances entre des effets généraux et des effets spécifiques. Les effets généraux sont ensuite comparés aux valeurs des parents, dont ils proviennent.

L'hétérosis que nous observons en moyenne est nul ou faible. Le rendement en graines, le poids de graines par fruit, le nombre de fruits sur les rameaux présentent un hétérosis moyen significatif (9%, 11%, 20%). Cependant, les études effectués sur du matériel indien et malais (JOSHI et SINGH, 1958 ; JALANI *et al.* 1973 ; SINGH *et al.* 1975 ; CHANGANANI *et al.* 1985) bien qu'elles montrent des effets d'hétérosis pour certains caractères, ne permettent de tirer aucune conclusion générale d'effet hétérotique pour un caractère donné. Le rendement en graines ne présente pas toujours d'hétérosis. Chez le blé, par contre, on observe très généralement de l'hétérosis pour l'ensemble des caractères (BRIGGLE, 1963). Dans le cadre de la théorie de la dominance de l'hétérosis, le haut niveau de ploïdie de *A.esculentus* pourrait expliquer la fixation des effets de dominance.

Pour tous les caractères étudiés sauf le taux de nouaison, l'Aptitude Générale à la Combinaison est prépondérante ; néanmoins l'Aptitude Spécifique à la Combinaison existe pour plusieurs caractères. Les effets additifs, traduits par les fortes variances AGC, sont les plus importants; leurs décompositions en valeur propre et hétérosis parental amènent les résultats suivants.

Pour la précocité de floraison, le nombre de rameaux et le diamètre de la tige, les aptitudes générales à la combinaison sont l'expression des valeurs propres. L'additivité du modèle reflète l'addition des valeurs propres.

Pour les caractères liés au phyllochrone (nombre de noeuds, de fruits sur la tige à une date donnée), la corrélation entre les aptitudes générales et les valeurs parentales est très bonne. Mais, l'hétérosis parental est corrélé négativement avec les valeurs propres. L'additivité du modèle ne reflète pas l'addition des valeurs propres. Une part croissante de l'hétérosis est fixée chez les meilleurs parents.

Dans ces deux cas, les valeurs des parents sont d'excellents prédicteurs des aptitudes générales en croisements.

Pour le noeud de la première fleur, la production en fruits totale et sur les rameaux et la production en graines totale et par fruit, le comportement est additif par rapport au modèle. Mais il y a discordance entre les valeurs propres et les aptitudes générales à la combinaison. L'hétérosis parental explique une part importante de l'aptitude générale à la combinaison. Lorsque la valeur propre est forte alors que l'aptitude générale est faible, nous l'interprétons comme de l'hétérosis "fixé" ; pour l'inverse comme de la dépression consanguinité pour le parent concerné. Il n'y a pas de règle générale d'un parent à l'autre ou d'un caractère à l'autre. Pour ces caractères, nous observons de l'hétérosis par rapport au meilleur parent pour un croisement. Leur comportement serait plus proche de ce que l'on peut observer chez une espèce allogame (LETTY, 1986) malgré l'hétérosis très partiel.

Les aptitudes spécifiques, les croisements hétérotiques, bien que non négligeables pour certains caractères, ne nous semblent pas déterminants dans le fonctionnement du génome. Le gombo, plante autogame, reste gouverné par des effets additifs.

En hybridation interspécifique avec *A.tetraphyllus*, le fonctionnement est totalement différent. Ce croisement *A.esculentus* X *A.tetraphyllus*, présente une vigueur hybride très

importante pour la précocité de floraison (plus précoce), le développement végétatif (nombre de noeuds, de ramifications, hauteur) et pour la production de fruits (nombreux fruits vides).

La résistance de *A.tetraphyllus* à de nombreux ravageurs (essentiellement viroses, mycoses et nématodes) de *A.esculentus* rend ce croisement particulièrement intéressant.

La descendance de l'hybride est difficile à obtenir, les fruits contiennent peu de graines et le taux de germination est faible. On peut néanmoins conserver et utiliser des populations de toutes les générations depuis la F1.

Il n'y a aucune ségrégation en F2 et en F3, et ces plantes sont des répliques morphologiquement déprimées de l'hybride interspécifique F1.

L'hypothèse de JAMBAHALE et NERKAR (1981, 1982) d'amphiploïdisation spontanée qu'ils ont essayé de recréer artificiellement, ne semble pas confirmée. C'est pourquoi nous en avons proposé deux :

- La reproduction est non sexuée pour l'hybride et les générations suivantes. L'absence d'albumen bien développé explique le caractère déprimé des descendants.

- la régulation de la méiose chez l'hybride est particulière, celle-ci s'effectue au sein de chacun des deux génomes de l'hybride. L'homogénéité des descendance provient de la résurgence d'une duplication chez *A.esculentus* et *A.tetraphyllus*.

Le choix d'une ou de l'autre de ces hypothèses conditionne l'utilisation de *A.tetraphyllus*.

Une observation directe des caryotypes paraît la plus adaptée ; mais le matériel, possédant un grand nombre de petits chromosomes, ne s'y prête guère. Il serait nécessaire de faire appel aux nouvelles techniques (chromoscane).

La poursuite de quelques générations permettrait d'obtenir des effectifs de graines beaucoup plus importants pour quelques familles, comme nous l'observons déjà en F3. A partir de ces familles, des coupures du style comme nous l'avons effectué pour *A.esculentus* (chapitre 4), permettraient d'apprécier le rôle du pollen et donc une éventuelle restauration de la fertilité pollinique réelle. De plus, les effectifs plus importants donneraient des indications sur d'éventuelles ségrégations et autoriseraient d'autres manipulations (caryotype, colchicine,...).

Quelles que soient les méthodes ultérieures d'utilisation d'*A.tetraphyllus*, l'augmentation du matériel disponible, actuellement limité à un clone (ORS 278), est indispensable.

L'étude de *A.caillei* a été à peine abordée. Cependant, la complémentarité écologique des deux espèces cultivées en Afrique de l'Ouest en fait un ensemble à considérer globalement dans le choix de stratégies d'amélioration.

Les aspects de la structuration de la diversité, des mécanismes de la reproduction, de la phénologie de la production de fruits chez *A.caillei* peuvent être abordés de manière analogue à ce que nous avons effectué sur *A.esculentus*. La prise en compte de la structure de la diversité et des possibilités de croisement (susceptibilité à l'émascation?), peuvent permettre l'élaboration d'un plan de croisement plus large dès la première étape et d'affiner les résultats de génétique quantitative.

Chez *A.esculentus*, les résultats que nous avons obtenus sont restreints au grand groupe des cultivars possédant un rapport développement végétatif/production de fruits relativement faible. Les relations avec l'autre grand groupe restent à préciser en terme évolutif et en terme quantitatif. Au-delà d'un réservoir de diversité intra *A.esculentus*<sup>2</sup>, ce dernier groupe est supplanté par les représentants d'*A.caillei*, les plus précoces, qui sont bien plus productifs pour des cycles équivalents.

Cela nous a amené à ne proposer que trois idéotypes comme objectifs de sélection pour *A.esculentus*, tenant compte des conditions de culture que nous avons observées. La précocité de floraison associée à la résistance à la sécheresse est l'élément le plus important des zones sahéliennes extrêmes et des cultures de début de saison des pluies ; le premier idéotype devra y répondre. Le second type est un type maraîcher. Le troisième idéotype devra s'intégrer dans les cultures céréalières traditionnelles (mil, sorgho, maïs).

Si la sélection des deux premiers types peut s'envisager de manière classique avec l'optimisation de la précocité de production dans le premier cas, de la production à l'hectare dans le deuxième, le choix d'un bon critère pour le troisième idéotype nous paraît difficile.

---

<sup>2</sup> ORS 958, bon représentant du groupe I, au développement végétatif important, légèrement photopériodique à la latitude d'Abidjan, présente une tolérance à la virose "Leaf Curl" particulièrement intéressante.

C'est pourquoi, nous proposons un schéma de sélection basée sur une pression de sélection non contrôlée dépendante du milieu naturel et du choix des agricultrices.

Pour les trois objectifs, les connaissances actuelles de la génétique du gombo devront être étendues pour améliorer les schémas que nous proposons (chapitre 8).

#### 9.4 CONCLUSION

Les trois parties de ce chapitre constituent les étapes déterminantes de la manière dont nous avons abordé notre matériel végétal.

L'étude de niveaux d'observations successifs permet de cerner le concept déterminant d'interprétation. Ce concept peut être différent selon l'objectif.

Dans notre cas, l'indépendance des trois espèces cultivées en Afrique de l'Ouest montre que le concept d'espèce est suffisant pour décrire l'évolution des gombos cultivés en Afrique. *A.esculentus* semble provenir d'Afrique de l'Est (VAVILOV, 1935), et s'être diversifié morphologiquement en Afrique de l'Ouest. *A.caillei* serait originaire d'Afrique de l'Ouest.

En revanche, en termes de diversité disponible et d'amélioration variétale, c'est d'abord le continuum cultivé *A.esculentus-A.caillei* qui doit être pris dans son ensemble, puis le concept de cultivar. La diversité s'exprime comme un ensemble de cultivars cloisonné en deux espèces.

Pour la phylogénie, et cela est plus évident, c'est l'ensemble des espèces ou le concept de genre qui est pertinent, les espèces cultivées dérivant d'espèces sauvages par amphiploïdisation.

La reproduction conditionne les structures ci-dessus et les possibilités de manipulation.

L'étude des barrières reproductives nous permet d'affirmer que les trois espèces cultivées sont isolées en Afrique de l'Ouest.

Chez *A.esculentus* et probablement chez *A.caillei*, le taux d'allogamie très faible permet de conserver facilement des cultivars. Cette autogamie très partielle autorise néanmoins la création d'une multitude de cultivars différents. La diversité observée en est le reflet. Mais, l'étude des allocations de ressources reproductives ferait apparaître différents sous-groupes au sein de *A.esculentus* ; cela reste à vérifier.

Les mécanismes de l'autofécondation de *A.esculentus* permettent différentes modalités d'hybridation artificielle. Ces modalités peuvent être utilisées soit en amélioration intraspécifique, soit en vue de l'utilisation d'autres espèces du genre (*A.tetraphyllus*).

Enfin, la production est considérée comme la principale fonction du génome.

Chez le gombo, la fonction reproductive (les graines) et la fonction utile (le fruit) sont très bien corrélées.

Un cultivar est caractérisé par sa précocité de floraison, la durée de son phyllochrone, son nombre de rameaux, leur date de début d'émission, et les taux de nouaison sur la tige et sur les rameaux.

Les caractères morphologiques (nombre de rameaux) et ceux liés à la vitesse de développement (floraison, phyllochrone) contribuent directement à l'élaboration du rendement. Il n'y a pas de liaison physiologique bloquant le progrès génétique potentiel, entre la précocité de floraison et le développement végétatif. Ces différents caractères ont un comportement additif en croisement. Ils sont donc d'excellents critères de sélection.

Les taux de nouaison sont très dépendants du milieu, des conditions de culture et ont un comportement non additif.

Notre travail aborde différents aspects de la génétique des gombos. Certains de ces aspects ouvrent des perspectives intéressantes.

L'organisation du genre est loin d'être éclaircie. Chez le cotonnier, deux niveaux de ploïdie ont été mis en évidence et on connaît pour chaque espèce, les génomes de base concernés (PHILLIPS, 1976). Chez les Hibiscus, il existe cinq niveaux successifs, avec une addition "simple" des génomes de base (GOTTSCHALL, 1985). Par contre, chez le gombo, si on a pu mettre en évidence quatre niveaux en terme de nombre chromosomique, la méconnaissance des génomes de base et *a fortiori* celle des niveaux supérieurs ne permet pas de proposer une phylogénie des différentes espèces et en particulier des espèces cultivées.

A long terme, l'augmentation de la diversité disponible dépend de la connaissance de cette organisation. Le nombre élevé de chromosomes rend cette tâche difficile, les nouvelles techniques doivent permettre sa résolution.

Ce problème d'identification des phénomènes chromosomiques se pose particulièrement dans l'hybridation de *A.esculentus* avec *A.tetraphyllus*. Nous avons mis en évidence une régulation du stock chromosomique de l'hybride interspécifique inconnue, puisque nous n'observons aucune ségrégation dans ces descendances. L'utilisation d'*A.tetraphyllus* dans un programme général d'amélioration des gombos présente beaucoup

d'intérêt. Cette espèce est résistante à plusieurs maladies (virose Leaf Curl, mycoses Fusarium) dont l'incidence sur la culture de *A. esculentus* en Afrique de l'Ouest est particulièrement importante.

Enfin, l'origine de *A. caillei* reste encore à expliquer. La connaissance des relations phylogéniques entre les deux espèces cultivées permettrait le transfert de caractéristiques intéressantes de l'une à l'autre. L'espèce *A. caillei* n'a été l'objet que de recherches très ponctuelles, pourtant sa complémentarité écologique avec *A. esculentus* et ses potentialités en font un matériel de choix.

Le deuxième aspect concerne les relations entre les différents groupes géographiques (péninsule indienne, Afrique de l'ouest, zone méditerranéenne, Amérique) des gombos *A. esculentus*. Cet aspect peut être abordé par l'étude du système de reproduction, si les différences d'allocations de ressources reproductives sont confirmées.

L'origine des différents groupes, leurs relations, leur définition même sont à préciser. La collection africaine présente une diversité morphologique très intéressante, et l'on peut certainement obtenir beaucoup de formes différentes de cette espèce très plastique.

L'hérédité des caractères quantitatifs et de leurs corrélations au sein de chacun des groupes et dans des hybridations intergroupes sont à préciser.

Malgré la limite des connaissances fondamentales actuelles, les résultats nous apparaissent suffisants pour développer des stratégies d'amélioration du matériel cultivé.

Néanmoins, l'amélioration du gombo ne peut pas faire l'impasse sur les qualités nutritionnelles du fruit, le goût des consommateurs et les problèmes phytosanitaires, qui pour l'instant n'ont pas été pris en compte.

Les objectifs de sélection sont très dépendants des conditions de culture ; nous les avons cernés le plus précisément possible pour l'Afrique de l'Ouest. L'amélioration de *A. esculentus* passe d'abord par la recherche dans la collection mondiale des "meilleurs" parents qui sont fonction de l'idéotype choisi. A partir des schémas de sélection que nous proposons, des améliorations du gombo devraient être réalisées.



## BIBLIOGRAPHIE

- AKORODA, M.O. (1986) .  
Allogamy, varietal adulteration and the breeding of okra (*A.esculentus*) in Nigeria. *J. Agric. Sci. Camb.* 106 : 313-321
- AKORODA, M.O. ; ANYIM, O.A. ; EMIOLA, I.O.A. (1986) .  
Edible fruit productivity and harvest duration of okra in southern Nigeria. *Trop. Agric.* 63 2 : 110-112
- ALLARD, R.W. ; JAIN, S.K. ; WORKMAN, P.L. (1968).  
The genetics of inbreeding population. *Adv. Genet.* 14 : 55-131
- ARIYO, O.J. (1987) .  
Multivariate analysis and the choice of parents for hybridization in okra (*A.esculentus*). *Theor. Appl. Genet.* 74 : 361-363
- ARIYO, O.J. ; AKEN'OVA, M.E. ; FATOKUN, C.A. (1987) .  
Plant character correlations and path analysis of pod yield in okra : (*Abelmoschus esculentus*). *Euphytica* 36 : 677-686
- ARUMUNGAM, R. ; MUTHUKRISHNAN, C.R. (1977) .  
An index describing the leaf shapes in okra. *Ind. J. Hort.* 34 3 : 257-259
- AVEY, D.P. (1972)  
Three cycles of simple recurrent selection for early heading in winter wheat. *Crop. Sci.* 22, 908-912
- BATES, D.M. (1968)  
Notes on the cultivated Malvaceae 2. *Abelmoschus*. *Baileya* 16 : 99-112
- BENZECRI, J.P. (1980)  
Pratique de l'analyse des données : Analyse des correspondances. Edt. Dunod (France)
- BORSSUM WAALKES, J. van (1966)  
Malesian Malvaceae revised. *Blumea* 14 (1) 1-251
- BRIGGLE, L.W. (1963)  
Heterosis in Wheat, a review. *Crop. Sci.* 3 : 407-412
- BYRNE, I. ; RASMUSSEN, D.C. (1974)  
Recurrent selection for mineral content in wheat and barley. *Euphytica* 23 241-249
- CARSON, H.L. ; TEMPLETON, A.R. (1984).  
Genetic revolutions in relation to speciation phenomena : the founding of new populations. *Ann. Rev. Syst.* 15 : 97-131.
- CHANDRA, S. ; BHATNAGAR, S.P. (1975) .  
Reproductive biology of *A.esculentus*. 1.Reproductive behaviour, floral morphology, anthesis and pollination mechanism. *Acta Bot. India* 3 : 104-113

- CHANGANI, N.B. ; SHUKLA, P.T. (1985) .  
Heterosis and inbreeding depression for some yield components in okra (*A.esculentus*). Madras Agric. J. 72 (5) : 276-280
- CHARNOV, L. ; MAYNARD-SMITH, J. ; BULL, J. (1976)  
Why be an hermaphrodite ? Nature 263 : 125-126
- CHARRIER, A. (1983) .  
Etude des Ressources Génétiques du genre *Abelmoschus* Med. (Gombo). IBPGR Monographies 83, 22 : 1-61
- CHEDDA, H.R. ; FAKOTUN, C.A. (1982) .  
Numerical analysis of variation patterns in okra (*A.esculentus*). Bot. Gaz. 143 (2) : 253-261
- CHEVALIER, A. (1940a)  
L'origine, la culture et les usages de cinq hibiscus de la section *Abelmoschus*. Rev. Bot. Appl. Agri. Trop. 20 : 319-328
- CHEVALIER, A. (1940b)  
L'origine, la culture et les usages de cinq hibiscus de la section *Abelmoschus*. Rev. Bot. Appl. Agri. Trop. 20 : 402-441.
- CRUDEN, R.W. (1977).  
Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31 : 32-46.
- DEMARLY, Y. (1972)  
Régulation et hétérosis. Ann. Amélior. Plt. 22 : 143-166
- DEMARLY, Y. (1977)  
Génétique et amélioration des plantes. Edt. Masson, Paris 287p.
- DEMARLY, Y. (1986)  
Domestication et amélioration des plantes. Bull. Soc. Bot. Fr., 133 (1) : 15-26
- DHILLON, T.S. ; SHARMA, B.R. (1982) .  
Interspecific hybridization in okra. Genet. Agrar. 36 : 247-256
- DURAND, R. (1967).  
Action de la température et du rayonnement sur la croissance. Ann. Physiol. Veg. 9 (1) : 5-27
- ENS, S. (1988).  
Rapport de stage ORSTOM. 25 p.
- ERICKSON, H.T., COUTO, F.A.A. (1963)  
Inheritance of four plant and floral characters in okra (*Hibiscus esculentus* L). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 83 :605-608.
- FATOKUN, C.A. (1987) .  
Wide hybridization in okra. Theor. Appl. Genet. 74 : 483-486

- FEYT, H. (1976)  
Etude critique de l'analyse des croisements dialèles au moyen de la simulation.  
Ann. Amélior. Plantes 26 (2) : 173-193.
- FOUILLOUX, J. (1981)  
Sélection intra ou intercroisements chez les espèces autogames. Le Sélectionneur  
Français 29 : 53-59
- FRANQUIN, P. (1985) .  
Compétition, développement, morphogénèse du cotonnier et production de la  
plante. Acta Oecologica 6 20 : 153-167
- GALLAIS, A. (1977) .  
Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I.  
Synthèse sur les problèmes généraux et sur les bases théoriques pour la sélection.  
Ann. Amélior. Plantes 27 3: 281-329
- GALLAIS, A. (1977) .  
Amélioration de l'efficacité des schémas de sélection récurrente. Ann. Amélior.  
Plantes 27 4: 477-481
- GALLAIS, A. (1981) .  
Amélioration des populations en vue de la création de variétés. Le Sélectionneur  
Français 29 : 5-23
- GARDNER, C.O. ; EBERHART, S.A. (1966)  
Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related population.  
Biometrics 22 : 439-452.
- GOTTSCHALL, W. (1985).  
Polyploïdie and its role in the evolution of higherplants. In Advances in  
chromosomes and cell genetics. Oxford IBH Publishing CO 3-43
- GOUYON, P.H. (1983)  
How to be a self-fertile hermaphrodite. Génét. Sél. Evol. 15 (1) : 83-90
- GRIFFING, B. (1956) .  
Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing  
systems. Aust. J. Biol. Sci. 9 : 463-493
- GRUBBEN, G.J.H. (1977)  
Tropical vegetables and their genetic resource. IBPGR FAO Rome.
- HAMON, S. ; CHARRIER A. (1983).  
Large variation of okra collected in Benin and Togo. Plant Genetic Resources  
Newsletter (FAO/IBPGR) 56, 52-58.
- HAMON, S. ; YAPO, A. (1985).  
Perturbation induced within the genus *Abelmoschus* by the discovery of a second  
edible okra species in West Africa. Acta Hort. 182 : 133-143
- HAMON, S. (1987).  
Organisation du genre *Abelmoschus* (Gombo) : Co-évolution de deux espèces  
cultivées de gombo en Afrique de l'Ouest (*A. esculentus* et *A. caillei*). Thèse de  
Doctorat es sciences. Université de Paris-Sud. 216p

- HAMON, S. ; CHOMCHALOW, N. ; CHANTARAPRASONG, C. ; CHOMCHALOW, S. (1987).  
Collecting *Abelmoschus* germplasm in Thailand. IBPGR/SEAN Newsletter  
(Bangkok), 11 (2) : 2-6.
- HAMON, S. ; KOECHLIN, J. (1988).  
Public. Genome 30 (1) : 388
- HAU, B. ; MERDINOGLU, D. (1982)  
Etude de huit lignées de *Gossypium hirsutum* dans un croisement diallèle. Cot.  
Fib. Trop. 37 (4) : 365-378.
- HARLAN, J.R. (1987).  
Les plantes cultivées et l'homme. Ed. C.I.L.F. A.C.C.T.
- HAYMAN, B.I. (1954) .  
The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10 : 235-244
- HEBERT, Y. (1986)  
Expression de la variabilité génétique du phénomène d'hétérosis au cours de la vie  
de la plante chez le maïs. Thèse de Docteur-Ingénieur de l'Ecole Supérieure  
Agronomique de Rennes. 140p
- HOCHREUTNER, B.P.G. (1924) .  
Genres nouveaux et genres discutés de la famille des Malvacées. Candollea 2 :  
79-90
- JALANTI, B.S. ; GRAHAM, K.M. ; JALANI, B.S. ; GRAHAM, K.M. (1973).  
A study of heterosis in crosses among local and american varieties of okra Mal.  
Agric. Res. 2 : 7-14
- JAMBHALE, N.D. ; NERKAR, Y.S. (1981) .  
Occurrence of spontaneous amphiploidy in an interspecific cross between  
*A.esculentus* and *A.tetraphyllum*. J. Maharas. Agric. Univ. 6 2 : 167-
- JAMBHALE, N.D. ; NERKAR, Y.S. (1982) .  
Indirect selection criteria for isolation of induced polyploids in the *Abelmoschus*  
species hybrids. Cytologia 47 : 603-607
- JOSHI, B.S. ; SINGH, H.B. ; GUPTA, P.S. (1958) .  
Study in hybrid vigour : Bhindi. Ind. J. Genet. Plant Breed. 18 1 : 1-12
- KALIA, H.R. ; PADDA, D.S. (1962) .  
Inheritance of leaf and flower characters in okra. Ind. J. Genet. Plant Breed. 22 3:  
252-254
- KAULT, T. ; LAL, G. ; PETERS, K.V. (1978) .  
Correlation and path coefficient of components of earliness, pod yield, seed yield  
in okra. Ind. J. Agric. Sci. 48 8 : 459-463
- KENWORTHY, W.J. ; BRIM, C.A. (1979)  
Recurrent selection in soybeans. I Seed yield. Crop. Sci. 5 : 349-354

- KERVELLA, J. (1987)  
Sélection récurrente chez le Blé : bilan d'un cycle. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris-Sud. 88p
- KOLHE, A.K. ; D'CRUZ, R. (1966) .  
Inheritance of pigmentation in okra. Ind. J. Genet. Plant Breed. 26 1 : 112-117
- LEFORT-BUSON, M. (1986)  
Hétérosis chez le colza oléagineux (*Brassica napus* L.) : analyse génétique et prédiction. Thèse de Doctorat es sciences. Université de Paris-Sud. 228p
- LETTY, C. (1986)  
Analyse d'un diallèle chez le maïs. Rapport de DAA de l'Institut National Agronomique PG.
- MADHUSOODANAN, K.J. ; NAZEER, M.A. (1986) .  
Origin of "Guinean" type of okra (*Abelmoschus*) and its nature of resistance to Yellow Vein Mosaic Virus disease. Cytologia 51 : 753-758
- MAJUMBER, M.K. ; CHATTERJEE, S.D. ; BOSE, P. ; BHATTACHARYA, G. (1974)  
Variability - Interrelationships and path coefficients for some quantitative traits in okra. Ind. Agric. 18 (1) : 13-20
- MARTIN, F. W. (1983)  
Natural outcrossing of okra in Puerto Rico. Agric. Univ. of Puerto Rico 67 : 50-52
- MATHERS K., JINKS, J.L. (1982).  
Biometrical Genetics. The study of continuous variations. Ed. Chapman and Hall (London).
- MEHERE, S.S. ; MORE, D.C. ; THOMBRE, M.V. (1980) .  
Genetics of pigmentation in okra. J. Maharas. Agric. Univ. 5 (1) : 19-23
- MORE, D.C. ; VIBHUTE, U.D. (1983) .  
Inheritance of pigmentation in okra. J. Maharas. Agric. Univ. 8 2 : 137-140
- MURDOCK, P.G. (1959).  
Africa, its people and their culture history. (New York, Toronto) : 64-77.
- NATH, P. ; DUTTA, O.P. (1970) .  
Inheritance of fruit hairiness, skin colour, and leaf lobing in okra. Can. J. Genet. Cytol. (Génome) 12 : 589-593
- NGAH, A.W. ; GRAHAM, K.M. (1973).  
Heritability of four economic characters in okra. Mal. Agric. Res. 2 : 15-21
- PADDA, D.S. ; SAIMBHI, M.S. ; SINGH, J. (1970) .  
Genetic evaluation and correlation studies in okra. Ind. J. Hort. 27 : 39-41
- PAL, B.P. ; SINGH, H.B. ; SWARUP, V. (1952)  
Taxonomic relationships and breeding possibilities of species of *Abelmoschus* related to okra (*A. esculentus*). Bot. Gaz. 113 : 455-464

- PARTAP, P.S. ; DHANKAR, B.S. ; PANDITA, M.L. (1979)  
Interrelationship and path analysis in okra (*Abelmoschus esculentus* L. Moench)  
Haryana Agr. Jour. of Res. 9 (4) : 317-332
- PARTAP, P.S. ; DHANKAR, B.S. (1980).  
Combining ability studies in okra. Genet. Agrar. 34 : 67-74
- PARTAP, P.S. ; DHANKAR, B.S. ; PANDITA, M.L. ; DUDI, B.S. (1980)  
Genetic divergence in parents and their hybrids in okra (*Abelmoschus esculentus*  
L) Moench) Genetica agraria 34 (3,4) : 323-330
- PEDERSON, D.G. (1974)  
Arguments against intermating before selection in a self-fertilizing crop. Theor.  
Appl. Genet. 45 : 157-162
- PERNES, J. (1986)  
L'allogamie et la domestication des céréales : l'exemple du maïs (*Zea mais* L.) et du  
mil (*Pennisetum americanum* L.) K. Schum. Bull. Soc. Bot. Fr., 133 (1) : 27-34
- PICKERSGILL, B. (1976).  
Cytogenetics and evolutionary change under domestication. Phil. Trans. R. Soc.  
Lond. 275 : 55-69
- PIGEAIRE, A. (1980).  
Contribution à l'analyse de l'élaboration du rendement du riz pluvial. Rapport  
interne ORSTOM. 80 p.
- PHILLIPS, L.L. (1976).  
Cotton. In Evolution of crop plants Longman (London) 196-200
- PORTERES, R. (1950)  
Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centre d'origine et de  
diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVIe  
siècle. L'Agronomie tropicale 5 (9-10) : 489-507
- REDDEN, R.J. ; JENSEN, N.F. (1974)  
Mass selection and mating systems in cereals. Crop. Sci. 14 : 345-350
- RAMEAU, C. (1986)  
Allocations des ressources à la croissance, la reproduction et la survie chez le  
Glaïeul. Thèse de l'Université des sciences et techniques du Languedoc. 65p
- RAO, J.T. ; RAMU, P.M. (1975).  
A study of correlation and regression coefficient in bhindi. Curr. Res. 4 8 : 135-  
137
- SCHWENDIMAN, J. (1978).  
L'amélioration du cotonnier *Gossypium hirsutum* par hybridation interspécifique :  
utilisation des espèces *G. barbadense* et *G. stocksii*. Thèse de Doctorat es sciences.  
Université de Paris-Sud.
- SHALABY, G.I. (1972)  
Natural cross-pollinisation in okra. J. Agric. Sci. 3 (1) 381-386

- SIEMONSMA, J.S. (1982a)  
La culture du gombo (*Abelmoschus* spp.) Légume fruit tropical avec référence spéciale à la Côte d'Ivoire. Thèse de l'Université de Wageningen (Hollande).
- SIEMONSMA, J.S. (1982b)  
West Africa Okra. Morphological and cytogenetical indications for the existence of a natural amphidiploid of *Abelmoschus esculentus*(L.) Moench and *A.manihot*(L.) Medikus. *Euphytica*, 31 (1) : 241-252.
- SINGH, M. ; SINGH, R.K. (1984)  
A comparison of different methods of half-diallel analysis. *Theor. Appl. Genet.* 67 : 323-326.
- SINGH, S.P. ; SRIVASTAVA, J.P. ; SINGH, H.N. (1975) .  
Heterosis in bhindi (*Abelmoschus esculentus*(L) MOENCH). *Progress in Hort.* 7 2 : 5-15
- SINGH, S.P. ; SINGH, H.N. (1978).  
Combining ability in okra. *Ind. J. Agric. Sci.* 48 8 : 455-458
- SINGH, S.P. ; SINGH, H.N. (1987).  
Combining ability in relation to Year-interaction in okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench) *Theor. Appl. Genet.* 71 : 235-237
- SLOTEN, D.H. Van (1980).  
IBPGR activities on genetic resource of fruits and vegetables. *Chron. Hort.* 20 (3) :49-52.
- SPARTIS, N.I. (1972) .  
The carpel number of okra fruits as a productivity factor affected by ecological conditions and genotypes. *Epistemonike Epeteris* 15 : 159-220
- SRIVASTAVA, U.K. (1963) .  
Studies on floral biology of *Abelmoschus esculentus*. *Ind. J. Hort.* 21 : 165-169
- SRIVASTAVA, L.S., SACHAN, S.C.P. (1973)  
Studies on floral biology of *Abelmoschus esculentus* L. Moench Allahabad Farmer 47 (1) 63-65.
- STEBBINS, G.L. (1971).  
*Chromosomal Evolution in higher plants.* Ed. Arnold, London.216p
- STEVENS, J.M.C. (1988).  
Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik. (Malvaceae), un gombo d'Afrique de l'Ouest et centrale. *Bull. Mus. Natn. Hist. nat.* (4) 10 (2) :137-142
- TANDA, A.S. (1985) .  
Floral biology, pollen dispersal and foraging behaviour of honeybees in okra. *J. Apic. Res.* 24 4 : 225-227
- TERREL, E.E. ; WINTERS, H.F. (1974)  
Changes scientific names for crops plants. *Hortscience* 9 (4) 324-325

- TOKPA, G. (1984) .  
Hybridations intraspécifiques réalisées au sein de l'espèce *A. esculentus*. 2 :  
Observation des F1 et réalisation des F2. Rapport de stage : 27p
- USTINOVA, E.I. (1936) .  
Interspecific hybridization in the genus *Abelmoschus*. *Genetica* 19 : 356-366
- VAVILOV, N.I. (1935)  
The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot* 13 (1-6) 1949- 1950
- WILLSON, M.F. (1979)  
Sexual selection in plants. *Amer. Natur.* 113 (6) : 777-790
- WRICKE, G. ; WEBER, E.W. (1986).  
Quantitative Genetics and selection in Plant Breeding. Ed. Walter de Gruyter  
(Berlin).
- ZOUMENOU, V. (1985) .  
Etude de quelques aspects du polymorphisme en relation avec le degré de ploïdie  
chez le gombo (*Abelmoschus*). Rapport de stage (ORSTOM, Adiopodoume) : 1-33

Pays	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>			Effectifs	
			<i>A.moschatus</i>	<i>A.manihot</i>	Partiels	Totaux
<b>Afrique de l'Ouest</b>						
BENIN	213	64	12			289
BURKINA FASO	144	30				174
CAMEROUN		23				23
COTE D'IVOIRE	88	244	1			333
GHANA	24	33				57
GUINEE	97	94				191
LIBERIA		5				5
MALI	19					19
NIGER	31					31
NIGERIA	49	24				73
TOGO	206	165				371
Total	871	682	13			1566
<b>Afrique de l'Est</b>						
EGYPTE	29					29
SOUDAN	128	1				129
ZAIRE	2					2
ZAMBIE	24					24
ZIMBABWE	70					70
Total	253	1				331
<b>TOTAL COLLECTION D'AFRIQUE (ORSTOM/IBPGR)</b>						1897
<b>Asie du Sud-Est</b>						
THAILANDE (ORSTOM/IBPGR)	6		35	36	77	77
<b>Amérique</b>						
CUBA	3					3
GUATÉMALA	2					2
MEXIQUE	1					1
PEROU	2					2
Total	8					8
<b>Europe</b>						
TURQUIE	116					116
YOUGOSLAVIE	13					13
Total	129					129
<b>Asie</b>						
AGHANISTAN	8					8
ARABIE SAOUDITE	1					1
IRAN	16					16
PAKISTAN	7					7
SYRIE	4					4
INDE	61					61
PHILIPPINES	6					6
TAIWAN	4					4
Total	107					107
<b>Divers</b>						
ZAIRE		2				2
Variétés améliorées	10					10
Origine inconnues	21		1	1		23
<i>A.tetraphyllus</i>					1	1
<b>TOTAL COLLECTION USDA</b>						280

Annexe 1 : Origine par pays des différentes introductions de la collection

**Annexe 2** : Multiplication et premières évaluations des introductions, effectué par Hamon.

Date : Automne 1981. Eté 1982

Dispositif : Lignes non répétées.

Parcelles élémentaires : 8 à 40 plantes sur une ligne selon la germination.

Densité : 80 000 graines/ha au semis. Poquets de 4 graines tous les 50 cm, interligne 1 m.

Variables mesurées : distinction entre les deux espèces. COTG, COPE, SPPE, SPFE, CONV, TAFO, SPFL, COFR, LGFR, LAFR, NBAR, J1FL, N1FL, N1FR, AMPL, NEN2, RX2, LGRX, HAUT, PMIL, FRT1, FRTG, FRRX, GRFR.

Descripteur	Abrv.	Un/Md	Commentaire
<b>Coloration des parties végétatives:</b>			
la tige	COTG	3	Modalités du vert au rouge
le pétiole	COPE	3	vert, face sup. rouge, face sup. et inf rouge.
l'attache du pétiole	SPPE	2	vert, rouge
la jonction des nervures	SPFE	3	Modalités de vert au rouge
les nervures	CONV	3	Modalités de vert au rouge
le limbe	TAF0	2	présence de taches rouges
<b>La Fleur et le fruit:</b>			
col. de la base de la corolle	SPFL	2	présence de rouge
couleur du fruit	COFR	15	différentes couleurs et tonalités
surface du fruit		4	Glabre, duveteux, arêtes épineuses, épineux
Longueur du fruit	LGFR	cm	du plateau à la pointe
largeur du fruit	LAFR	cm	au plus large
nombre d'arêtes	NBAR	Nbre	nombre de loges carpellaires
<b>Forme du limbe:</b>			
laciniation		5	Note standardisé ou différents index
<b>Floraison:</b>			
Jour de première floraison	J1FL	JAS	Date de première anthèse
Niveau de première floraison	N1FL	Nbre	Noeud de la première fleur
Niveau du premier fruit	N1FR	Nbre	Noeud du premier fruit
Amplitude de floraison	AMPL	Jour	Durée de première floraison d'un cultivar
<b>Développement végétatif</b>			
Noeuds sur la tige à J1FL	NEN1	Nbre	Nombre de noeuds compté à partir des feuilles cotylédonaire
à 70 JAS	NEN2	Nbre	
à 90 JAS	ENTG	Nbre	
Nombre de rameaux à J1FL	RX1		Nombre de rameaux portant au moins une feuille développée
à 70 JAS	RX2		
à 90 JAS	NBRX		
Longueur des rameaux	LGRX	3	<5 cm, 5-20 cm, >20 cm
Hauteur	HAUT	cm	du collet à l'apex
<b>Graines</b>			
duvet sur les graines		2	Présence, absence
Poids de mille graines	PMIL		mesurée sur au moins mille graines
<b>Production :</b>			
Fruits sur la tige à 70 JAS	FRT1	Nbre	comptage sans récolte
à 90 JAS	FRTT	Nbre	
Fruits récoltés sur la tige	FRTG	Nbre	récoltés
Fruits des rameaux à 70 JAS	FRX1	Nbre	comptage sans récolte
à 90 JAS	FRX2	Nbre	
Fruits récoltés sur les rameaux	FRRX	Nbre	récoltés
Total de fruits récoltés	TOFR	Nbre	
Poids de graines récoltés	PDGR	g	
Poids de graines par fruits	GRFR	g	

Annexe 3 : Définition des variables utilisées



Annexe 4 : Fréquence des caractères qualitatifs

<u>Caractère : coloration tige</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Valeur manquante	0	0	0
Verte	0,465	0,298	1
Verte plus veinures rouges	0,267	0,358	2
Rouge à pourpre	0,088	0,108	3
Rouge avec des veinures vertes	0,088	0,18	4
Héter. 1 + fréquent	0,024	0,002	5
Violacé	0,002	0,002	6
Bronze	0,032		7
Héter. 3 + fréquent	0,012		8
Hétérogénéité complète	0,017	0,05	9
<u>Caractère : coloration spot floral</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Valeur manquante	0,072	0,026	0
Coloration interne uniquement	0,416	0,974	1
Coloration interne et externe	0,270		2
Héter. 1 + fréquent	0,074		3
Héter. 2 + fréquent	0,095		4
Héter. = pseudo = 1 - 2	0,062		5
<u>Caractère : coloration du pétiole</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Vert	0,36	0,031	1
Rouge fac. sup. verte fac. inf.	0,511	0,85	2
Rouge des deux côtés	0,128	0,118	3
<u>Coloration basale des nervures</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Vert	0,121	0,008	1
Très légèrement rouge	0,229	0,814	2
Rouge foncé	0,32	0,162	3
Héter. 1 largement + fréquent	0,087	0,005	4
Héter. 2 largement + fréquent	0,114		5
Héter. 3 largement + fréquent	0,078	0,001	6
Héter. sans phénotype + fréquent	0,008	0,051	7
<u>Coloration des nervures</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Verte	0,05	0,465	1
Rouge sur la moitié proximale	0,211	0,56	2
Verte qq. points rouge s. moit.proximale	0,151	0,15	3
Rouge s. moit. prox. avec qq. pt.r. dis.	0,132	0,171	4
Complètement rouge	0,001	0,06	5
Hétérogène (1-3)	0,017		6
Hétérogène (2-3)	0,017	0,004	7
Hétérogène (2-4)			8
Ségrégation complète (indescriptible)	0,004		9
<u>Coloration du limbe</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Vert	0,926	0,941	0
Plaques rouges importantes	0,027	0,014	1
Points rouges sur le limbe	0,047	0,045	2

<u>Coloration des fruits</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Valeur manquante (pas de fruits)	0,005	0,07	0
Vert très clair presque blanc	0,047	0,002	1
Vert ordinaire (Clemson Spineless)	0,45	0,28	2
Vert ordinaire prés. tâches rouges	0,131	0,1304	3
Blanchâtre prés. tâches rouges	0,014		4
Rouge	0,002	0,012	5
Vert très foncé à un duvet noir		0,25	6
Vert clair (différent de 2)	0,12	0,02	7
Hétérogène (phénotype 2+3)	0,081	0,075	8
Violet	0,004		9
Hétérogène (2+6)	0,007	0,139	10
Vert foncé grisailleux	0,095	0,004	11
Hétérogène (3+5)	0,035	0,004	12
Hétérogène (5+6)	0,001		13

<u>Position des fruits / à l'axe</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Erigé (collé à la tige)	0,04		1
Intermédiaire (angle de 45°)	0,81	0,135	2
Horizontale (perpendiculaire à la tige)	0,001	0,047	3
Légèrement retombante (retombant à 45°)		0,135	4
Compl. ret. (collé ou presque à la tige)	0,026		5
Présence simultanée de 1-2	0,136	0,002	6
Présence simultanée de 2-3	0,014	0,228	7
Présence simultanée de 3-4		0,424	8

<u>Longueur des ramifications</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Absence de rameaux	0,073	0,12	1
Rameaux très courts dép.pas 40cm	0,456	0,217	2
Rameaux moyens (de 10 à 50 cm)	0,284	0,395	3
Rameaux long (plus de 50 cm)	0,189	0,267	4

<u>Coloration + foncée des arêtes des fruits</u>	<i>A.esculentus</i>	<i>A.caillei</i>	Modalité
Absence de coloration plus foncée		0,91	1
Coloration plus foncée des arêtes		0,089	2

Annexe 5 : Modalités des colorations pour les cultivars de référence et leurs hybrides

FEMELLE	MALE	SPFL	SPFE	SPPI	COLP	COLN	COLT	TAFO	FCOL	ARCO	UNIC	PILO	FRTA
<i>C.S.</i>		<i>2</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
C.S.	ORS 958	2	3	2	2	2	2	1	2	6	2	2	1
C.S.	ORS 1051	2	3	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1
C.S.	ORS 772	2	2	2	1	1	2	1	1	6	2	4	1
<i>ORS 772</i>		<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>6</i>	<i>2</i>	<i>4</i>	<i>1</i>
<i>ORS 776</i>		<i>2</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>9</i>	<i>9</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 803	C.S.	2	3	2	3	2	3	1	5	5	1	2	1
ORS 803	ORS 1159	2	3	2	3	3	3	1	5	5	1	4	3
<i>ORS 803</i>		<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>5</i>	<i>5</i>	<i>1</i>	<i>3</i>	<i>1</i>
ORS 803	ORS 1467	1	3	2	2	3	3	1	3	3	1	2	1
ORS 803	ORS 2137	2	3	2	3	3	3	1	3	3	1	3	1
<i>ORS 958</i>		<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>6</i>	<i>6</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>1</i>
<i>ORS 1043</i>		<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 1043	ORS 1051	1	2	1	2	2	1	1	2	2	2	4	1
ORS 1043	C.S.	2	3	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1
<i>ORS 1051</i>		<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>1</i>						
ORS 1159	C.S.	2	2	2	3	2	3	1	3	2	1	5	3
ORS 1159	ORS 1347	2	3	2	3	3	3	1	3	2	2	5	2
ORS 1159	ORS 1051	2	3	2	2	3	2	1	3	2	2	5	3
<i>ORS 1159</i>		<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>5</i>	<i>2</i>
ORS 1159	ORS 1467	2	3	2	2	3	2	1	3	3	2	5	2
ORS 1159	ORS 776	2	3	2	3	3	3	2	3	3	1	5	2
<i>ORS 1347</i>		<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>9</i>	<i>9</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 1355	ORS 772	2	2	2	2	2	2	1	3	6	2	4	2
ORS 1355	ORS 1043	1	3	2	2	2	3	1	3	2	1	4	1
ORS 1355	ORS 1159	2	3	2	3	3	3	1	3	2	2	5	2
<i>ORS 1355</i>		<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 1355	C.S.	2	3	2	2	2	3	1	3	2	1	2	1
ORS 1355	ORS 776	2	3	2	3	3	3	2	3	5	2	2	1
<i>ORS 1372</i>		<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>1</i>
ORS 1467	C.S.	2	3	2	2	2	2	1	4	2	1	2	1
ORS 1467	ORS 1159	2	3	2	2	2	2	1	3	2	2	5	3
ORS 1467	ORS 1043	1	3	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1
ORS 1467	ORS 2137	2	3	2	2	2	2	1	2	6	1	2	1
<i>ORS 1467</i>		<i>1</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 1467	ORS 958	1	3	1	2	2	1	1	6	6	2	2	1
<i>ORS 1506</i>		<i>1</i>	<i>6</i>	<i>6</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>						
ORS 1506	ORS 1043	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1
ORS 1506	ORS 2137	2	3	2	2	2	1	1	6	6	2	2	1
ORS 1506	C.S.	2	2	2	2	2	1	1	6	6	2	2	1
ORS 1506	ORS 958	1	1	1	1	1	1	1	2	6	2	2	1
<i>ORS 1551</i>		<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>4</i>	<i>1</i>
ORS 2137	ORS 1159	2	2	2	2	2	2	1	2	6	1	5	3
ORS 2137	ORS 1051	2	3	1	2	2	1	1	2	2	2	2	1
ORS 2137	ORS 1355	2	3	2	2	2	2	1	3	2	2	2	1
ORS 2137	ORS 1347	2	3	2	3	3	3	1	9	9	1	2	1
<i>ORS 2137</i>		<i>2</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	<i>1</i>	<i>6</i>	<i>6</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
ORS 2137	ORS 1467	2	3	2	2	2	2	1	3	2	2	2	1
ORS 2137	C.S.	2	3	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1
ORS 2137	ORS 958	2	2	2	1	2	1	1	2	6	2	2	1

en italique les modalités des parents

en gras les modalités des hybrides dont les parents sont différents

le code des modalités est donné en annexe 3

SPFL : spot floral. SPFE : spot foliaire. SPPI : attache du pétiole. COLP : coloration du pétiole.

COLN : coloration des nervures. COLT : coloration de la tige. TAFO : taches foliaires.

FCOL : coloration du fruit. ARCO : coloration des arêtes du fruit. UNIC : uniformité de la coloration du fruit.

PILO : pilosité du fruit. FRTA : taches sur le fruit.

Corrélations totales

N1FL	NEN2	RX2	FRTT	FRRX	DIAM	ENTT	AVOR	PDGR	GFFR	TOFR	Total
<b>0,46</b>	-0,07	-0,18	-0,06	-0,28	0,02	0,08	-0,04	-0,08	0,19	-0,22	J1FL
	<b>0,41</b>	<b>0,38</b>	0,17	0,22	0,28	<b>0,43</b>	0,00	0,25	0,10	<b>0,25</b>	N1FL
		<b>0,41</b>	<b>0,65</b>	0,29	<b>0,65</b>	<b>0,67</b>	-0,02	<b>0,64</b>	<b>0,33</b>	<b>0,58</b>	NEN2
			<b>0,26</b>	<b>0,64</b>	0,21	<b>0,32</b>	0,05	<b>0,38</b>	-0,25	<b>0,59</b>	RX2
				<b>0,23</b>	<b>0,74</b>	<b>0,89</b>	-0,01	<b>0,82</b>	<b>0,32</b>	<b>0,75</b>	FRTT
					<b>0,27</b>	0,29	-0,05	<b>0,49</b>	-0,30	<b>0,82</b>	FRRX
						<b>0,72</b>	-0,09	<b>0,78</b>	<b>0,47</b>	<b>0,62</b>	DIAM
							-0,36	<b>0,79</b>	<b>0,32</b>	<b>0,72</b>	ENTT
								-0,08	-0,13	-0,04	AVOR
									<b>0,39</b>	<b>0,82</b>	PDGR
										-0,02	GFFR

Corélations génotypiques (15 variétés)

N1FL	NEN2	RX2	FRTT	FRRX	DIAM	ENTT	AVOR	PDGR	GFFR	TOFR	
<b>0,46</b>	0,86	-0,22	0,72	-0,46	0,71	0,73	0,31	0,71	0,72	0,06	J1FL
	<b>0,79</b>	0,32	0,63	0,11	0,53	<b>0,73</b>	0,39	0,77	0,25	0,49	N1FL
		-0,05	<b>0,85</b>	-0,27	<b>0,83</b>	<b>0,91</b>	0,02	<b>0,87</b>	<b>0,53</b>	0,31	NEN2
			<b>0,02</b>	<b>0,86</b>	-0,29	<b>0,08</b>	0,32	0,25	-0,73	<b>0,76</b>	RX2
				-0,15	<b>0,89</b>	<b>0,98</b>	0,10	<b>0,95</b>	<b>0,32</b>	<b>0,51</b>	FRTT
					-0,35	-0,09	0,19	<b>0,04</b>	-0,88	<b>0,78</b>	FRRX
						<b>0,85</b>	0,06	<b>0,86</b>	<b>0,58</b>	0,26	DIAM
							0,05	<b>0,99</b>	0,34	<b>0,54</b>	ENTT
								0,07	-0,32	0,23	AVOR
									<b>0,25</b>	<b>0,65</b>	PDGR
										-0,57	GFFR

corrélations environnementales

N1FL	NEN2	RX2	FRTT	FRRX	DIAM	ENTT	AVOR	PDGR	GFFR	TOFR	env.
<b>0,36</b>	-0,36	-0,16	-0,39	-0,18	-0,24	-0,18	-0,10	-0,31	-0,13	-0,3	J1FL
	<b>0,34</b>	<b>0,43</b>	0,06	0,27	0,22	<b>0,36</b>	-0,04	0,16	0,05	0,20	N1FL
		<b>0,61</b>	<b>0,61</b>	0,48	<b>0,61</b>	<b>0,62</b>	-0,02	<b>0,60</b>	<b>0,28</b>	<b>0,65</b>	NEN2
			<b>0,39</b>	<b>0,49</b>	0,45	<b>0,45</b>	0,00	<b>0,46</b>	0,12	<b>0,53</b>	RX2
				<b>0,41</b>	<b>0,69</b>	<b>0,85</b>	-0,03	<b>0,81</b>	<b>0,32</b>	<b>0,83</b>	FRTT
					<b>0,53</b>	0,47	-0,10	<b>0,65</b>	0,09	<b>0,85</b>	FRRX
						<b>0,69</b>	-0,12	<b>0,77</b>	<b>0,43</b>	<b>0,73</b>	DIAM
							-0,43	<b>0,75</b>	<b>0,32</b>	<b>0,78</b>	ENTT
								-0,10	-0,11	-0,08	AVOR
									<b>0,47</b>	<b>0,87</b>	PDGR
										0,24	GFFR

Annexe 6 : Matrices de corrélations entre caractères. 15 variétés, 17 répétitions.

JIFL	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159	AVOR	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	0,54	-0,18	0,29	0,84	-1,03	0,08		803	-4,76	-1,20	-0,91	-0,46	3,27	-0,69
	1506	-0,09		-0,13	-0,69	-0,32	1,33		1506	2,82		3,88	-4,28	-4,87	6,47
	1467	-0,19			-0,41	0,56	-0,31		1467	-2,12			1,70	0,28	-4,95
	772	-2,44				1,08	-0,82		772	1,28				2,59	0,45
	2137	1,60					-0,28		2137	8,16					-1,27
	1159	0,58							1159	-5,38					

NIFL	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159	PDGR	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	-0,18	-0,03	0,12	0,11	-0,15	-0,04		803	-5,15	1,53	-4,95	-2,26	-1,39	7,07
	1506	-0,28		-0,18	-0,27	0,17	0,31		1506	1,11		4,82	-2,05	-2,97	-1,32
	1467	0,04			0,14	-0,12	0,05		1467	4,80			-1,72	2,09	-0,24
	772	-0,05				0,23	-0,20		772	-3,28				6,90	-0,87
	2137	0,46					-0,12		2137	4,61					-4,64
	1159	0,01							1159	-2,10					

NEN2	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159	GRFR	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	-0,58	-0,08	-0,27	-0,01	0,24	0,11		803	0,51	0,16	-0,32	0,00	-0,20	0,20
	1506	-0,34		-0,70	0,79	-0,07	0,06		1506	-0,27		0,13	0,00	0,00	-0,30
	1467	1,05			0,20	0,04	0,73		1467	0,18			-0,16	-0,09	0,28
	772	-0,73				-0,15	-0,84		772	-0,45				0,31	-0,15
	2137	0,77					-0,07		2137	-0,33					-0,02
	1159	-0,18							1159	0,35					

FRTG	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159	TOFR	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	-1,34	0,74	-0,59	-0,19	0,30	0,70		803	-1,91	-0,34	-0,27	-0,40	0,03	0,98
	1506	0,68		0,45	0,16	-0,74	0,36		1506	0,74		0,44	-0,28	-0,13	-0,84
	1467	0,66			-0,10	0,53	-0,28		1467	0,31			0,14	0,38	-0,68
	772	-0,62				0,41	-0,28		772	0,51				0,44	0,11
	2137	1,25					-0,50		2137	1,24					-0,71
	1159	-0,63							1159	-0,89					

FRRX	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	-0,90	-0,18	0,15	-0,25	-0,19	0,46
	1506	0,22		0,11	-0,17	0,41	0,05
	1467	-0,17			0,20	0,00	-0,47
	772	0,95				1,97	0,31
	2137	0,31					-0,35
	1159	-0,43					

DIAM	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	0,53	-1,11	-1,02	0,05	0,27	1,82
	1506	0,14		1,52	0,57	-0,86	-0,12
	1467	-0,28			-1,39	0,28	0,61
	772	-2,28				1,69	-0,92
	2137	1,74					-1,38
	1159	0,16					

ENTT	Gi	Sij	1506	1467	772	2137	1159
	803	-0,87	-0,04	-0,07	-0,05	-0,48	0,64
	1506	-0,10		-0,52	0,42	0,21	-0,07
	1467	0,85			-0,25	0,16	0,68
	772	-0,80				0,62	-0,75
	2137	0,84					-0,51
	1159	0,06					

ANNEXE 7 : APTITUDES GENERALES DES PARENTS ET APTITUDES SPECIFIQUES DES CROISEMENTS (F2)



## LISTE DES TABLEAUX, FIGURES ET PLANCHES.

### TABLEAUX

<b>Tableau 1</b> : Croisements contrôlés entre les espèces du genre et fertilité des descendances obtenues.	20
<b>Tableau 2</b> : Nombre de grains de pollen et d'ovules pour les introductions de référence.	24
<b>Tableau 3</b> : Relation entre les axes et les variables mesurées sur la collection.	34
<b>Tableau 4</b> : Origines et principales caractéristiques des cultivars.	44
<b>Tableau 5</b> : Gènes et liaisons mis en évidence par MEHETRE (1980).	54
<b>Tableau 6</b> : Variation de l'indice de laciniation pour les cultivars de référence et leurs hybrides.	64
<b>Tableau 7</b> : Résultats sur le Taux de nouaison, Nombre de graines et Poids de graines par fruit.	68
<b>Tableau 8</b> : Développement végétatif et précocité des cultivars de référence.	82
<b>Tableau 9</b> : Les rameaux et la production pour nos cultivars de référence.	84
<b>Tableau 10</b> : Corrélations génétiques et environnementales issus de l'analyse de variance multivariée.	90
<b>Tableau 11</b> : Moyennes des parents, des F1 et hétérosis.	98
<b>Tableau 12</b> : Analyses de variance de la table diallèle. (F1)	100
<b>Tableau 13</b> : Effets généraux et spécifiques de l'analyse de Griffing. (F1)	102-104
<b>Tableau 14</b> : Corrélations entre les effets additifs et la valeur propre.	106
<b>Tableau 15</b> : Performances des cultivars de référence dans les essais "F1" et "F2".	108
<b>Tableau 16</b> : Analyses de variance de la table diallèle (F2)	110

### FIGURES

<b>Figure 1</b> : Les différentes classifications du genre <i>Abelmoschus</i> . Phylogénie du Genre <i>Abelmoschus</i> .	16
<b>Figure 2</b> : Répartition des espèces du genre <i>Abelmoschus</i> dans le monde.	18
<b>Figure 3</b> : Système de reproduction et Log(P/O) dans le genre <i>Abelmoschus</i> . Echelle de Cruden	22
<b>Figure 4</b> : Le nombre de grains de pollen en fonction du nombre d'ovules	26
<b>Figure 5</b> : Systèmes enzymatiques distinguant <i>A.esculentus</i> et <i>A.caillei</i>	32
<b>Figure 6</b> : Représentation ( Plan factoriel 1,2) de la diversité morphologique des cultivars <i>A.esculentus</i> d'Afrique.	36
<b>Figure 7</b> : Représentation ( Plan factoriel 1,2) de la diversité morphologique des cultivars <i>A.caillei</i> d'Afrique.	38
<b>Figure 8</b> : Hiérarchisation des critères traditionnels de reconnaissance des cultivars (d'après HAMON, 1987)	42

<b>Figure 9</b> : Les 20 premiers groupes du dendrogramme des distances chez <i>A.esculentus</i> . (Afrique de l'Ouest).	46
<b>Figure 10</b> : Représentation des colorations des cultivars <i>A.esculentus</i> d'Afrique de l'Ouest (plan 1,2 de l'AFC)	52
<b>Figure 11</b> : Répartition des cultivars collectés ayant des fruits à cinq arêtes.	60
<b>Figure 12</b> : Mesure de l'index de laciniation sur les feuilles	62
<b>Figure 13</b> : Taux de nouaison en fonction de l'heure de coupure du style pour les cultivars de référence.	70
<b>Figure 14</b> : Nombre de graines dans les fruits noués en fonction de l'heure de coupure du style pour les cultivars de référence.	72
<b>Figure 15</b> : Les possibilités d'allogamie chez <i>A.esculentus</i> .	76
<b>Figure 16</b> : Nombre de noeuds en fonction du nombre de jours après semis pour six cultivars.	80
<b>Figure 17</b> : Cercles de corrélations 1-2 et 3-4 correspondant aux corrélations phénotypiques entre caractères.	86
<b>Figure 18</b> : Espace des corrélations 1-2-3-4 correspondant aux corrélations génétiques entre caractères.	88
<b>Figure 19</b> : Zymogrammes discriminants <i>A.esculentus</i> et <i>A.tetraphyllus</i> pour les deux espèces, l'hybride et sa descendance.	120
<b>Figure 20</b> : Représentation sur un plan factoriel des descendants F2 de l'hybride <i>A.esculentus</i> x <i>A.tetraphyllus</i> .	122
<b>Figure 21</b> : Valeurs mesurées et estimées du nombre de noeuds, de fruits, de la hauteur et du jour de première floraison pour ORS 278, Clemson spineless, l'hybride et sa descendance.	124
<b>Figure 22</b> : Croisement quatre voies selon différentes méthodes de fécondation.	122
<b>Figure 23</b> : Schéma d'amélioration pour un idéotype précoce à partir des deux types collectés.	136
<b>Figure 24</b> : Schéma d'amélioration pour un idéotype maraîcher.	138
<b>Figure 25</b> : Schéma d'amélioration faisant intervenir un milieu non contrôlé.	142

## PLANCHES

<b>Planche 1</b> : Trois espèces du genre <i>Abelmoschus</i> : <i>A.esculentus</i> , <i>A.caillei</i> , <i>A.tetraphyllus</i>	13
<b>Planche 2</b> : Quelques représentants de la diversité chez <i>A.esculentus</i>	30
<b>Planche 3</b> : Diverses colorations de la plante <i>A.esculentus</i>	50
<b>Planche 4</b> : Diverses colorations du fruit chez <i>A.esculentus</i>	56
<b>Planche 5</b> : La fleur et son émasculature	66

ISBN : 2-7099-1047-0  
Éditions de l'ORSTOM  
72, route d'Aulnay  
93143 BONDY Cedex