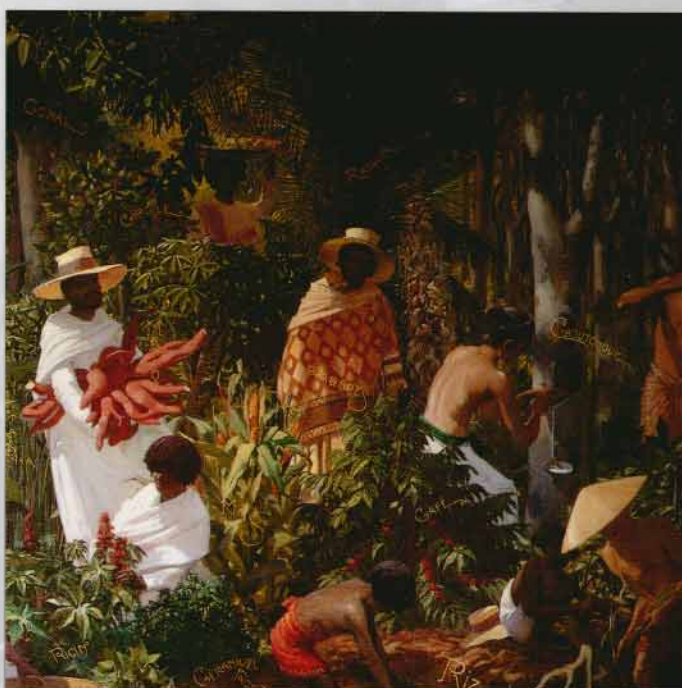


■ REPÈRES

# L'amélioration des plantes tropicales

---

André Charrier, Michel Jacquot,  
Serge Hamon et Dominique Nicolas  
*Editeurs scientifiques*



---

CIRAD

ORSTOM

■ REPÈRES

# L'amélioration des plantes tropicales

---

André Charrier, Michel Jacquot,  
Serge Hamon et Dominique Nicolas  
*Editeurs scientifiques*

---

CIRAD

ORSTOM

L'amélioration  
des plantes  
tropicales



# L'amélioration des plantes tropicales

André Charrier, Michel Jacquot,  
Serge Hamon et Dominique Nicolas  
*Editeurs scientifiques*



## REMERCIEMENTS

Œuvre éminemment collective, cet ouvrage n'aurait pu voir le jour sans de nombreuses collaborations.

Les éditeurs tiennent ici à remercier chacun des auteurs pour sa contribution.

Ils remercient également : la mission connaissance et amélioration des plantes du CIRAD pour l'accueil et le suivi de ce projet ; les services des éditions du CIRAD et de l'ORSTOM pour la réalisation de cet ouvrage, particulièrement Martine Lemaire, dont les compétences tant en génétique qu'en édition ont été un apport déterminant, et Sylvain Geoffroy, qui a effectué la mise en pages ; Géraldine Porri pour sa disponibilité et pour sa contribution à l'ordonnance des multiples dossiers ; David Chevallier pour son travail d'indexation.

Les éditeurs expriment leur reconnaissance à l'ensemble des relecteurs pour leur participation active et leurs conseils, gages de qualité pour l'ouvrage. Ils remercient personnellement : Bernard Aubert, Philippe Baradat, Julien Berthaud, Armand Boyat, Mathilde Causse, Jean Champion, Joëlle Chat, André Clément-Demange, Daniel Combes, Patrick Daly, Denis Despreaux, Françoise Dosba, Georges Ducreux, Daniel Duris, Henri Feyt, Claude Foury, Emile Frison, André Gallais, Gérard Grubben, Francis Hallé, Jean-Pierre Horry, Jean-Marc Julien, Henri Laterrot, Vincent Lebot, François Lefèvre, Chantal Loison-Cabot, Jean-Claude Mauboussin, Charles-Marie Messiaen, Jacques Meunier, Bruno Nouy, Michel de Nucé de Lamothe, Jacqueline Philouze, Jean-Pascal Pichot, Charles Poisson, Jean-Luc Regnard, Pierre Roumet, Robert Schilling, Jacques Schwendiman, Eric Teissier du Cros, Bakary Tio-Touré, Hille Toxopeus, Herbert van der Vossen.

© CIRAD et ORSTOM 1997

ISSN 1251-7224

ISBN 2-87614-292-9

ISBN 2-7099-1374-7

# Sommaire

---

- 9 Préface
- 11 Abstract
- 13 Les agrumes  
Patrick Ollitrault, François Luro
- 37 L'ananas  
Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Freddy Leal,  
Marie-France Duval, Eric Malézieux
- 61 L'arachide  
Danièle Clavel, Jean Gautreau
- 83 Les aubergines  
Marie-Christine Daunay, Richard Neville Lester, Georges Ano
- 109 Les bananiers  
Frédéric Bakry, Françoise Carreel, Marie-Line Caruana,  
François-Xavier Côte, Christophe Jenny, Hugues Tézenas du Montcel
- 141 Le cacaoyer  
Albertus B. Eskes, Claire Lanaud

- 171 Les caféiers  
André Charrier, Albertus B. Eskes
- 197 La canne à sucre  
Philippe Feldmann, Angélique d'Hont, Emmanuel Guiderdoni,  
Laurent Grivet, Jean-Christophe Glaszmann
- 217 Le cocotier  
Roland Bourdeix, Luc Baudouin, Norbert Billotte,  
Jean-Pierre Labouisse, Jean-Marie Noiret
- 241 Les cotonniers  
Bernard Hau, Jacques Lançon, Dominique Dessauw
- 267 Les eucalyptus  
Philippe Vigneron, Jean-Marc Bouvet
- 291 Les fruits de la passion  
Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Sergio D. Segura,  
Elizabeth Hodson de Jaramillo, Gustavo A. Góngora
- 313 Les gombos  
Serge Hamon, André Charrier
- 335 L'herbe de Guinée  
Michel Noiret
- 357 L'hévéa  
André Clément-Demange, Hyacinthe Legnaté, Marc Seguin,  
Marc-Philippe Carron, Vincent Le Guen, Thierry Chapuset,  
Dominique Nicolas
- 385 Les ignames  
Perla Hamon, Roland Dumont, Jeanne Zoundjihekpon,  
N'goran Ahoussou, Bakary Tio-Touré
- 401 Le maïs  
Jean-Leu Marchand, Julien Berthaud, Benoît Clerget,  
Jacques Dintinger, Bernard Reynaud, Jean-Luc Dzido
- 429 Le manioc  
Jean-Pierre Raffailac, Gérard Second
- 457 Le mil  
Gilles Bezançon, Jean-François Renno, K. Anand Kumar
- 483 Le niébé  
Rémy S. Pasquet, Jean-Pierre Baudoin

- 507 Le palmier à huile  
Jean-Charles Jacquemard, Luc Baudouin, Jean-Marie Noiret
- 533 Les riz  
Michel Jacquot, Guy Clément, Alain Ghesquière,  
Jean-Christophe Glaszmann, Emmanuel Guiderdoni,  
Didier Tharreau
- 565 Le sorgho  
Jacques Chantereau, Gilles Trouche, Claude Luce,  
Monique Deu, Perla Hamon
- 591 La tomate  
Guy Anaïs
- 607 Planches
- 609 Annexes  
Liste des sigles 611  
Liste des abréviations 614  
Adresses des auteurs 615
- 619 Index thématique

## Préface

*Cultures paysannes, cultures industrielles, cultures destinées à l'alimentation humaine ou animale, cultures des zones sèches ou des régions humides, les espèces végétales cultivées dans les pays tropicaux sont très nombreuses et très diverses sur le plan systématique.*

*Consacrer un ouvrage à leur amélioration revient à présenter, sur un fond de biologie et de génétique, tout un ensemble de connaissances — acquises et synthétisées par les généticiens et les agronomes — qui s'avèrent indispensables au progrès génétique : les méthodes de mesure de la diversité génétique et de ses variations dans l'espace et dans le temps ; le mode naturel de reproduction, les déviations qu'il peut supporter pour rendre possibles de nouvelles structures variétales et les possibilités d'échanges génétiques avec les espèces voisines ; les cycles végétatifs et reproducteurs, avec parfois une précision telle que la vitesse d'émission des feuilles ou des inflorescences est connue au jour près ; les origines génétiques qui possèdent des tolérances aux contraintes biotiques ou abiotiques ainsi que les mécanismes physiologiques et génétiques sous-jacents.*

*Les points les plus frappants à la lecture des différents chapitres sont, en effet, la rapidité d'accumulation des connaissances, leur mise à profit immédiate grâce à un décloisonnement total entre les disciplines, l'intégration quasi instantanée des nouvelles techniques en sélection. Le palmier à huile, le caféier, le riz ne figurent-ils pas en première place des espèces modèles pour le développement des biotechnologies végétales ?*

*Cultivées dans des milieux fragiles ou fragilisés par certaines pratiques culturales, récemment domestiquées ou du moins récemment soumises à une sélection dirigée, transplantées parfois par petits effectifs hors de leurs centres d'origine, intégrées aux cultures traditionnelles ou implantées en monoculture sur d'immenses surfaces, les plantes tropicales se trouvent bien souvent confrontées à des situations extrêmes du point de vue de la génétique des populations et de la dérive génétique, de l'adaptation climatique et des contraintes parasitaires.*

*Si l'on compare la sélection de ces espèces à celle des espèces cultivées en milieu tempéré, on constate que les méthodes en elles-mêmes sont analogues et que les contraintes liées à la biologie des espèces sont comparables. Ce qui distingue les espèces tropicales c'est la nécessité de concilier un fort potentiel de progrès génétique et une capacité d'adaptation à des agricultures et à des environnements très diversifiés. La distinction moins nette qui existe pour ces espèces entre ressources génétiques, matériel d'élite et variétés sélectionnées correspond sans aucun doute à une moindre industrialisation de la filière des semences dans les pays tropicaux. Elle répond aussi à un besoin de souplesse adaptative, indispensable dans ces zones à hauts risques environnementaux et parasitaires.*

*Le plan adopté pour l'ensemble des chapitres fait d'ailleurs bien ressortir l'importance accordée à l'organisation évolutive des espèces et des complexes d'espèces et aux choix variétaux en fonction des contextes agroéconomiques.*

*Quant à la réalisation de l'ouvrage, il convient de noter la multitude des auteurs qui ont collaboré à sa rédaction. Chercheurs du CIRAD, de l'INRA et de l'ORSTOM, chercheurs des pays tropicaux, tous ont apporté la diversité de leurs compétences. Cette force numérique témoigne de l'esprit d'équipe qui anime les réseaux internationaux. C'est aussi un atout pour la nécessaire pérennité des programmes d'amélioration génétique.*

*Bien construit, agréable à lire, actualisé, cet ouvrage correspond à un besoin des sélectionneurs, des pathologistes et des agronomes qui cherchent à acquérir une connaissance approfondie de l'organisation de la variabilité génétique et de la sélection des espèces tropicales. Le lecteur saisira aisément leur richesse et trouvera dans les nombreuses références bibliographiques tous les éléments d'approfondissement qu'il peut souhaiter.*

*Enfin, je ne saurais terminer ces quelques lignes sans dire à tous ceux des auteurs avec lesquels j'ai eu le plaisir de travailler qu'il m'a été aussi agréable de lire cet ouvrage que de réfléchir avec eux à la conduite de ces programmes de connaissance et d'amélioration génétique.*

Yvette Dattée

Directeur de recherche à l'INRA  
Directeur du GEVES

## Abstract

Plant breeding has progressed considerably in the last ten years, with conventional strategies enhanced through the development of new biotechnology tools to probe genetic resources and create improved varieties. Further expectations now have to be addressed by plant breeding programmes—biodiversity management and sustainable agriculture.

Recent advances in tropical plant breeding, mainly achieved by French research teams of CIRAD, INRA and ORSTOM, in collaboration with counterpart staff in tropical countries, are reviewed in the present publication. Each of the twenty-four chapters is on a specific crop and written by genetic and plant breeding scientists who have focused their research on that species.

For each plant or group of plants, the authors analyse trait diversity in cultivated forms and links with related wild species. In addition, they review breeding techniques and biotechnological innovations utilized by breeders, assess genetic progress based on examples from varietal improvement programmes, and discuss dissemination of improved varieties.

*Tropical Plant Breeding* should be an essential reference book for professional plant breeders, as well as researchers, teachers and students interested in this topic.

An English edition will be published later.





# Les agrumes

---

Patrick Ollitrault, François Luro

Les agrumes occupent la première place des productions fruitières dans le monde avec 81 millions de tonnes produites en 1994 (FAO, 1995). Leur culture s'étend sur plus de 3 millions d'hectares, des zones tempérées chaudes aux zones tropicales, entre 40° de latitude nord et de latitude sud. Les principaux pays producteurs sont le Brésil (15 millions de tonnes), les Etats-Unis (9 millions de tonnes) et la Chine (4 millions de tonnes). Les oranges représentent la plus grande part de cette production (71 %), viennent ensuite les citrons et les limes (13 %), les petits agrumes (10 %) — tangerines, mandarines, clémentines... — et les pomelos (6 %).

Le volume de fruits transformés est évalué à 35 % de la production totale. Il est en constante augmentation. En Europe, le marché du fruit frais est dominé par les clémentines et les mandarines, dont la consommation croît régulièrement. Dans l'avenir, la consommation devrait connaître une progression plus rapide dans les pays en développement que dans les pays développés.

Cette expansion du marché des agrumes conduit les pays producteurs à s'impliquer dans une politique de création variétale. Deux objectifs sont visés : élargir la gamme des produits sur des critères de qualité et répondre aux contraintes croissantes imposées par les stress biotiques et abiotiques. Les Etats-Unis, Israël et le Japon sont les pays les plus actifs dans le domaine de

l'amélioration variétale. Ils ont développé depuis de nombreuses années des schémas de création variétale qui s'appuient sur les biotechnologies. L'Espagne, l'Italie et le Maroc ont également une longue tradition de sélection de mutants spontanés et abordent aujourd'hui la création variétale. La France, dont les deux principaux acteurs dans le domaine de l'amélioration des agrumes sont le CIRAD et l'INRA (Institut national de la recherche agronomique), dispose, avec la collection de la station de recherche agronomique de San Giuliano en Corse, de l'un des plus importants conservatoires d'agrumes sains au monde. Ce matériel génétique est aujourd'hui largement exploité pour la création variétale grâce au support des biotechnologies.

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

Le terme « agrumes » correspond à trois genres botaniques : *Citrus*, *Fortunella* et *Poncirus*. Ceux-ci appartiennent, avec huit autres genres, dont *Eremocitrus*, *Microcitrus*, *Clymenia*, *Citropsis* et *Severinia*, à la sous-tribu des *Citrinae*, tribu des *Citreae*, sous-famille des *Aurantioideae* dans la famille des rutacées (SWINGLE et REECE, 1967).

Le genre *Fortunella* désigne les kumquats. Il comprend deux ou quatre espèces selon les auteurs et quelques cultivars commerciaux.

Le genre *Poncirus* renferme une seule espèce, *P. trifoliata* (L.) Raf. Elle se distingue des autres agrumes par ses feuilles caduques et trifoliolées. Elle produit des fruits non comestibles, mais elle joue un rôle important en agrumiculture comme porte-greffe.

Le genre *Citrus* comprend la plupart des agrumes cultivés pour leurs fruits ou pour leurs huiles essentielles (planche I, 1). Deux classifications du genre prévalent. Celle de TANAKA (1961) identifie 156 espèces, tandis que celle de SWINGLE et REECE (1967) n'en distingue que 16. Selon cette dernière classification, les huit espèces cultivées sont : *C. sinensis* (L.) Osb., l'oranger, *C. aurantium* L., le bigaradier, *C. reticulata* Blanco, le mandarinier, *C. paradisi* Macf., le pomelo, *C. grandis* (L.) Osb., le pamplemoussier, *C. limon* (L.) Burm. F., le citronnier, *C. aurantifolia* (Christm.) Swing., le limettier, et *C. medica* L., le cédratier.

### LA BIOLOGIE ET LES MODES DE REPRODUCTION

#### La floraison et la fructification

Dans les régions subtropicales de l'hémisphère Nord, la floraison des agrumes est très abondante. Elle a lieu, pour la plupart des espèces, au début

du printemps, mais, pour certains cultivars comme le citronnier Eurêka, elle peut se produire plusieurs fois dans l'année.

Le stigmate est réceptif quelques jours avant l'anthèse et jusqu'à plusieurs jours après. Pour certains cultivars, l'autofécondation est favorisée par la déhiscence des anthères avant l'ouverture des fleurs ou par la proximité des anthères et du stigmate. L'allopollinisation entomophile est cependant prépondérante du fait de l'attraction des insectes pour les fleurs.

La parthénocarpie s'observe pour de nombreux cultivars. Les orangers Navel, les mandariniers Satsuma (planche 1, 1), les limettiers Tahiti, les clémentiniers en autopollinisation, quelques pomelos et pamplemoussiers présentent cette particularité.

### La polyembryonie

Pour la plupart des cultivars, les graines contiennent plusieurs embryons : un embryon sexué et des embryons somatiques issus des cellules du nucelle (planche 1, 2). Ces embryons surnuméraires possèdent le même génotype que la plante maternelle et ne se développent, semble-t-il, qu'après la fécondation du sac embryonnaire. Le nombre de ces embryons varie de manière importante — de deux à plus d'une dizaine — selon les cultivars. Seules deux espèces, *C. medica* et *C. grandis*, ne présentent que des cultivars produisant des pépins monoembryonnés d'origine sexuée.

L'apomixie partielle, qui résulte de la compétition entre l'embryon sexué et les embryons nucellaires, a des implications importantes pour les programmes d'amélioration génétique. L'embryonie nucellaire est, en effet, un obstacle à l'obtention d'hybrides ou de descendants par autofécondation. Elle permet, en revanche, la multiplication conforme des porte-greffe par semis.

### La stérilité gamétique et l'incompatibilité

La stérilité pollinique affecte de nombreux cultivars d'agrumes. Elle peut être complète, comme pour l'oranger Washington Navel, ou partielle, comme pour les pomelos Marsh et Thompson et le citronnier Eurêka, qui ont une faible proportion de pollen viable, de l'ordre de 5 à 15 %. La stérilité femelle, quant à elle, se rencontre chez les mandariniers Satsuma, le pomelo Marsh et les orangers Washington Navel, Hamlin et Valencia.

L'auto et l'interincompatibilité s'observent fréquemment. Tous les pamplemoussiers sont auto-incompatibles. Plusieurs hybrides, ou supposés tels, le sont également : les tangelos Orlando et Minneola, les cultivars Robinson, Nova, Page, Fairchild, le clémentinier. Cette incompatibilité serait de type gamétophytique (Soost, 1969).

Les stérilités gamétiques et l'incompatibilité gamétophytique entravent l'activité du sélectionneur car elles limitent les possibilités d'hybridation. En revanche, elles lui offrent, en combinaison avec la parthénocarpie, la possibilité d'obtenir des cultivars à fruit dépourvu de graines.

#### LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE

La variabilité des agrumes est très importante. Elle s'observe dans la morphologie des arbres, les caractéristiques pomologiques et organoleptiques des fruits et la période de production, mais aussi pour les tolérances aux facteurs biotiques et abiotiques. La variabilité interspécifique est très marquée, mais la sélection humaine a également abouti à une importante diversité intraspécifique (planche 1, 3).

Cette diversité offre des perspectives intéressantes pour l'utilisation des ressources génétiques en amélioration. On a ainsi pu mettre en évidence, au sein des espèces d'agrumes, de nombreux caractères d'intérêt agronomique, comme la résistance au froid de *P. trifoliata*, des kumquats et des mandariniers Satsuma et la tolérance à la salinité du mandarinier Cléopâtre et du limettier Rangpur. Pour ce qui concerne les résistances aux maladies et aux parasites, on peut citer la résistance à *Phytophthora parasitica* et à *Phytophthora citrophthora* de *P. trifoliata*, *C. grandis* et *C. aurantium*, la résistance aux nématodes (*Tylenchulus semipenetrans*) et la résistance à la tristezza (maladie de dégénérescence provoquée par le *citrus tristezza virus*) de *P. trifoliata*, la tolérance au blight (maladie de dégénérescence d'origine encore indéterminée) de *C. sinensis*, la tolérance au greening (maladie due à une bactérie) de *C. grandis* et de certains mandariniers originaires de la zone tropicale, la résistance aux acariens phytophages du pomelo Marsh et des mandariniers Satsuma et Dancy, la tolérance à la cercosporiose africaine des agrumes (*Phaeoramularia angolensis*) des pamplemoussiers, des citronniers et des mandariniers Satsuma et Beauty, la tolérance au chancre citrique (*Xanthomonas campestris*) de *C. junos* Sieb. ex Tan. et de certains mandariniers (Satsuma, Dancy...).

De nombreuses collections ont été constituées à travers le monde. Les plus importantes se trouvent aux Etats-Unis (université de Californie et USDA, United States Department of Agriculture, en Floride), en Espagne (IVIA, Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias), au Japon (Okitsu Branch Fruit Tree Research Station) et en France (Station de recherche agronomique de San Giuliano en Corse). La station de San Giuliano, qui bénéficie d'un contexte phytosanitaire exceptionnel, est la seule à héberger une collection importante — plus de 500 cultivars — cultivée en plein champ et exempte de maladies. Cette collection est, par ailleurs, riche en matériel génétique provenant d'Asie du Sud-Est, tout comme celle d'Okitsu Branch. Le conservatoire de l'université de Malaisie est, pour sa part, remarquable par sa collection d'*Aurantioideae* d'Asie du Sud-Est. Un logiciel de gestion du matériel génétique des agrumes, Egid, a été créé par le CIRAD et l'INRA, sur la base des descripteurs publiés par l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute). Il devrait être prochainement adopté au Portugal, au Maroc, en Turquie et en Tunisie.

#### LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE ET SA STRUCTURATION

Tous les agrumes et genres apparentés ont un nombre chromosomique de base égal à 9. La majorité de ces agrumes est diploïde, avec  $2n = 2x = 18$

(KRUG, 1943). Seuls quelques polyploïdes naturels ont été identifiés — *F. hindsii* (Champ.) Swing., la lime de Tahiti — ou produits artificiellement — les pamplemousses Oroblanco et Sweetie. Des différences dans la taille des génomes nucléaires diploïdes ont toutefois été mises en évidence par cytométrie en flux (OLLITRAULT *et al.*, 1994c). Ainsi, le plus grand génome des *Citrus* cultivés, celui du cédratier, a une taille de 10 % supérieure à celle du plus petit génome, celui du mandarinier (0,82 picogramme contre 0,73 picogramme par génome diploïde).

L'analyse du polymorphisme biochimique et moléculaire (GREEN *et al.*, 1986 ; ROOSE, 1988 ; OLLITRAULT et FAURE, 1992) a permis de préciser l'organisation génétique des *Citrus* cultivés.

Les structures intraspécifiques apparaissent très contrastées. Le cédratier, *C. medica*, présente une diversité allélique très faible due à une forte homozygotie et à un faible polymorphisme entre cultivars. Le pomelo, *C. paradisi*, l'oranger, *C. sinensis*, et le bigaradier, *C. aurantium*, possèdent des structures intraspécifiques similaires. Leur diversité allélique et leur hétérozygotie sont modérées, et leur polymorphisme intercultivar inexistant. Le citronnier, *C. limon*, est très hétérozygote mais présente peu de polymorphisme intervariétal. Les limettiers à gros fruits, *C. latifolia* Tan. et à petits fruits, *C. aurantiifolia*, sont également fortement hétérozygotes. Le pamplemoussier, *C. grandis*, et le mandarinier, *C. reticulata*, recèlent une très grande richesse allélique principalement due à un important polymorphisme intervariétal.

La diversité isoenzymatique du genre *Citrus* se structure autour de trois pôles. Le premier regroupe les mandariniers, les orangers et les bigaradiers, le deuxième associe les pamplemoussiers et les pomelos, le troisième correspond aux cédratiers. Les limettiers et les citronniers, qui sont fortement hétérozygotes, occupent une position intermédiaire entre les cédratiers et les mandariniers (OLLITRAULT et FAURE, 1992). Les isoenzymes corroborent ainsi les relations interspécifiques proposées par BARRET et RHODES (1976) dans une étude de taxonomie numérique menée sur 146 caractères morphologiques et physiologiques. Cette structuration en trois pôles est, par ailleurs, confirmée par les études du brunissement polyphénolique, qui permettent de distinguer clairement les mandariniers, les orangers et les bigaradiers des autres *Citrus* (SCORA, 1988). Elle est confortée par l'existence de trois grands types de profils de restriction de l'ADN chloroplastique au sein des formes cultivées de *Citrus*, qui correspondent aux trois pôles (GREEN *et al.*, 1986), ainsi que par la diversité des protéines solubles (HANDA *et al.*, 1986).

## L'origine, la dispersion et la diversification

### L'ORIGINE ET LA DISPERSION DES FORMES CULTIVÉES

Si tous les auteurs s'accordent sur le fait que les agrumes sont originaires du Sud-Est asiatique, leurs avis divergent quant à la localisation précise des zones d'origine des différentes espèces. Cependant, les zones de diversité

été mis en place dès 1962 (CASSIN et LOSOIS, 1977). Cette méthode a donné de bons résultats mais ne pouvait être appliquée qu'aux cultivars polyembryonnés. Parallèlement, des progrès ont été réalisés en matière d'indexation, notamment en utilisant des plantes indicatrices plus sensibles, ce qui raccourcissait le délai d'apparition des symptômes : le cédratier Etrog a été utilisé sous serre chaude pour la détection de l'*exocortis* et le mandarinier Parson Special pour l'indexation de la cachexie-xyloporose. Les principales maladies de dégénérescence des agrumes étaient ainsi détectées en moins de deux ans.

La mise au point du microgreffage *in vitro* d'apex a considérablement modifié le processus d'introduction et d'assainissement de plants d'agrumes (NAVARRO, 1981). Cette technique, appliquée en Corse dès 1980, a permis de régénérer des variétés monoembryonnées, en particulier des clémentiniers. Elle présente, par ailleurs, de nombreux avantages sur la sélection nucellaire : absence de phase et de caractères juvéniles, fructification précoce, certitude sur l'origine de la plante régénérée, homogénéité du matériel régénéré...

Dans le même temps, de nouvelles techniques d'identification des pathogènes ont permis d'accroître la sensibilité de la détection et d'abrèger la quarantaine des plants (VOGEL *et al.*, 1988) : détection de *Spiroplasma citri* (agent du *stubborn*) par la mise en culture appliquée en Corse dès 1981, du *citrus tristeza virus* par un test ELISA dès 1986, des viroïdes par séparation électrophorétique des acides ribonucléiques en condition dénaturante. La mise en œuvre de l'ensemble de ces techniques a abouti à l'introduction et à la régénération de variétés originaires de régions hautement contaminées par plusieurs maladies de dégénérescence graves, notamment d'Afrique du Sud, d'Amérique du Sud et d'Asie du Sud-Est.

## Références bibliographiques

- BARRET H.C., RHODES A.M., 1976. A numerical taxonomic study of affinity relationships in cultivated *Citrus* and its close relatives. *Systematic Botany*, 1 : 105-136.
- BLONDEL I., 1974. Influence des porte-greffe sur la qualité des fruits de *Citrus*. *Fruits*, 29 : 285-290.
- CAI Q., GUY C.L., MOORE G.A., 1994. Extension of the linkage map in *Citrus* using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers and RFLP mapping of cold-acclimation responsive loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 606-614.
- CASSIN J., LOSOIS P., 1977. Method of nucellar selection used in Corsica. *Proceedings of the International Society of Citriculture* : 536-540.
- CHENG F.S., ROOSE M., 1994. Molecular and morphological markers for a dwarfing gene from the citrus rootstock *Poncirus trifoliata* 'Flying Dragon'. *In* : *Plant genome 2*, San Diego, Etats-Unis, Scherago International, p. 33.

- CHENG F.S., ROOSE M., FEDERICI C., KUPPER R., 1994. A detailed genetic linkage map including a citrus tristeza virus resistance gene derived from a cross between two intergeneric *Citrus* × *Poncirus* hybrids. *In* : Plant genome 2, San Diego, Etats-Unis, Scherago International, p. 32.
- DURHAM R.E., LIOU P.C., GMITTER R.G., MOORE G.A., 1992. Linkage map of restriction fragment length polymorphisms and isozymes in *Citrus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 84 : 39-48.
- ESEN A., SOOST R.K., 1977. Relation of unexpected polyploids to diploid megagametophytes and embryo: endosperm ploidy ratio in *Citrus*. *In* : Primer congreso mundial de citricultura, p. 53-63.
- FAO, 1995. Annuaire production : 1994. Rome, Italie, FAO, 243 p.
- GENTILE A., TRIBULATO E., DENG Z.N., VARDI A., 1994. *In vitro* selection of nucellar lemon callus and regeneration of plants tolerant to *Phoma tracheiphila* toxin. *In* : VIIIth International citrus congress, p. 150-153.
- GERMANA M.A., 1994. Androgenesis in *Citrus*: a review. *In* : VIIIth International citrus congress, p. 183-189.
- GMITTER F.G., GROSSER J.W., MOORE G.A., 1992. *Citrus*. *In* : Biotechnology of perennial fruit crops, F.A. Hammerschlag et R.E. Litz éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 335-369.
- GMITTER F.G., LING X.B., DENG X.X., 1990. Induction of triploid *Citrus* plants from endosperm calli *in vitro*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80 : 785-790.
- GMITTER F.G., XIAO S.Y., HUANG S., HU L., LING P., 1994. Mapping disease resistance gene in *Citrus*: current status. *In* : Plant genome 2. San Diego, Etats-Unis, Scherago International, p. 67.
- GREEN R.M., VARDI A., GALUN E., 1986. The plastome of *Citrus*: physical map, variation among *Citrus* cultivars and species and comparison with related genera. *Theoretical and Applied Genetics*, 72 : 170-177.
- GROSSER J.W., GARNSEY S.M., HALLIDAY C., 1996. Assay of sour orange somatic hybrid rootstocks for quick decline disease caused by citrus tristeza virus. *In* : VIIIth International citrus congress (sous presse).
- GROSSER J.W., GMITTER F.G., SESTO F., DENG X.X., CHANDLER J.L., 1992. Six new somatic *Citrus* hybrids and their potential for cultivar improvement. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117 : 169-173.
- HANDA T., ISHIZAWA Y., OOGAKI C., 1986. Phylogenetic study of fraction I protein and its close related genera. *Japanese Journal of Genetics*, 61 : 15-24.
- HIDAKA T., OMURA M., UGAKI M., TOMIYAMA M., KATO A., OHSHIMA M., MOTOYOSHI F., 1990. *Agrobacterium*-mediated transformation and regeneration of *Citrus* spp. from suspension cells. *Japanese Journal of Breeding*, 40 : 199-207.
- IWAMASA M., NITO N., LING J.T., 1988. Intra and intergeneric hybridization in the orange subfamily Aurantioideae. *In* : VIth International citrus congress, p. 123-130.
- JACQUEMOND C., DE ROCCA-SERRA D., 1994. Citrus rootstocks selection in Corsica for 25 years. *In* : VIIIth International citrus congress, p. 246-251.

- JARREL D.C., ROOSE M.L., TRAUGH S.N., KUPPER R.S., 1992. A genetic map of *Citrus* based on the segregation of isozymes and RFLPs in an intergeneric cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 84 : 49-56.
- KHAN I.A., ROOSE M.L., 1988. Frequency and characteristics of nucellar and zygotic seedlings in three cultivars of trifoliolate orange. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 113 : 105-110.
- KOBAYASHI S., OHGAWARA T., OHGAWARA E., OIYAMA I., ISHII S., 1988. A somatic hybrid plant obtained by protoplast fusion between 'Navel' orange (*Citrus sinensis*) and 'Satsuma' mandarin. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 14 : 63-69.
- KOBAYASHI S., UCHIMIYA H., 1989. Expression and integration of a foreign gene in orange (*Citrus sinensis* Osb.) protoplasts by direct DNA transfer. *Japanese Journal Genetics*, 64 : 91-97.
- KOKAYA T.D., 1988. A synopsis of the genus *Citrus* (Rutaceae). *Botaniceskij Zurnal*, 73 : 876-885.
- KRUG C.A., 1943. Chromosome numbers in the subfamily Arantioideae, with special reference in the genus *Citrus*. *Citrus Botanical Gazette*, 104 : 602-611.
- LURO F., LAIGRET F., BOVE J.M., OLLITRAULT P., 1994a. Application of RAPD to *Citrus* genetics and taxonomy. *In* : VIIIth International citrus congress, p. 225-228.
- LURO F., LAIGRET F., OLLITRAULT P., BOVE J.M., 1995. DNA amplified fingerprinting (DAF), an useful tool for determination of genetic origin and diversity analysis in *Citrus*. *HortScience*, 30 : 1063-1067.
- LURO F., LORIEUX M., LAIGRET F., BOVE J.M., OLLITRAULT P., 1994b. Genetic mapping of an intergeneric *Citrus* hybrid using molecular markers. *Fruits*, 49 : 404-408.
- MARCHAL J., JACQUEMOND C., PERRIER X., DALNIC R., 1995. Influence des porte-greffe sur les caractéristiques biochimiques de la clémentine en Corse. *In* : Mediterranean symposium on mandarins. San Giuliano, France, INRA, p. 7.
- MOORE G.A., CASTLE W.S., 1988. Morphological and isozymic analysis of openpollinated citrus rootstock populations. *Journal of Heredity*, 79 : 59-63.
- MOORE G.A., JACONO C.C., NEIDIGH J.L., LAWRENCE S.D., CLINE K., 1992. *Agrobacterium*-mediated transformation of *Citrus* stem segments and regeneration of transgenic plants. *Plant Cell Reports*, 11 : 238-242.
- NAVARRO L., 1981. *Citrus* shoot-tip grafting *in vitro* (STG) and its applications: a review. *Proceedings of the International Society of Citriculture* : 452-456.
- NAVARRO L., ORTIZ J.M., JUAREZ J., 1985. Aberrant citrus plants obtained by somatic embryogenesis of nucelli cultured *in vitro*. *HortScience*, 20 : 214-215.
- OHGAWARA T., KOBAYASHI S., OHGAWARA E., UCHIMIYA H., ISHII S., 1985. Somatic hybrid plants obtained by protoplast fusion between *Citrus sinensis* and *Poncirus trifoliata*. *Theoretical and Applied Genetics*, 71 : 1-4.
- OIYAMA I., OKUDAI N., TAKAHARA T., 1981. Ploidy levels of seedling obtained from 2x x 4x crosses in *Citrus*. *Proceedings of the International Society of Citriculture* : 32-34.



- OLLITRAULT P., DAMBIER D., ALLENT V., LURO F., 1996a. Spontaneous triploids embryo rescue and selection in *C. reticulata* (cv. Clementina) for easy peeler breeding. *In* : VIIIth International citrus congress (sous presse).
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., ALLENT V., LURO F., 1996b. Obtention of haploid plantlets and calli of *C. reticulata* (cv. Clementina) by induced gynogenesis. *In* : VIIIth International citrus congress (sous presse).
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., CABASSON C., ALLENT V., ENGELMANN F., 1994a. Optimized management of *Citrus* embryogenic calli for breeding programmes. *Fruits*, 49 : 394-397.
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., CABASSON C., TEISSON C., LURO F., 1994b. Protoplast fusion in *Citrus*. *Fruits*, 49 : 401-403.
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., LURO F., DUPERRAY C., 1994c. Nuclear genome size variations in *Citrus*. *Fruits*, 49 : 390-393.
- OLLITRAULT P., DAMBIER D., SUDAHONO, LURO F., 1996c. Somatic hybridization in *Citrus*: some new hybrid and alloplasmic plants. *In* : VIIIth International citrus congress (sous presse).
- OLLITRAULT P., FAURE X., 1992. Système de reproduction et organisation de la diversité génétique dans le genre *Citrus*. *In* : Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes. Paris, France, BRG, p. 133-151.
- OLLITRAULT P., FAURE X., NORMAND F., 1994d. *Citrus* rootstocks characterization with bark and leaf isozymes: application for distinguishing nucellar from zygotic trees. *In* : VIIth International citrus congress, p. 338-341.
- OLLITRAULT P., MICHAUX-FERRIERE N., 1994. Application of flow cytometry for *Citrus* genetics and breeding. *In* : VIth International citrus congress, p. 193-198.
- PENA L., CERVERA M., JUAREZ J., ORTEGA C., PINA J.A., DURAN-VILA N., NAVARRO L., 1995. High efficiency *Agrobacterium*-mediated transformation and regeneration of citrus. *Plant Science*, 104 : 183-191.
- PRALORAN J.C., 1971. Les agrumes. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 565 p.
- ROOSE M.L., 1988. Isozymes and DNA restriction fragment length polymorphisms in *Citrus* breeding and systematics. *In* : VIth International citrus congress, p. 155-165.
- SCORA R.W., 1988. Biochemistry, taxonomy and evolution of modern cultivated citrus. *In* : VIth International citrus congress, p. 277-289.
- SOOST R.K., 1969. The incompatibility gene system in *Citrus*. *In* : Ist International citrus symposium, p. 189-190.
- SPIEGEL-ROY P., BEN-HAYYIM G., 1985. Selection and breeding for salt tolerance *in vitro*. *Plant and Soil*, 89 : 243-252.
- STARRANTINO A., 1994. Use of triploids for production of seedless cultivars in *Citrus* improvement programs. *In* : VIIth International citrus congress, p. 117-121.
- STARRANTINO A., RECUPERO G., 1982. *Citrus* hybrids obtained *in vitro* from 2x females by 4x males. *Proceedings of the International Society of Citriculture* : 31-32.

SWINGLE W.T., REECE P.C., 1967. The botany of *Citrus* and its wild relatives. *In* : The citrus industry. 1. History, world distribution, botany and varieties, W. Reuther *et al.* éd., Berkeley, Etats-Unis, University of California Press, p. 190-430.

TACHIKAWA T., TANAKA Y., HARA S., 1961. Investigation on the breeding of citrus trees. 1. Study on the breeding of triploid *Citrus* varieties. Bulletin Shizuoka Prefectural Citrus Experimental Station, n° 4 : 33-44 (en japonais).

TANAKA T., 1961. Citrologia: semi centennial commemoration papers on *Citrus* studies. Osaka, Japon, Citrologia Supporting Fondation, 114 p.

TORRES A.M., SOOST R.K., DIEDENHOFEN U., 1978. Leaf isozymes as genetic markers in *Citrus*. *American Journal of Botany*, 65 : 869-881.

VARDI A., BREIMAN A., GALUN E., 1987. *Citrus* cybrids: production by donor-recipient protoplast-fusion and verification by mitochondrial DNA restriction profiles. *Theoretical and Applied Genetics*, 75 : 51-58.

VOGEL R., BOVE J.M., NICOLI M., 1988. Le programme français de sélection sanitaire des agrumes. *Fruits*, 43 : 709-720.

WEBBER H.J., 1967. History and development of the citrus industry. *In* : The citrus industry. 1. History, world distribution, botany and varieties, W. Reuther *et al.* éd., Berkeley, Etats-Unis, University of California Press, p. 1-39.

XIANG C., 1987. Frequency and height of identified zygotic seedlings in 11 citrus root-stock accessions. Thèse MSc, University of California, Riverside, Etats-Unis.

# L'ananas

---

Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Freddy Leal,  
Marie-France Duval, Eric Malézieux

L'ananas est cultivé dans tous les pays tropicaux et subtropicaux. Avec une production supérieure à 12 millions de tonnes en 1995, il se place au troisième rang des fruits tropicaux. Cette production, en constante augmentation, est à 70 % consommée localement sous la forme de fruits frais. Le marché international de la conserve (1 065 000 tonnes) et du jus (200 000 tonnes de concentré) est dominé par la Thaïlande et les Philippines, qui contribuent respectivement pour 23 % et 10 % à la production mondiale, et détiennent 70 % du marché international. Le marché de l'ananas frais (680 000 tonnes) est alimenté par les Philippines, la Côte d'Ivoire et le Costa Rica. La Côte d'Ivoire est le principal fournisseur de l'Union européenne, premier importateur avec plus de 220 000 tonnes de fruits frais. Hawaii et l'Amérique centrale — Costa Rica, Mexique, Honduras, Saint Domingue — approvisionnent l'Amérique du Nord ; Taïwan et les Philippines exportent vers le Japon. De grands pays producteurs, comme le Brésil (8 % de la production mondiale), la Chine (7 %), l'Inde (7 %) et les Etats-Unis (3 %), produisent essentiellement pour leur propre marché (FAO, 1994 ; FAO, 1995).

Le premier objectif de la culture est le fruit consommé frais, en conserve ou sous forme de jus, mais on peut aussi exploiter quelques produits annexes, notamment la fibre extraite des feuilles et la broméline, enzyme protéolytique contenue dans le fruit. La plante entière est parfois utilisée comme fourrage ou en tant que source d'énergie.

Le commerce international de l'ananas repose sur une seule variété, Cayenne Lisse. Actuellement, ce sont près de 70 % de la production mondiale et 90 % de la production de conserves qui dépendent de cette variété. Les risques phytosanitaires qui en découlent ont incité, dès 1914, les producteurs hawaïens, réunis au sein de la Pineapple Growers Association of Hawaii (PGAH), à lancer un important programme de sélection. Ce programme, fondé sur l'hybridation, s'il a permis des progrès significatifs dans la connaissance de la génétique de l'ananas, n'a pas abouti à la création de variétés qui puissent se substituer à Cayenne Lisse. Des programmes d'hybridation ont également été entrepris à Taïwan, aux Philippines, à Porto Rico, en Malaisie, au Brésil, en Côte d'Ivoire, à la Martinique, en Australie, à Cuba et au Japon. Les rares hybrides sélectionnés et diffusés n'ont eu qu'un succès très limité. Des programmes de sélection clonale, plus modestes, publics ou privés, ont été développés en Australie, au Brésil, à Cuba, en Guinée, en Côte d'Ivoire, en Inde, au Japon, en Malaisie, à la Martinique, au Mexique, à Porto Rico, en Afrique du Sud, à Taïwan et au Venezuela (LEAL et COPPENS D'ECKENBRUGGE, 1996).

## L'organisation évolutive

### L'ananas cultivé

L'ananas, *Ananas comosus* (L.) Merr., est une monocotylédone herbacée de la famille des broméliacées, famille riche de plus de 2 000 espèces, épiphytes pour la plupart. C'est une plante terrestre, succulente et xérophyte, dont les feuilles forment une rosette dense (planche II, 1).

#### LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

##### Le cycle de développement

L'ananas est considéré comme une plante de jours courts bien que d'autres facteurs, comme la température et l'état hydrique, interviennent dans sa floraison. Dans les conditions modernes de culture, la floraison est induite par des régulateurs de croissance (BARTHOLOMEW et MALEZIEUX, 1994). Cette pratique, unique en agriculture, permet de produire des fruits à grande échelle et toute l'année, en dépit du caractère erratique de la floraison naturelle. En conditions naturelles comme en culture, la réponse de la plante à l'induction de la floraison dépend de la variété, de la taille et de l'âge du plant, et du matériel végétal utilisé lors de la plantation.

Etant donné la diversité des conditions de culture, l'intervalle entre la plantation et la première récolte varie de 12 mois, en milieu équatorial, à 36 mois, en région subtropicale. Ainsi, la phase qui va de l'induction florale à la récolte

de 140 à 150 jours en Côte d'Ivoire, mais atteint 280 à 300 jours en Australie, dans la région du Queensland, et en Afrique du Sud (BARTHOLOMEW et MALEZIEUX, 1994).

Les stimulus chimiques ou naturels induisent la différenciation florale du bourgeon terminal et le développement de l'inflorescence. Après la production d'un nombre variable de fleurs, entre 60 et 200, la croissance du fruit composé, ou syncarpe, s'achève par la formation d'une couronne foliacée, qui peut être utilisée comme rejet. La phase reproductive comprend cinq étapes principales : une phase précoce pendant laquelle l'inflorescence est cachée dans la rosette foliaire ; une phase comprise entre l'émergence de l'inflorescence, appelée « cœur rouge » du fait de l'apparition des bractées rouges au centre de la rosette, et l'anthèse ; l'anthèse elle-même, qui se déroule à raison de une à dix fleurs par jour, en une succession plus ou moins acropétale ; une période de croissance de la taille du fruit ; une phase de maturation. Le fruit est parthénocarpique ; il ne contient généralement pas de graines en raison de l'auto-incompatibilité des variétés et de la culture monoclonale.

#### La morphologie florale, la cytogénétique et la gamétogenèse

La fleur, hermaphrodite, comporte trois sépales, trois pétales libres, six étamines et un pistil tricarpellaire, avec un style creux, trilobé et trifide. Les grains de pollen sont diaperturés et presque sphériques. Les ovules sont disposés le long des placentas en deux rangées simples ou doubles, dans trois loges profondes séparées par des glandes nectarifères. Ils sont généralement anatropes, mais certaines variétés présentent aussi quelques ovules orthotropes fécondables (RAO et WEE, 1979 ; F. Van Miegroet, comm. pers.). Leur présence, comme le nombre total d'ovules, est une caractéristique variétale (COPPENS D'ECKENBRUGGE *et al.*, 1993).

Le sac embryonnaire se développe selon le type *Polygonum* (RAO et WEE, 1979). Il existe une forte corrélation entre le nombre d'ovules contenant un sac embryonnaire et la quantité de pollen viable, ce qui suggère que les fertilités mâle et femelle sont affectées de la même façon par les irrégularités méiotiques.

Le génome diploïde de l'ananas est constitué de 50 très petits chromosomes. Selon COLLINS (1960), la méiose mâle aboutit à la formation de 25 bivalents et produit le plus souvent des tétrades normales. Des gamètes non réduits peuvent se former et produire des triploïdes naturels, comme la variété Cabazona, voire des tétraploïdes (COLLINS, 1960 ; DUJARDIN, 1991). Cependant, BHOWMIK (1980) rapporte de nombreuses irrégularités — tétrades anormales et cellules mères de pollen de taille irrégulière — chez Cayenne Lisse et Queen, et recommande donc de tester non seulement la viabilité du pollen, mais aussi la régularité de sa taille. Cette viabilité est très variable : WEE et RAO (1979) ont obtenu des taux de germination de 20 à 60 % chez six clones de trois variétés d'*A. comosus* et chez un clone d'*A. bracteatus*, sur un milieu

de culture (1 % de bactoagar, 15 % de saccharose, 100 parties par million d'acide borique et 200 de nitrate de calcium) maintenu à 27 °C. La viabilité du pollen a également été estimée par coloration à l'acétocarmin, à la peroxydase ou au bleu coton (RAMIREZ, 1966 ; WEE et RAO, 1979 ; NAYAR et VALSAMMA-MATHEW-LYLA, 1981). Le pourcentage de pollen viable de 95 clones, révélé par coloration à l'acétocarmin, allait de 0 à 98 %, avec des variations intra et intervariétales (COPPENS D'ECKENBRUGGE *et al.*, 1993 ; MULLER, 1994).

### La fécondation et la réaction d'incompatibilité

Les principaux pollinisateurs naturels de l'ananas sont les colibris. Certains insectes, notamment les abeilles, pourraient jouer un rôle secondaire. Cependant, des variétés compatibles cultivées côte à côte à Hawaii — où les colibris sont absents — ne se croisent pas spontanément (COLLINS, 1960).

Les tubes polliniques croissent à la surface du canal stylaire à une vitesse de 1,5 à 2,5 millimètres par heure, et atteignent les ovules en huit à dix heures (MAJUMDER *et al.*, 1964). L'ananas possède un système d'auto-incompatibilité gamétophytique monofactoriel qui inhibe la croissance du tube pollinique au premier tiers du style (MAJUMDER *et al.*, 1964 ; BREWBAKER et GORREZ, 1967). Cette auto-incompatibilité peut être contournée par irradiation (SUBRAMANIAN *et al.*, 1981). BHOWMIK et BHAGATI (1975) ont essayé la pollinisation de fleurs immatures, la greffe de style et l'application d'acide naphthalène acétique, mais seule cette dernière technique a permis d'obtenir quelques autofécondations chez Queen. L'autopollinisation spontanée d'inflorescences ensachées permet d'obtenir quelques semences, tout comme l'autopollinisation manuelle.

### La formation de la graine et la fertilité

La division du zygote débute environ 10 jours après la fécondation. L'embryon mature est typique des monocotylédones. L'albumen se développe en un mois. En l'absence de fécondation, il y a formation de nombreux noyaux sans albumen (RAO et WEE, 1979 ; F. Van Miegroet, comm. pers.). Les graines atteignent leur maturité en quatre mois. Elles sont de couleur foncée, coriaces et ridées, avec une extrémité arrondie et l'autre pointue ; elles mesurent de 3 à 5 millimètres de longueur et de 1 à 2 millimètres de largeur.

La fertilité — pourcentage d'ovules produisant une graine après pollinisation libre — est inférieure à 5 % (moins de 2 graines par fleur) chez Cayenne, Española Roja, Singapore Spanish, Pérola et Queen, et varie de 4 à 11 % (2 à 5 graines par fleur) chez les variétés porteuses du gène *piping*. Le taux de fertilité le plus élevé observé chez *A. comosus* est de 29 % (COPPENS D'ECKENBRUGGE *et al.*, 1993). Cependant, l'ananas cultivé compense cette faible fertilité par la production d'un grand nombre de fleurs, si bien que la fertilité est rarement limitante dans les programmes de croisements.

La fertilité est corrélée à la proportion d'ovules contenant un sac embryonnaire ( $r = 0,75$  ;  $n = 14$ ), au logarithme de la colorabilité pollinique ( $r = 0,59$  ;  $n = 71$ )

et à la quantité de pollen produit par fleur ( $r = 0,71$  ;  $n = 71$ ). La production de graines n'est pas corrélée avec le nombre d'ovules ( $r = -0,06$  ;  $n = 71$ ), ce qui pourrait s'expliquer par des effets d'encombrement ou de compétition (COPPENS D'ECKENBRUGGE *et al.*, 1993).

#### LES VARIÉTÉS COMMERCIALES

La production commerciale repose essentiellement sur six variétés, qui, du fait de leur diffusion dans de nombreux pays, ont souvent été rebaptisées. Le code de nomenclature variétale (IUBS, 1980) a rarement été respecté ; l'hétérogénéité des variétés et la sélection clonale ont accru la confusion. Certains spécialistes ont proposé d'organiser les variétés en groupes horticoles, soit sur la base d'une ressemblance générale au représentant le plus commun du groupe, soit sur la base d'un caractère génétique commun. La dernière de ces classifications, présentée par PY *et al.* (1984), reconnaît cinq groupes : Cayenne, Queen, Spanish, Pernambuco et Perolera (Mordilona). Depuis, une variabilité beaucoup plus large a été explorée, et cette classification apparaît limitante et inappropriée. De nombreux génotypes ne peuvent être classés dans ces cinq groupes, qui correspondent, de plus, à des concepts génétiques différents. Ainsi, si la plupart des groupes rassemblent différentes variétés, Cayenne Lisse et Queen sont considérés comme des variétés selon la nomenclature internationale (DUVAL et COPPENS D'ECKENBRUGGE, 1993 ; COPPENS D'ECKENBRUGGE *et al.*, 1996). Leur variabilité résulte essentiellement de l'accumulation de mutations somatiques mineures.

Cayenne Lisse est devenu le pilier de l'industrie de l'ananas, en raison de son potentiel de rendement et de ses qualités, tant pour le frais que pour la conserve. Cette variété provient de cinq rejets collectés par Perrotet en 1819 en Guyane française. La plante est de taille moyenne (80 à 100 centimètres), avec 60 à 80 feuilles, longues et larges (100 centimètres sur 6), de couleur foncée, ne portant que quelques épines à leur base et près de leur pointe. Le pédoncule, court, porte un fruit de poids moyen (1,5 à 2,5 kilos), presque cylindrique, vert, jaunissant depuis sa base à maturité. Sa chair est jaune clair, juteuse et savoureuse, plus sucrée (13 à 19 °Brix) et plus acide que celle de la plupart des autres variétés. Mais le fruit est fragile et pauvre en acide ascorbique. La plante rejette peu et tardivement ; elle est sensible à la plupart des maladies et des ravageurs.

Singapore Spanish, deuxième variété pour la conserve, est surtout cultivé en Asie du Sud-Est, principalement en Malaisie, et possède une bonne adaptation aux sols tourbeux. La plante est de taille moyenne (80 à 100 centimètres), avec 35 à 70 feuilles vert foncé, les plus grandes atteignant 150 centimètres de long et 5 centimètres de large. La production d'épines est très variable : on trouve tous les intermédiaires entre les plants complètement épineux et les plants presque inermes. Les bractées sont rouge vif. Le fruit est petit (environ 1 kilo), cylindrique, rouge orange à maturité ; mais des types sans anthocyanes,

complètement verts, produisent des fruits jaunes. La chair jaune d'or est peu savoureuse du fait de sa faible acidité et de sa teneur en sucre (10 à 12 °Brix). Les couronnes multiples sont fréquentes. La plante rejette régulièrement. Elle est vigoureuse et rustique.

Queen est cultivé en Afrique du Sud et en Australie pour le marché du frais, ainsi qu'en Asie (Vietnam) et dans l'océan Indien (Madagascar, Réunion, Maurice). La plante est petite (60 à 80 centimètres), avec des feuilles argentées, courtes et très épineuses. Le fruit est petit (0,5 à 1 kilo), avec une peau jaune et des yeux saillants. Sa chair jaune d'or est ferme, légèrement craquante et sucrée (14 à 16 °Brix), peu acide, avec un goût excellent. Elle se conserve bien. La production de rejets est abondante pour de nombreux clones. Cette variété est rustique, mais sensible à *Phytophthora*, à la maladie des taches noires et au brunissement interne.

Española Roja est originaire du Venezuela et de la Caraïbe, où il est encore cultivé. La plante est de taille moyenne, avec des feuilles vert foncé, épineuses ou partiellement épineuses. Les bractées florales sont rouge vif. Le fruit est de taille moyenne (1,2 à 2 kilos), en forme de baril. La chair pâle est juteuse et douce grâce à sa faible acidité (environ 13 °Brix). L'arôme est agréable. La plante produit régulièrement des rejets et des bulbilles — terme désignant chez l'ananas les rejets qui se développent sur le pédoncule. Elle est vigoureuse, rustique et tolérante à la plupart des maladies.

Pérola, aussi dénommé Branco de Pernambuco, est le principal cultivar brésilien. La plante est moyenne, érigée et vigoureuse, avec des feuilles vert foncé épineuses. Le fruit, limité au marché du frais, est petit à moyen (0,9 à 1,6 kilo), conique et vert, légèrement jaune à maturité. Sa chair est blanche, juteuse et sucrée (14 à 16 °Brix), peu acide, savoureuse et parfumée. La plante est rustique et tolérante au *wilt*, mais très sensible à la fusariose brésilienne.

Perolera est une variété locale de Colombie et du Venezuela adaptée aux altitudes moyennes, jusqu'à 1 500 mètres. La plante est moyenne à haute, avec des feuilles complètement lisses dont l'épiderme inférieur recouvre le bord et produit un liseré argenté (*piping*). Le fruit, gros (2 à 3 kilos), porté par un pédoncule long, verse fréquemment, s'exposant aux coups de soleil. Sa couleur varie du jaune à l'orange. Sa chair est pâle, douce (environ 12 °Brix), tendre et ferme. De petites couronnes poussent souvent à la base de la couronne principale ou à partir des yeux supérieurs. Le nombre de bulbilles est élevé, souvent supérieur à six. La variété est rustique et résistante à la fusariose. La variété Manzana, qui donne un fruit rouge de forme régulière aux yeux grands et plats, serait un mutant de Perolera.

Ces six variétés ne constituent qu'un petit échantillon du matériel génétique disponible. De nombreux génotypes, négligés jusqu'à présent, ont été collectés récemment, en particulier en Amazonie et dans le bassin de l'Orénoque (LEAL *et al.*, 1986; DUVAL *et al.*, 1996).



## Les espèces apparentées

### LES GENRES *ANANAS* ET *PSEUDANANAS*

Les genres *Ananas* et *Pseudananas* sont proches au sein de la famille des broméliacées. Ils regroupent les espèces dont les fleurs sont fusionnées en un syncarpe.

Le genre *Pseudananas* comporte une seule espèce, *P. sagenarius*, tétraploïde ( $2n = 100$ ). Elle est originaire du sud du Brésil et du nord du Paraguay et de l'Argentine. Elle se reproduit par stolons et son fruit ne présente pas de couronne. Ses feuilles sont armées de fortes épines, rétroscées à leur base. L'espèce pousse sous ombrage partiel dans les régions forestières soumises à des inondations temporaires.

Le genre *Ananas* est divisé en huit espèces selon la classification la plus récente du genre, celle de SMITH et DOWNS (1979). Cette classification présente l'inconvénient de se fonder sur des caractères quantitatifs, dont l'expression est fortement influencée par l'environnement, ou sur des critères qualitatifs, qui ne dépendent que d'un ou deux gènes (COLLINS, 1960). Lors de récentes prospections, des types intermédiaires, combinant des caractères attribués par Smith et Downs à des espèces distinctes, ont été trouvés (LOISON-CABOT, 1992; DUVAL *et al.*, 1996).

*A. comosus* est défini par la taille de son fruit (plus de 15 centimètres de long) et ses petites bractées florales. *A. monstrosus* s'en distingue par l'absence de couronne, mais cette caractéristique s'exprime plus ou moins régulièrement dans certains cultivars d'*A. comosus*. LEAL (1990) a montré qu'*A. monstrosus* est un *nomen nudum* et a invalidé cette espèce.

*A. ananassoides* est l'espèce la plus répandue. On la rencontre du sud du Brésil au Venezuela et à la Colombie, dans les savanes et les forêts claires sur des sols sableux ou rocheux, mais aussi dans les forêts denses humides, au nord de son aire de distribution. Ses populations sont de taille variable et généralement monoclonales, même si des peuplements composés de plusieurs clones d'origine sexuée récente ont été observés (DUVAL *et al.*, 1996). La plante possède des feuilles longues et souvent étroites. Elle porte un petit fruit — plus court que celui d'*A. comosus* — globuleux à cylindrique sur un pédoncule long et fin. *A. nanus* est caractérisé par un fruit encore plus petit, de moins de 4 centimètres (planche II, 2). Comme SMITH (1939) l'avait d'abord proposé, cette espèce devrait être considérée comme une forme naine d'*A. ananassoides*.

*A. lucidus* est cultivé par les Amérindiens de l'Orénoque et du nord de l'Amazonie pour ses fibres longues et très solides, utilisées dans la fabrication de hamacs et de filets de pêche. L'espèce se distingue d'*A. ananassoides* par l'absence d'épines. Cependant, des mutants de type épineux ont été observés en culture et en collection. Cette caractéristique, qui ne dépend que d'un gène dominant (COLLINS, 1960), pourrait donc être le produit d'une sélection artificielle.

*A. paraguayensis* est également très proche d'*A. ananassoides*, dont il se différencie par l'orientation rétrorse de certaines de ses épines et sa feuille plus large et légèrement resserrée à la base. Il se rencontre au nord de l'Amazonie dans les bassins du Rio Negro et de l'Orénoque, où il présente une plus forte variabilité (DUVAL *et al.*, 1996). Il pousse en forêt et s'accommode de couverts de densité variable — des clairières et bords de rivières aux forêts denses.

*A. bracteatus* présente la même distribution méridionale que *P. saganarius*. L'espèce n'est connue que sous forme cultivée, comme haie vive ou pour son jus, ou en peuplements subspontanés, dans d'anciennes plantations. Elle est très vigoureuse et possède des feuilles longues et larges avec de fortes épines (planche II, 3). Elle rejette abondamment. L'inflorescence est caractérisée par ses longues bractées rose ou rouge vif. Le fruit et le pédoncule sont de taille moyenne. *A. bracteatus* est adapté à la fraîcheur et à l'altitude — il a été observé à 1 000 mètres. Sa variabilité est très limitée. *A. fritzmulleri* est presque identique à *A. bracteatus*, mais avec la même orientation des épines qu'*A. paraguayensis*.

#### L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES

On n'observe aucune incompatibilité interspécifique au sein du genre *Ananas*, ni dans l'interaction pollen-pistil, ni aux stades de l'embryogenèse et du développement de la graine. Les croisements interspécifiques et les hybrides sont pleinement fertiles (COLLINS, 1960).

L'absence de barrière reproductive entre ces différentes espèces et leur ressemblance du point de vue cytogénétique devraient conduire à une réorganisation du genre. Il semble en effet que, malgré la différenciation géographique observée dans le genre (DUVAL *et al.*, 1996), aucune spéciation définitive n'ait eu lieu. Si l'on applique strictement le concept d'espèce, une seule espèce devrait être reconnue. Pour l'amélioration génétique, toutes les espèces d'*Ananas* appartiennent au pool génique primaire.

Les croisements intergénériques entre *A. comosus* et *P. saganarius* produisent quelques hybrides tétraploïdes, vigoureux et autofertiles, qui présentent un phénotype intermédiaire et ségrègent pour les caractères d'*A. comosus* tels que la présence d'épines. De manière analogue, le croisement de *P. saganarius* avec d'autres espèces d'*Ananas* produit une majorité de tétraploïdes et quelques triploïdes autostériles (COLLINS, 1960).

Les études moléculaires confirment les observations sur la morphologie, la répartition géographique et l'absence de barrière reproductive. Trois groupes principaux ont été identifiés lors d'une première analyse isoenzymatique (GARCIA, 1988). *A. bracteatus* et *P. saganarius* constituent un premier groupe bien différencié, caractérisé par des allèles rares. Le deuxième groupe comprend des clones d'*A. ananassoides* et d'*A. paraguayensis* et tous les clones de la variété Singapore Spanish d'*A. comosus*. Le troisième groupe est composé de clones

d'*A. ananassoides*, d'*A. parguazensis*, d'*A. lucidus* et de tous les autres clones d'*A. comosus*. En outre, si l'on exclut les formes domestiquées, *A. comosus* et *A. lucidus*, les accessions se séparent clairement selon leur origine géographique : *P. sagenarius*, *A. bracteatus* et les génotypes d'*A. ananassoides* du sud du Brésil, d'un côté, et les génotypes d'*A. ananassoides* et d'*A. parguazensis* du Venezuela, de l'autre.

Une étude isoenzymatique de la collection d'Hawaii, qui comprend essentiellement des clones des cinq cultivars les plus répandus et du matériel sauvage collecté au sud du Brésil, confirme la proximité d'*A. comosus* et d'*A. lucidus* et la relative divergence d'*A. bracteatus* par rapport à *A. comosus*, *A. lucidus* et *A. ananassoides*. Cette étude indique que 86 % de la variabilité totale est intraspécifique ; la divergence génétique interspécifique est donc modérée (ARADHYA *et al.*, 1994).

Les analyses à l'aide des marqueurs RFLP de l'ADN cytoplasmique ont montré un très faible polymorphisme (NOYER et LANAUD, 1992). Les premiers résultats obtenus avec l'ADNr nucléaire ont permis de séparer 95 génotypes en six groupes : le premier groupe associe les clones d'*A. comosus*, deux clones vénézuéliens d'*A. ananassoides* et quatre des cinq clones d'*A. parguazensis* ; le deuxième groupe correspond à un seul clone d'*A. comosus* ; le troisième aux clones d'*A. bracteatus* ; le quatrième aux clones d'*A. ananassoides* du sud du Brésil ; le cinquième aux clones d'*A. parguazensis* du Venezuela ; le sixième aux clones d'*A. nanus* et d'*A. lucidus* (NOYER *et al.*, 1996).

Les échantillons sur lesquels ont porté ces trois études ne sont pas suffisamment représentatifs de la variabilité du genre. Néanmoins, leurs résultats sont concordants. Ils indiquent une différenciation nord-sud de la variabilité totale et un rapprochement entre *A. comosus* et les espèces *A. ananassoides* et *A. parguazensis* originaires des Guyanes, qui présentent, par ailleurs, une forte diversité.

#### L'ORIGINE D'*A. COMOSUS*

Le centre d'origine du genre *Ananas* a d'abord été localisé au sud de l'équateur, dans une zone englobant le centre et le sud-est du Brésil, le nord-est de l'Argentine et le Paraguay (BERTONI, 1919 ; BAKER et COLLINS, 1939). LEAL et ANTONI (1981) ont ensuite proposé comme centre d'origine une région située de part et d'autre de l'équateur, entre les latitudes 10° N et 10° S, et couvrant le Venezuela, les Guyanes et le nord du Brésil, entre les longitudes 55° et 75° O (figure 1). La flore de cette région est, en effet, endémique et présente un plus grand nombre d'espèces du genre *Ananas*. Des prospections récentes réalisées au Venezuela, au Brésil et en Guyane française (LEAL *et al.*, 1986 ; DUVAL *et al.*, 1996) ont confirmé cette hypothèse. Elles ont montré une forte variabilité morphologique, tant pour les types cultivés que sauvages, au nord de l'Amazone, dans les bassins de l'Orénoque et du Rio Negro et dans les Guyanes. Cette région abrite *A. comosus*, *A. ananassoides* — qui manifeste une grande variabilité morphologique et adap-



Figure 1. Centre d'origine du genre *Ananas* : 1, selon BAKER et COLLINS (1939); 2, selon LEAL et ANTONI (1981); 3, aire où la plus forte variation morphologique est observée, selon DUVAL et al. (1996).

tative, depuis les types forestiers jusqu'aux types de savanes sèches —, *A. nanus*, *A. lucidus*, *A. parguazensis* et des types intermédiaires. Dans le sud, au Paraguay et dans le sud du Brésil, où la variabilité est moindre et la spécialisation écologique très nette, on trouve *A. comosus*, *A. ananassoides* — types de savanes —, *A. bracteatus*-*A. fritzmuelleri* et *P. sagenarius*. Cette région est probablement un centre secondaire de diversification.

#### LA DOMESTICATION DE L'ANANAS

La culture de l'ananas a vraisemblablement débuté dans la région nord de l'Amérique du Sud. *A. comosus* et *A. lucidus* ont évolué à partir d'*A. ananassoides* et/ou d'*A. parguazensis* : le premier par une sélection portant sur l'aspect du fruit (taille et nombre d'yeux) et sa qualité (acidité plus faible) et sur la réduction de la fertilité ; le second par une sélection pour obtenir des feuilles longues, fibreuses et lisses. La sensibilité à l'induction florale naturelle a été réduite, permettant ainsi d'allonger le cycle et de produire des fruits plus gros. La domestication a favorisé la reproduction végétative et les génotypes stériles et renforcé l'auto-incompatibilité. Elle a aussi avantage les types peu épineux, voire dépourvus d'épines, grâce à l'apparition de mutations dominantes rares, de type *piping* ou Cayenne.

## L'amélioration variétale

### Les objectifs de la sélection

Les objectifs de sélection pour la consommation en frais et pour la conserve sont présentés dans le tableau 1. Les objectifs principaux sont la résistance aux maladies, l'amélioration de la qualité du fruit, la recherche de variétés nouvelles pour élargir la gamme des marchés européens et cultiver l'ananas dans des zones marginales. Le jus d'ananas est généralement considéré comme un sous-produit de la conserverie. Avec l'augmentation des ventes de jus de fruits tropicaux, la production directe de jus pourrait devenir un débouché important de la culture et nécessiter la mise au point d'un idéotype nouveau.

### Les méthodes d'amélioration conventionnelles

#### L'IMPORTANCE DE LA SÉLECTION CLONALE

Les cultivars d'ananas étant des clones propagés végétativement, la sélection clonale est la principale méthode d'amélioration des génotypes cultivés. Elle a fait l'objet d'efforts constants de la part des institutions publiques et des entre-

Tableau 1. Objectifs de sélection pour l'ananas frais et en conserve.

	Production en frais	Production en conserve
Rejets	un ou deux, précoces, partant du sol ou de la base de la tige, pour donner rapidement une seconde récolte productive et homogène	
Couronne	petite	grande, érigée pour la plantation
Bulbilles	pas ou très peu	
Architecture	érigée et compacte pour une plantation dense	
Feuilles	complètement lisses ( <i>piping</i> )	
Pédoncule	court et rigide, de diamètre moyen	
Taille du fruit	petit à moyen	moyen à grand
Forme du fruit	plutôt rond ou cylindrique	cylindrique, épaulé, raisonnablement long
Peau	attractive, jaune, orange ou rouge vif	sans importance
Yeux	plutôt grands, plats et réguliers	peu profonds
Chair	à maturité homogène et sans graines	
	jaune, sucrée, riche en acide ascorbique, faiblement à moyennement acide	jaune d'or, avec un rapport sucre/acide équilibré, au goût agréable après traitement
Texture	ferme, non fibreuse, avec un cœur étroit	
Résistance	nématodes ; insectes : <i>Thecla</i> et mouches des fruits, en Amérique ; maladies fongiques : fusariose ( <i>Fusarium subglutinans</i> ) au Brésil, <i>Phytophthora</i> , maladie des taches noires ( <i>Penicillium funiculosum</i> ) et pourriture noire ( <i>Chalara paradoxa</i> ) ; bactérioses : maladie marbrée et maladie rose ; virose : <i>wilt</i> ; maladies physiologiques : brunissement interne et chute des fruits	

prises privées et a porté essentiellement sur la variété Cayenne Lisse. Elle a permis de maintenir le potentiel de cette variété au meilleur niveau et ses anomalies génétiques — feuilles épineuses, colliers de bulbilles et knobs, déformation à la base du fruit — à un niveau très bas. Des caractères quantitatifs, comme la taille du fruit, le nombre et le type de rejets et le rendement en tranches, ont été légèrement améliorés (BARTHOLOMEW et MALEZIEUX, 1994). Les

sélections en champ ont parfois permis d'adapter la variété à des conditions particulières de culture. Cependant, malgré leur importance en termes de productivité et de rentabilité dans les plantations à grande échelle, ces modifications ne suffisent pas à créer des variétés vraiment nouvelles. Les clones les plus modernes de Cayenne Lisse ne se distinguent pas clairement des anciens clones de Guyane française. La seule mutation utile rapportée jusqu'à présent chez Cayenne Lisse est la résistance au *wilt* observée à Hawaii et au Mexique (COLLINS, 1960 ; TORRES-NAVARRO *et al.*, 1989).

Pour les autres variétés, les exemples de sélection clonale sont peu nombreux — Masmerah chez Singapore Spanish, McGregor chez Queen, types lisses chez Española Roja. Du fait de l'accumulation de caractères défavorables, comme la présence de couronnes multiples et d'épines, l'hétérogénéité intravariétale est la règle.

#### L'UTILISATION DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

Les premiers producteurs d'ananas européens réalisaient déjà des croisements en serre, mais les programmes d'hybridation ont réellement commencé en Floride au début du xx<sup>e</sup> siècle. Depuis, ils reposent sur des croisements entre la variété Cayenne Lisse et les cinq autres variétés les plus cultivées. Tous les auteurs ont souligné la très forte hétérozygotie de ces géniteurs et la variabilité des populations recombinées. Cependant, les programmes de sélection multi-caractère n'ont jamais permis d'obtenir un recombinaison parfait, même dans les générations de rétrocroisement. Jusqu'à récemment, aucune variété hybride d'importance commerciale n'avait été diffusée.

DUJARDIN (1991) a proposé de réduire les effets de la recombinaison en utilisant un parent tétraploïde. COLLINS (1933) avait déjà envisagé la possibilité de conserver tous les caractères d'une bonne variété hétérozygote en partant d'une variété produisant des sacs embryonnaires non réduits à laquelle il était alors possible d'ajouter les caractères du parent pollinisateur. Mais les triploïdes spontanés sont rares et les tétraploïdes artificiels produisent des gamètes diploïdes via la méiose et donc après recombinaison. Enfin, la tétraploïdie est défavorable et la triploïdie n'est pas suffisamment efficace pour justifier les coûts et les difficultés de la sélection de polyploïdes.

L'échec des méthodes d'hybridation directe devrait amener les sélectionneurs à explorer d'autres voies d'amélioration. L'autofécondation, jusqu'à présent négligée chez l'ananas, pourrait offrir des perspectives intéressantes. En effet, elle permettrait la création d'une variabilité à partir d'une seule variété ainsi que l'identification et la sélection, ou l'élimination, d'allèles codominants ou récessifs. Elle faciliterait l'étude des ségrégations de caractères spécifiques et des associations entre ces caractères et les marqueurs génétiques. Le croisement de génotypes partiellement homozygotes réduirait les recombinaisons incontrôlées et permettrait de restaurer la vigueur chez les hybrides.

## LES TECHNIQUES D'HYBRIDATION

L'hybridation requiert la floraison simultanée des parents. Cette synchronisation s'obtient en adaptant la date de l'induction florale à la précocité des parents. La castration est délicate et laborieuse. Aussi la plupart des sélectionneurs comptent-ils sur l'auto-incompatibilité pour prévenir l'autofécondation. Il faut alors tester préalablement l'autofertilité des parents, certains clones étant pseudo-autocompatibles. Lorsque des pollinisateurs naturels sont présents, l'inflorescence doit être protégée de la contamination par un autre pollen grâce à l'ensachage.

Les graines sont extraites de la pulpe par broyage, puis séparées de celle-ci par sédimentation dans l'eau. Après plusieurs rinçages, elles sont désinfectées à l'hypochlorite de sodium et séchées. Elles peuvent être conservées dans du gel de silice en sachets de plastique scellés au réfrigérateur pendant plus de deux ans sans perte de pouvoir germinatif.

Les graines doivent être désinfectées à nouveau avant le semis, surtout si celui-ci est effectué sur un milieu artificiel (LEAL et COPPENS D'ECKENBRUGGE, 1996). Leur germination débute 10 à 15 jours après le semis. Les plantules sont transplantées 20 à 30 jours plus tard dans un mélange de sable, de tourbe et de terreau, couvertes d'une plaque de verre pour maintenir l'humidité, et placées sous un ombrage de 50 % pendant quatre à six mois. Elles sont repiquées au champ lorsqu'elles atteignent une hauteur d'environ 15 centimètres. Un ombrage temporaire est recommandé pour cette dernière phase. Certains sélectionneurs éliminent alors les plantules fragiles, bien qu'aucune corrélation entre la vigueur à ce stade et la vigueur en champ n'ait été démontrée.

Les plants issus de semences présentent une croissance lente par rapport aux rejets végétatifs ; leur port et leur vigueur sont différents et ils ne portent de fruit que deux à trois ans après leur premier repiquage en pépinière. La sélection à ce stade doit donc porter sur des caractères rédhitoires ou hautement héréditaires : les plantules épineuses sont éliminées au repiquage et la résistance à certaines maladies, comme la fusariose, peut être testée précocement (CABRAL *et al.*, 1993). A un stade plus avancé, les plants présentant des défauts marqués, tels que des fruits fasciés, des couronnes multiples, des colliers de bulbilles, des fruits coniques ou des pédoncules très longs, sont écartés. Les plants conservés sont évalués pour les autres critères de sélection (tableau 1). Les géotypes prometteurs sont multipliés végétativement pour les cycles d'évaluation suivants, qui portent sur des caractères moins héréditaires. A chaque cycle, à mesure qu'augmente le nombre de plants par clone, la sélection se fait plus sévère.

L'évaluation est souvent entravée par l'hétérogénéité en taille du matériel planté. Des techniques comme la destruction de l'apex peuvent pallier cet inconvénient en synchronisant la production de rejets d'un même clone. Cette pratique reporte l'observation au cycle suivant, mais l'homogénéité



du clone améliore son évaluation. Trois à quatre cycles d'observations sont nécessaires pour juger du potentiel des meilleurs clones. Ceux-ci sont alors multipliés et soumis à des essais en champ et à des tests de dégustation en frais ou en conserve. Tout au long du processus, Cayenne Lisse ou un autre cultivar important de la région sert de témoin.

## Les biotechnologies

### LA MICROPROPAGATION

La culture *in vitro* de l'ananas ne présente pas de problèmes particuliers. Elle est couramment utilisée pour l'amélioration ou pour l'introduction de cultivars. Selon PANNETIER et LANAUD (1976), on peut atteindre un taux de multiplication de 1 million en deux ans. DE WALD *et al.* (1988) ont obtenu des taux annuels de 210 à 380 pour Perolera, de 300 à 350 pour le cultivar PR1-67 et de 40 à 85 pour Cayenne Lisse.

Les procédures suivantes sont utilisées par le CIRAD pour la multiplication en laboratoire ou à l'échelle industrielle (COTE *et al.*, 1991). Les feuilles de la couronne sont coupées près de leur base puis désinfectées à l'hypochlorite de sodium 8° pendant 30 minutes. La base des feuilles est ensuite ôtée ; la couronne est désinfectée à l'hypochlorite 6° pendant 20 minutes et rincée trois fois. Chaque couronne peut fournir 10 à 20 explants constitués d'un bourgeon porté par un fragment de tige de 0,5 centimètre cube. Les bourgeons de la partie apicale sont réactifs mais difficiles à voir. Si le matériel de départ est sain, 70 % des explants environ donnent des plantules, qui atteignent 1 à 2 centimètres après deux à trois mois de culture sur un milieu de Murashige et Skoog liquide ou solide (20 millimoles de Na<sub>2</sub>EDTA ; 20 millimoles de FeSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O ; 0,12 mole de saccharose ; vitamines de MOREL (1950) ; 1,14 micromole d'acide indole-3-acétique ; 2,2 micromoles de benzylamino-purine ; pH 5,8). La multiplication est induite en coupant les plantules selon deux ou quatre sections longitudinales. Le milieu de multiplication est identique au milieu de culture sauf pour les régulateurs de croissance. Le taux de multiplication mensuel se situe entre 6 et 10. Les plantules ainsi produites sont placées sur le milieu de base pour croître et s'enraciner. Les plus vigoureuses atteignent un poids frais de 0,5 à 1 gramme en un mois et peuvent alors être sevrées.

COTE (1991) a éliminé le saccharose pendant la phase de croissance afin d'éviter le développement de bactéries et de champignons. Cette croissance autotrophe, réalisée avec un fort éclaircissement et plus de CO<sub>2</sub>, est meilleure que la croissance hétérotrophe, mais elle s'accompagne de pertes d'environ 20 %. FIROOZABADY *et al.* (1996) ont utilisé une technique d'immersion périodique pour produire 6 à 8 000 plants à partir de trois plantules en quatre à cinq mois. Ils ont ainsi accru l'efficacité et réduit le coût de la multiplication. L'inocula-

tion avec *Azotobacter* (GONZALEZ *et al.*, 1996) ou avec des endomycorhizes permet d'améliorer la croissance des plantules et leur résistance au stress hydrique et aux agents pathogènes (GUILLEMIN *et al.*, 1996).

#### LA VARIABILITÉ SOMACLONALE ET LA MUTAGENÈSE

Les sous-cultures de cals issus d'explants de syncarpes produisent de nombreuses chimères pour le caractère épineux, la couleur de la feuille, la présence de cire et la densité du feuillage. Les sous-cultures de cals provenant de couronnes et de bulbilles sont, en revanche, normales. WAKASA (1979) établit une relation entre la fréquence des mutations somatiques et le type de cals produits par les différents organes.

La variété Española Roja est hétérogène pour le caractère épineux. LIU *et al.* (1989) ont obtenu des clones lisses par culture *in vitro* de plantes épineuses. Ce résultat est probablement lié à la nature chimérique du matériel de départ.

La mutagenèse chimique ou physique a été pratiquée pour élargir la base génétique de la sélection clonale. SINGH et IYER (1974) signalent l'obtention de variants morphologiques, notamment un mutant lisse de Queen, grâce à différents produits mutagènes appliqués sur de jeunes bulbilles. PEREZ *et al.* (1996), quant à eux, ont isolé deux mutants, l'un nain et l'autre peu épineux, à partir de bourgeons et de cals d'Española Roja soumis aux rayons gamma *in vitro*.

#### LES TECHNIQUES SPÉCIALES DE CULTURE DE TISSUS

En culture d'anthers, WAKASA *et al.* (1978) ont observé la formation occasionnelle de petits cals, qui n'ont cependant jamais dépassé la taille d'un grain de riz. BENEGA *et al.* (1996) ont régénéré des plantules à partir d'ovules immatures. PINHO *et al.* (1996) ont isolé des protoplastes.

#### LA TRANSFORMATION GÉNÉTIQUE

La transformation de l'ananas n'est encore qu'à l'état de projet. Un des premiers transferts pourrait être celui du gène de la capsid du clostérovirus associé au *wilt* (ULLMAN *et al.*, 1989). La relation entre ce virus et la maladie doit cependant être confirmée, car un badnavirus et peut-être un second clostérovirus ont aussi été mis en évidence (HU *et al.*, 1996; WAKMAN *et al.*, 1995).

Le transfert d'un gène antisens homologue de celui de la polyphénol oxydase est également envisagé pour inhiber les enzymes associées au brunissement interne du fruit (UNDERHILL *et al.*, 1994). D'autres transformations sont possibles comme le blocage des gènes responsables de la production d'éthylène, pour inhiber la floraison naturelle (SANEWSKI, 1994), ou le transfert des systèmes de résistance aux nématodes (STIRLING, 1994).

#### LES MARQUEURS GÉNÉTIQUES

Les isoenzymes ne permettent pas d'identifier avec certitude les variétés, la correspondance entre les zymotypes et les variétés étant imparfaite (GARCIA, 1988 ; ARADHYA *et al.*, 1994). Les marqueurs de l'ADN n'ont pas encore été utilisés pour l'identification ou la création variétales.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les programmes d'amélioration

Les programmes d'amélioration de l'ananas reposent sur des hybridations avec la variété Cayenne Lisse. Des travaux majeurs ont été menés à Hawaii, en Côte d'Ivoire, à la Martinique, au Brésil et en Malaisie.

#### LES TRAVAUX À HAWAII

Le principal programme d'amélioration de l'ananas a été conduit de 1914 à 1972 au PRI (Pineapple Research Institute) d'Hawaii. Il avait pour objectif premier d'élargir la base génétique des variétés cultivées au sein du complexe agro-industriel hawaïen, dont la production reposait exclusivement sur Cayenne Lisse. Il s'est rapidement détourné de cet objectif pour s'orienter vers l'amélioration de Cayenne Lisse.

Cayenne Lisse a été croisé avec plus de 17 variétés ; certains croisements produisant plus de 100 000 hybrides. Des hybrides interspécifiques et intergénériques ont été créés entre les variétés Cayenne Lisse, Monte Lirio et Rondon d'*A. comosus* et les espèces disponibles à l'époque — *A. ananasoides*, *A. bracteatus*, *A. erectifolius* (*A. lucidus*) et *P. sagenarius*. Mais les hybrides prometteurs ont dû être écartés parce qu'ils ne possédaient pas de résistance aux ravageurs et aux maladies ou étaient rejetés par les consommateurs. Quelques hybrides résistants à *Phytophthora* ont cependant été cultivés jusqu'à la mise sur le marché de fongicides efficaces. La seule variété diffusée officiellement, en 1972, a été Spanish Jewel, un hybride entre Española Roja et Cayenne Lisse, qui n'a jamais été cultivé (KERNS et COLLINS, 1972).

Faute de produire des variétés surpassant Cayenne Lisse, selon les standards industriels établis pour cette variété elle-même, le programme s'est arrêté en 1972. Plusieurs hybrides ont été mis à la disposition des entreprises membres du PRI pour une éventuelle utilisation commerciale. Le croisement de deux de ces hybrides a produit la variété Golden Ripe, commercialisée par Del Monte en 1995. Son fruit, doux et coloré, est destiné au marché du frais.

## LE PROGRAMME DE CÔTE D'IVOIRE ET DE MARTINIQUE

En 1978, l'IRFA (Institut de recherches sur les fruits et agrumes) a lancé un programme d'amélioration de l'ananas en Côte d'Ivoire. Il visait à créer des variétés destinées à l'exportation de fruits frais ou en conserve. Outre les critères traditionnels de rendement, de qualité et d'absence d'épines, ce programme avait pour objectif de prévenir le brunissement interne du fruit en augmentant sa teneur en acide ascorbique. Dans un second temps, il a porté également sur l'adaptation au climat chaud et sec, sur la résistance aux maladies et aux ravageurs — notamment les nématodes et *Phytophthora* — et sur la résistance au « jaune », désordre physiologique de la maturation. Le programme s'appuyait sur l'hybridation entre deux variétés, Cayenne Lisse et Perolera, et sur la sélection multicaractère des 40 000 hybrides produits. Le croisement Perolera × Cayenne Lisse semblait plus prometteur que son réciproque. Quelques hybrides performants entre Cayenne Lisse 409 et Perolera 101 ont été obtenus (CABOT, 1989).

À la fin des années 80, le programme a été réparti entre l'IDEFOR (Institut des forêts) en Côte d'Ivoire et le CIRAD à la Martinique, où les derniers stades de sélection sont en cours. Il a été réorienté vers un objectif général de diversification et de spécialisation, pour le commerce en frais — formes et couleurs nouvelles — ou la conserve, mais aussi pour le marché de la fleur coupée. Un hybride très prometteur a été multiplié *in vitro* et testé en champ. Son rendement est supérieur de 12 % à celui de Cayenne Lisse et sa teneur en sucre, légèrement plus faible, est plus stable. Sa teneur en acide ascorbique est également meilleure. Il présente cependant plusieurs inconvénients : un pédoncule long, quelques bulbillles, une pulpe fibreuse gênant le tranchage en conserverie et une sensibilité à la maladie des taches noires (F. Marie, comm. pers.). Un autre hybride prometteur a été multiplié en deux étapes, d'abord par culture *in vitro* puis par multiplication végétative traditionnelle pour produire le matériel destiné aux essais en champ. Selon les premières évaluations, ce clone, complètement lisse, s'est révélé compact. Son rejetonnage est précoce et son pédoncule, long mais solide, porte un fruit rouge vif, globuleux à cylindrique, aux larges yeux plats et à la chair jaune de bonne qualité. Cependant, sa teneur en acide ascorbique est proche de celle de Cayenne Lisse, ainsi que sa sensibilité au *wilt* et aux taches noires. Ce clone possède certaines potentialités pour le marché du frais.

## L'AMÉLIORATION AU BRÉSIL

Au Brésil, la production d'ananas repose sur les cultivars Pérola et Cayenne Lisse, tous deux sensibles à la fusariose, maladie particulièrement préjudiciable dans ce pays. En 1978, l'EMBRAPA-CNPMF (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional para Mandioca e Fruticultura) a lancé un programme de croisements entre les variétés Perolera et Primavera, résistantes à la fusariose, et les variétés Cayenne Lisse et Pérola (planche II, 1). Plus de

23 000 hybrides résistants ont ainsi été produits. Parmi les 12 000 plants lisses obtenus, 23 ont été sélectionnés pour la forme et le poids de leur fruit, leur teneur en sucre, leur acidité et leur pédoncule court. Ces plants doivent encore faire l'objet d'essais agronomiques (CABRAL *et al.*, 1993).

#### LA SÉLECTION EN MALAISIE

En Malaisie, le programme d'amélioration de l'ananas du MPIB (Malayan Pineapple Industry Board) était centré, jusqu'au début des années 70, sur la sélection clonale. Il s'est orienté ensuite vers l'hybridation entre Sarawak (Cayenne Lisse) et Singapore Spanish. Le premier a été choisi pour la taille de son fruit, ses yeux plats et sa résistance à *Erwinia chrysanthemi*; le second pour son fruit cylindrique, sa chair jaune d'or, son cœur fin et sa bonne réponse à l'induction florale artificielle.

En 1974, le MARDI (Malaysian Agricultural Research and Development Institute), qui a pris le relais du MPIB, a sélectionné au sein de la population d'hybrides constituée par le MPIB deux clones, MARDI Hybrid 1 et MARDI Hybrid 3. Le premier a été diffusé comme variété pour la conserve sous le nom de Nanas Johor; le second a été éliminé en raison de ses faibles performances. Nanas Johor a cependant été rapidement abandonné du fait de sa sensibilité à la maladie marbrée, due à *Acetobacter* sp., et au *cork spot*, provoqué par une souche locale de *Penicillium funiculosum* (CHAN, 1991; CHAN, 1993). De nouveaux croisements ont alors été réalisés entre Gandul (Singapore Spanish) et Hybrid 36, un clone apparenté à Singapore Spanish. CHAN (1989) a souligné la forte variabilité des descendances obtenues malgré la proximité des parents. Il a insisté sur la difficulté de trouver des recombinaisons satisfaisants pour plusieurs caractères, bien que la gamme de variation des hybrides dépasse celle des parents pour la plupart des caractères sélectionnés.

Des cas de transgression similaires ont été observés dans un diallèle qui a produit 50 000 hybrides entre Moris (Queen), Masmerah (Singapore Spanish), Sarawak (Cayenne Lisse) et Johor (CHAN, 1991; CHAN, 1993). Parmi ces hybrides, 303 ont été sélectionnés, principalement sur la taille du fruit, sa forme cylindrique épaulée, la couleur de sa chair, le diamètre du cœur, l'absence d'épines et la teneur en matière sèche. Après une nouvelle série d'évaluations sur la résistance aux maladies et l'acidité, 13 clones ont été retenus, dont 6 ont montré un bon potentiel pour la conserve par rapport à Gandul. Ils ont été soumis à des essais multilocaux en champs et à des tests en conserverie (CHAN, 1993). De fortes interactions entre le génotype et l'environnement ont été observées pour la plupart des caractères. Trois hybrides, A20-3, D4-37 et A25-34, ont confirmé leur potentiel. Les deux premiers maintiennent des rendements élevés et stables dans des conditions édaphiques et climatiques variables. Le troisième a un rendement médiocre mais sa teneur en sucre, stable et élevée, en fait un bon clone pour le marché du frais (CHAN, 1996). Il a été récemment diffusé sous le nom de Josapine.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

Plusieurs méthodes de multiplication en champ et en pépinière ont été proposées pour accélérer la multiplication clonale : utilisation de portions de couronnes ou de tiges, de bourgeons axillaires avec leur feuille (COLLINS, 1960), plantation horizontale ou oblique de demi-tiges, traitement au chlorflurénol (MARIE, 1993). Mais aucune de ces méthodes n'est aussi efficace que la culture *in vitro* pour la multiplication rapide à grande échelle de génotypes supérieurs.

Le sevrage d'un grand nombre de vitroplants implique la mise en place de structures adaptées. En régions tropicales, un ombrage de 80 % et une humidité saturante — enceinte close avec nébulisation fréquente — sont généralement requis pendant les trois premières semaines. Un fongicide systémique peut être utile. L'ombrage est réduit à 40 % pour les deux mois suivants, et à 10 % pour les trois derniers mois avant le repiquage en champ. Au cours de ces six mois d'adaptation, les plantules atteignent un poids frais d'environ 100 grammes. Dès le début de la phase de sevrage, les vitroplants ressemblent à des plantules issues de graines, avec des feuilles longues et étroites. Ils se caractérisent aussi par un plus grand nombre de bulbilles et de rejets, ce qui peut être un avantage pour la multiplication ultérieure (F. Marie, comm. pers.). A la Martinique, le traitement d'induction florale est appliqué 18 mois après la plantation en champ (MARIE, 1991). La variabilité somaclonale est limitée pour autant que la formation de cal a été évitée. Sur les 240 000 vitroplants observés à la Martinique, quelques douzaines de hors-type ont été relevées. A l'exception de rares mutants chlorophylliens, tous sont revenus au type normal avant l'induction florale.

Comme pour la plupart des espèces reproduites végétativement, la protection légale de nouvelles variétés est difficile à appliquer. Dans le cas de variétés pour le marché du frais, où la couronne est vendue avec le produit, la difficulté est encore plus grande.

## Les perspectives de l'amélioration

L'amélioration par hybridation est pratiquée depuis plus d'un siècle maintenant. Elle a produit l'essentiel de nos connaissances sur la génétique de l'ananas mais n'a pas encore abouti à la création d'une variété nouvelle supérieure. Force est de constater que tous les cultivars d'importance commerciale, y compris Cayenne Lisse, trouvent leur origine dans les sélections réalisées par les Amérindiens à l'époque précolombienne. La variété Cayenne Lisse occupera encore longtemps une place prépondérante, parce qu'elle est adaptée aux besoins de l'industrie, mais aussi parce que l'industrie de l'ananas s'est constituée autour d'elle et donc selon ses caractéristiques.

Certains problèmes particuliers de production pourront trouver leur solution dans la transformation génétique. L'attention croissante portée au respect de l'environnement entraînera très certainement le recours aux variétés résistantes. Enfin, la diversification variétale, qu'elle résulte de l'apport des ressources génétiques ou de l'amélioration conventionnelle, sera d'autant plus nécessaire que les marchés du jus de fruit et du fruit frais se développeront : pour le jus, de nouveaux idéotypes devront être définis, les priorités seront le rendement et la qualité; pour le fruit frais, la couleur externe et interne, la qualité de la pulpe et l'aptitude à la conservation primeront. Afin de parvenir à cette diversification, le sélectionneur devra élargir la base des programmes d'amélioration en explorant et en caractérisant les ressources génétiques disponibles.

## Références bibliographiques

- ARADHYA M., ZEE F., MANSHARDT R.M., 1994. Isozyme variation in cultivated and wild pineapple. *Euphytica*, 79 : 87-99.
- BAKER K.F., COLLINS J.L., 1939. Notes on the distribution and ecology of *Ananas* and *Pseudananas* in South America. *American Journal of Botany*, 26 : 210-224.
- BARTHOLOMEW D.P., MALEZIEUX E., 1994. Pineapple. *In* : Handbook of environmental physiology of fruit crops, B. Schaeffer et P.C. Andersen éd., Boca Raton, Etat-Unis, CRC Press, p. 243-293.
- BENEGA R., ISIDRON M., ARIAS E., CISNEROS A., COMPANIONI L., MARTINEZ J., BORROTO C.G., 1996. Plant regeneration from pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr., ovules. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- BERTONI M.S., 1919. Contributions à l'étude botanique des plantes cultivées. 1. Essai d'une monographie du genre *Ananas*. *Anales Científicos Paraguayos, Serie II*, 4 : 250-322.
- BHOWMIK G., 1980. Selection of male parents on the basis of male gametophyte for pineapple breeding. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 50 : 753-756.
- BHOWMIK G., BHAGABATI A., 1975. Self-incompatibility studies in pineapple (*Ananas comosus* L.). *Indian Agriculture*, 19 : 259-265.
- BREWBAKER J.L., GORREZ D.D., 1967. Genetics of self-incompatibility in the monocot genera, *Ananas* (pineapple) and *Gasteria*. *American Journal of Botany*, 54 : 611-616.
- CABOT C., 1989. Amélioration génétique de l'ananas. 3. Sélection de nouvelles variétés par utilisation d'un index phénotypique appliqué à l'analyse d'une descendance hybride issue du croisement entre géiteurs Cayenne et Perolera. *Fruits*, 44 : 655-667.
- CABRAL J.R.S., DE MATOS A.P., DA CUNHA G.A.P., 1993. Selection of pineapple cultivars resistant to fusariose. *Acta Horticulturae*, 334 : 53-58.
- CHAN Y.K., 1989. F<sub>1</sub> variation from hybridization of two 'Spanish' pineapple cultivars. *MARDI Research Journal*, 17 : 172-177.

- CHAN Y.K., 1991. Evaluation of  $F_1$  populations from a  $4 \times 4$  diallel in pineapple and estimation of breeding values of parents. *MARDI Research Journal*, 19 : 159-168.
- CHAN Y.K., 1993. Recent advancements in hybridization and selection of pineapple in Malaysia. *Acta Horticulturae*, 334 : 33-44.
- CHAN Y.K., 1996. Performance of new pineapple hybrids in  $G \times E$  trials in Malaysia. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- COLLINS J.L., 1933. Morphological and cytological characteristics of triploid pineapples. *Cytologia*, 4 : 248-256.
- COLLINS J.L., 1960. The pineapple: botany, utilisation, cultivation. Londres, Royaume-Uni, Leonard Hill, 294 p.
- COPPENS D'ECKENBRUGGE G., BERNASCONI B., MESSIAEN B., DUVAL M.F., 1996. Using incompatibility alleles as genetic markers to identify pineapple varieties. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- COPPENS D'ECKENBRUGGE G., DUVAL M.F., VAN MIEGROET F., 1993. Fertility and self-incompatibility in the genus *Ananas*. *Acta Horticulturae*, 334 : 45-51.
- COTE F., 1991. Micropropagation *in vitro* : essai de réalisation de la phase de croissance en conditions de nutrition carbonée autotrophe. *Fruits*, 46 : 360-361.
- COTE F., DOMERGUE R., FOLLIOT M., BOUFFIN J., MARIE F., 1991. Micropropagation *in vitro* de l'ananas. *Fruits*, 46 : 359-366.
- DUJARDIN M., 1991. Cytogénétique de l'ananas. *Fruits*, 46 : 376-379.
- DUVAL M.F., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., 1993. Genetic variability in the genus *Ananas*. *Acta Horticulturae*, 334 : 27-32.
- DUVAL M.F., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., FERREIRA F.R., CABRAL J.R.S., BIANCHETTI L.B., 1996. First results from joint EMBRAPA-CIRAD *Ananas* germplasm collecting in Brazil and French Guyana. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- FAO, 1994. Annuaire commerce : 1993. Rome, Italie, FAO, 351 p.
- FAO, 1995. Annuaire production : 1994. Rome, Italie, FAO, 243 p.
- FIROOZABADY E., NICHOLAS J., GUTTERSON N., 1996. *In vitro* plant regeneration and advanced propagation methods for pineapple. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- GARCIA M.L., 1988. Etude taxinomique du genre *Ananas* : utilisation de la variabilité enzymatique. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 156 p.
- GONZALEZ R., DOMINQUEZ Q., EXPOSITO L.A., GONZALEZ J.L., MARTINEZ T., HIDALGO M., 1996. Effectiveness of eight strains of *Azotobacter* in the adaptation of pineapple vitroplants (*Ananas comosus* (L.) Merr.) cv. Smooth Cayenne. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- GUILLEMIN J.P., GIANINAZZI S., GIANINAZZI V., 1996. Endomycorrhization of micropropagated pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- HU J.S., SETHI D., ULLMAN D.E., 1996. Mealybug wilt of pineapple: pineapple viruses and two-step treatments of pineapple. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- IUBS, 1980. International code of nomenclature for cultivated plants. Utrecht, Pays-Bas, International Bureau of Plant Taxonomy, 32 p.



- KERNS K., COLLINS J.L., 1972. Pineapple varieties. *In* : Register of new fruit and nut varieties, R.M. Brooks et H.P. Olmo éd., Berkeley, Etats-Unis, University of California Press, p. 708.
- LEAL F., 1990. On the validity of *Ananas monstrosus*. *Journal of the Bromeliad Society*, 40 : 246-249.
- LEAL F., ANTONI M.G., 1981. Especies del género *Ananas*: origen y distribución geográfica. *Revista de la Facultad de Agronomía (Maracay)*, 29 : 5-12.
- LEAL F., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., 1996. Pineapple. *In* : Fruit breeding: tree and tropical fruits, J. Janick et J.N. Moore éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 515-557.
- LEAL F., GARCIA M.L., CABOT C., 1986. Prospección y recolección de *Ananas* y sus congéneres en Venezuela. *Plant Genetic Resources Newsletter*, n° 66 : 16-19.
- LIU L.J., ROSA-MARQUEZ R., LIZARDI E., 1989. Smooth leaf (spineless) Red Spanish pineapple (*Ananas comosus*) propagated *in vitro*. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 73 : 301-311.
- LOISON-CABOT C., 1992. Origin, phylogeny and evolution of pineapple species. *Fruits*, 47 : 25-32.
- MAJUMDER S.K., KERNS K.R., BREWBAKER J.L., JOHANNESSEN G.A., 1964. Assessing self-incompatibility by a pollen fluorescence technique. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 84 : 217-223.
- MARIE F., 1991. Acclimatation de vitroplants d'ananas à la Martinique. *Fruits*, 46 : 366.
- MARIE F., 1993. Multiplicación intensiva: adaptación de vitroplantas y utilización de clorflurenol. *In* : Primer simposio latinoamericano de piñicultura. Cali, Colombie, Universidad Nacional de Colombia.
- MOREL G., 1950. Sur la culture des tissus de deux monocotylédones. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 230 : 1099-1101.
- MULLER A., 1994. Contribution à l'étude de la fertilité et de l'autofertilité dans le genre *Ananas*. Thèse d'ingénieur, ISTOM, Cergy-Pontoise, France, 94 p.
- NAYAR N.K., VALSAMMA-MATHEW-LYLA K.R., 1981. Varietal variations on pollen size and fertility in pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. *Progressive Horticulture*, 13 : 85-87.
- NOYER J.L., LANAUD C., 1992. Diversité du genre *Ananas* par étude des RFLP. *In* : Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes. Paris, France, BRG, p. 560-561.
- NOYER J.L., LANAUD C., DUVAL M.F., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., 1996. RFLP analysis of rDNA in the genus *Ananas*. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- PANNETIER C., LANAUD C., 1976. Divers aspects de l'utilisation possible des cultures *in vitro* pour la multiplication végétative de l'*Ananas comosus* (L.) Merr., variété Cayenne Lisse. *Fruits*, 31 : 739-750.
- PEREZ G., ISIDRON M., ARIAS E., PEREZ S., 1996. Phenotypic, biochemical and cytogenetic characterization on pineapple plants obtained from somaclonal variation and mutagenesis. *Acta Horticulturae* (sous presse).
- PINHO N.M., ZAMBOLIM L., MARIA J., VENTURA J.A., 1996. Protoplasts isolation of *Ananas comosus* (L.) Merr. cv. Perolera. *Acta Horticulturae* (sous presse).

PY C., LACOEUILHE J.J., TEISSON C., 1984. L'ananas : sa culture, ses produits. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 561 p.

RAMIREZ O.D., 1966. Pollen fertility as a means of selecting male parent plants in pineapple. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 50 : 231-240.

RAO A.N., WEE Y.C., 1979. Embryology of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. *The New Phytologist*, 83 : 485-497.

SANEWSKI G., 1994. Eliminating natural flowering by genetic engineering. *In* : Pineapple field day, Queensland Fruit and Vegetables Growers. Golden Circle, Australie, Queensland Department of Primary Industries, p. 59-60.

SINGH R., IYER C.P.A., 1974. Chemical mutagenesis in pineapple *Ananas comosus*. *In* : XIXth International horticultural congress. Varsovie, Pologne, ISHS, p. 108.

SMITH L.B., 1939. Notes on the taxonomy of *Ananas* and *Pseudananas*. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, 7 : 73-81.

SMITH L.B., DOWNS R.J., 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). New York, Etats-Unis, New York Botanical Garden, *Flora Neotropica Monograph*, p. 1493-2142.

STIRLING G., 1994. New developments in nematode control: transgenic plants with nematode resistance. *In* : Pineapple field day, Queensland Fruit and Vegetables Growers. Golden Circle, Australie, Queensland Department of Primary Industries, p. 6.

SUBRAMANIAN N., IYER C.P.A., SINGH R., 1981. Surmounting self-incompatibility in pineapple (*Ananas comosus* L.) with pollen irradiation. *Indian Journal of Horticulture*, 38 : 162-164.

TORRES-NAVARRO H., LOZOYA-SALDANA H., URIZA-AVILA D., 1989. Selección clonal de piña *Ananas comosus* (L.) Merr. con resistencia a la marchitez roja y de características comerciales. *Revista Chapingo*, 13-16 : 156-160.

ULLMAN D.E., GERMAN T.L., GUNASHINGE U.B., EBESU R.H., 1989. Serology of a closterovirus particle associated with mealybug wilt of pineapple. *Phytopathology*, 79 : 1341-1345.

UNDERHILL S.J.R., SMITH M., HENRY R., 1994. The development of a transgenic blackheart pineapple. *In* : Pineapple field day, Queensland Fruit and Vegetable Growers. Golden Circle, Australie, Queensland Department of Primary Industries, p. 57-58.

WAKASA K., 1979. Variation in the plants differentiated from the tissue culture of pineapple. *Japanese Journal of Breeding*, 29 : 13-22.

WAKASA K., KOYA Y., KUDO M., 1978. Differentiation from *in vitro* culture of *Ananas comosus*. *Japanese Journal of Breeding*, 28 : 113-121.

WAKMAN D.S., TEAKLE D.S., THOMAS J.E., DIETZGEN R.G., 1995. Presence of a clostero-like virus and a bacilliform virus in pineapple plants in Australia. *Australian Journal of Agricultural Research*, 46 : 947-958.

DE WALD M.G., MOORE G.A., SHERMAN W.B., EVANS M.H., 1988. Production of pineapple plants *in vitro*. *Plant Cell Reports*, 7 : 535-537.

WEE Y.C., RAO A.N., 1979. *Ananas* pollen germination. *Grana*, 18 : 33-39.

# L'arachide

---

Danièle Clavel, Jean Gautreau

L'arachide est cultivée sur près de 21 millions d'hectares dans l'ensemble de la zone tropicale, mais aussi en zone tempérée, jusqu'à 40° de latitude nord, aux Etats-Unis et en Chine. Sa remarquable plasticité face aux températures et aux besoins en eau explique l'extension de sa culture dans ces zones marginales, où les étés chauds lui permettent d'achever son cycle (SCHILLING, 1989).

La production mondiale d'arachides en coque a dépassé 25 millions de tonnes en 1995-1996. Elle a connu ces quinze dernières années une progression après une assez longue période de stabilité aux alentours de 19 millions de tonnes (SCHILLING et DIMANCHE, 1994). L'Asie fournit à elle seule 71 % de cette production, avec un taux annuel de croissance particulièrement élevé en Chine, où le rendement a presque doublé en vingt ans. L'Afrique contribue pour 19 % à la production mondiale, avec une progression de 36 % au cours des quinze dernières années grâce à l'apport des petits pays producteurs. La production des grands pays producteurs, Sénégal et Soudan, a quant à elle fortement baissé. L'Amérique du Nord fournit 7 % de la production mondiale, et l'Amérique du Sud, 2 %.

Le rendement en gousses à l'hectare est très variable selon les conditions de culture. Il peut atteindre 5 tonnes sous irrigation, mais dépasse rarement 1 tonne en culture pluviale dans les pays soudano-sahéliens.

Le commerce international des produits arachidiers porte principalement sur les arachides de confiserie et de bouche (graines triées, salées, grillées) : 1,2 million de tonnes de graines décortiquées sont exportées, contre 0,3 million de tonnes pour l'huile (DIMANCHE, 1995). Le marché des arachides de bouche, en constante augmentation, a doublé en dix ans. Il offre des débouchés intéressants pour les producteurs — les cours sont en effet rémunérateurs —, mais nécessite une organisation sans faille de la production et de la commercialisation. Il est dominé par deux pays : la Chine (38 %) et les Etats-Unis (19 %). L'Europe occidentale importe à elle seule 0,6 million de tonnes de graines décortiquées.

L'arachide est un oléoprotéagineux se prêtant à de nombreuses utilisations alimentaires. Sa graine, à la fois riche en huile (50 %) et en protéines (25 %), fait l'objet d'emplois très diversifiés selon les pays producteurs. En Afrique, les petits exploitants de la zone soudano-sahélienne la consomment sous forme de légume, de sauce ou d'huile artisanale. L'huile d'arachide fait également l'objet d'une extraction industrielle (par solvant ou par pression) pour la consommation locale ou l'exportation. Elle est appréciée pour ses qualités nutritionnelles, sa stabilité et son bon comportement à la chaleur. Sa composition en acides gras est proche de l'optimum : 50 % d'acides gras mono-insaturés, 25 % de polyinsaturés et 25 % de saturés. Dans les pays producteurs à fort pouvoir d'achat, notamment aux Etats-Unis, l'huile est, en revanche, considérée comme une denrée secondaire par rapport aux multiples produits élaborés à forte valeur ajoutée, obtenus par le traitement industriel de la graine : beurre, pâte, confiseries et enrobés divers.

Le tourteau, sous-produit de l'extraction de l'huile, est un aliment du bétail apprécié des éleveurs et des fabricants d'aliments composés. Il contient près de 50 % de protéines.

Les produits dérivés de la graine d'arachide peuvent être contaminés par une mycotoxine, l'aflatoxine, sécrétée par des champignons du genre *Aspergillus* (*A. flavus* et *A. parasiticus*). Cette toxine, dangereuse pour l'homme et pour les animaux d'élevage, est éliminée de l'huile au moment du raffinage en usine, mais se retrouve dans le tourteau. C'est pourquoi, celui-ci doit subir une détoxification chimique à l'ammoniaque, qui garantit son innocuité à condition de se prémunir contre les risques de recontamination au cours du transport et du stockage. Dans le cas d'un pressage artisanal, l'huile non raffinée peut elle aussi être contaminée, ce qui constitue un risque pour la santé dans les pays où la consommation de ce type d'huile est forte, comme au Sénégal. Le problème est en passe d'être réglé grâce à de nouvelles méthodes simples d'inactivation de l'aflatoxine à base d'argiles (bentonite, attapulгите) ou par exposition au soleil pendant quelques minutes (KANE, 1995).

La coque vide, résultant du traitement des gousses, est un sous-produit non négligeable. Elle sert de combustible dans les chaudières à lits fluidisés qui alimentent de nombreuses huileries. A côté d'applications chimiques (furfural) et physiques (panneaux de particules), elle a fait l'objet d'essais de gazéification avec la production annexe de charbon de coque. Mais cette

technique n'a pas encore été transférée dans les pays producteurs, pourtant souvent déficitaires en ressources énergétiques.

Enfin, les fanes d'arachide sont riches en matière azotée digestible et de bonne valeur alimentaire (0,47 unité fourragère, en moyenne). Elles sont utilisées pour l'alimentation du bétail dans les régions tropicales et subtropicales, où leur valeur marchande peut avoisiner celle de l'arachide en coque à certaines périodes de l'année.

La plupart des grands pays producteurs possèdent des centres de recherche qui travaillent à l'amélioration génétique de l'arachide avec pour objectif de créer des variétés très productives et bien adaptées aux conditions de culture. En Afrique de l'Ouest, les travaux des instituts français — IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) et IRHO (Institut de recherches pour les huiles et oléagineux) regroupés maintenant au sein du CIRAD — puis ceux de l'ISRA (Institut sénégalais de recherches agricoles) au Sénégal et de l'INERA (Institut d'études et de recherches agricoles) au Burkina ont abouti à de telles variétés, qui ont été largement vulgarisées. La création de l'ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics) dans les années 70 et l'entrée de l'arachide dans le champ de sa compétence en 1976 ont constitué des facteurs décisifs pour l'amélioration de l'espèce.

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

L'arachide cultivée, *Arachis hypogaea* L., est une légumineuse annuelle herbacée à fructification souterraine, de la famille des fabacées (planche III, 1 et 2). Elle est originaire des régions tropicales de l'Amérique et a été introduite dans la plupart des pays tropicaux à partir du XVI<sup>e</sup> siècle. Au sein du genre *Arachis*, elle se classe dans la section *Arachis* (série *Amphiploides*), qui se caractérise par l'absence de rhizome et la présence de rares racines adventives.

L'arachide cultivée est un allotétraploïde ( $2n = 4x = 40$ ), hybride interspécifique, stabilisé par un doublement des chromosomes, entre deux parents sauvages non identifiés (KRAPOVICKAS et RIGONI, 1957).

Au sein de l'espèce, on reconnaît deux sous-espèces : *A. hypogaea* subsp. *hypogaea* et *A. hypogaea* subsp. *fastigiata*, chacune étant subdivisée en deux variétés botaniques, *hypogaea* et *hirsuta*, pour la première, *fastigiata* et *vulgaris*, pour la seconde (KRAPOVICKAS, 1969 ; tableau 1).

### LA DIVERSITÉ AGROMORPHOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE

La diversité morphologique de l'arachide est très forte. Son port peut être érigé ou rampant, avec tous les stades intermédiaires, et sa croissance est indéterminée.

Tableau 1. Classification de l'arachide (*A. hypogaea*), d'après SINGH et SIMPSON (1994).

Sous-espèce	Variété	Type botanique	Ramification	Port	Nombre de graines par gousses
<i>Hypogaea</i>	<i>hypogaea</i>	Virginia	alternée	rampant à érigé	2 à 3
	<i>hirsuta</i>	Peruvian Runner	alternée	rampant	2 à 4
<i>Fastigiata</i>	<i>fastigiata</i>	Valencia	séquentielle	érigé	3 à 5
	<i>vulgaris</i>	Spanish	séquentielle	érigé	2

On distingue plusieurs types variétaux, principalement sur la base de leur système de ramification — fréquence des ramifications d'ordre élevé et disposition relative des rameaux végétatifs et des rameaux reproducteurs (GILLIER et SILVESTRE, 1969). BUNTING (1955) a ainsi défini deux groupes : l'un à ramification séquentielle, l'autre à ramification alternée. Dans le type séquentiel, les inflorescences apparaissent à plusieurs nœuds successifs des ramifications. Les arachides de ce type sont toujours érigées, généralement peu ramifiées (4 à 5 rameaux d'ordre 1) et de cycle court (80 à 100 jours). C'est le groupe des Valencia et des Spanish. Dans le type alterné, on observe des successions de 2 rameaux végétatifs et de 2 rameaux reproducteurs. Le port peut être rampant ou érigé mais, dans ce dernier cas, la ramification plus abondante donne un aspect buissonnant à la plante. C'est le groupe des Virginia, caractérisé par un cycle plus long (120 à 150 jours). Ces différents types cultivés — Virginia, Spanish et Valencia — s'inscrivent aisément dans la classification de l'espèce (tableau 1).

La diversification variétale est considérable tant en Amérique du Sud que dans les premiers foyers d'introduction en Afrique et en Asie, où subsiste une forte variabilité exploitable. Elle est liée essentiellement à la sélection pratiquée par l'homme depuis des générations, mais elle est actuellement menacée par l'expansion des variétés améliorées et la modernisation de l'agriculture (SINGH et SIMPSON, 1994).

En revanche, la variabilité génétique de l'arachide est considérée comme relativement limitée. L'utilisation des marqueurs, tels que les isoenzymes (GRIESHAMMER et WYNNNE, 1990) et les RFLP (KOCHERT *et al.*, 1991), renforce cette idée : elle n'a permis, pour l'instant, de révéler qu'une variabilité correspondant à la classification botanique.

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

La tige principale et les ramifications primaires mesurent entre 20 et 70 centimètres de long (GILLIER et SILVESTRE, 1969). Les rameaux sont toujours herbacés, de couleur vert clair à vert sombre ou violacée. Le système racinaire comporte

un pivot central à chevelu abondant, qui peut s'enfoncer à plus de 1,30 mètre de profondeur. Il présente des formations ligneuses contrairement à la partie aérienne. Les nodules à croissance indéterminée (*Bradyrhizobium*), caractéristiques des légumineuses, apparaissent à l'aisselle des racines latérales une quinzaine de jours après la levée et se rencontrent surtout dans les 15 premiers centimètres du sol.

La date d'apparition des premières fleurs varie selon les variétés et les conditions agroclimatiques de culture. En régions tropicales, les variétés hâtives, qui appartiennent généralement aux groupes Spanish et Valencia, peuvent fleurir dès le 20<sup>e</sup> jour après le semis alors que les variétés tardives du groupe Virginia ne fleurissent qu'à partir du 25<sup>e</sup> jour. En régions tempérées ou d'altitude, la période du semis à la floraison s'allonge pour atteindre une cinquantaine de jours. En conditions favorables, comme en Afrique de l'Ouest, le nombre de fleurs émises est maximal entre le 40<sup>e</sup> et le 60<sup>e</sup> jour après le semis, puis il décroît lentement sans s'annuler tout à fait.

Les inflorescences, très compactes, se situent à l'aisselle des feuilles et comptent 3 à 4 fleurs entourées de bractées. Les fleurs, sessiles, sont généralement jaunes, parfois orangées. Elles se composent d'un calice à 5 sépales soudés en un tube calicinal portant une corolle papilionacée typique. Les 10 étamines, dont 8 sont fertiles, sont alternativement courtes et longues. Le pistil comprend un seul ovaire renfermant 2 à 5 ovules et un style très long terminé par un stigmate renflé surplombant les anthères (planche III, 1).

L'autogamie est le mode normal de reproduction de cette plante à fleurs cléistogames, mais le taux d'allogamie de l'arachide n'est pas nul et peut varier de 0,2 à 6,6 % selon les types botaniques, les variétés, les localités et les insectes pollinisateurs présents (LEUCK et HAMMONS, 1965). Après la fécondation, la base de l'ovaire s'allonge à travers les pièces florales pour donner naissance à un prolongement à structure de tige, le gynophore, qui pointe vers le sol et contient les ovules fécondés à son extrémité. Le gynophore s'enterre verticalement tandis que la gousse en formation prend une position horizontale entre 2 et 7 centimètres sous la surface du sol (planche III, 3).

Une plante peut émettre de 600 à 1 000 fleurs selon son cycle, mais la proportion de fleurs produisant des gynophores et des fruits est réduite, de l'ordre du dixième, et variable dans le temps. En effet, les fleurs écloses tardivement ne disposent plus du temps suffisant pour donner des fruits mûrs. On distingue ainsi une période de floraison utile au-delà de laquelle les produits formés n'arrivent pas à maturité.

Les gousses contiennent de 1 à 5 graines selon les types botaniques. Leurs caractéristiques ainsi que celles des graines — réseau, forme, taille, couleur — constituent des critères importants de classification variétale. Les graines dormantes (Virginia) ou non (Spanish, Valencia) se composent d'un tégument séminal ou cuticule, de deux cotylédons et d'un embryon dont l'axe est droit. Cet embryon est une proplantule avec un épicotyle à 3 bourgeons contenant les ébauches des 6 à 8 premières feuilles et une racine robuste.

## Les espèces sauvages apparentées

Le genre *Arachis*, originaire d'Amérique tropicale, s'étend sur plus de 2,5 millions de kilomètres carrés, depuis l'équateur jusqu'à 35° de latitude sud et des contreforts des Andes à l'Atlantique (HAMMONS, 1982). Son aire de répartition couvre en partie le Brésil, l'Argentine, la Bolivie et l'Uruguay. Il comprend près de 70 espèces sauvages, annuelles ou pérennes, dont 23 seulement ont été rigoureusement décrites et identifiées (GREGORY et GREGORY, 1979), mais il existe très certainement des zones non encore prospectées où de nouveaux représentants du genre restent à découvrir.

La diversité morphologique du genre *Arachis* a conduit à introduire dans sa systématique des subdivisions, qui, bien qu'elles ne soient pas conformes aux critères du code international de nomenclature botanique, sont largement utilisées. Les espèces ont ainsi été classées en huit sections (ou sous-genres) puis en séries (SINGH et SIMPSON, 1994 ; tableau 2). Une révision de cette classification est en préparation par Krapovickas et Gregory pour tenir compte du grand nombre de nouvelles accessions collectées ces dernières années.

Le centre d'origine du genre *Arachis* se situe très probablement dans la région centre-sud du Brésil (GREGORY et al., 1980). C'est en effet au Brésil que se trouve le plus grand nombre d'espèces sauvages ; les huit sections du genre y sont représentées, dont quatre de manière exclusive. La plupart des espèces présentes au Brésil se cantonnent à la région centre-ouest ; seul un groupe d'espèces endémiques se rencontre dans le Nord-Est semi-aride. La Bolivie, l'Argentine et l'Uruguay hébergent également plusieurs sections du genre. Le comportement géocarpique, caractéristique des représentants du genre, sug-

Tableau 2. Subdivisions taxonomiques du genre *Arachis* et génomes proposés, d'après KRAPOVICKAS et RIGONI (1957), KRAPOVICKAS (1969), GREGORY et al. (1980).

Section	Série	Génome	Nombre de chromosomes (2n)
<i>Arachis</i>	<i>Annuae</i>	A, B, D	20
	<i>Perennes</i>	A	20
	<i>Amphiploïdes</i>	AB	40
<i>Erectoides</i>	<i>Trifoliolatae</i>	E <sub>1</sub>	20
	<i>Tetrafoliolatae</i>	E <sub>2</sub>	20
<i>Procumbensae</i>		P	20
<i>Caulorhizae</i>		C	20
<i>Rhizomatosae</i>	<i>Prorhizomatosae</i>	R	20
	<i>Eurhizomatosae</i>	2R	40
<i>Extranervosae</i>		Ex	20
<i>Ambinervosae</i>		Am	20
<i>Triseminalae</i>		T	20



gère que sa dissémination sur le continent sud-américain s'est effectuée depuis les hauteurs, où se rencontrent les espèces les plus anciennes, vers les plaines en suivant les cours d'eau. Elle s'est accompagnée de l'isolement dans les vallées de populations qui ont évolué indépendamment les unes des autres. Au cours de cette dispersion, le genre *Arachis* a été confronté à des milieux très contrastés tant du point de vue de l'altitude, que de la pluviométrie et des types de sol. L'ampleur de cette dispersion et la multiplicité des milieux rencontrés ont induit une forte variabilité adaptative au sein du genre.

#### L'ORIGINE ET LA DOMESTICATION D'*A. HYPOGAEA*

L'espèce *A. hypogaea* serait originaire d'une région située aux confins de la Bolivie, de l'Argentine et du Paraguay, où l'espèce sauvage tétraploïde *A. monticola*, considérée comme son ancêtre probable, se trouve bien représentée. *A. monticola* est très proche de l'arachide cultivée et se croise d'ailleurs spontanément avec elle. L'arachide cultivée présente également des affinités avec des espèces annuelles diploïdes, comme *A. batizocoi* et *A. duranensis*, qui pourraient être ses ancêtres diploïdes immédiats.

A partir de son centre d'origine, l'arachide aurait gagné l'ensemble du continent sud-américain, où on reconnaît actuellement six centres de diversification secondaires et tertiaires : la région des Guaranis au sud-est du Brésil et en Uruguay ; le Goiás et le Minas Gerais au Brésil ; le Rondônia et le nord-ouest du Mato Grosso au Brésil ; le piémont est-andin en Bolivie ; le Pérou ; le nord-est du Brésil (KRAPOVICKAS, 1969 ; GREGORY et GREGORY, 1976 ; figure 1).

L'arachide aurait été domestiquée il y a plus de 3 500 ans. De nombreux vestiges archéologiques témoignent de l'ancienneté de sa culture dans la région de l'actuel Pérou (HAMMONS, 1994, pour revue). Au xvi<sup>e</sup> siècle, les Portugais l'ont introduite, à partir du Brésil, en Afrique, en Inde et en Extrême-Orient. Les Espagnols l'ont importée, à partir de la côte ouest de l'Amérique du Sud, dans le Pacifique ouest, en Indonésie et en Chine. L'arachide a ensuite gagné, à partir de l'Asie, l'Afrique de l'Est. Vers le milieu du xvi<sup>e</sup> siècle, elle est parvenue en Amérique du Nord et dans les autres régions du monde.

La convergence, en Afrique, de matériels provenant du Brésil, d'une part, des Philippines, de l'Inde et de la Chine, d'autre part, fait de ce continent un important centre tertiaire de diversification.

#### LES POOLS DE GÈNES

Les espèces du genre *Arachis* ont été réparties en quatre pools géniques (WYNNE et HALWARD, 1989 ; SMARTT, 1990). Le pool primaire est constitué de l'espèce *A. hypogaea* — écotypes, cultivars, lignées en sélection — et de l'espèce *A. monticola*, du nord-ouest de l'Argentine. Le pool secondaire comprend les espèces diploïdes de la section *Arachis* (séries *Perennes* et *Annuae*), qui peuvent se croiser avec *A. hypogaea* malgré leur niveau de ploïdie diffé-

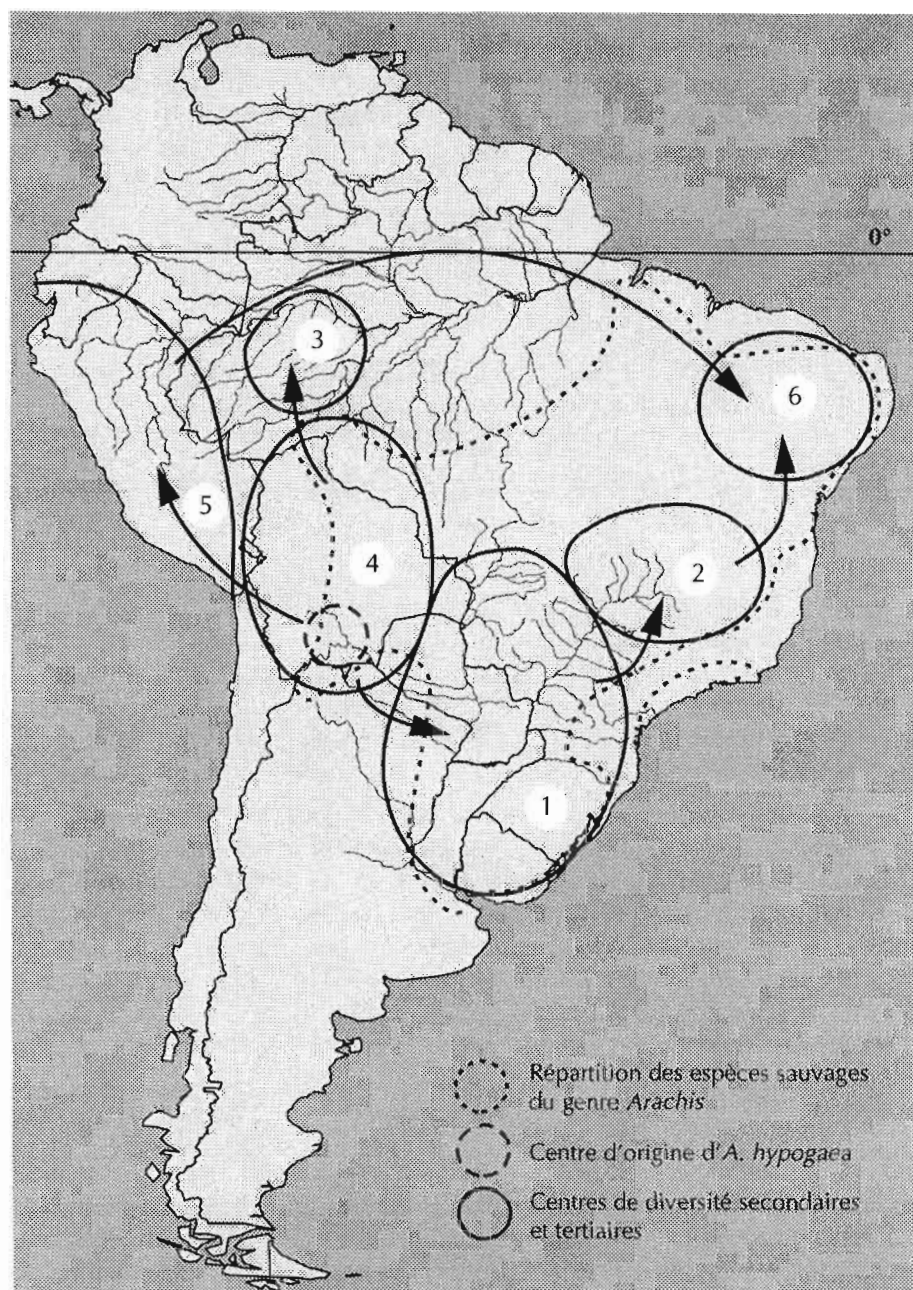


Figure 1. Centre d'origine et centres de diversité secondaires et tertiaires d'*Arachis hypogaea* en Amérique du Sud, d'après GREGORY et GREGORY (1976). 1 et 2 : centres de diversité des types Spanish et Valencia ; 3 et 4 : centres de diversité du type Virginia ; 5 : centre de diversité des types Valencia, Virginia et Peruvian Runner ; 6 : centre de diversité des types Spanish, Valencia, Virginia et Peruvian Runner.

rent. Le pool tertiaire rassemble les espèces de la section *Procumbensae* qui ont très probablement coévolué avec la série *Perennes* de la section *Arachis* et peuvent échanger des gènes avec *A. hypogaea* pour peu qu'elles s'affranchissent des barrières de stérilité postzygotiques. Le dernier pool contient les espèces, incompatibles avec la section *Arachis*, des six autres sections du genre.

L'exploitation des deux derniers pools géniques dépendra des progrès de la transformation génétique et de l'hybridation somatique (SINGH et SIMPSON, 1994). Les deux premiers pools sont, en revanche, plus accessibles et pourraient être exploités pour l'amélioration de l'arachide cultivée.

#### LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Les principales collections d'arachides sont conservées à l'ICRISAT en Inde (12 000 accessions) et à l'USDA (United States Department of Agriculture) aux Etats-Unis (7 500 accessions). Les ressources génétiques de l'arachide comprennent les variétés originaires des centres de diversité, les lignées pures sélectionnées mais aussi les dizaines d'espèces sauvages du genre *Arachis* (SINGH et SIMPSON, 1994, pour revue). La caractérisation de ces ressources a été standardisée grâce à une collaboration étroite entre l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources), l'ICRISAT et les grands centres de regroupement des collections. Les descripteurs, qui étaient au départ surtout agromorphologiques, ont été complétés par des données sur le comportement face aux maladies, aux insectes et à la sécheresse (IBPGR et ICRISAT, 1981). Les études taxonomiques et cytogénétiques au sein du genre *Arachis* ont permis d'évaluer ce matériel et d'identifier de nombreuses sources de résistance, notamment aux maladies fongiques foliaires et virales, dans les espèces sauvages.

L'utilisation de ce matériel pour l'amélioration de l'arachide se heurte encore à un certain nombre d'obstacles, en particulier à l'incompatibilité en croisement des différentes espèces, due à des barrières qui se situent avant et après la fécondation. Elle est cependant la condition essentielle du progrès de l'amélioration de l'arachide.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les variétés d'arachide sélectionnées sont diffusées sous forme de lignées pures et, dans quelques cas, de multilignées. En effet, les variétés primitives, constituées de populations composées de types homozygotes et améliorées par sélection massale, ont été aujourd'hui abandonnées au profit de la lignée pure. Ce choix s'explique par la quasi stricte autogamie de l'espèce, mais aussi par

les difficultés de l'hybridation. A ces raisons techniques, s'ajoute une considération pratique liée au mode de floraison indéterminée de l'espèce, qui lui confère une grande plasticité. L'histoire de la diffusion des cultivars a montré, en effet, qu'une même lignée pure pouvait être cultivée sur des dizaines, voire des centaines, de milliers d'hectares dans de nombreux pays.

Les groupes botaniques de l'arachide cultivée, Virginia, Spanish et Valencia, étaient distribués à travers le monde d'une manière qui reflétait encore il y a une quinzaine d'années à la fois l'histoire de la diffusion de l'espèce et les exigences écologiques de ces différents groupes. Cette répartition est aujourd'hui remise en cause.

Les Valencia, originaires d'Amérique du Sud et autrefois majoritaires dans cette région, ont été remplacés par les Virginia semi-érigés (Runner) des Etats-Unis. On les a cependant reconnus récemment comme la principale source de résistance multiple aux maladies foliaires. Les Spanish, précoces et non dormants, sont utilisés dans les régions sèches ou marginales. Les Virginia ont, en général, un potentiel de production plus élevé et des graines plus grosses que les Valencia et les Spanish, mais aussi des exigences écologiques plus grandes, notamment en matière d'alimentation hydrique et de luminosité. Ils sont cultivés dans les régions bien arrosées ou dans les systèmes irrigués. A l'intérieur de ces groupes, on trouve une variabilité de réactions qui autorise quelques transgressions à cette règle générale (GILLIER et SILVESTRE, 1969).

Par ailleurs, pour cette espèce aux utilisations multiples, le choix des cultivars est conditionné par les exigences, parfois contradictoires, des divers secteurs de l'agro-industrie. Pour la production semencière dans les pays en développement, par exemple, on cherche à limiter la détérioration des graines lors de leur récolte et de leur manipulation, car le coefficient de multiplication de l'arachide est faible (de l'ordre de 10). On privilégie donc une coque épaisse. Mais ce caractère rend le décorticage difficile et diminue la taille des graines. De même, pour la transformation de l'arachide en produits de bouche ou de confiserie, il est essentiel que les deux cotylédons de la graine ne se séparent pas, mais cette caractéristique est liée à la résistance de la cuticule, souvent associée à une mauvaise qualité de la graine (ISLEIB *et al.*, 1994).

## Les objectifs de sélection

Les objectifs de la sélection ont évolué au cours du temps, en particulier lors du passage de la culture manuelle à la culture mécanisée. En Afrique, la culture mécanisée a entraîné le remplacement des variétés rampantes par des variétés à port érigé, plus faciles à récolter mécaniquement.

L'amélioration de la productivité et de la stabilité du rendement est aujourd'hui associée à la recherche de résistances aux contraintes abiotiques et biotiques. Ainsi les changements climatiques, en particulier la réduction de la saison des pluies en Afrique subsaharienne, et le développement de la culture dans des

régions marginales ont-ils conduit à rechercher des variétés à cycle court résistantes à la sécheresse (KHALFAOUI, 1991a). Parmi les contraintes biotiques, les maladies foliaires ont fait l'objet de nombreux travaux ces dernières années, notamment à l'ICRISAT (SUBRAHMANYAM *et al.*, 1990; NIGAM *et al.*, 1991), en collaboration avec les instituts de recherche d'Afrique de l'Ouest et le CIRAD, et aux Etats-Unis (WYNNE *et al.*, 1991, pour revue). Ces travaux ont permis de mettre en évidence de nombreuses sources de résistance à la rouille et à la cercosporiose tardive à l'intérieur du groupe Valencia, malheureusement très peu cultivé aujourd'hui. La rosette, nanisme provoqué par un complexe viral transmis par *Aphis craccivora*, a été largement étudiée en Afrique de l'Ouest par l'IRAT et l'IRHO. Ces recherches ont abouti à la création et à la vulgarisation de variétés résistantes au Sénégal et au Burkina.

Le problème posé par la contamination des graines par l'aflatoxine est largement étudié, notamment par l'ISRA au Sénégal et l'ICRISAT (MEHAN *et al.*, 1991) ainsi qu'aux Etats-Unis. Mais aucune variété vraiment résistante n'est encore disponible. Quant à la qualité, elle fait l'objet de travaux aux Etats-Unis et en Chine, où l'on recherche une composition en acides gras favorable à la conservation de l'huile, en particulier un rapport élevé entre l'acide oléique (C18:1) et l'acide linoléique (C18:2).

Sur le plan méthodologique, les efforts ont porté sur l'exploitation des espèces sauvages afin d'élargir la base génétique des variétés cultivées. Des travaux sont menés dans ce sens aux Etats-Unis, où sont également explorées les potentialités de la biologie moléculaire (HALWARD *et al.*, 1991; HALWARD *et al.*, 1992) et de la transformation génétique.

Le tableau 3 résume les principaux objectifs actuels de sélection et le niveau d'avancement des programmes.

## Les méthodes d'amélioration génétique

L'amélioration de l'arachide repose sur l'exploitation de la variabilité, naturelle ou induite, de l'espèce par les méthodes classiques de sélection des plantes autogames (NORDEN *et al.*, 1982; DE PINS, 1983). Elle devrait dans l'avenir faire appel aux biotechnologies, qui offriront des possibilités nouvelles d'utilisation des espèces apparentées du genre *Arachis*.

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La variabilité génétique de l'arachide cultivée semble relativement limitée. Cependant, sa diversité morphologique est, à l'évidence, très importante. Les criblages systématiques auxquels ont été soumises les collections actuelles ont révélé une réelle variabilité pour de nombreux caractères.

La création de variabilité a fait parfois appel à la mutagenèse, mais cette pratique est maintenant abandonnée. Pour trouver de nouvelles caractéristiques,

Tableau 3. Principaux objectifs de sélection de l'arachide et résultats obtenus, d'après NIGAM *et al.* (1991), ISLEIB *et al.* (1994), WIGHTMAN et RANGA-RAO (1994).

Objectifs	Résultats obtenus
Résistance aux pathogènes foliaires	Techniques de criblage en infestation naturelle et artificielle Echelle de notation Nombreuses sources de résistance à la rouille et à la cercosporiose tardive Peu de sources de résistance à la cercosporiose précoce Utilisation d'espèces sauvages pour la recherche de résistances multiples Résultats contradictoires concernant la génétique des résistances
Résistance aux insectes	Sources de résistance partielle Quelques sources de résistance multiple liée à la présence de longs trichomes sur les feuilles
Résistance aux virus	Techniques de criblage en champ et en laboratoire Quelques variétés résistantes à la rosette Deux variétés résistantes au <i>tomato spotted wilt virus</i> Pas de variétés résistantes au <i>stripe</i> et au <i>peanut mottle virus</i> Recherches sur les vecteurs du <i>peanut clump virus</i>
Résistance aux bactérioses	Cultivars résistants à <i>Ralstonia solanacearum</i>
Résistance à l'aflatoxine	Technique de criblage <i>in vitro</i> pour la colonisation par le champignon Pas de technique de criblage en champ satisfaisante ni de technique de criblage pour la production d'aflatoxine Résistance partielle de certains génotypes Résultats anciens sur une résistance associée à la composition de la cuticule Résultats récents sur le rôle des phytoalexines dans la contamination avant la récolte Recherche sur la biosynthèse de la toxine
Résistance aux nématodes	Utilisation d'espèces sauvages (deux hybrides complexes aux États-Unis) Deux lignées résistantes en Chine
Amélioration de la qualité	Forte variabilité génétique Héritabilité quantitative ou qualitative du rapport acide oléique/acide linoléique
Résistance à la sécheresse	Evaluation de génotypes pour une bonne productivité en conditions d'alimentation hydrique contrôlée Sélection récurrente pour l'adaptation à la sécheresse

on préfère aujourd'hui explorer les espèces sauvages et tenter de surmonter les problèmes de leur incompatibilité en croisement avec l'arachide cultivée. Ces espèces constituent, en effet, des réservoirs de gènes, notamment pour la résistance aux agressions biotiques, aux maladies foliaires en particulier.

#### LA CRÉATION VARIÉTALE

Les méthodes de sélection les plus employées pour l'arachide sont les méthodes classiques d'amélioration des plantes autogames. La sélection massale, qui consiste à choisir les phénotypes les plus intéressants à l'intérieur de la population à améliorer, n'est plus utilisée. Elle intéresse, en effet, des populations à large base génétique qui n'existent plus aujourd'hui. L'utilisation des biotechnologies commence à peine ; la sélection assistée par marqueurs est encore embryonnaire (KOCHERT, 1994).

#### La sélection généalogique

La sélection généalogique est la plus employée. Il s'agit de suivre les descendances d'une plante hybride  $F_1$  de génération en génération. Les plantes choisies sont généralement semées en lignes, ce qui permet d'individualiser et de suivre les descendances d'une génération à l'autre. Les lignées sont fixées après six ou sept générations successives d'autofécondation naturelle. Pour l'arachide, la génération  $F_2$  est généralement constituée par une population de 500 à 1 000 plantes, au sein de laquelle on choisit les meilleures pour la génération suivante. La résistance à la rouille et à la cercosporiose a été sélectionnée par cette méthode à partir de croisements entre des variétés multirésistantes et des variétés adaptées aux environnements auxquels elles sont destinées.

#### La sélection par rétrocroisement

La sélection par rétrocroisement est adaptée aux caractères mono ou oligogéniques, comme la résistance à certaines maladies — à la rosette en particulier — ou les caractéristiques morphologiques — le port érigé. L'objectif est de transférer de tels caractères d'une variété à l'autre. Le parent récurrent est retrouvé, corrigé de son défaut, après cinq à six générations de rétrocroisements. Si le caractère à transférer est récessif, il sera nécessaire d'intercaler, entre les rétrocroisements avec le parent récurrent, des générations d'autofécondations pour le faire apparaître à l'état homozygote dans les descendants. Cette méthode a été utilisée avec succès sur l'arachide pour transférer la résistance au virus de la rosette (variétés 69-101 et KH149A) et pour obtenir des variétés très précoces destinées à l'Afrique de l'Ouest.

#### La sélection par filiation unipare

La sélection par filiation unipare, ou *single seed descent*, consiste à semer à chaque génération une graine de chaque plante depuis la  $F_2$ . La sélection ne commence, en fait, qu'après l'obtention de l'homozygotie. Cette méthode permet d'éviter la réduction rapide de la variabilité génétique, inconvénient



majeur de la sélection généalogique. En revanche, elle n'autorise pas le suivi des descendances au cours des générations, ce qui explique sans doute qu'elle soit peu employée.

### La sélection récurrente

Enfin, la sélection récurrente est la méthode la plus efficace pour sélectionner les caractères polygéniques à hérédité additive ou pour réaliser une sélection multicritère. Elle est rarement utilisée pour l'arachide en raison des difficultés liées aux nombres d'hybridations manuelles nécessaires en l'absence de systèmes de stérilité mâle génique pour reconstituer, à chaque cycle de sélection, la variabilité génétique initiale. Un programme de sélection récurrente est mené depuis 1985 au Sénégal pour améliorer l'adaptation à la sécheresse (CLAVEL et ANNEROSE, 1995).

### LES BIOTECHNOLOGIES

Les techniques de marquage du génome (RFLP, PCR), qui permettent d'établir des cartes génétiques, ont été développées récemment sur l'arachide, mais se heurtent encore à des difficultés méthodologiques (HALWARD *et al.*, 1992). Elles n'offrent pas, à l'heure actuelle, la possibilité de caractériser le polymorphisme génétique de l'arachide cultivée. En revanche, elles ont permis de détecter un important polymorphisme dans les variétés sauvages diploïdes de la section *Arachis* (HALWARD *et al.*, 1991). Des schémas de sélection visant à croiser l'arachide cultivée avec des espèces sauvages ont été mis en place. Ils s'appuient sur le suivi de l'introgression des caractères du génome sauvage, comme la résistance aux nématodes et aux maladies, par marquage moléculaire (KOCHERT, 1994).

La régénération de plantes à partir de différents types d'explants — segments de feuilles, sections d'épicotyles et de pétioles... — est déjà effective par organogénèse directe. Sur des arachides du groupe Valencia, on a ainsi obtenu une forte proportion de plantes normales avec des tissus différenciés de grande dimension — pétiole avec feuille — (MING-CHENG *et al.*, 1992) ce qui augmente les chances de réussite de la transformation génétique via *Agrobacterium tumefaciens* du fait de la possibilité de multiplier les points d'entrée de la bactérie. Cette transformation est déjà réalisée aux Etats-Unis sur des plantes régénérées à partir de cals. Ces premiers résultats ouvrent des perspectives intéressantes en matière de transfert de gènes, notamment pour ce qui concerne la prévention de la contamination par l'aflatoxine avant la récolte (Weissinger, comm. pers.). Il sera toutefois nécessaire d'identifier au préalable des génotypes intéressants au moyen des marqueurs moléculaires, ce qui n'a pas été possible jusqu'à présent (BIANCHI-HALL *et al.*, 1996).

La régénération de plantes à partir d'embryons zygotiques reste aléatoire (FENG *et al.*, 1995). Elle est utilisée pour récupérer les embryons issus de croisements interspécifiques, qui avortent très souvent juste après la fécondation.



# Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

## Les programmes actuels de sélection

La sélection de l'arachide vise actuellement deux grands objectifs : la résistance aux maladies foliaires et la tolérance à la sécheresse. Elle s'oriente également vers l'utilisation des potentialités que représentent les espèces sauvages du genre *Arachis*, grâce au développement des biotechnologies. Enfin, la création de variétés résistantes à l'aflatoxine est également à l'ordre du jour, mais les résultats obtenus jusqu'à présent sur les mécanismes de cette résistance n'ont pas encore permis d'aboutir à la création de génotypes résistants.

### LA RÉSISTANCE AUX MALADIES FOLIAIRES

Des progrès déterminants ont été réalisés ces dernières années dans le domaine de la résistance aux maladies foliaires (WYNN *et al.*, 1991). Les cercosporioses tardive (*Phaeoisariopsis personata*) et précoce (*Cercospora arachidicola*), en général associées à la rouille (*Puccinia arachidis*), constituent en effet le principal problème parasitaire de l'arachide (planche III, 4). L'ICRISAT, en s'appuyant sur les centres de recherche nationaux africains en particulier, a été le principal artisan de la recherche et de la diffusion de sources de résistance. Les travaux ont été menés de manière classique : plus de 12 000 accessions rassemblées dans sa banque de gènes ont été criblées, puis les meilleures sources de résistance ont été croisées et leurs descendances sélectionnées. Le criblage au champ repose sur l'apport constant d'inoculum grâce à des bandes infestantes constituées de variétés sensibles, précoces et tardives, infestées par une suspension de spores.

La résistance à la rouille et la résistance à la cercosporiose tardive obéissant au même type de mécanisme, trente lignées résistantes à ces deux maladies ont pu être sélectionnées, parmi lesquelles quatorze obtentions communes à l'ICRISAT et à l'USDA. La majorité de ces lignées sont des *fastigiata* (Valencia) originaires du Pérou, qui n'ont qu'une faible valeur agronomique. Le déterminisme génétique de la résistance à ces maladies n'est pas élucidé. Les études — d'ailleurs peu nombreuses — ont abouti à des conclusions contradictoires : déterminisme simple avec deux gènes récessifs ou déterminisme complexe avec des effets génétiques de type additif propondérants ou non additif, selon les génotypes étudiés (ISLEIB *et al.*, 1994).

La résistance à la cercosporiose précoce est, en revanche, plus difficile à sélectionner : peu de sources de résistance, même partielle, sont signalées et leur niveau de résistance s'est révélé instable. Huit cultivars ont été identifiés comme possédant une certaine résistance aux trois maladies. La plupart d'entre eux ont confirmé dans de nombreuses localités leur résistance à la cer-

cosporiose tardive et à la rouille, mais leur résistance à la cercosporiose précoce s'est révélée instable (ICRISAT, 1989, 1990). La raison de cette instabilité réside dans la variabilité du pathogène en Afrique (SUBBA-RAO *et al.*, 1993).

Au Burkina, grâce à une collaboration entre le CIRAD et l'INERA, on a pu préciser l'épidémiologie de ces trois maladies foliaires et proposer à la vulgarisation des cultivars tolérants notamment pour la rouille (Bosc *et al.*, 1994). En Inde, deux lignées obtenues par l'ICRISAT, qui possèdent une résistance multiple modérée et assurent une bonne production sous une pression parasitaire élevée, ont été récemment vulgarisées. Elles sont en cours de diffusion dans plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest (N'TARE *et al.*, 1994).

La solution de ce problème parasitaire complexe viendra très certainement de l'exploitation de la quasi-immunité des espèces sauvages du genre *Arachis* : *A. chacoensis*, *A. cardenasii*, *A. stenosperma* et *A. batizocoi*, espèces compatibles avec *A. hypogaea*.

#### LA TOLÉRANCE À LA SÉCHERESSE

L'adaptabilité de l'arachide et ses faibles exigences en matière d'alimentation minérale et hydrique ont permis sa culture dans des zones écologiquement défavorisées, notamment dans les régions subsahéliennes. Ces régions ont vu durant ces vingt dernières années leur pluviométrie chuter, ce qui a conduit les chercheurs de l'ISRA et du CIRAD, au Sénégal, et de l'ICRISAT, au Niger, à s'intéresser à l'adaptation à la sécheresse.

Dans un premier temps, on s'est efforcé de préciser la nature du stress lui-même, au Sénégal (ANNEROSE, 1991 ; KHALFAOUI, 1991a). Deux formes de sécheresse ont ainsi été distinguées : la première correspond à un raccourcissement global de la saison des pluies utiles ; la seconde à un déficit hydrique au cours de la saison des pluies. Puis, des cultivars adaptés à l'une ou l'autre de ces formes de déficit hydrique ont été sélectionnés. La résistance de ces cultivars a fait l'objet d'une évaluation pluriannuelle et multilocale, afin d'en vérifier la stabilité.

Une variété très précoce (80 jours) a été créée par l'ISRA pour répondre aux besoins de zones marginales qui ne disposent plus que de 300 millimètres de pluie. D'autres cultivars de ce type sont actuellement en cours de création au sein de programmes de rétrocroisements qui utilisent le géniteur très précoce du groupe Spanish, Chico (KHALFAOUI, 1990).

Parallèlement à ce travail de sélection sur la durée du cycle, l'ISRA et le CERAAS (Centre d'étude régional pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse) développent depuis une dizaine d'années des tests de criblage en milieu contrôlé sur les principaux caractères agrophysiologiques d'adaptation à la sécheresse — architecture racinaire, régulation stomatique, résistance protoplasmique. Associés à l'évaluation en champ des caractères agronomiques, ces tests servent à trier les lignées en disjonction d'un programme

de sélection récurrente (KHALFAOUI, 1991b). La population ainsi sélectionnée et améliorée cycle après cycle pour son adaptation physiologique à la sécheresse est utilisée dans différents pays pour extraire des lignées (CLAVEL et ANNEROSE, 1995).

L'ICRISAT au Niger, tout en conduisant des études sur la caractérisation des différentes formes de sécheresse, a, quant à lui, adopté une démarche qui vise à rechercher les composantes du rendement les plus sensibles à la sécheresse. Un fort coefficient de partition en conditions sèches — lié au rapport entre les fanes et les gousses — semble être plus héritable que le simple rendement en gousses (NDUNGURU *et al.*, 1995). La résistance à la chaleur, une des composantes de l'adaptation à la sécheresse, serait à l'origine de cette meilleure répartition des assimilats au profit des gousses et pourrait constituer un nouveau critère de choix (N'TARE *et al.*, 1994).

#### L'UTILISATION DES ESPÈCES SAUVAGES

L'amélioration variétale fondée sur l'exploitation des espèces sauvages du genre *Arachis* est promise à des développements importants (SINGH et SIMPSON, 1994). Elle devrait permettre d'enrichir la variabilité génétique de l'arachide cultivée, mais elle se heurte encore à de nombreuses difficultés liées à l'incompatibilité en croisement — avortement précoce des embryons hybrides ou descendances stériles. La seule espèce sauvage qui se croise spontanément avec l'arachide cultivée est l'espèce tétraploïde *A. monticola*, mais celle-ci ne possède pas de gènes de résistance intéressants.

La section *Arachis* comprend, en revanche, de nombreuses espèces sauvages diploïdes connues pour leur résistance aux trois principales maladies foliaires de l'arachide et aux nématodes du genre *Meloidogyne*. La mortalité précoce des embryons et la forte stérilité des hybrides triploïdes issus du croisement entre ces espèces diploïdes et l'espèce tétraploïde cultivée ont considérablement limité l'exploitation des espèces sauvages en sélection.

Des études ont porté ces quinze dernières années sur les espèces sauvages compatibles en croisement avec l'espèce cultivée (STALKER et WYNNE, 1979 ; SINGH, 1986a, 1986b ; WYNNE et HALWARD, 1989). L'espèce diploïde, *A. batizocoi*, très proche de l'espèce cultivée, a servi de relais pour obtenir des descendances fertiles à partir d'hybridations interspécifiques au sein de la section *Arachis*. Elle a été croisée avec un hybride diploïde entre *A. cardenasii* et *A. chacoensis*. L'hybride stérile issu du croisement entre ces trois espèces a été soumis à un doublement chromosomique par traitement à la colchicine pour donner un amphyploïde fertile, la lignée TP129 (TxAG6). Une lignée dérivée, TP135-4 (TxAG7), a été obtenue par rétrocroisements successifs avec *A. hypogaea*. Ces deux lignées expriment une forte résistance au nématode *Meloidogyne arenaria* et une bonne résistance aux maladies foliaires, rouille et cercosporioses (SIMPSON *et al.*, 1993). Récemment, l'ICRISAT a détecté une lignée (259-2) résistante aux cercosporioses et à la rouille, dans la descen-

dance d'un croisement avec *A. cardenasii*, et une autre lignée résistante à la rosette dans la descendance de croisements incluant *A. chacoensis*. Tous ces génotypes ont une faible productivité mais leur rendement pourrait être amélioré par une sélection récurrente (Guok *et al.*, 1986). Ces premiers résultats ouvrent des perspectives pour l'introgression de résistances nouvelles dans l'arachide cultivée.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

La diffusion d'un cultivar d'arachide se heurte au faible pouvoir de multiplication de l'espèce, qui varie de 5 à 20 selon les conditions de culture. Cette caractéristique défavorable à la vulgarisation des nouvelles obtentions — pour semer 10 000 hectares d'arachide, on doit disposer d'environ 1 200 tonnes de semences en coque — nécessite une organisation performante pour superviser la production des semences et leur diffusion progressive dans la zone prescrite par la carte variétale.

La production de semences a deux objectifs : fournir des semences en quantité suffisante et veiller à leur qualité. En Afrique, ce sont les services semenciers nationaux qui sont chargés de la programmation, de la production — généralement indirecte —, du contrôle et de la certification des semences.

Dans le cas de l'arachide, on distingue les semences certifiées de première reproduction ( $R_1$  ou  $M_1$ ) et de deuxième reproduction ( $R_2$  ou  $M_2$ ). De faibles quantités de semences fournies par la recherche constituent le matériel de départ ( $G_0$ ,  $G_1$ ,  $G_2$ ...) ou de prébase, à partir duquel les semences de base sont produites avec une pureté de 99 %. Celles-ci sont ensuite multipliées en plusieurs générations, ou niveaux successifs, avec un taux minimum de pureté final de 95 %. La faculté germinative de ces semences doit être supérieure à 90 %. Elles doivent être indemnes de maladies transmissibles et de parasites, ce qui suppose une bonne protection des cultures et des récoltes. Ces multiples conditions entraînent de nombreuses interventions et toute une série de contrôles.

Dans les pays en développement, les différents stades de reproduction à partir des semences de base sont généralement réalisés par l'intermédiaire de contrats de multiplication passés entre des cultivateurs sélectionnés et les divers intervenants de la production semencière : organismes d'encadrement, de contrôle et de collecte. Les contrôles au champ ont lieu depuis la mise en place des semences chez les contractuels jusqu'à la récolte. Ils portent sur de nombreux points : isolement semencier, préparation des semences et semis, fertilisation et entretien, épuration variétale, récolte à maturité. Les contrôles à la collecte s'exercent sur la densité apparente ou poids spécifique — indice du bon remplissage des gousses et de la maturité —, sur la pureté variétale et sur la qualité sanitaire (moins de 2 % de graines infestées). Les contrôles sont pratiqués sur des échantillons prélevés à la fois au champ et lors de la collecte

selon une procédure parfaitement définie. Les résultats de l'analyse de laboratoire servent à établir un bulletin d'analyse officiel pour la certification du lot de semences (DELBOSC, 1983).

La diffusion des nouveaux cultivars d'arachide n'est pas un processus simple du fait de son étalement dans le temps et dans l'espace, conséquence du faible pouvoir de reproduction de l'espèce. Pour une zone donnée, le remplacement des anciennes variétés par des cultivars améliorés s'effectue nécessairement selon des étapes bien identifiées à partir de points de diffusion disposant des nouvelles semences certifiées pour la production. De multiples contrôles sont nécessaires afin d'éviter une diffusion erratique et l'apparition de mélanges variétaux rédhitoires. Un service national spécialisé est le meilleur garant de la bonne réalisation de ces objectifs dans les zones où prévaut la culture paysanne extensive à faible revenu monétaire. Il est à la base de toute politique variétale cohérente et dynamique.

## Références bibliographiques

ANNEROSE D.J.M., 1991. Caractérisation de la sécheresse agronomique en zone semi-aride. 2. Evaluation des formes de sécheresse agronomique de l'arachide au Sénégal par simulation du bilan hydrique de la culture. *Oléagineux*, 46 : 61-67.

BIANCHI-HALL C.M., KEYS R.D., STALKER H.T., 1996. A note on use of seed protein markers for identification of aflatoxin resistance in peanut. *Peanut Science*, 21 : 159-161.

BOSC P., BONKOUNGOU S., MINOUNGOU A., SAVARY S., 1994. Lutte contre les maladies foliaires de l'arachide en Afrique de l'Ouest. *In* : Projets de recherche 1987-1991, volume 1 : résumés des rapports finaux. Wageningen, Pays-Bas, UE-DG XII-CTA p. 99-101.

BUNTING A.H., 1955. A classification of cultivated groundnuts. *Empire Journal of Experimental Agriculture*, 23 : 158-170.

CLAVEL D., ANNEROSE D., 1995. Amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide. *In* : Projets de recherche 1987-1991, volume 2 : résumés des rapports finaux. Wageningen, Pays-Bas, UE-DG XII-CTA, p. 27-32.

DELBOSC G., 1983. Les semences certifiées : systèmes de multiplication et contrôle. *Oléagineux*, 2 : 119-129.

DIMANCHE P., 1995. Arachide. *In* : Fiches produits n° 3. Montpellier, France, CIRAD, p. 9-12.

FENG Q.L., STALKER H.T., PATTEE H.E., ISLEIB T.G., 1995. *Arachis hypogaea* plant recovery through *in vitro* culture of peg tips. *Peanut Science*, 22 : 129-135.

GILLIER P., SILVESTRE P., 1969. L'arachide. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 292 p.

GREGORY W.C., GREGORY M.P., 1976. Groundnuts. *In* : Evolution of crop plants, N.W. Simmonds éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 151-154.

GREGORY W.C., GREGORY M.P., 1979. Exotic germplasm of *Arachis* L., interspecific hybrids. *Journal of Heredity*, 70 : 185-193.

GREGORY W.C., KRAPOVICKAS A., GREGORY M.P., 1980. Structure, variation, evolution and classification in *Arachis*. In : *Advances in legume sciences*, R.J. Summerfield et A.H. Bunting éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanical Gardens, p. 469-481.

GRIESHAMMER U., WYNNE J.C., 1990. Isozyme variability in mature seed of US peanut cultivars and collections. *Peanut Science*, 18 : 72-75.

GUOK H.P., WYNNE J.C., STALKER H.T., 1986. Recurrent selection within a population from an interspecific peanut cross. *Crop Science*, 26 : 249-253.

HALWARD T., STALKER H.T., LARUE E., KOCHERT G., 1991. Genetic variation detectable with molecular marker among unadapted germplasm resources of cultivated peanut and related wild species. *Genome*, 34 : 1013-1020.

HALWARD T., STALKER H.T., LARUE E., KOCHERT G., 1992. Use of single-primer DNA amplifications in genetic studies of peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Molecular Biology*, 18 : 315-325.

HAMMONS R.O., 1982. Origin and early history of peanut. In : *Peanut science and technology*, H.E. Pattee et C.T. Young éd., Yoakum, Etats-Unis, APRES, p. 1-20.

HAMMONS R.O., 1994. The origin and history of the groundnut. In : *The groundnut crop*, J. Smartt éd., Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, p. 24-42.

IBPGR, ICRISAT, 1981. Groundnut descriptors. Rome, Italie, IBPGR, 23 p.

ICRISAT, 1989. Annual report 1988. Patancheru, Inde, ICRISAT, 279 p.

ICRISAT, 1990. Annual report 1989. Patancheru, Inde, ICRISAT, 336 p.

ISLEIB T.G., WYNNE J.C., NIGAM S.N., 1994. Groundnut breeding. In : *The groundnut crop*, J. Smartt éd., Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, p. 552-623.

KANE A., 1995. L'aflatoxine dans l'huile d'arachide non raffinée : possibilités d'élimination. *Arachide infos*, n° 6 : 18-20.

KHALFAOUI J.L., 1990. Hérité de la précocité extrême dans le cas d'un croisement entre deux variétés d'arachide Spanish. *Oléagineux*, 45 : 419-431.

KHALFAOUI J.L., 1991a. Determination of potential lengths of the crop growing period in semi-arid regions of Senegal. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55 : 251-263.

KHALFAOUI J.L., 1991b. Approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse : cas de l'arachide au Sénégal. In : *Amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*, N. Chalbi et Y. Demarly éd., Paris, France, John Libbey Eurotext, p. 56-63.

KOCHERT G., 1994. RFLP analysis of introgression in peanut. In : *Plant genome 2*. San Diego, Etats-Unis, Sherago International.

KOCHERT G., HALWARD T., BRANCH W.D., SIMPSON C.E., 1991. RFLP variability in peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars and wild species. *Theoretical and Applied Genetics*, 81 : 565-570.

KRAPOVICKAS A., 1969. The origin, variability and spread of the groundnut (*Arachis hypogaea*). In : *The domestication and exploitation of plant and animals*, R.J. Ucko et C.W. Dimbleby éd., Londres, Royaume-Uni, Duckworth, p. 427-440.

- KRAPOVICKAS A., RIGONI V.A., 1957. Nuevas especies de *Arachis* vinculados al problema del origen de *Arachis hypogaea* L. Revista de Investigaciones Agrícolas, 14 : 197-228.
- LEUCK D.B., HAMMONS R.O., 1965. Further evaluation of the role of bees in natural cross pollination of peanut. Agronomy Journal, 57 : 94.
- MEHAN V.K., McDONALD D., HARAVU L.J., JAYANTHI S., 1991. The groundnut aflatoxin problem: review and literature database. Patancheru, Inde, ICRISAT, 387 p.
- MING-CHENG, HSI D.C.H., PHILLIPS G.C., 1992. *In vitro* regeneration of Valencia-type peanut from cultured petiolules, epicotyl sections and other seedling explants. Peanut Science, 19 : 82-87.
- NDUNGURU B.J., N'TARE B.R., WILLIAMS J.H., GREENBERG D.C., 1995. Assessment of groundnut cultivars for end-of-season drought tolerance in a Sahelian environment. Journal of Agricultural Science, 125 : 79-85.
- NIGAM S.N., DWIVEDI S.L., GIBBONS R.W., 1991. Groundnut breeding: constraints, achievements and future possibilities. Plant Breeding Abstract, 61 : 1127-1136.
- NORDEN A.J., SMITH O.D., GORBET D.W., 1982. Breeding of the cultivated peanut. In : Peanut science and technology, H.E. Pattee et C.T. Young éd., Yoakum, Etats-Unis, APRES, p. 95-122.
- N'TARE B.R., WALIYAR F., WILLIAMS J.H., 1994. Current status and future strategy in breeding groundnut for resistance to biotic and abiotic stresses in West Africa. In : IVth Regional workshop for West Africa. Niamey, Niger, ICRISAT, 22 p.
- DE PINS O., 1983. Amélioration variétale de l'arachide et production de semences sélectionnées. Oléagineux, 38 : 61-65.
- SCHILLING R., 1989. L'arachide : quelques rappels. Arachide infos, n° 2 : 12-18.
- SCHILLING R., DIMANCHE P., 1994. L'arachide dans le monde et en Afrique : quelques données économiques récentes. Oléagineux, corps gras, lipides, 1 : 8-11.
- SIMPSON C.E., NELSON S.C., STARR J.L., WOODWARD K.E., SMITH O.D., 1993. Registration of TxAG6 and TxAG7 peanut germplasm lines. Crop Science, 33 : 1418.
- SINGH A.K., 1986a. Utilization of wild relatives in the genetic improvement of *Arachis hypogaea* L. 7. Autotetraploid production and prospects in interspecific breeding. Theoretical and Applied Genetics, 72 : 164-169.
- SINGH A.K., 1986b. Utilization of wild relatives in the genetic improvement of *Arachis hypogaea* L. 8. Synthetic amphidiploids and their importance in interspecific breeding. Theoretical and Applied Genetics, 72 : 433-439.
- SINGH A.K., SIMPSON C.E., 1994. Biosystematics and genetic resources. In : The groundnut crop, J. Smartt éd., Londres, Royaume-Uni, Chapman-Hall, p. 96-137.
- SMARTT J., 1990. Grain legumes. In : Evolution and genetic resources. Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press, p. 30-84.
- STALKER H.T., WYNNE J.C., 1979. Cytology of interspecific hybrids in the section *Arachis* of peanuts. Peanut Science, 6 : 110-114.
- STARR J.L., SCHUSTER G.L., SIMPSON C.E., 1990. Characterization of the resistance to *Meloidogyne arenaria* in an interspecific *Arachis* spp. hybrid. Peanut Science, 17: 106-108.

SUBBA-RAO P.V., RENARD J.L., WALIYAR F., McDONALD D., SCHILLING R., 1993. Variabilité des symptômes causés par différents isolats de *Cercospora arachidicola* sur quelques génotypes d'arachide. *Oléagineux*, 48 : 243-250.

SUBRAMANYAM P., McDONALD D., REDDY J., 1990. Resistance to rust and late leafspot of groundnut at ICRISAT center: problem and progress. *In* : IVth Regional groundnut workshop for South Africa. Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 85-92.

WIGHTMAN J.A., RANGA-RAO G.V., 1994. Groundnut pests. *In* : The groundnut crop, J. Smartt éd., Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, p. 395-479.

WYNNE J.C., BEUTE M.K., NIGAM S.N., 1991. Breeding for disease resistance in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Annual Review of Phytopathology*, 29 : 279-303.

WYNNE J.C., HALWARD T.M., 1989. Cytogenetics and genetics of *Arachis*. *In* : Critical review in plant science, B.V. Conger éd., Boca Raton, Etats-Unis, CRC Press, p. 189-220.



# Les aubergines

---

Marie-Christine Daunay,  
Richard Neville Lester, Georges Ano

Le terme « aubergine » correspond à un grand nombre d'espèces — cultivées, semi-sauvages ou sauvages — de *Solanum* formant des baies charnues. Leurs fruits sont appréciés pour leur saveur amère, légèrement sucrée ou très fortement parfumée. Ils sont consommés frais, cuits ou séchés, en guise de légumes, de condiments ou de fruits. Lorsqu'elles sont glabres, leurs feuilles, plus ou moins amères, sont cuites et consommées comme des épinards. Ces espèces sont parfois aussi utilisées à des fins rituelles, médicinales ou pharmaceutiques du fait de leur teneur souvent élevée en alcaloïdes.

Les trois espèces principales d'aubergines cultivées sont *S. melongena* L., très commune en Asie et dans le bassin méditerranéen (aubergine, *eggplant*, *brinjal* en Inde), *S. aethiopicum* L. (*scarlett eggplant*, *garden egg* au Ghana) et *S. macrocarpon* L. (*gboma eggplant*), ces deux dernières espèces étant surtout cultivées en Afrique. On rencontre également *S. aethiopicum* en Amérique du Sud et *S. macrocarpon* en Amérique tropicale et en Asie. Ces trois espèces sont diploïdes ( $2n = 24$ ).

Les statistiques disponibles concernent les cultures de *S. melongena*. En 1993, on recensait 554 000 hectares de culture, dont 498 000 pour l'Asie, essentiellement la Chine, 28 000 hectares pour l'Afrique et 19 000 hectares pour l'Europe (FAO, 1994). L'Inde, gros producteur d'aubergines, n'est pas incluse dans ces

statistiques, mais on peut avancer le chiffre de 300 000 hectares. Le rendement moyen est variable d'une région à l'autre : 15 tonnes par hectare en Asie, 19 en Afrique et 28 en Europe. Ces chiffres cachent une forte hétérogénéité selon les modes de production puisqu'on atteint des rendements de plus de 100 tonnes par hectare dans certaines cultures sous abris en Europe. En 1993, la production mondiale, hormis l'Inde, s'élevait à près de 9 millions de tonnes, dont 86 % pour l'Asie. L'Europe produit 535 000 tonnes d'aubergines, moins que la Turquie (750 000 tonnes).

Les deux espèces africaines d'aubergine ne font pas l'objet de statistiques. Elles sont cultivées le plus souvent avec d'autres espèces dans des jardins ou de petits champs à proximité des villages. Elles font parfois l'objet d'une monoculture, éventuellement irriguée durant la saison sèche (LESTER *et al.*, 1990). En Afrique de l'Ouest, les aubergines sont les légumes fruits et feuilles les plus importants après le gombo.

Les fruits de *S. melongena* sont consommés immatures, crus — pickles ou croqués nature — ou cuits, en mélange salé avec d'autres légumes ou avec de la viande ou en confiture. On les trouve surtout sur le marché de frais. Une petite partie de la production est transformée par l'industrie agroalimentaire en produits déshydratés, surgelés ou cuits dans diverses préparations culinaires. Les fruits de *S. aethiopicum* sont consommés immatures ou matures, crus ou cuits, généralement dans des mélanges de type ragoût. Lorsque ses feuilles sont glabres, elles sont cuites et consommées comme une sorte d'épinard. *S. macrocarpon* est apprécié, selon les pays, pour ses fruits ou ses feuilles, qui sont cuisinés de la même façon que ceux de *S. aethiopicum*. Pour les trois espèces, quel que soit l'organe consommé, l'amertume est très variable d'un cultivar à l'autre. Selon les régions, c'est l'amertume ou son absence qui est recherchée par les consommateurs.

De nombreux travaux d'amélioration génétique ont été consacrés à *S. melongena*, tant en Europe — en France, en particulier — qu'en Asie — en Chine, en Inde et au Japon —, dans les instituts de recherche publics comme dans les établissements de sélection privés. Une synthèse sur l'amélioration génétique de l'aubergine a été publiée récemment (CHADHA, 1993). *S. aethiopicum* fait l'objet, en Afrique, d'efforts de sélection dispersés mais qui tendent à s'intensifier depuis une dizaine d'années, notamment au Sénégal. En revanche, *S. macrocarpon* est presque exclusivement amélioré par les paysans.

Dès 1977, les aubergines ont été classées parmi les espèces prioritaires pour la mise en œuvre d'actions de sauvegarde des ressources génétiques. Plusieurs missions de prospection, parrainées par l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources), ont alors été conduites en Asie et en Afrique (LESTER *et al.*, 1990) et des collections ont été constituées (BETTENCOURT et KONOPKA, 1990). L'érosion génétique avait en effet commencé son œuvre pour *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*. Pour *S. melongena*, la diffusion d'hybrides  $F_1$  productifs, à faible variabilité phénotypique, a entraîné la disparition des

variétés de pays au phénotype très variable. Ce phénomène a été particulièrement sensible en Europe de l'Ouest, à partir des années 70, et dans certains pays d'Asie, comme le Japon. Les variétés locales des espèces africaines ont elles aussi subi une érosion pour des raisons d'ordre sociologique, économique et politique (LESTER *et al.*, 1990). Le problème se pose avec moins d'acuité pour les espèces sauvages apparentées car elles se développent sans problème dans la végétation secondaire de la savane africaine, hors des zones agricoles.

## L'organisation évolutive

### La diversité des formes cultivées

En conditions tempérées, *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* sont des espèces annuelles. En conditions tropicales humides, elles sont pérennes et leur récolte peut s'étaler sur un an ou plus. Une description botanique précise de ces trois espèces est donnée par WHALEN (1984) et par SIEMONSMA et PILUEK (1993).

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Les graines d'aubergine germent une à deux semaines après le semis. Une tige principale portant 6 à 10 feuilles se développe avant l'apparition de la première fleur. Selon que la période des semis correspond à des conditions agroclimatiques plus ou moins favorables à la croissance, la première fleur apparaît entre un mois et demi et trois mois après le semis. Au niveau de cette fleur, une ramification dichotomique émerge et croît, plus ou moins régulièrement, selon les espèces et les variétés : les sympodes sont généralement de deux feuilles et le bourgeon axillaire de chaque feuille située sous chaque fleur donne fréquemment naissance à un nouveau rameau. La croissance et la floraison sont continues tout au long de la vie de la plante ; compte tenu de la compétition entre la croissance végétative et la fructification, les aubergines sont sujettes à des vagues de production. La floraison n'est pas photopériodique. Les fleurs sont solitaires ou groupées en cymes ; elles sont généralement hermaphrodites mais, dans la partie distale des cymes, les fleurs sont souvent brévistylées voire mâles. Les fleurs, presque rotacées, sont généralement grandes, de 3 à 5 centimètres de diamètre, et violettes avec des nuances variables chez *S. melongena* et *S. macrocarpon*, mais il existe aussi des cultivars à fleurs blanches. *S. aethiopicum* forme des fleurs étoilées, petites (1 à 2 centimètres de diamètre) et blanches. Les trois espèces sont autogames, avec une tendance à l'allogamie très variable, qui peut atteindre plus de 70 % selon les conditions climatiques et la présence d'insectes pollinisateurs « vibreurs » comme les bourdons, *Bombus* sp., et les abeilles sauvages, *Exomalopsis* sp., *Xylocopa* sp., *Anthophora* sp., et domestiques, *Apis* sp. (J.P. Torregrossa, comm. pers.).

Les trois espèces se reproduisent naturellement par graines. On observe parfois une dormance des graines, variable selon les cultivars et les conditions de récolte. Un entreposage de quelques mois à température ambiante ou un passage au froid sec pendant quelques semaines lèvent cette dormance. Les graines sont orthodoxes — elles supportent la dessiccation — et conservent leur pouvoir germinatif durant quelques décennies si elles sont entreposées dans des conditions sèches et froides (6 °C et 15 % d'humidité relative). Le greffage et le bouturage se pratiquent aisément pour chacune des espèces et constituent des moyens supplémentaires de propagation artificielle. Le greffage est particulièrement intéressant pour les producteurs puisqu'il permet de cultiver des variétés sensibles, greffées sur des porte-greffe résistants — comme *S. melongena* greffé sur *S. torvum* ou sur la tomate —, dans des terrains contaminés par différents agents pathogènes du sol.

Chez *S. melongena*, la nouaison en conditions froides, humides et peu lumineuses — cultures précoces ou de contre-saison, sous abris — peut être améliorée par l'emploi de bourdons pollinisateurs. L'hormonage des fleurs épanouies avec des substances de la famille des auxines, comme le Procarpil, ou avec des dérivés phénoxyacétiques, comme le Tomatone, provoque la formation de fruits parthénocarpiques, sans graines. La parthénocarpie naturelle — formation de fruits en l'absence de fécondation et d'hormonage — est intéressante puisqu'elle évite la mise en œuvre de techniques culturales particulières. Ce caractère quantitatif, dont l'expression varie en particulier avec les conditions climatiques, a été introduit par les sélectionneurs dans de nombreuses variétés modernes.

#### LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

*S. melongena* se caractérise par une ample variabilité phénotypique. Le poids de ses fruits varie de quelques grammes, pour les cultivars les plus primitifs, à quelques kilos. Ils se présentent sous des formes très diverses : oviformes, globuleux, oblongs, demi-longs, longs, très longs, serpentiformes. Leur couleur peut être verte, verte et marbrée, blanche, rose, partiellement anthocyanée, mauve, violette, zébrée, pourpre ou noire ; à maturité, elle vire au marron ou au jaune vif. Leur aspect — brillant ou terne —, leur fermeté, la taille de leur calice sont également des caractères variables (planche IV, 1).

*S. aethiopicum* est une espèce elle aussi extrêmement variable. Elle a d'ailleurs été décrite sous quantité de noms d'espèces depuis deux siècles. Une nouvelle taxonomie en a été proposée (LESTER, 1986) ; elle rassemble sous un même nom spécifique, *S. aethiopicum*, la grande variété des formes de ce complexe et les structure en quatre cultigrupes — Gilo, Shum, Kumba et Aculeatum — sur la base de l'usage qui en est fait (tableau 1). Les fruits de *S. aethiopicum* sont clairs, foncés ou marbrés, mais toujours verts avant la maturité. Ils deviennent orange ou rouges à maturité (planche IV, 2). Ils sont solitaires ou groupés. Le groupe Gilo, connu aussi sous différents noms comme *S. gilo* ou *S. olivare*, est caractérisé par une pilosité rase sur les parties végétatives, qui peuvent être

Tableau 1. Cultigrades de l'espèce *S. aethiopicum*.

Usage	Partie utilisée	Cultigrade
Légume	Fruit (gros)	Gilo
Légume	Feuille (glabre)	Shum
Légume	Feuille (glabre) et fruit (gros)	Kumba
Plante ornementale ou porte-greffe de <i>S. melongena</i>	Plante entière ou racines	Aculeatum

légèrement épineuses, et par des fruits de taille moyenne (quelques grammes à quelques dizaines de grammes) mais de forme très variable (sphériques, ronds plus ou moins aplatis, légèrement côtelés, oblongs ou fusiformes). Le groupe Shum, aussi appelé *S. zuccagnianum*, est représenté par des plantes glabres et inermes, qui portent de petits fruits oblongs. Le groupe Kumba, nommé souvent *S. aethiopicum*, se distingue par des parties végétatives glabres et inermes et par des fruits assez gros (plusieurs dizaines de grammes), fortement côtelés, ronds et aplatis. Le groupe Aculeatum, connu surtout sous le nom de *S. integrifolium*, correspond à des plantes pileuses et très épineuses, portant des fruits fortement côtelés, ronds et aplatis.

*S. macrocarpon* est également une espèce de morphologie variable (BUKENYA et CARASCO, 1994). Ses fruits se reconnaissent facilement à leur calice foliacé très développé. Ils sont moins variables que ceux des deux autres espèces : ils sont ronds, légèrement aplatis, blancs, vert clair, parfois tachetés de violet, ou vert foncé. A maturité, ils virent au jaune vif, à l'orange clair ou bien l'épiderme brunit, se subérise et se craquelle. Les fruits sont dressés ou pendants. Leur taille est variable, de quelques dizaines à quelques centaines de grammes (planche IV, 3).

D'une manière générale, si l'on se réfère aux critères morphologiques, *S. melongena* et *S. aethiopicum* sont des espèces plus variables que *S. macrocarpon*. *S. melongena* présente une forte variabilité morphologique dans chacun des centres de diversification de l'espèce — région indo-birmane, Asie du Sud-Est, bassin méditerranéen. Pour *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*, les régions de plus grande diversité morphologique se situent en Côte d'Ivoire et dans les pays voisins (LESTER *et al.*, 1990). Les concepts de centre d'origine et de centre de diversification s'appliquent difficilement à l'une comme à l'autre de ces espèces, car elles ont été domestiquées sur de vastes zones et largement transportées par l'homme.

Les variétés de *S. melongena* sont très marquées par leur origine géographique. Les variétés japonaises et chinoises sont généralement très précoces et peu vigoureuses. Leurs fruits ont une forme variable et une texture souvent assez spongieuse, leur couleur généralement mauve, plus ou moins foncé, dépend de la lumière — l'épiderme est vert sous le calice. En Asie du Sud-Est, on trouve

beaucoup de variétés d'un type très primitif avec des petits fruits verts ou peu anthocyanés. Les variétés du bassin méditerranéen sont relativement tardives et très vigoureuses ; leurs fruits sont fermes. Lorsqu'elles sont cultivées en conditions tempérées, les variétés tropicales ont une croissance extrêmement lente et sont très peu productives ; leurs fruits sont fermes et généralement très gros.

La variabilité de la résistance aux maladies est partiellement connue pour *S. melongena*, dont les formes évoluées à gros fruit ont fait l'objet de nombreuses investigations. Pour la verticilliose (*Verticillium dahliae*), il n'existe pas de résistance de haut niveau. Pour le flétrissement bactérien (*Ralstonia solanacearum*, ex *Pseudomonas solanacearum*), on a identifié plusieurs sources de résistance partielle. En revanche, les formes primitives à petit fruit de *S. melongena* et *S. incanum* — complexe d'espèces probablement à l'origine de *S. melongena* — ont été peu évaluées pour leur résistance aux maladies du fait de leur complexité taxonomique et de leur faible représentation dans les collections des sélectionneurs. *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* ont fait l'objet d'évaluations dispersées (DAUNAY *et al.*, 1991 ; CLERIVET et MACHEIX, 1993 ; NDIR, 1993 ; DIOUF, 1994). On retiendra en particulier que des résistances à *Ralstonia solanacearum* et à *Thielaviopsis basicola* — principal agent de la nécrose racinaire, fréquent sous climat méditerranéen dans les sols fatigués — ont été mises en évidence.

Plusieurs espèces du genre *Solanum* ont été évaluées pour leur résistance aux maladies : les espèces africaines, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* ; les espèces phylogénétiquement proches de ces dernières ou de *S. melongena* ; des espèces beaucoup plus éloignées comme *S. torvum* (DAUNAY *et al.*, 1991). Cette espèce, très sensible à l'anthracnose des fruits, due à *Colletotrichum gloeosporioides*, résiste aux agents pathogènes responsables de graves maladies de l'aubergine, en particulier *Ralstonia solanacearum*, *Verticillium dahliae*, *Thielaviopsis basicola* et *Meloidogyne incognita*. Elle a longtemps été considérée comme le meilleur géniteur pour améliorer *S. melongena*. Cependant, si plusieurs auteurs ont réussi à produire l'hybride interspécifique, aucune descendance fertile n'en a été obtenue à ce jour.

*S. melongena* est certainement l'espèce qui présente la plus large adaptation climatique. On la cultive en climat tropical et équatorial — en Asie du Sud, en Afrique, dans le sud des Etats-Unis. En climat tempéré, elle fait l'objet soit d'une culture de saison, soit d'une culture précoce ou de contre-saison. Dans le premier cas, elle est soumise à des conditions chaudes et humides, comme en Asie, ou chaudes et sèches, comme dans le bassin méditerranéen, où la culture est cependant irriguée. Dans le second cas, très fréquent, elle est exposée à des conditions particulières : jours courts, luminosité réduite et basses températures. A chaque type de culture et à chaque bassin de production, correspond une gamme de variétés bien adaptées.

*S. aethiopicum* présente une variabilité génétique pour l'adaptation climatique (LESTER *et al.*, 1986). Il est cultivé pour l'essentiel dans les zones tropicales

sèches, avec irrigation pour le groupe Kumba ou sans irrigation pour le groupe Gilo, mais aussi dans les zones tropicales humides de l'Afrique, pour les groupes Gilo et Shum. L'aire de distribution de *S. aethiopicum* est indiquée sur la figure 1. On trouve aussi sporadiquement cette espèce dans les îles de la Caraïbe et dans l'Est de l'Amérique du Sud, au Brésil principalement, où elle a été introduite au XVIII<sup>e</sup> siècle.

*S. macrocarpon* serait moins variable que *S. aethiopicum* car sa culture est restreinte aux régions de forêt tropicale humide (figure 1). On cultive également cette espèce dans les îles d'Indonésie et à la Guadeloupe.

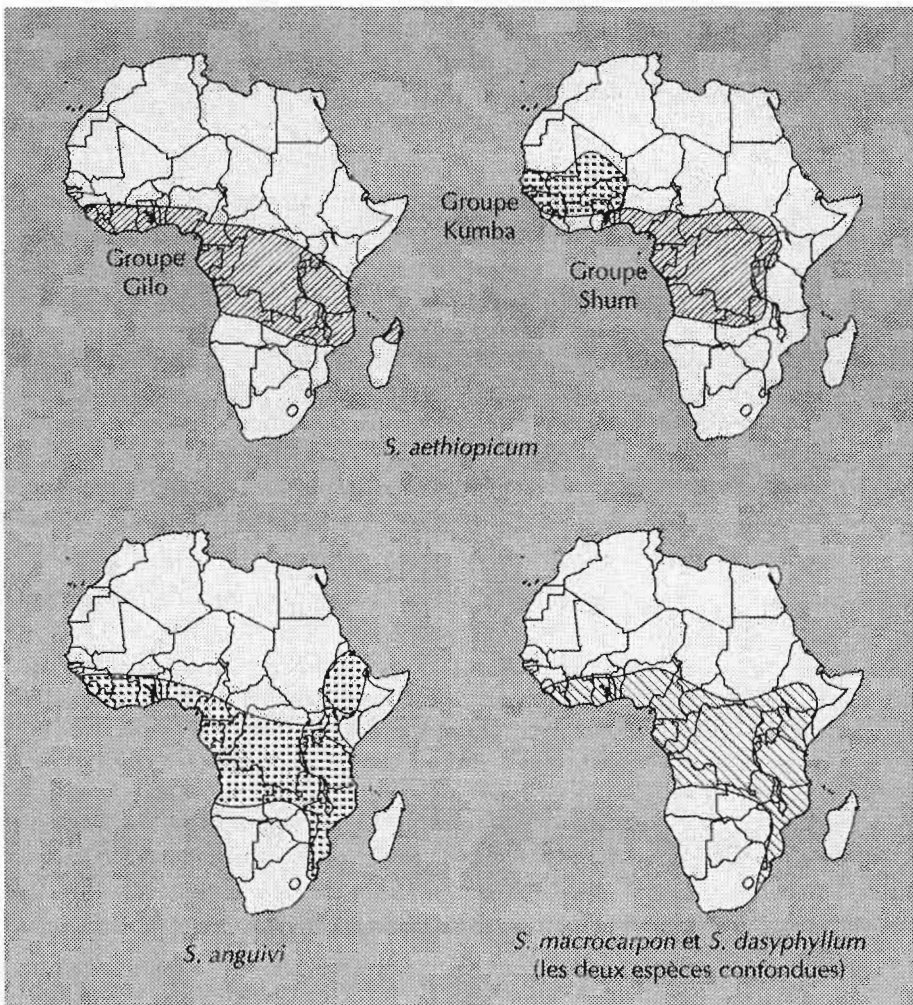


Figure 1. Distribution de *S. aethiopicum*, groupes Gilo, Kumba et Shum, de *S. anguivi*, de *S. macrocarpon* et de *S. dasyphyllum*.

## LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

La plupart des études de variabilité fondées sur les protéines des graines et les isoenzymes ont été menées chez les aubergines à des fins taxonomiques (PEARCE et LESTER, 1979 ; LESTER et NIAKAN, 1986 ; HASAN, 1989 ; AL-ANI, 1991 ; ISSHIKI *et al.*, 1994a ; KARIHALOO et GOTTLIEB, 1995). Elles se révèlent de ce fait incomplètes pour estimer la variabilité intraspécifique, mais permettent de la considérer comme assez faible chez *S. melongena* et plus forte au sein de *S. aethiopicum*. Selon ces études, *S. melongena* et *S. aethiopicum* sont proches, tandis que *S. macrocarpon* est plus distant. La faible variabilité isoenzymatique de *S. melongena* a été confirmée récemment (ISSHIKI *et al.*, 1994b ; KARIHALOO et GOTTLIEB, 1995).

L'analyse de *S. melongena* par marquage moléculaire de l'ADN génomique indique un polymorphisme intraspécifique réduit (KARIHALOO *et al.*, 1995). La variabilité intraspécifique de l'ADN chloroplastique est négligeable pour chacune des espèces cultivées (SAKATA *et al.*, 1991 ; SAKATA et LESTER, 1994). Les profils moléculaires de *S. melongena* sont assez similaires à ceux de *S. aethiopicum* mais distincts de ceux de *S. macrocarpon*. En revanche, il existe une certaine diversité génétique intra et interspécifique parmi les espèces sauvages apparentées africaines.

## Les espèces sauvages apparentées

### LA TAXONOMIE DU GENRE *SOLANUM*

Le genre *Solanum* comporte un très grand nombre d'espèces — plus de 1 000 — décrites sous plus de 3 000 noms. Sa systématique est encore instable ; actuellement il est subdivisé en sept sous-genres. Les aubergines au sens large appartiennent à quatre de ces sous-genres.

Le sous-genre *Leptostemonum* comprend le plus grand nombre d'espèces. On y trouve les trois espèces principales — *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* — ainsi que des espèces dont la consommation est très localisée, comme *S. quitoense* et *S. sessiliflorum*, dans certains pays d'Amérique du Sud, et *S. repandum* et *S. lasiocarpum*, en Asie du Sud-Est. D'autres espèces de ce sous-genre, peu connues, spontanées ou cultivées, sont consommées en Afrique (FAO, 1988 ; GBILE et ADESINA, 1988 ; LESTER *et al.*, 1990), en Asie (SIEMON SMA et PILUEK, 1993 ; SWARUP, 1995), en Amérique du Sud (HAMMER, 1986) ou en Australie (LATZ, 1995) : *S. torvum*, *S. violaceum*, *S. trilobatum*, *S. virginianum*, *S. erianthum*, *S. sisymbriifolium*, *S. centrale*. Le sous-genre *Leptostemonum* compte aussi plusieurs espèces ornementales, *S. wrightii* (*potato tree*), par exemple.

Le sous-genre *Solanum* rassemble les morelles, comme *S. americanum*, *S. nigrum*, *S. scabrum* et *S. villosum*. Leurs feuilles glabres et leurs fruits sont consommés comme légumes ou comme condiments dans de nombreux pays tempérés et tropicaux d'Amérique, d'Afrique et d'Asie.



Le sous-genre *Potatoe* regroupe *S. muricatum*, le pepino, et les espèces qui lui sont apparentées. Leurs fruits à saveur légèrement sucrée sont prisés dans certains pays d'Amérique du Sud et d'Asie comme le Japon. Il renferme aussi *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, la pomme de terre, et plus de deux cents autres espèces tubéreuses, ainsi que *S. lycopersicum* (= *Lycopersicon esculentum*), la tomate (SPOONER *et al.*, 1993).

Le sous-genre *Archaeosolanum* contient *S. laciniatum* et les autres *kangaroo apples* (SYMON, 1994).

Une multitude d'autres espèces de *Solanum* sont consommées dans le monde ; une synthèse concernant les plus importantes d'entre elles a été publiée (DAUNAY *et al.*, 1995b).

#### L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

De nombreuses études ont permis de préciser l'origine des formes cultivées d'aubergine : l'observation du tégument des graines en microscopie électronique à balayage, la compatibilité en croisement, l'analyse de la variabilité des isoenzymes et des protéines des graines, la morphométrie. Sur la base de l'ensemble de ces études, il apparaît que les formes ancestrales de *S. melongena* seraient originaires des régions équatoriales de savane de l'Afrique de l'Est (LESTER et HASAN, 1991). La diversité de la topographie, des climats et des sols a entraîné l'évolution d'une multitude d'écotypes. Ceux-ci ont été décrits sous divers noms d'espèces par les taxonomistes du XIX<sup>e</sup> siècle et de la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle. Ils sont aujourd'hui regroupés sous un seul nom d'espèce, *S. incanum*, et répartis en quatre groupes qui correspondent aux anciens noms d'espèces : A pour *S. campylacanthum*, B pour *S. panduriforme*, C pour *S. incanum* et D pour *S. lichtensteinii* (figure 2 ; planche IV, 4). Ce complexe d'espèces se caractérise par des plantes épineuses, de grandes fleurs hermaphrodites ou mâles, généralement mauves, et de petites baies rondes, vertes avant maturité et jaunes à maturité, solitaires ou groupées (2 à 6 baies par inflorescence). *S. incanum* aurait migré d'Afrique et du Moyen-Orient vers la zone indochinoise, soit naturellement, soit du fait des déplacements humains. Il est possible qu'aux époques paléolithique et néolithique *S. incanum* ait été entraîné par l'homme comme « suiveur de camp », du fait de l'usage de ses baies pour le tannage des peaux et en médecine traditionnelle. La base génétique des populations ainsi implantées en Asie était restreinte. Dans les situations horticoles asiatiques, *S. incanum* a subi un processus lent de domestication pour donner *S. melongena*. Au sein de l'espèce *S. melongena*, on distingue actuellement quatre groupes qui correspondent à des taxons antérieurement désignés par des noms d'espèce : le groupe F correspond à *S. cumingii*, qui pousse dans les terrains incultes ou en adventice dans les jardins ; G à *S. ovigerum*, cultivars primitifs que l'on trouve encore très fréquemment en Asie du Sud-Est ; H à *S. melongena*, cultivars évolués, sélectionnés d'abord en Inde et en Asie du Sud-Est, puis beaucoup plus récemment en Europe ; le groupe E,

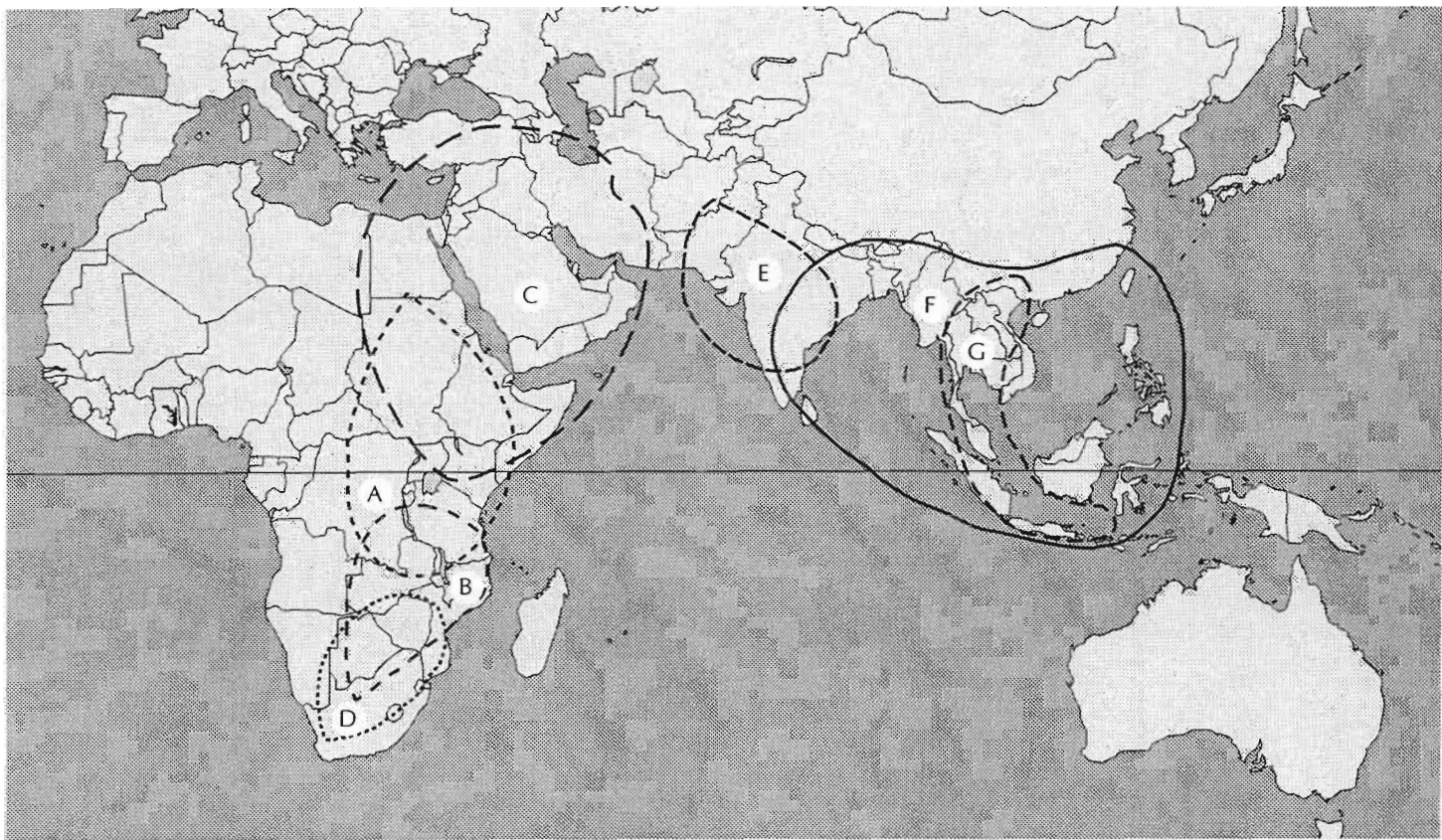


Figure 2. Distribution approximative d'origine de *S. incanum*, groupes A, B, C et D, et de *S. melongena*, groupes E, F et G. Le groupe H, constitué des cultivars évolués présents sur tous les continents, n'est pas représenté.

décrit antérieurement comme *S. insanum*, formes sauvages épineuses à croissance rapide que l'on rencontre dans les labours et les friches, serait issu du retour à l'état sauvage de formes cultivées primitives du groupe G. Une brève description morphologique et la distribution géographique des groupes A à H sont données dans le tableau 2 et la figure 2.

Tableau 2. Continuum *S. melongena*-*S. insanum* : désignations taxonomiques, caractéristiques morphologiques et écologiques.

Espèces et groupes	Caractéristiques morphologiques et écologiques
<i>S. insanum</i> groupe A ( <i>S. campylacanthum</i> )	Plantes très variables, arbustives ou herbacées, de 0,2 m à 2,5 m de hauteur, plus ou moins épineuses sur les tiges et sur les feuilles; feuilles ovales et étroites à lancéolées; inflorescences très variables dans la taille, simples ou ramifiées, composées de 5 à 50 fleurs ou plus; une ou plusieurs fleurs hermaphrodites par inflorescence en conséquence un à plusieurs fruits par inflorescence Plantes sauvages des savanes arborées d'Afrique équatoriale et tropicale
<i>S. insanum</i> groupe B ( <i>S. panduriforme</i> )	Mêmes caractéristiques que le groupe A; feuilles très étroites Plantes sauvages des savanes herbeuses du sud de l'Afrique (climat tempéré avec parfois des gelées)
<i>S. insanum</i> groupe C ( <i>S. insanum sensu stricto</i> )	Plantes tomenteuses et assez épineuses; larges feuilles ovales, inflorescences de 4 à 5 fleurs avec une seule fleur hermaphrodite; fruit petit (1,6 à 2,1 cm de diamètre) Plantes sauvages des végétations naturelles non perturbées par l'activité humaine; habitats ouverts: savanes sèches, lits de cours d'eau saisonniers en zone désertique
<i>S. insanum</i> groupe D ( <i>S. lichtensteinii</i> )	Plantes très densément tomenteuses sauf sur la face supérieure des feuilles qui est vert foncé; entrenœuds courts et robustes portant des épines courbes; longue racine pivotante; fruits solitaires, assez gros (3,5 à 4,5 cm de diamètre), avec un calice dur et recourbé Plantes sauvages, xérophytes, présentes dans les déserts d'Afrique de l'Est
<i>S. melongena</i> groupe E ( <i>S. insanum</i> )	Plantes extrêmement épineuses, végétation basse et désordonnée Adventices annuelles ou pérennes des champs, issues du retour à l'état sauvage des formes cultivées primitives du groupe G
<i>S. melongena</i> groupe F ( <i>S. cumingii</i> )	Plantes moyennement épineuses et hautes; inflorescences de 1 à 3 fleurs, dont une seule est hermaphrodite; petits fruits (2,5 à 3 cm de diamètre) Adventices pérennes des jardins et des zones perturbées par l'activité humaine comme les bords de route; forme sauvage la plus proche des formes cultivées

Tableau 2. Continuum *S. melongena*-*S. incanum* (suite).

Espèces et groupes	Caractéristiques morphologiques et écologiques
<i>S. melongena</i> groupe G ( <i>S. melongena</i> , cultivars primitifs = <i>S. ovigerum</i> )	Plantes légèrement épineuses hautes; inflorescences de 3 à 4 fleurs dont 1 à 2 fleurs sont hermaphrodites; plantes très productives, fruits petits (3 à 4 cm de diamètre), verts rayés de blanc, devenant jaunes à orangés à maturité Cultivars primitifs pérennes des jardins d'Asie du Sud-Est
<i>S. melongena</i> groupe H ( <i>S. melongena</i> , cultivars évolués)	Plantes généralement annuelles, portant des gros fruits souvent allongés et pourpres (10 à 20 cm de long sur 7 à 12 cm de large); inflorescences de 1, 2 parfois 3 fleurs, épines petites, peu nombreuses, surtout sur le calice Cultivars évolués de <i>S. melongena</i>

Les formes appartenant aux groupes A à H des deux espèces forment un continuum morphologique. L'analyse isoenzymatique confirme l'existence de ce continuum : les profils électrophorétiques du complexe d'espèces *S. incanum* sont similaires à ceux du complexe *S. melongena*. Elle montre de plus que, chez *S. melongena*, la variation intergroupe est très faible : les groupes E, F, G et H ont probablement une origine commune et seraient issus d'une petite population fondatrice.

Le centre de diversification primaire de *S. melongena* se trouve en Asie du Sud-Est (figure 2) ; la zone indo-birmane pouvant être considérée comme le centre historique de la domestication. Les premières traces de l'utilisation de *S. melongena* remontent à quelques siècles avant notre ère. On les trouve dans des textes sanscrits où l'espèce est décrite sous de multiples vocables. *S. melongena* n'a été introduit au Japon qu'au VIII<sup>e</sup> siècle. Sa migration vers l'Ouest a suivi la route de la soie. En Turquie, la culture s'est développée à partir du XVI<sup>e</sup> siècle. Elle a été introduite en Afrique du Nord avant le Moyen Age, selon de Candolle, et a probablement gagné l'Espagne lors des invasions maures du IX<sup>e</sup> siècle. Sa présence est attestée en Italie à la fin du XIV<sup>e</sup> siècle, mais sa culture ne s'y est développée qu'aux XV<sup>e</sup> et XVI<sup>e</sup> siècles. En France, la culture s'est implantée vers le XVII<sup>e</sup> siècle en Provence, dans la région de Barbentane. Il n'est pas impossible que, parallèlement à cette progression terrestre, l'aubergine ait été importée directement de l'Inde en Europe, par le biais du commerce maritime (C.M. Messiaen, comm. pers.). Le bassin méditerranéen est le centre de diversification secondaire de l'espèce.

*S. aethiopicum* a été domestiqué en Afrique à partir de l'espèce *S. anguivi* (= *S. indicum*), dont les plantes très épineuses produisent des grappes de 10 à 15 baies de moins d'un centimètre de diamètre, rouges à maturité (LESTER et NIAKAN, 1986). *S. anguivi* présente une large variabilité morphologique et se rencontre dans différents écosystèmes (figure 1). C'est un agrégat de taxons,

décrits sous de multiples noms, dont le traitement taxonomique n'est pas stabilisé. L'espèce est sauvage ou semi-domestiquée. Les paysans la laissent pousser lorsqu'elle se développe spontanément dans leurs jardins ou la récoltent dans la nature, pour divers usages — consommation des fruits et des feuilles, fabrication de savon, médecine traditionnelle. Sa domestication a probablement suivi un processus long et compliqué. Elle s'est déroulée par petites étapes au cours de différentes périodes et en plusieurs endroits, principalement dans la forêt tropicale ou dans la savane arborée des régions d'Afrique de l'Est et du Centre. En conséquence, elle a impliqué de nombreuses populations de *S. anguivi*. Cette large base génétique est confirmée par l'électrophorèse de protéines, qui révèle une grande diversité de profils protéiques pour les différentes formes de *S. anguivi* et les différents cultigrupes de *S. aethiopicum*.

*S. macrocarpon*, avec ses feuilles typiquement glabres, a été domestiqué à partir de *S. dasyphyllum* (= *S. macrocarpon* subsp. *dasyphyllum*), une plante épineuse et pileuse (LESTER *et al.*, 1990), mais il est probable que *S. sessilistellatum*, trouvé dans la végétation primaire du Kenya, soit l'ancêtre sauvage originel. Les observations sur le terrain en Afrique de l'Ouest laissent penser que cette espèce a d'abord été conservée par l'homme car ses fruits étaient utilisés en médecine et en sorcellerie. Puis elle a été cultivée, et sélectionnée, pour rendre ses fruits comestibles et ses feuilles glabres. Les cultivars les plus évolués produisent de petites feuilles glabres, qui peuvent être récoltées fréquemment. La domestication de *S. macrocarpon* a probablement été du même type que celle de *S. aethiopicum*, mais elle s'est produite pour l'essentiel dans les zones tropicales humides (figure 1). Il existe un continuum morphologique entre *S. dasyphyllum* et *S. macrocarpon* ; en revanche, *S. sessilistellatum* a un port de plante et une ramification tout à fait différents. Ces trois espèces n'ont pas fait l'objet d'analyses détaillées d'un point de vue biochimique.

#### L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES ET LES FLUX DE GÈNES

Les espèces *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* sont interfertiles avec leur ancêtre sauvage respectif (LESTER et NIAKAN, 1986 ; HASAN, 1989 ; DAUNAY *et al.*, 1991). Pour chacune, l'ancêtre sauvage constitue le pool de gènes primaire au sens de HARLAN et DE WET (1971). Dans la nature, le continuum morphologique observé entre les formes primitives de chaque espèce cultivée, ses formes semi-cultivées et l'espèce sauvage, atteste l'existence d'échanges géniques spontanés. Cependant, ces derniers, fréquents entre les formes primitives de chaque espèce cultivée et l'espèce sauvage, sont beaucoup plus rares entre les formes évoluées et l'espèce sauvage.

Les études relatives aux possibilités d'hybridation entre les différents groupes de *S. incanum* et de *S. melongena* mettent en évidence un pseudo-continuum reproductif entre les huit groupes (HASAN, 1989 ; LESTER et HASAN, 1991). Les groupes A et B de *S. incanum* sont interfertiles — ils produisent aisément des descendance fertiles —, mais sont séparés, d'un point de vue reproductif, des

autres groupes, avec lesquels l'obtention d'hybrides est difficile. Cette séparation des groupes A et B est plus forte avec les groupes E, F, G et H de *S. melongena* qu'avec les groupes C et D de *S. incanum*. Les groupes C et D sont partiellement interfertiles, mais l'un comme l'autre s'hybride plus aisément avec les groupes E, F, G et H de *S. melongena*. Tous les groupes de *S. melongena* sont interfertiles.

Le complexe d'espèces ne s'arrête pas, pour les aubergines, aux formes cultivées, semi-sauvages et sauvages de chacune d'entre elles. En effet, *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* sont relativement interfertiles : des hybrides interspécifiques issus du croisement de l'une par l'autre peuvent être produits artificiellement, mais ils présentent une fertilité réduite (DAUNAY *et al.*, 1991). Cette interfertilité n'est pas étonnante puisque ces trois espèces ont une origine africaine et appartiennent à seulement deux sections, phylogénétiquement proches, du sous-genre *Leptostemonum*, la section *Melongena* pour *S. melongena* et *S. macrocarpon* et la section *Aethiopicum* pour *S. aethiopicum* (PEARCE et LESTER, 1979). Ainsi elles se servent mutuellement de pool secondaire de gènes.

D'autres espèces du genre *Solanum*, appartenant aux sections *Melongena*, *Aethiopicum* ou à d'autres sections du sous-genre *Leptostemonum*, peuvent produire des hybrides artificiels, de fertilité variable, avec l'une ou l'autre des espèces cultivées (DAUNAY *et al.*, 1991 ; DAUNAY *et al.*, 1994 ; DAUNAY *et al.*, 1995a). Elles constituent le pool de gènes tertiaire.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les variétés populations ont constitué la structure génétique de base des cultivars sélectionnés pendant des siècles par les paysans. La variabilité intrapopulation était plus ou moins importante selon les conditions locales puisque *S. melongena*, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* sont autogames mais manifestent une tendance à l'allogamie.

Pour *S. melongena*, les travaux d'amélioration génétique ont tout d'abord porté sur la réduction de la variabilité intrapopulation. Mais aujourd'hui encore, nombre de variétés locales restent très hétérogènes. Des hybrides ont été produits au Japon dès les années 30 et en Europe à partir des années 70. De nos jours, si on se livre à un bref examen des catalogues des établissements de sélection, force est de constater que les hybrides représentent plus de 90 % des variétés proposées. L'avenir est aux hybrides dans les pays développés, car ils permettent, grâce à leurs performances techniques et au prix de vente élevé de leurs semences, de rentabiliser les investissements nécessaires à la sélection moderne. En revanche, dans les pays en développement, les variétés popula-

tions ou les variétés fixées ont encore de beaux jours devant elles. On peut s'attendre, cependant, à voir leur variabilité morphologique se restreindre du fait du développement des échanges.

Pour *S. aethiopicum*, des programmes d'amélioration sont conduits pour le groupe Kumba depuis une dizaine d'années par le CDH (Centre pour le développement de l'horticulture), au Sénégal. Ils aboutiront à la création de variétés fixées (SECK, 1986). Plusieurs travaux préliminaires à l'amélioration de *S. aethiopicum* — description de variétés ou de techniques culturales adaptées — ont été réalisés en Afrique (DE BON, 1984 ; BENIEST, 1987 ; AVRDC, 1994 ; OLUFOLAJI et MAKINDE, 1994). Des hybrides  $F_1$  ont même été évalués par OMIDIJI (1983). Il est donc probable que les variétés améliorées — homogènes, productives et résistantes à certaines maladies — se développeront pour la culture à moyenne et grande échelles.

Pour *S. macrocarpon*, les informations bibliographiques sont rares. Les variétés cultivées sont encore en majorité des variétés populations et la situation ne devrait pas évoluer dans le proche avenir.

Les variétés populations et les variétés fixées sont destinées aux zones de culture extensive ou à faibles intrants du fait du moindre coût de leur semence. Ces formules génétiques sont les plus répandues pour *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*. Les hybrides sont recommandés pour la culture intensive, où le coût élevé de la semence est compensé par une bonne production qualitative et quantitative, grâce à la maîtrise des techniques culturales. Les formules hybrides sont très courantes pour *S. melongena*, en Europe, au Japon, aux Etats-Unis et en Inde.

## Les objectifs de sélection

Les objectifs de sélection diffèrent peu d'une zone géographique à l'autre : on cherche partout à améliorer la productivité, la qualité des fruits au stade de la récolte, l'adaptation aux conditions agroclimatiques et la résistance aux maladies. Selon les pays, certains critères spécifiques sont pris en compte : l'aspect du fruit (forme, taille, couleur, texture...) et son goût (amertume, douceur), les conditions climatiques et les problèmes pathologiques locaux...

Pour *S. melongena*, par exemple, les sélectionneurs japonais recherchent des cultivars très productifs, dont les fruits se cueillent jeunes, deux semaines après la fécondation, et sont mauve très foncé et brillants à ce stade. En Europe, les sélectionneurs visent des cultivars capables de nourrir leurs fruits beaucoup plus longtemps — ils sont cueillis de trois à cinq semaines après la nouaison — ; leur aspect brillant et leur couleur pourpre foncé se maintenant à ce stade.

De même, selon les pays, les priorités de la sélection varient en fonction des agents pathogènes présents. En climat tempéré, la résistance à *Verticillium dahliae* est primordiale. Dans les années 80, plusieurs équipes ont tenté de



transférer la résistance de *S. torvum* à *S. melongena*, mais sans succès du fait de la stérilité de l'hybride interspécifique. Aussi l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) a-t-il entrepris d'enrichir sa collection avec des espèces sauvages plus proches de *S. melongena* que ne l'est *S. torvum* et d'évaluer ces espèces à la fois pour leur aptitude à donner des descendances fertiles quand on les croise avec l'aubergine et pour leur comportement envers *V. dahliae*. Certaines maladies, comme la nécrose des racines causée en climat tempéré par un complexe parasitaire dominé par *Thielaviopsis basicola* (E. Pochard et C.M. Messiaen, comm. pers.), et des ravageurs comme la mouche blanche des serres, *Trialeurodes vaporariorum* (MALAUSA *et al.*, 1988) ont fait l'objet par le passé de programmes de recherche de résistance, à l'INRA. Ces programmes sont aujourd'hui abandonnés alors que des solutions génétiques existent.

Dans tous les pays tropicaux, la résistance à *Ralstonia solanacearum* est le problème majeur, auquel s'ajoutent aux Antilles françaises l'antracnose des fruits (*Colletotrichum gloeosporioides*), en Inde divers insectes et au Japon *Fusarium oxysporum* f. sp. *melongenae*.

Les tableaux 3 et 4 indiquent les principaux objectifs de sélection pour les conditions tempérées et tropicales. Les agents pathogènes qui occasionnent des dégâts sur les aubergines sont extrêmement nombreux et variables d'une région à l'autre (DEFrancq, 1984 ; DECLERT, 1990 ; BORDAT et GOUDEGNON, 1991 ; AVRDC, 1995 ; BORDAT et DALY, 1995), aussi l'information qui figure dans ces tableaux est-elle très simplifiée par rapport à la réalité.

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Pour *S. melongena*, la sélection récurrente a fait les preuves de son efficacité. Elle permet de recombinaison des caractères monogéniques et/ou polygéniques, dispersés dans plusieurs génotypes. Le complexe africain de *S. incanum* constitue également une source de variabilité exploitable par les sélectionneurs, de même que les deux autres espèces d'aubergines cultivées, *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*, et les espèces sauvages apparentées. Ces dernières, très nombreuses et encore mal connues, sont activement étudiées en France et au Royaume-Uni (HEBERT, 1985 ; DAUNAY *et al.*, 1994). En effet, l'amélioration de l'aubergine n'a reposé jusqu'à présent que sur l'exploitation de la variabilité intraspécifique, à deux exceptions près : la résistance à *Thielaviopsis basicola* d'un lot de *S. aethiopicum* du groupe *Aculeatum* a été introduite dans *S. melongena*, dans les années 70 (C.M. Messiaen, comm. pers.) ; la résistance à *Ralstonia solanacearum* de *S. aethiopicum* des groupes *Gilo* et *Aculeatum* a été transférée à *S. melongena* (ANO *et al.*, 1991). La variabilité interspécifique a donc été peu utilisée pour améliorer *S. melongena*, bien qu'elle soit très prometteuse. L'identification d'espèces sauvages capables de



Tableau 3. Principaux objectifs de sélection en climat tempéré, en Europe.

Objectifs de sélection	<i>S. melongena</i>
Productivité	Rendement en kg/m <sup>2</sup> sur une longue période de production (9 à 12 mois)
Qualité du fruit au stade récolte (immature)	Fruit noir, brillant, ferme, se conservant bien ; calice vert peu épineux, forme répondant aux exigences du marché
Adaptation agroclimatique	Culture sous serre : plante trapue, peu épineuse, à fructification parthénocarpique Culture de plein champ : plante vigoureuse à charpente équilibrée, feuillage abondant permettant une bonne protection des fruits
Résistance aux parasites	Résistance à <i>Verticillium dahliae</i> ; moindre attractivité envers les insectes (aleurodes, thrips, pucerons, doryphores), les acariens, les nématodes ; résistance à l'oïdium...

Tableau 4. Principaux objectifs de sélection en climat tropical.

Objectif de sélection	<i>S. melongena</i>	<i>S. aethiopicum</i> groupes Kumba et Gijo	<i>S. macrocarpon</i>
Productivité	Rendement kg/m <sup>2</sup>	Rendement kg/m <sup>2</sup> en culture intensive	Rendement kg/m <sup>2</sup> en culture intensive
Qualité du fruit au stade récolte (immature)	Couleur de l'épiderme et de la chair, forme, grosseur et fermeté variables selon les pays, bonne conservation	Couleur avant maturité, forme, grosseur, variables selon les pays.	Couleur, forme, grosseur
Adaptation agroclimatique	Bonne croissance des plantes	Suppression génétique de la dormance des semences (groupe Kumba, Sénégal)	
Résistance aux parasites	<i>Ralstonia solanacearum</i> , partout, <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> , aux Antilles, <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>melongenae</i> , au Japon, <i>F. solani</i> , <i>Meloidogyne</i> sp. Insectes, en Afrique et en Asie : <i>Leucinodes orbonalis</i> , <i>Epilachna</i> sp., ciccadelle, jassides Oïdium, au Soudan, <i>Leveillula taurica</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i> Nématodes ( <i>Meloidogyne</i> sp.) Acariens ( <i>Tetranychidae</i> et <i>Tarsonemidae</i> ) <i>Stemphylium solani</i>	Probablement les mêmes que pour <i>S. aethiopicum</i>

donner des hybrides fertiles avec l'aubergine ouvrira la voie à une évaluation systématique de leur variabilité génétique, en particulier dans le domaine de la résistance aux maladies (DAUNAY *et al.*, 1995a).

Pour *S. aethiopicum*, la variabilité intraspécifique, déjà importante, peut être accrue par des hybridations entre les différents cultigrupes (SECK, 1986). Cette voie a été peu explorée jusqu'à présent. Les espèces sauvages apparentées constituent, pour *S. aethiopicum* comme pour *S. macrocarpon*, une source supplémentaire de variabilité.

#### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Les aubergines sont des espèces diploïdes ( $2n = 24$ ), préférentiellement autogames : leurs fleurs sont souvent longistylées et fréquemment visitées par les insectes. La sélection massale est encore largement pratiquée chez *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*. Elle est peu efficace, en particulier si les conditions environnementales favorisent l'allogamie (présence d'insectes pollinisateurs), si l'on vise la recombinaison de caractères dispersés chez de nombreux géniteurs et si l'on veut améliorer des performances agronomiques à contrôle polygénique comme le rendement.

La sélection généalogique a été, et est encore, employée pour *S. melongena*, mais son efficacité est elle aussi limitée, pour les mêmes raisons que celles qui ont été évoquées pour la sélection massale.

La sélection par rétrocroisement n'a d'intérêt que pour les caractères monogéniques, ce qui est rarement le cas pour les caractéristiques agronomiques des aubergines.

La sélection récurrente s'est beaucoup développée en France pour *S. melongena* grâce aux travaux de POCHARD (1978). Elle permet d'obtenir des combinaisons génétiques originales et novatrices par rapport aux parents de départ.

L'androgenèse *in vitro* est une technique de plus en plus employée par les sélectionneurs de *S. melongena* pour aboutir à des lignées à partir de matériel hétérozygote.

Les lignées issues de l'androgenèse ou de la sélection généalogique sont la plupart du temps utilisées ensuite pour constituer des hybrides  $F_1$  commerciaux. En l'absence de stérilité mâle stable et efficace, les hybrides sont fabriqués par castration puis par hybridation manuelles.

#### LES OUTILS DE LA BIOTECHNOLOGIE

L'espèce *S. melongena* se prête aux manipulations *in vitro* et à la mise en œuvre de nombreuses biotechnologies (HINATA, 1986). La recherche est active dans ce domaine aussi bien en Europe qu'en Amérique et en Asie (Chine, Inde, Japon).

En Europe, et probablement dans certains pays asiatiques, on emploie couramment depuis une dizaine d'années l'androgenèse *in vitro* (DUMAS DE VAULX et

CHAMBONNET, 1982; BORGEL et ARNAUD, 1986). Cette technique permet de produire des plantes haploïdes (n), qui rétablissent leur niveau normal de ploïdie (2n) spontanément ou après traitement à la colchicine. Elle permet de réduire les délais d'obtention de matériel homozygote à partir d'un matériel de départ hétérozygote et de simplifier les analyses génétiques, puisqu'elle court-circuite l'étape de la fécondation en produisant des plantes issues directement de la méiose.

D'autres techniques ont été mises au point et ont déjà fait l'objet de diverses tentatives d'application (FILIPPONE *et al.*, 1992), notamment dans le domaine de la résistance aux maladies : la fusion de protoplastes et la régénération de plantes issues de protoplastes (SIHACHAKR *et al.*, 1994), la culture de cellules en présence de toxines d'agents pathogènes (ALICCHIO *et al.*, 1984; ASAO *et al.*, 1992), la transformation génétique (GURI et SINK, 1988; ROTINO et GLEDDIE, 1990; LEONE *et al.*, 1993; FARI *et al.*, 1995b; IANNAcone *et al.*, 1995). La micropropagation *in vitro* ne pose aucun problème. L'embryogenèse somatique est fonctionnelle (ALI *et al.*, 1991; LAKSHMANA-RAO et SINGH, 1991; MARIANI, 1992), de même que d'autres méthodes de régénération de plantes, par exemple à partir d'axes hypocotylés (FARI *et al.*, 1995a).

Ces outils se développeront sans aucun doute dans les prochaines années dans les pays développés. Il est probable que *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon* n'en bénéficieront pas dans un avenir proche, compte tenu des moyens modestes mis en œuvre pour leur sélection et des progrès rapides que l'on peut encore escompter des techniques de sélection classiques. Cependant, on notera que le groupe Gilo de *S. aethiopicum* a fait l'objet d'une première tentative de transformation (BLAY et OAKES, 1996).

## Le progrès génétique et la diffusion des variétés

### Les travaux majeurs de sélection

Dans les années 70, une production d'aubergines destinées au marché européen s'est mise en place aux Antilles françaises. Elle a entraîné la création d'un programme spécifique de sélection de *S. melongena* pour la résistance aux maladies. Les premiers travaux visaient à conférer à la variété Florida Market, bien adaptée au climat et produisant des fruits de bonne qualité, la résistance à *Ralstonia solanacearum* de Ceylan SM164 (DALY, 1973). La descendance du croisement entre Florida Market et Ceylan a été conduite en sélection généalogique avec pour critères de tri la résistance à *R. solanacearum* et la coloration du fruit. Cette sélection a abouti à la lignée Madinina, qui possédait en effet une bonne résistance à *R. solanacearum*, mais était extrêmement sensible à

l'antracnose des fruits due à *Colletotrichum gloeosporioides*. La résistance à ce champignon a été trouvée dans une population d'aubergines noires et longues de l'île de la Trinité ; elle est gouvernée par un gène dominant (KAAN, 1973). Cette source de résistance à l'antracnose a été utilisée pour créer, avec la lignée Madinina résistante à *R. solanacearum*, l'hybride commercial F<sub>1</sub> Kalenda, coobtentation de l'INRA et de l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières).

Mais la résistance de Kalenda à *R. solanacearum* s'est révélée insuffisante dans les conditions de sa culture — intensive avec des rotations défavorables. Il est donc apparu nécessaire d'entreprendre un nouveau programme de sélection pour la résistance à *R. solanacearum*. Il a été mené par l'INRA en suivant la voie intraspécifique et la voie interspécifique (ANO *et al.*, 1989). A partir des descendance de croisements intraspécifiques entre des variétés résistantes — Taïwan Naga, Pusa Purple Cluster, Bornéo, Mayon, P12, Sinampiro — et la variété améliorante, Florida Market, une sélection récurrente a été pratiquée sur deux cycles en triant les plantes résistantes à *R. solanacearum*. Cette sélection a permis d'obtenir les familles RFM, qui possèdent un très haut niveau de résistance. Grâce au cumul par croisement interspécifique de différents mécanismes de résistance partielle issus de *S. melongena* et des groupes Aculeatum et Gilo de *S. aethiopicum*, des lignées résistantes à la fois à *R. solanacearum* et à *C. gloeosporioides* ont été créées (ANO *et al.*, 1991). Il faut également noter que, dans ce cas, l'exploitation de la variabilité interspécifique pour améliorer l'aubergine a débouché sur une gamme de lignées adaptées aux conditions tropicales et présentant des phénotypes variés pour la forme et la couleur des fruits.

L'INRA a également mené à la Guadeloupe des travaux sur la résistance à *Phomopsis vexans* et à *Phoma* sp., qui se sont heurtés à de multiples difficultés (G. Jacqua, comm. pers.). Par ailleurs, des essais réalisés sur différentes espèces de *Solanum* ont mis en évidence la moindre attirance de *Thrips palmi* pour *S. torvum* et le groupe Gilo de *S. aethiopicum*. Pour cette dernière espèce, il faut signaler le travail réalisé actuellement par le CDH, au Sénégal, pour introduire dans le groupe Kumba la résistance aux acariens (*Tetranychidae* et *Tarsonemidae*), à partir d'autres cultigrupes ou d'autres espèces.

Les sélectionneurs privés, tant en Europe qu'en Asie, ont fait et font encore progresser fortement la qualité des fruits et la spécialisation des cultivars pour différents types de culture. Il demeure que les progrès décisifs dans l'amélioration génétique de l'aubergine résideront dans le développement des programmes de sélection pour la résistance aux maladies.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

La multiplication et la diffusion des cultivars de *S. melongena* sont assurées pour l'essentiel par des établissements de sélection privés, qui les proposent sur catalogues, généralement après avoir procédé à leur inscription officielle.

Pour *S. aethiopicum* et *S. macrocarpon*, des semences de variétés performantes sont parfois mises à la disposition des paysans par des organismes privés, parapublics ou publics, de façon très variable d'un pays d'Afrique à l'autre. En France, la société Technisem s'est spécialisée dans le commerce de semences potagères pour les pays tropicaux, notamment via sa filiale africaine Tropicasem.

REMERCIEMENTS. Les auteurs remercient E. Jullian (INRA), R. Brand et G. Breuils (GEVES), H. et L. Laterrot (INRA), C.M. Messiaen (INRA), J.P. Torregrossa (INRA), J.W. Hennart (Vilmorin), J. Hallard (Hortisem) et R. van den Berg (université de Wageningen) pour leur aide bibliographique, la communication de nombreuses et précieuses informations de terrain ou leur lecture critique du texte.

## Références bibliographiques

- AL-ANI M.N., 1991. Biosystematic study in the genus *Solanum* section *Oliganthes*. Thèse PhD, University of Birmingham, Birmingham, Royaume-Uni, 283 p.
- ALI M., OKUBO H., FUJIEDA K., 1991. *In vitro* multiplication of intraspecific and interspecific *Solanum* hybrids through somatic embryogenesis and adventitious organogenesis. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 60 : 601-612.
- ALICCHIO R., ANTONIOLI C., PALENZONA D., 1984. Karyotic variability in plants of *Solanum melongena* regenerated from callus grown in presence of culture filtrate of *Verticillium dahliae*. *Theoretical and Applied Genetics*, 67 : 267-271.
- ANO G., HEBERT Y., PRIOR P., MESSIAEN C.M., 1991. A new source of resistance to bacterial wilt of eggplants obtained from a cross *Solanum aethiopicum* L. × *Solanum melongena* L. *Agronomie*, 11 : 555-560.
- ANO G., PRIOR P., MANYRI J., VINCENT C., 1989. Stratégies d'amélioration de l'aubergine (*Solanum melongena* L.) pour la résistance au flétrissement bactérien causé par *Pseudomonas solanacearum* E.F.S. In : XXVth Annual meeting of the Caribbean Food Crops Society, L. Degras éd., Gosier, Guadeloupe, CFCS, p. 570-579.
- ASAO H., TANIGAWA M., OKAYAMA K., ARAI S., 1992. Breeding of resistant *Solanum* spp. for bacterial wilt by cell selection using a wilt-inducing product. *Bulletin of the Nara Agricultural Experiment Station*, 23 : 7-12.
- AVRDC, 1994. Progress report 1993. Tainan, Taïwan, AVRDC, 510 p.
- AVRDC, 1995. Progress report 1994. Tainan, Taïwan, AVRDC, 520 p.
- BENIEST J., 1987. Guide pratique du maraîchage au Sénégal. Dakar, Sénégal, CDH, Cahiers d'information n° 1, p. 107-108.
- BETTENCOURT E., KONOPKA J., 1990. Vegetables. In : Directory of germplasm collections. Rome, Italie, IBPGR, p. 204-220.

- BEYRIES A., 1979. Le greffage, moyen de lutte contre les parasites telluriques des solanées cultivées pour leurs fruits. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 166 p.
- BLAY E., OAKES J.V., 1996. *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation of *Solanum gilo* Raddi as influenced by explant type. *Plant Cell Reports*, 15 : 582-585.
- BUKENYA Z.R., CARASCO J.F., 1994. Biosystematic study of *S. macrocarpon*-*S. dasyphyllum* complex in Uganda and relations with *S. linneanum*. *East African Agricultural and Forestry Journal*, 59 : 187-204.
- DE BON H., 1984. Description et culture d'une solanée légumière de l'Ouest africain : le djackattou (*Solanum aethiopicum*). *L'Agronomie tropicale*, 39 : 67-73.
- BORDAT D., DALY P., 1995. Catalogue des principaux arthropodes présents sur les cultures légumières de Nouvelle-Calédonie. Montpellier, France, CIRAD-FLHOR, 96 p.
- BORDAT D., GOUDEGNON E., 1991. Catalogue des principaux ravageurs des cultures maraîchères au Bénin. Montpellier, France, CIRAD-IRAT, 15 p.
- BORGEL A., ARNAUD M., 1986. Progress in eggplant breeding, use of haplomethod. *Capsicum Newsletter*, 5 : 65-66.
- CHADHA M.L., 1993. Improvement of brinjal. *In* : *Advances in horticulture*. 5. Vegetable crops, part 1, K.L. Chádha et G. Kalloo éd., New Dehli, Inde, Malhotra, p. 105-135.
- CLERIVET A., MACHEIX J.J., 1993. Host-parasite interaction *Solanum gilo* Raddi-*Stemphylium floridanum* Hannon et Weber: relation between foliar level of chlorogenic acid and resistance to the pathogen. *Journal of Phytopathology*, 139 : 322-328.
- DALY P., 1973. Obtention d'une nouvelle variété d'aubergine tolérante au *Pseudomonas solanacearum*. *L'Agronomie tropicale*, 27 : 462-472.
- DAUNAY M.C., DALMON A., LESTER R.N., 1994. Management of a collection of *Solanum* species for eggplant (*Solanum melongena*) breeding purposes. *In* : IVth International *Solanaceae* conference, Adélaïde, Australie.
- DAUNAY M.C., LESTER R.N., DALMON A., FERRI M., 1995a. Wild genetic resources for eggplant (*Solanum melongena*) breeding. *In* : IXth Eucarpia meeting on genetics and breeding of *Capsicum* and eggplant. Budapest, Hongrie, Vegetable Crops Research Institute of Budapest, p. 26-29.
- DAUNAY M.C., LESTER R.N., LATERROT H., 1991. The use of wild species for the genetic improvement of brinjal eggplant (*Solanum melongena*) and tomato (*Lycopersicon esculentum*). *In* : *Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution*, J.G. Hawkes et al. éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 389-412.
- DAUNAY M.C., LESTER R.N., ROUSSELLE-BOURGEOIS F., PERON J.Y., 1995b. Known and less known *Solanum* species for fresh market. *In* : Ist International symposium on *Solanacea* for fresh market, R. Fernandez-Munoz et al. éd., *Acta Horticulturae*, n° 412 : 293-305.
- DECLERT C., 1990. Manuel de phytopathologie maraîchère tropicale : cultures de Côte d'Ivoire. Paris, France, ORSTOM, collection Didactiques, 333 p.
- DEFRANCQ M., 1984. Maladies des cultures maraîchères au Sénégal et sensibilité variétale. Dakar, Sénégal, CDH-ISRA, p. 12-14 ; 35-36.

- DIOUF M., 1994. Etude des mécanismes de tolérance du jaxatu (*S. aethiopicum* L.) et de quelques génotypes du genre *Solanum* non tubérisés. Dakar, Sénégal, CDH-ISRA, 66 p.
- DUMAS DE VAULX R., CHAMBONNET D., 1982. *In vitro* anther culture in eggplant (*Solanum melongena* L.): stimulation of plant production by means of treatments at 35 °C combined with low concentrations of growth substances. *Agronomie*, 2 : 983-988.
- FAO, 1988. Traditional food plants: a resource book for promoting the exploitation and consumption of food plants in arid, semi-arid and sub-humid lands of Eastern Africa. Rome, Italie, FAO, FAO Food and Nutrition Paper n° 42, p. 450-466.
- FAO, 1994. Annuaire production : 1993. Rome, Italie, FAO, 254 p.
- FARI M., CSANYI M., MITYKO J., PEREDI A., SZASZ A., CSILLAG A., 1995a. An alternative pathway of *in vitro* organogenesis in higher plants: plant regeneration via decapitated hypocotyls in three solanaceous vegetables genera. *Horticultural Science*, 27 : 9-16.
- FARI M., NAGY I., CSANYI M., MITYKO J., ANDRASZALVY A., 1995b. *Agrobacterium*-mediated genetic transformation and plant regeneration via organogenesis and somatic embryogenesis from cotyledon leaves in eggplant (*Solanum melongena* L. cv. Keckemeti Lila). *Plant Cell Reports*, 15 : 82-86.
- FILIPPONE E., PENZA R., ROMANO R., 1992. Advanced biotechnologies applied to eggplant (*Solanum melongena*) breeding. In : VIIIth Meeting on genetics and breeding of *Cap-sicum* and eggplant. Rome, Italie, Belletti et Quagliotti, p. 260-265.
- GBILE Z.O., ADESINA S.K., 1988. Nigerian *Solanum* species of economic importance. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 : 862-865.
- GURI A., SINK K.C., 1988. *Agrobacterium* transformation of eggplant. *Journal of Plant Physiology*, 133 : 52-55.
- HAMMER K., 1986. Solanaceae. In : Rudolf Mansfelds Verzeichnis landwirtschaftlicher und gärtnerischer Kulturpflanzen, J. Schultze-Motel éd., Berlin, Allemagne, Akademie-Verlag, p. 1179-1223.
- HARLAN J.R., DE WETT J.M.J., 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, 20 : 509-517.
- HASAN S.M.Z., 1989. Biosystematic study of *Solanum melongena* L. in Asia and Africa. Thèse PhD, University of Birmingham, Birmingham, Royaume-Uni, 200 p.
- HEBERT Y., 1985. Résistance comparée de 9 espèces du genre *Solanum* au flétrissement bactérien (*Pseudomonas solanacearum*) et au nématode *Meloidogyne incognita* : intérêt pour l'amélioration de l'aubergine (*Solanum melongena* L.) en zone tropicale humide. *Agronomie*, 5 : 27-32.
- HINATA K., 1986. Eggplant (*Solanum melongena*). In : Biotechnology in agriculture and forestry: crops, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 363-370 ; 485-519.
- IANNACONE R., FIORE M.C., MACCHI A., GRIECO P.D., ARPAIA S., PERRONE D., MENELLA G., SUNSERI F., CELLINI F., ROTINO G.L., 1995. Genetic engineering of eggplant (*Solanum melongena* L.). *Acta Horticulturae*, n° 392 : 227-233.
- ISSHIKI S., OKUBO H., FUJIEDA K., 1994a. Phylogeny of eggplant and related *Solanum* species constructed by allozyme variation. *Scientia Horticulturae*, 59 : 171-176.

ISSHIKI S., OKUBO H., FUJIEDA K., 1994b. Isozyme variation in eggplant (*Solanum melongena* L.). Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 63 : 115-120.

KAAN F., 1973. Etude de l'hérédité de la résistance de l'aubergine (*Solanum melongena* L.) à l'anthracnose des fruits (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *melongenae* Penzig Fournet). Annales de l'amélioration des plantes, 23 : 127-131.

KARIHALOO J.L., BRAUNER S., GOTTLIEB L.D., 1995. Random amplified polymorphic DNA variation in the eggplant, *Solanum melongena* L. (Solanaceae). Theoretical and Applied Genetics, 90 : 767-770.

KARIHALOO J.L., GOTTLIEB L.D., 1995. Allozyme variation in the eggplant, *Solanum melongena* L. (Solanaceae). Theoretical and Applied Genetics, 90 : 578-583.

LAKSHMANA-RAO P.V., SINGH B., 1991. Plantlet regeneration from encapsulated somatic embryos of hybrid *Solanum melongena* L. Plant Cell Reports, 10 : 7-11.

LATZ P.L., 1995. Bushfires and bushtucker: aboriginal plant use in Central Australia. Alice Spring, Australie, IAD Press, p. 46-48.

LEONE M., FILIPPONE E., LURQUIN P.F., 1993. Transformation in *Solanum melongena* L. (eggplant). In : Biotechnology in agriculture and forestry: plant protoplasts and genetic engineering, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 320-328.

LESTER R.N., 1986. Taxonomy of scarlet eggplants, *Solanum aethiopicum* L. Acta Horticulturae, n° 182 : 125-132.

LESTER R.N., HASAN S.M.Z., 1991. Origin and domestication of the brinjal eggplant, *Solanum melongena*, from *S. incanum*, in Africa and Asia. In : Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution, J.G. Hawkes et al. éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 369-387.

LESTER R.N., HAZIKA J.J.H., STAVROPOULOS N., TEIXIERA M.M., 1986. Variation patterns in the African scarlet eggplant *Solanum aethiopicum* L. In : Intraspecific classification of wild and cultivated plants, B.T. Styles éd., Oxford, Royaume-Uni, Oxford University Press, p. 283-307.

LESTER R.N., JAEGER P.M.L., BLEIJENDAAL-SPIERINGS B.H.M., BLEIJENDAAL H.P.O., HOLLOWAY H.L.O., 1990. African eggplants: a review of collecting in West Africa. Plant Genetic Resources Newsletter, n° 81-82 : 17-26.

LESTER R.N., NIAKAN L., 1986. Origin and domestication of the scarlet eggplant, *Solanum aethiopicum*, from *S. anguivi* in Africa. In : Solanaceae: biology and systematics, W.G. d'Arcy éd., New York, Etats-Unis, Columbia University Press, p. 433-456.

MALAUSSA J.C., DAUNAY M.C., BOURGOIN T., 1988. Recherches préliminaires sur la résistance de l'aubergine à l'aleurode des serres, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Homoptera, Aleyrodidae). Agronomie, 8 : 693-699.

MARIANI P., 1992. Eggplant somatic embryogenesis combined with synthetic seed technology. In : VIIIth Meeting on genetics and breeding of *Capsicum* and eggplant. Rome, Italie, Belletti et Quagliotti, p. 289-294.

NDIR M., 1993. Etude biologique de quelques aspects de la maladie foliaire causée par *Stemphylium solani* Weber sur *Solanum aethiopicum* L. groupe Kumba var. Soxna. Thèse de doctorat, université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal, 111 p.



- OLUFOLAJI A.O., MAKINDE M.J., 1994. Evaluation, characterization and fruit production patterns of eggplant germplasm. *Capsicum and Eggplant Newsletter*, 13 : 100-103.
- OMIDIJI M.O., 1983. Evaluation of some F<sub>1</sub> hybrids and cultivars of the local eggplant *Solanum gilo* Raddi in SW Nigeria. *Acta Horticulturae*, n° 123 : 91-98.
- PEARCE K., LESTER R.N., 1979. Chemotaxonomy of the cultivated eggplant, a new look at the taxonomic relationships of *Solanum melongena* L. *In* : Biology and taxonomy of the Solanaceae, J.G. Hawkes *et al.* éd., Londres, Royaume-Uni, Academic Press, Linnean Society Symposium Series n° 7, p. 615-627.
- POCHARD E., 1978. Pratique de la sélection récurrente chez deux espèces autogames (*Capsicum annuum* et *Solanum melongena*). *Le Tocsin du radiateur*, 3 : 201-207.
- ROTINO G.L., GLEDDIE S., 1990. Transformation of eggplant (*Solanum melongena* L.) using a binary *Agrobacterium tumefaciens* vector. *Plant Cell Reports*, 9 : 26-29.
- SAKATA Y., LESTER R.N., 1994. Chloroplast DNA diversity in eggplant (*Solanum melongena*) and its related species *S. incanum* and *S. marginatum*. *Euphytica*, 80 : 1-4.
- SAKATA Y., NISHIO T., MATTHEWS P.J., 1991. Chloroplast DNA analysis of eggplant (*Solanum melongena*) and related species for their taxonomic affinity. *Euphytica*, 55 : 21-26.
- SECK A., 1986. Sélection généalogique du jaxatu (*Solanum aethiopicum* L. subsp. Kumba) pour son adaptation aux conditions chaudes et humides : étude et sélection des descendances F<sub>2</sub> et F<sub>3</sub> obtenues par hybridation entre Soxna et trois génotypes des sous-espèces Gilo et Aculeatum. Dakar, Sénégal, CDH, 70 p.
- SIEMONSMA J.S., PILUEK K., 1993. Vegetables. Wageningen, Pays-Bas, Pudoc Scientific Publishers, Plant Resources of South-East Asia n° 8, 412 p.
- SIHACHAKR D., DAUNAY M.C., SERRAF I., CHAPUT M.H., MUSSIO I., HAICOUR R., ROSSIGNOL L., DUCREUX G., 1994. Somatic hybridization of eggplant (*Solanum melongena* L.) with its close and wild relatives. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: somatic hybridization in crop improvement, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 255-278.
- SPOONER D.M., ANDERSON G.J., JANSEN R.K., 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes and pepinos (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 80 : 676-688.
- SWARUP V., 1995. Genetic resources and breeding of aubergine (*Solanum melongena* L.). *In* : 1st International symposium on Solanacea for fresh market, R. Fernandez-Munoz *et al.* éd., *Acta Horticulturae*, n° 412 : 71-79.
- SYMON D., 1994. Kangaroo apples, *Solanum* section *Archaeosolanum*. Adélaïde, Australie, State Herbarium of South Australia, 56 p.
- WHALEN M.D., 1984. Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. Ithaca, Etats-Unis, Cornell University, *Gentes Herbarum* 12(4), 282 p.



# Les bananiers

---

Frédéric Bakry, Françoise Carreel,  
Marie-Line Caruana,  
François-Xavier Côte, Christophe Jenny,  
Hugues Tézenas du Montcel

La production mondiale de bananes, estimée à 74 millions de tonnes, occupe le quatrième rang des productions agricoles. Les bananiers sont cultivés dans plus de cent vingt pays des zones tropicales et subtropicales, sur les cinq continents. Les productions bananières ont un rôle important dans l'alimentation, mais aussi sur le plan social, économique et écologique.

Les bananes comestibles sont issues, pour l'essentiel, de deux espèces sauvages diploïdes, *Musa acuminata*, dont le génome est noté A, et *M. balbisiana*, de génome noté B. Les plantes de ces deux espèces produisent des fruits remplis de graines (planche V, 1). Elles se reproduisent aussi bien par voie sexuée que par multiplication végétative à partir des rejets qui proviennent du développement des bourgeons axillaires portés par une tige souterraine. Leur évolution et leur domestication par l'homme ont abouti à des variétés stériles et parthénocarpiques.

Les variétés actuelles sont généralement des clones triploïdes stériles et aspermes, issus soit de la seule espèce *M. acuminata* (groupe AAA), soit de croisements interspécifiques entre les espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana* (groupes AAB et ABB). On rencontre plus rarement des variétés diploïdes (AA et AB) et des clones tétraploïdes de nature interspécifique.

On distingue deux grandes filières de production : celle des bananiers en culture pure, dont les fruits sont destinés à l'exportation, et celle des bananiers en polyculture, destinés à l'approvisionnement des marchés locaux.

Les clones cultivés pour l'exportation — Grande Naine, Poyo et Williams — appartiennent tous au même sous-groupe de bananiers triploïdes, les Cavendish. Ils ne diffèrent entre eux que par des mutations somatiques portant sur la hauteur de la plante ou la conformation des régimes et des fruits. Leur exploitation repose sur une monoculture de type agro-industriel, sans rotation, qui fait appel à de nombreux intrants.

En revanche, la culture des bananiers destinés à la consommation locale exploite une multitude de cultivars, adaptés à différentes situations culturales ainsi qu'aux utilisations diversifiées et aux goûts variés des consommateurs. Les systèmes de production de ces bananiers ne font généralement pas appel aux intrants. Des bananiers diploïdes, proches des formes sauvages, sont encore cultivés en Asie du Sud-Est. Sur les autres continents, ce sont les cultivars triploïdes appartenant à différents sous-groupes — Plantains, Figue Pomme, Lujugira, Gros Michel — qui sont les plus répandus.

Les bananes offrent de multiples usages. Elles sont consommées principalement sous forme de fruits frais, mais aussi comme légumes cuits — c'est le cas des Plantains — ou frits, comme les Pisang Awak. Elles font l'objet de nombreuses transformations : chips, frites, beignets, purées, confitures, ketchup, mais aussi alcool, vin et bière — la production de bière de banane est particulièrement importante en Afrique de l'Est. La consommation de bananes par habitant et par jour varie de 30 grammes à plus de 500 grammes dans certains pays d'Afrique de l'Est. D'autres parties de la plante sont utilisées depuis des millénaires : le pseudotrunc dont on tire des fibres textiles et des flotteurs (*M. textilis* appelé abaca), aux Philippines, et les feuilles, qui servent à fabriquer des abris, des couvertures et des emballages de cuisson. En Thaïlande, les bourgeons floraux de variétés particulières, les Pisang Awak, sont incorporés dans de multiples préparations culinaires. Enfin, on attribue à certaines variétés des propriétés médicinales.

Cultivés dans le monde entier, les bananiers sont menacés par nombre de maladies et de ravageurs. La lutte chimique, utilisée en culture intensive, est inaccessible aux petits producteurs de bananes des pays en développement. Pour certaines maladies aucune méthode de lutte chimique n'est d'ailleurs disponible. Les travaux d'amélioration génétique ont donc porté en priorité sur la recherche de variétés résistantes aux principales maladies.

L'amélioration des bananiers par croisement, amorcée dès les années 20, se poursuit aujourd'hui dans cinq centres de recherche. La FHIA (Fundación Hondureña de Investigación Agrícola), au Honduras, travaille sur l'amélioration des bananiers d'exportation et des types « à cuire ». L'EMBRAPA-CNPMF (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca e Fruticultura Tropical), au Brésil, vise l'amélioration des types locaux de bananiers « dessert ». Le CRBP (Centre de recherches régionales sur bananiers et plan-

tains), au Cameroun, et l'IIITA (International Institute of Tropical Agriculture), au Nigeria, mènent des recherches sur l'amélioration des bananiers Plantains sur le continent africain. Ces quatre centres de recherche s'intéressent, pour l'essentiel, à la création de nouvelles variétés tétraploïdes par croisement entre les variétés triploïdes et des clones diploïdes, sauvages ou améliorés, porteurs de résistances aux maladies. Le CIRAD, quant à lui, a opté dans sa station de la Guadeloupe pour une autre stratégie de croisement qui vise à créer des variétés triploïdes directement à partir du matériel végétal diploïde.

Parallèlement à ces activités de croisement, d'autres équipes ont concentré leurs efforts, à partir des années 80, sur la mutagenèse et sur la sélection des variants somaclonaux qui sont apparus à la suite du développement des techniques de culture *in vitro* pour la multiplication rapide et industrielle des vitropants de bananier. L'IAEA (International Atomic Energy Agency), basé en Autriche, évalue actuellement le comportement de variétés mutantes induites par l'application de rayons ionisants sur les bourgeons végétatifs. Pour leur part, le QDPI (Queensland Department of Primary Industry), en Australie, et le TBRI (Taiwan Banana Research Institute), à Taïwan, pratiquent une sélection clonale des variants pour aboutir à des variétés de banane d'exportation résistantes à la race 4 de la maladie de Panama.

Enfin, l'avènement des techniques de biologie cellulaire et moléculaire a favorisé l'émergence d'équipes qui travaillent sur la transformation génétique des bananiers. Des travaux de transformation par bombardement de particules sont menés en Europe par l'université catholique de Louvain, en Belgique, et par le CIRAD, en France, en partenariat avec l'université Paris XI et le CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza), au Costa-Rica. L'université Cornell, aux Etats-Unis, a développé l'utilisation d'*Agrobacterium tumefaciens* pour transformer les bananiers.

Depuis 1994, toutes ces activités d'amélioration génétique sont coordonnées au sein du réseau international des sélectionneurs de *Musa*, animé et soutenu par l'INIBAP (International Network for the Improvement of Banana and Plantain). Cet organisme international, placé sous l'autorité de l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), a pour mandat de promouvoir, de soutenir, de conduire et de coordonner les activités d'amélioration à l'échelle mondiale. Il a ainsi pour mission de favoriser les échanges de matériel végétal et la circulation des informations scientifiques entre les différents groupes de recherche.

## L'organisation évolutive

### La diversité des formes cultivées

Les bananiers sont des monocotylédones appartenant au genre *Musa*, de la famille des musacées dans l'ordre des zingibérales. Le genre *Musa* est composé

de quatre sections : *Australimusa* ( $2n = 2x = 20$ ), *Callimusa* ( $2n = 2x = 20$ ), *Rhodochlamys* ( $2n = 2x = 22$ ) et *Eumusa* ( $2n = 2x = 22$ ). Cette dernière section regroupe presque tous les bananiers cultivés. Si les bananiers sauvages sont tous diploïdes ( $2n = 2x = 22$ ), les variétés cultivées sont quelquefois diploïdes, souvent triploïdes ( $2n = 3x = 33$ ) et rarement tétraploïdes ( $2n = 4x = 44$ ).

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le bananier est une herbe géante, dont le pseudo-tronc, formé par l'emboîtement des gaines foliaires, mesure de 1 à 8 mètres (CHAMPION, 1963 ; figure 1). Les feuilles sont émises par le méristème terminal de la tige vraie, improprement appelée « bulbe », souterraine et de taille réduite. Le bourgeon situé à l'aisselle de chaque feuille donne éventuellement naissance à un rejet. Le rejetsonnage est le mode naturel de reproduction des variétés cultivées. A la fin de la phase végétative, le changement de fonctionnement du méristème central provoque la croissance et l'allongement de la tige vraie au cœur du pseudo-tronc, puis l'émergence de l'inflorescence. L'inflorescence verticale, pendante ou subhorizontale est indéfinie et forme une grappe. Elle est constituée de spathes imbriquées, disposées en hélice, à l'aisselle desquelles naissent les rangées simples ou doubles de fleurs.

Ce sont les premières rangées de fleurs, couramment appelées « mains », qui forment le régime de fruits. Ces premières mains contiennent des fleurs dites femelles constituées d'un ovaire en position infère et d'étamines non fonctionnelles réduites à l'état de staminodes. Parfois, les étamines ne sont pas abortives et ces premières fleurs sont alors hermaphrodites. Chez les bananiers cultivés, les ovaires des fleurs femelles se remplissent de pulpe pour former le fruit, sans pollinisation ni formation de graines. La stérilité femelle est très forte, voire totale, chez de nombreux clones. Cependant, les fruits de certains clones cultivés produisent des graines lorsqu'ils sont pollinisés.

Après les fleurs femelles, apparaissent deux à trois mains de fleurs neutres avec toutes les pièces florales avortées, puis les mains de fleurs mâles constituées, à l'inverse des fleurs femelles, d'ovaires réduits, avortés, et d'étamines bien développées. Chez certains cultivars, la croissance du méristème terminal de l'inflorescence s'interrompt immédiatement après la sortie des premières fleurs femelles. Mais, en général, la croissance de l'inflorescence se poursuit indéfiniment pour former ce que l'on appelle le bourgeon mâle. S'il n'est pas coupé, ce bourgeon mâle prolongera sa croissance jusqu'à la maturité des fruits et la fanaison de la tige. Outre les espèces sauvages, de nombreux cultivars ont gardé une certaine fertilité pollinique dans les fleurs mâles.

#### LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

La morphotaxonomie a permis de caractériser les différentes variétés de bananiers et d'établir les bases de la classification botanique adoptée aujourd'hui (tableau 1). Les organes aériens présentent une forte variabilité. Les variations des

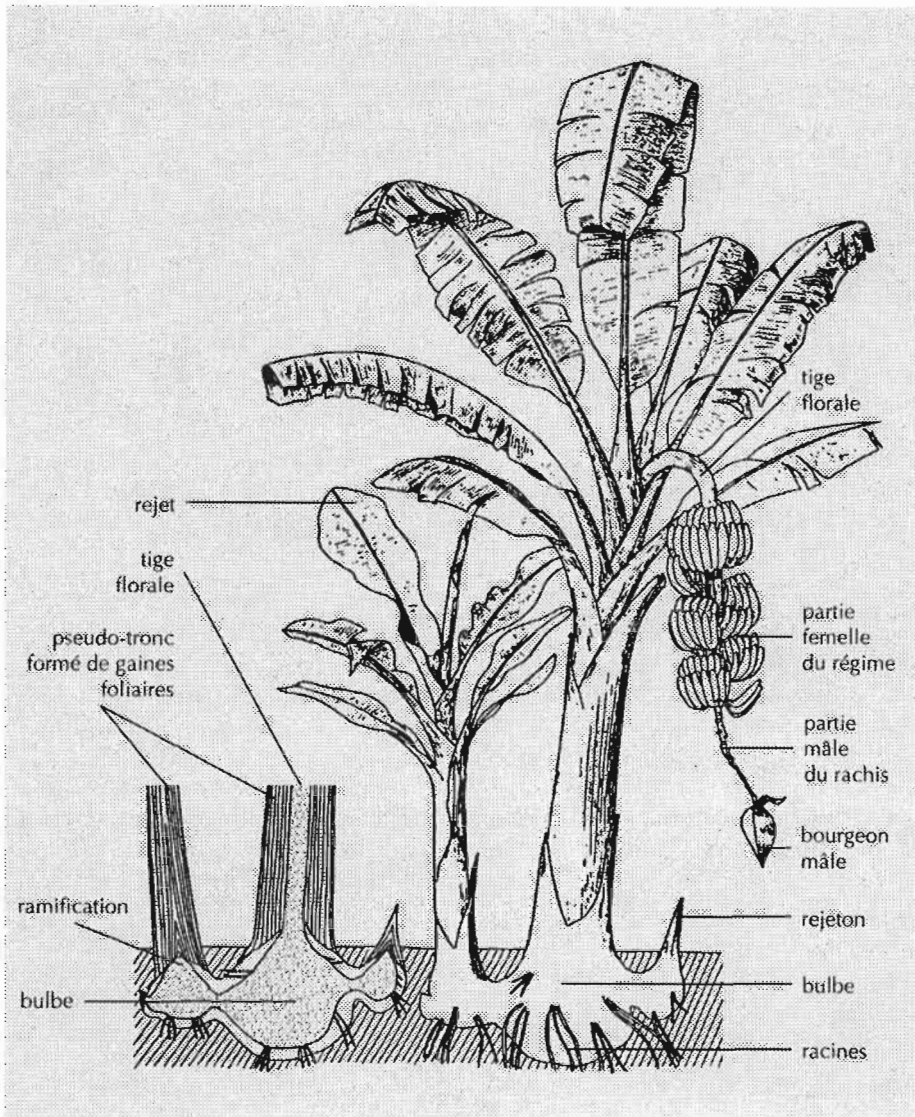


Figure 1. Représentation d'un bananier au moment de la fructification, avec ses rejets, et coupe longitudinale de la tige, d'après CHAMPION (1967).

organes végétatifs portent principalement sur la couleur du pseudo-tronc, sur la présence et la couleur des macules à la base des pétioles, sur la forme de la section du canal pétiolaire et sur la taille et le port de la plante. On connaît également des chimères de couleurs et des variations particulières dues au nanisme — engorgement, ou déformation des inflorescences due à un emboîtement plus compact des gaines foliaires, aspect trapu des feuilles, inhibition des rejets.

Tableau 1. Classification et répartition géographique des principaux cultivars.

Sous-groupe	Cultivars	Type de fruit	Distribution
<b>Groupe AA</b>			
• Sucrier	Pisang Mas, Frayssinette, Figue Sucrée	dessert sucré	tous continents
• Pisang Lilin	—	dessert	Indonésie, Malaisie
• Pisang Berangan	—	dessert	Indonésie, Malaisie
• Lakatan	—	dessert	Philippines
<b>Groupe AAA</b>			
• Cavendish	Lacatan, Poyo, Williams, Grande Naine, Petite Naine	dessert	pays exportateurs
• Gros Michel	Gros Michel, Highgate, Cocos	dessert	tous continents
• Figue Rose	Figue Rose rose, Figue Rose verte	dessert	Philippines, Pacifique, Antilles
• Lujugira	Intuntu, Mujuba	à bière, à cuire	Afrique de l'Est
• Ibota	Yangambi km5	dessert	Indonésie, Afrique
<b>Groupe AB</b>			
• Ney Poovan	Safet Velchi, Sukari	dessert acide	Inde, Afrique de l'Est
<b>Groupe AAB</b>			
• Figue Pomme	Maçà, Silk	dessert acide	tous continents
• Pomé	Prata	dessert acide	Inde, Malaisie, Australie, Brésil, Afrique de l'Ouest
• Mysore	Pisang Ceylan	dessert acide	Inde
• Pisang Kelat	Pisang Kelat	dessert	Inde, Malaisie
• Pisang Rajah	Pisang Rajah Bulu	à cuire	Malaisie, Indonésie
• Plantains	French, Corne, Faux Corne	à cuire	Afrique du-Centre et de l'Ouest, Caraïbe, Amérique latine
• Popoulou	Popoulou	à cuire	Pacifique
• Laknao	Laknao	à cuire	Philippines
• Pisang Nangka	Pisang Nangka	à cuire	Malaisie
<b>Groupe ABB</b>			
• Bluggoe	Bluggoe, Matavia, Poteau, Cacambou	à cuire	Philippines, Caraïbe, Amérique latine
• Pelipita	Pelipita	à cuire	Philippines, Amérique latine
• Pisang Awak	Fougamou	dessert	Thaïlande, Inde, Philippines, Afrique de l'Est
• Peyan	—	à cuire	Philippines, Thaïlande
• Saba	Saba	à cuire	Philippines, Indonésie, Malaisie
<b>Groupe AAAA</b>			
• Champa Nasik	Champa Nasik	dessert	—



Les variations les plus importantes sont cependant celles de l'inflorescence et, en conséquence, du régime. La taille, la forme et la couleur des fruits ainsi que la couleur de la pulpe sont autant de critères qui permettent de différencier les fruits entre eux. Ainsi, les Plantains possèdent une pulpe jaune orangé, très ferme, que l'on ne retrouve pas chez les autres bananiers à cuire (Laknao, Popoulou, Bluggoe et Monthan). Les bananes d'Afrique de l'Est sont très spécifiques et utilisées, selon les clones, pour la cuisson ou pour la fabrication de bière. Les bananes dessert sont de goût et de parfum divers : très sucré chez certains cultivars diploïdes Pisang Mas, doux et acidulé pour les Figue Pomme du Brésil, neutre et universellement apprécié pour la banane Cavendish d'exportation. La variabilité morphologique du bourgeon floral au stade mâle s'exprime, pour sa part, par des différences dans la forme et dans la couleur des bractées et des fleurs mâles. La durée du cycle est une caractéristique variétale soumise à de fortes variations en fonction des conditions de culture. Elle varie de neuf à dix-huit mois selon les variétés, ce qui a une importance certaine dans le potentiel de production des plantations.

#### LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Tous les bananiers cultivés sont de nature hybride. Les études de cytogénétique ont d'abord montré que les cultivars présentaient tous une hétérozygotie structurale. Cette hétérozygotie résulte d'une spéciation ancestrale portant au moins sur une et le plus souvent sur deux ou trois translocations réciproques entre paires de chromosomes non homologues (FAURE *et al.*, 1993). L'analyse du génome nucléaire à l'aide des marqueurs RFLP a permis par la suite de confirmer la nature hybride des bananiers cultivés et de préciser leur taux d'hétérozygotie (CARREEL, 1994).

Les bananiers à fruits comestibles de la section *Eumusa* proviennent pour l'essentiel des deux espèces sauvages *M. acuminata* et *M. balbisiana* (SIMMONDS, 1962). Même si l'origine bispécifique des bananiers cultivés avait été suggérée par Kurz dès 1865, ce n'est qu'à partir des travaux de cytogénétique de DODDS (1943) que la structuration du complexe d'espèces selon ses différents niveaux de ploïdie a été formellement établie. La classification adoptée aujourd'hui repose sur une synthèse entre ces résultats et ceux de SIMMONDS et SHEPHERD (1955), fondée sur la méthode taxonomique des scores. Elle a permis de préciser la contribution relative des deux espèces dans la constitution des cultivars. Ainsi, parmi les nombreux caractères morphologiques qui permettent de caractériser un bananier, ces deux auteurs en ont retenu quinze, choisis pour leur stabilité et leur capacité à discriminer les différents groupes de bananiers cultivés. Chaque caractère est noté sur une échelle de 1 à 5, où 1 correspond à une expression phénotypique des bananiers sauvages de l'espèce *M. acuminata*, génome A, et 5 à celle des bananiers sauvages de l'espèce *M. balbisiana*, génome B. Pour chaque cultivar, le niveau de ploïdie et le score obtenu par l'addition des notes pour chacun des quinze caractères déterminent sa constitution génomique et, par conséquent, son appartenance à un groupe donné (tableau 2).

Tableau 2. Déduction de la constitution génomique d'une variété à partir de son niveau de ploïdie et de son score, d'après SIMMONDS et SHEPHERD (1955).

Score théorique	Niveau de ploïdie		
	2x	3x	4x
15	AA (16-23)	AAA (15-21)	AAAA (15-20)
30			AAAB (27-35)
35		AAB (26-46)	
45	AB (46-49)		AABB (45-48)
55		ABB (59-63)	
60			ABBB (63-67)
75	BB (69)		

Les principaux groupes génomiques sont AA, AAA, AAB et ABB. Au sein de chaque groupe génomique, les cultivars qui dérivent les uns des autres par des mutations de rejets et qui présentent donc une forte proportion de caractères communs sont rassemblés en sous-groupes (tableau 1). Très récemment, l'analyse du génome par les marqueurs moléculaires a permis de mesurer des distances génétiques entre les clones cultivés (CARREEL, 1994). Ainsi, des clones morphologiquement éloignés mais appartenant au même sous-groupe, comme Lacatan et Petite Naine, chez les Cavendish, ou French et Vraie Corne, chez les Plantains, sont génétiquement très proches et ne diffèrent entre eux que par des mutations ponctuelles.

A partir de l'observation de l'ensemble des critères agromorphologiques, on a pu établir des fiches complètes de description morphotaxonomique, qui regroupent 123 caractères. Grâce à ces fiches, il a été possible de confirmer la structuration déjà établie et de distinguer les différents clones entre eux. Musaid, un logiciel d'aide à la détermination créé par le CIRAD, permet de gérer aisément ces informations (PERRIER et TEZENAS DU MONTCEL, 1990).

Le comportement des clones envers les maladies et les ravageurs révèle aussi une forte variabilité génétique. On connaît des clones résistants et des clones sensibles aux maladies foliaires comme les cercosporioses — maladie de sigatoka, provoquée par *Mycosphaerella musicola*, et maladie des raies noires, due à *M. fijiensis* (planche V, 2) — ou à la fusariose causée par différentes races de *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. Dans le cas de la maladie des raies noires, deux types d'interaction entre l'hôte et le pathogène ont été identifiés. Ils se traduisent par une résistance totale ou par plusieurs niveaux de résistance partielle (FOURE et al., 1990). L'agent pathogène présente aussi une grande variabilité génétique (CARLIER et al., 1996). C'est ainsi que *M. acuminata burmannica* de type Calcutta 4, variété sauvage largement utilisée en amélioration pour sa résistance totale à la maladie des raies noires dans les conditions de l'Afrique et de

l'Amérique centrale, s'est révélée sensible aux souches de l'agent pathogène présentes dans certaines zones du Pacifique (FULLERTON et OLSEN, 1993).

#### LA STRUCTURATION DE LA DIVERSITÉ ET L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES

Les bananiers sauvages séminifères du genre *Musa*, à l'origine de tous les bananiers cultivés, se rencontrent en bordure de forêts et dans les clairières humides des forêts de faible et moyenne altitude de la zone intertropicale d'Asie et de la zone du Pacifique ouest.

L'aire d'extension de *M. acuminata* s'étend d'ouest en est, de la Birmanie à la Nouvelle-Guinée, et couvre les Philippines et l'Indonésie. Sur cet axe, l'espèce *M. acuminata* manifeste une forte diversité morphologique, structurée en sous-espèces (CHEESMAN, 1947). Les formes sauvages, de hauteur variable, sont souvent grêles mais présentent d'amples variations dans la forme et la longueur des régimes et des fruits. Le rejetonnage de ces plantes est très variable : il est bien développé pour les formes originaires de la péninsule indo-malaise et inhibé pour les plantes qui proviennent de Papouasie-Nouvelle-Guinée. La différenciation de sous-espèces est due à l'isolement reproductif naturel dans lequel se sont trouvés les bananiers du fait de la géographie de la région. Entre sept et neuf sous-espèces ont été définies selon les auteurs (SIMMONDS, 1966 ; DE LANGHE et DEVREUX, 1960).

Le degré de parenté entre les sous-espèces de *M. acuminata* et les cultivars diploïdes (AA) et triploïdes a été établi à l'aide des marqueurs isoenzymatiques (LEBOT et al., 1994) et RFLP des génomes nucléaires et cytoplasmiques. On a ainsi montré la transmission maternelle du génome chloroplastique et la transmission paternelle du génome mitochondrial (FAURE et al., 1994), ce qui a permis de préciser l'origine des bananiers cultivés. La plus grande part du polymorphisme révélé chez les cultivars diploïdes et triploïdes correspond à celui des sous-espèces *M. acuminata* subsp. *banksii*, *errans* et *malaccensis*. Toujours associée à l'une des sous-espèces précédentes, *M. acuminata* subsp. *zebrina* a participé à l'élaboration de plusieurs cultivars. C'est ainsi, par exemple, que l'on a pu relier le génome *acuminata* des sous-groupes AAB des types Plantains, Popoulou, Laknao et lholena à la sous-espèce *banksii*, ou bien encore montrer l'origine interspécifique *banksii-zebrina* des bananiers AAA de type Lujugira d'Afrique de l'Est. Les bananiers cultivés apparentés aux sous-espèces *banksii*, *errans* et *microcarpa* ont des fruits farineux, tandis que ceux qui sont apparentés aux sous-espèces *malaccensis* et *zebrina* ont des fruits à saveur plus sucrée. Contrairement à ce qui est communément admis, le caractère farineux des bananiers à cuire triploïdes AAB et ABB n'est pas dû au génome *balbisiana* mais à l'origine du génome *acuminata*.

L'espèce *M. balbisiana* se rencontre de l'Inde aux Philippines en passant par la péninsule indochinoise. Elle est absente des îles indonésiennes. Son aire de répartition se situe sensiblement plus au nord que celle de *M. acuminata*. Elle est moins variable que *M. acuminata* : si l'on peut différencier plusieurs types

proches, aucune sous-espèce n'a été reconnue. Les plantes sont très vigoureuses, avec un abondant rejetonnage et un très bon ancrage dans le sol. Généralement, elles manifestent des résistances très fortes, mais rarement totales, à la plupart des maladies. Leur hauteur excessive — 4,5 à 6 mètres — constitue leur principal défaut. À l'inverse de l'espèce *M. acuminata*, aucune plante parthénocarpique diploïde (BB) ou triploïde (BBB) originaire de cette seule espèce *M. balbisiana* n'a été trouvée.

Enfin, d'autres espèces sauvages ont participé, de façon marginale, à l'élaboration de quelques variétés cultivées. C'est le cas de *M. schizocarpa*, génome S, section *Eumusa*, et de *M. textilis*, génome T, section *Australimusa* (CARREEL, 1994).

## Les espèces sauvages apparentées

### L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Le caractère comestible des fruits résulte de la combinaison de la parthénocarpie et de la stérilité. La parthénocarpie, indépendante de la stérilité, constitue un avantage sélectif pour la domestication, les fruits des bananiers étant alors plus gros (DESSAUW, 1987).

La distribution géographique actuelle des cultivars ainsi que les travaux de cytogénétique (SIMMONDS, 1962) ont conduit à envisager que les premières étapes de l'évolution des bananiers cultivés se sont déroulées dans la zone malaise, considérée, en conséquence, comme le centre de domestication primaire. Cependant, CARREEL (1994), en s'appuyant sur l'étude des génomes cytoplasmiques et nucléaires des différentes sous-espèces de *M. acuminata*, avance l'hypothèse que la parthénocarpie proviendrait des sous-espèces *banksii* et/ou *errans*, qui sont originaires des îles philippines, du nord des Moluques en Indonésie et de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Il convient donc de considérer cette région comme le centre primaire de diversification ; la zone malaise étant plutôt un centre de domestication secondaire, en particulier pour les bananiers de type dessert.

L'évolution des bananiers se serait déroulée selon cinq étapes non linéaires mais interdépendantes (SIMMONDS et SHEPHERD, 1955 ; figure 2). Dans un premier temps, l'homme aurait sélectionné des types sauvages présentant un début de parthénocarpie et de stérilité femelle. La multiplication clonale et les hybridations encore possibles à ce stade auraient ensuite permis d'accumuler au sein des cultivars des modifications chromosomiques structurales à l'état hétérozygote, ce qui a entraîné un renforcement de la stérilité. La triploïdie résulterait de la pollinisation de gamétophytes non réduits par des diploïdes fertiles. L'apparition ultérieure de tétraploïdes — seuls deux tétraploïdes naturels de bananiers ont été identifiés — serait due au même processus appliqué à des clones triploïdes. Ces quatre premières étapes, liées au mode de reproduction sexuée et à ses anomalies, auraient conduit à la structuration des formes

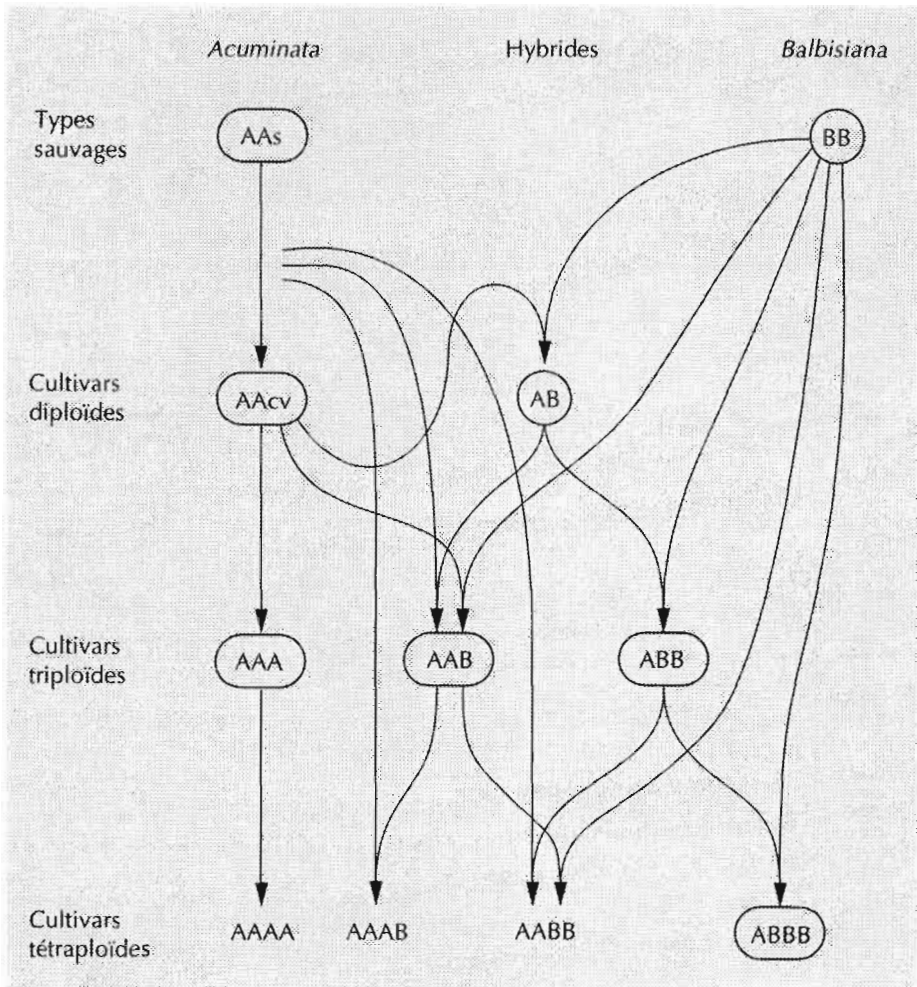


Figure 2. Schéma d'évolution des bananiers, d'après SIMMONDS et SHEPHERD (1955). s : sauvage, cv : cultivés.

cultivées en groupes et sous-groupes de clones. Enfin, le mode de reproduction de ces cultivars, caractérisés par une forte stérilité au moins femelle, est devenu exclusivement végétatif. L'utilisation par l'homme de la multiplication clonale a favorisé les mutations somatiques à l'intérieur des sous-groupes et a abouti à leur diversification. L'extension et la diversification des Plantains en Afrique de l'Ouest illustrent parfaitement cette dernière étape.

Cette évolution a porté sur les espèces présentes dans un biotope donné. Elle a donné naissance selon les cas à des cultivars monospécifiques *M. acuminata*, ou à des hybrides interspécifiques entre les espèces *M. acuminata* et *M. balbisiana*, voire entre les sections *Eumusa* et *Australimusa*.

## LA DOMESTICATION ET LA DISPERSION

Des traces fossiles de fruits typiques de bananiers datant de l'ère tertiaire auraient été retrouvées en Inde centrale. Bien que l'on dispose de peu d'informations, il semble que le bananier soit une des premières plantes qui aient été domestiquées dans le Sud-Est asiatique. La sélection par l'homme n'a pas toujours été liée à la consommation des fruits et de nombreuses autres utilisations subsistent à travers le monde.

Avant notre ère, les bananiers étaient cultivés de l'Inde au Pacifique, du nord de l'Australie à l'île de Taiwan, voire au sud du Japon avec *M. basjoo*, espèce que l'on trouve dans les jardins en France aujourd'hui. Ils ont été introduits en Afrique par vagues successives. Il y a plus de 3 000 ans, les Plantains et probablement quelques diploïdes ont gagné les premiers l'Afrique de l'Est, par Pemba et Zanzibar, à partir du Sud-Est asiatique (DE LANGHE, 1995). Les ethnies de langues bantoues les ont diffusés jusqu'en Afrique de l'Ouest. De nos jours, les Plantains ont presque disparu de la côte d'Afrique de l'Est; on les rencontre, en revanche, dans toutes les zones humides de l'Afrique du Centre et de l'Ouest. Au v<sup>e</sup> siècle, une seconde vague d'introduction a concerné les bananiers dits d'altitude d'Afrique de l'Est : les Mutika-Lujugira, bananiers à bière et à cuire provenant d'Indonésie, qui ont probablement transité par Madagascar.

Sur le continent américain, l'apparition des bananiers de type dessert est liée à la découverte du Nouveau Monde au xv<sup>e</sup> siècle. Cependant, certains auteurs émettent l'hypothèse que des types à cuire — Plantains et Popoulou — seraient arrivés plus tôt sur la côte ouest de l'Amérique du Sud, au Pérou et en Equateur, vers 200 avant notre ère directement à partir des Philippines (LANGDON, 1993). Cette colonisation précoce pourrait expliquer l'extension des bananiers dans le Pacifique est, mais ces hypothèses demeurent controversées.

## LES FLUX DE GÈNES

Dans la zone d'origine des bananiers, où les formes séminifères sont toujours présentes, on a identifié quelques hybrides entre les sections, comme le clone Yawa 2, qui est un cultivar tétraploïde de constitution génomique ABBT, ainsi que de nombreux hybrides interspécifiques, AB et AS. Compte tenu de la variabilité observée dans l'espèce *M. acuminata*, des hybrides interspécifiques se rencontrent également à l'état sauvage.

Pour les variétés cultivées, les échanges de gènes sont limités par deux facteurs : la stérilité des clones et leur éloignement du centre d'origine où se trouvent encore les espèces sauvages fertiles. La stérilité des variétés cultivées résulte avant tout de diverses anomalies d'appariement des chromosomes durant la méiose. Ces anomalies sont liées à l'hétérozygotie structurale des clones, à l'homologie partielle des génomes *acuminata* et *balbisiana* chez les hybrides interspécifiques et à la triploïdie de la majorité des cultivars, qui aboutit à la formation de gamètes déséquilibrés (BAKRY *et al.*, 1990). D'autres phénomènes liés à l'expression des gènes entraînent des anomalies morphologiques et physiologiques des fleurs : asynchronismes, décalage de réceptivité, etc.

De ce fait, les échanges de gènes entre les bananiers sauvages et les bananiers cultivés s'observent très rarement en conditions naturelles. Ils sont cependant possibles et largement utilisés par les programmes d'amélioration génétique.

## L'amélioration génétique

### Les types variétaux

En matière de culture bananière, il convient de distinguer les productions destinées au marché d'exportation de celles qui s'adressent aux marchés intérieurs, parfois très importants comme en Inde, au Brésil et en Afrique, ou qui relèvent de la culture de subsistance dans un système vivrier.

La culture de la banane pour l'exportation a connu depuis un siècle plusieurs étapes (MAILLARD, 1986). Elle n'a vraiment débuté qu'à la fin du siècle dernier : dès 1870 en Jamaïque, où Baker organise les premières exportations de bananes Gros Michel vers les marchés d'Amérique du Nord ; en 1880, à partir du Costa Rica, où Keith installe une filière équivalente. Deux ans plus tard, Fyffe, à partir des Canaries, commence d'approvisionner le marché anglais avec une autre variété, Petite Naine, du sous-groupe des Cavendish, présente aux Canaries depuis le début du xv<sup>e</sup> siècle. La réfrigération des fruits durant le transport débute en 1903.

C'est au cours de cette période pionnière que les méthodes de culture industrielle et d'exportation massive d'un fruit fragile ont été établies. La variété Gros Michel se caractérise par sa rusticité et la robustesse de ses fruits, qui permet de les expédier sous la forme de régimes entiers, nus ou emballés. Mais sa haute taille n'autorisait que la plantation à faible densité — 800 plantes par hectare — et rendait difficile le traitement des plantes contre les maladies foliaires, qui s'effectuait alors par aspersion sous frondaison. Cette variété était parfaitement adaptée aux méthodes extensives pratiquées ; les superficies occupées par les plantations de bananiers ne cessaient de croître en Amérique centrale. Parallèlement, la productivité des plantations baissait régulièrement du fait d'un flétrissement des plantes dû à la forte sensibilité de cette variété à un champignon du sol, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cupense*, qui bouche les vaisseaux conducteurs de la souche puis des gaines foliaires. Cette maladie, dite de Panama, identifiée dès 1903 au Costa Rica, a incité les planteurs à prospecter sans cesse de nouvelles terres, aucun traitement fongicide n'étant efficace. Cette quête de nouvelles terres a cessé dans les années 60 grâce à un programme de reconversion lancé avec les variétés du sous-groupe des Cavendish, résistantes à la maladie de Panama. Amorcée en 1945, cette reconversion ne s'est réalisée qu'au prix d'une réorientation des pratiques culturales vers une forte intensification et de changements dans les conditions de transport des fruits, plus fragiles. Elle a entraîné une révision des normes des marchés d'Amérique du Nord, qui

devaient accepter une banane plus petite. Auparavant, des systèmes de culture intensive avaient été adoptés par les producteurs des Canaries, des Antilles françaises et d'Afrique, qui dès les années 30 avaient opté pour les Cavendish en raison de leur meilleure résistance au vent et à la sécheresse.

Actuellement, la totalité de la production des bananiers pour l'exportation provient du sous-groupe des Cavendish, où les cultivars ne diffèrent entre eux que par des mutations. Cinq clones, qui se distinguent uniquement par leur taille et par quelques caractères associés, ont été cultivés par le passé : Lacatan, Valéry, Poyo, Grande Naine et Petite Naine. Dans les itinéraires techniques mal contrôlés, les producteurs choisissaient des variétés de grande taille (plus de 4 mètres), moins sensibles aux problèmes d'engorgement des bouquets foliaires liés à des situations de stress hydrique ou nutritionnel. Cependant, dans la mesure où les itinéraires techniques sont mieux contrôlés maintenant, la sensibilité aux coups de vent et la moindre productivité de ces variétés leur font préférer des variétés de taille intermédiaire, plus productives comme Grande Naine et Williams.

Tous ces cultivars de Cavendish, distincts d'un point de vue agronomique, sont difficiles à différencier par les méthodes les plus fines de la biologie moléculaire. Par ailleurs, ils ont sensiblement le même comportement à l'égard du complexe parasitaire. La production de banane dessert pour l'exportation, soit 10 à 12 millions de tonnes par an, est donc à la merci d'un nouveau pathogène. C'est déjà le cas avec l'extension de la race 4 de *F. oxysporum* f. sp. *cubense*, apparue sur les Cavendish dans les zones subtropicales de production, en Afrique du Sud, aux Canaries, en Australie et à Taïwan.

La production pour les marchés locaux, plus diversifiée, est estimée à 64 millions de tonnes par an. La banane douce ou dessert représente 43 % de cette production, la banane à cuire, 40 % et les 17 % restant sont des bananes d'utilisation mixte (INIBAP, 1993). De nombreux cultivars de bananier génétiquement très différents les uns des autres sont cultivés en Asie du Sud-Est et dans le Pacifique. La diversité des cultivars existant au sein d'une même structure de production — champ, parcelle, exploitation — est d'autant plus réduite qu'on s'éloigne du centre d'origine du complexe d'espèces pour aller vers des régions où seuls quelques exemplaires de bananiers ont été introduits. Ainsi, la production et la consommation du Brésil, l'un des trois plus gros pays producteurs de bananes au monde avec l'Inde et l'Ouganda, reposent pour l'essentiel sur des variétés sucrées et acidulées appartenant aux sous-groupes des Figue Pomme et des Pome. En Afrique de l'Ouest et du Centre, la production s'appuie sur les bananes à cuire du sous-groupe des Plantains, qui comprend plus d'une centaine de cultivars. En Afrique de l'Est, elle provient surtout des bananes à bière, différentes des Plantains. Les Européens et les Nord-Américains ne consomment quasiment que des Cavendish. A l'opposé, les Asiatiques consomment toutes sortes de banane : Pisang Mas (la petite Figue Sucrée), Pisang Awak et Lakatan, pour les plus connues, mais aussi Pisang Tandok du sous-groupe des Plantains, Gros Michel et Figue Pomme.



## Les objectifs de sélection

La priorité de tous les programmes d'amélioration génétique est, depuis les années 20, la création de variétés résistantes aux maladies et aux ravageurs. Les objectifs secondaires sont plus spécifiques des contextes socio-économiques de la production et des sensibilités naturelles des variétés (tableau 3). Pour les

Tableau 3. Objectifs de sélection des bananiers.

Sous-groupe	Régions de production	Type de culture	Objectifs d'amélioration
Cavendish (AAA) type dessert	Amérique latine Caraïbe Philippines Afrique de l'Ouest	Banane d'exportation Système intensif	Résistance aux maladies (raies noires, sigatoka, Panama race 4), aux nématodes, au charançon Ralentissement du mûrissement du fruit
Figue Pome, Pome (AAB) type dessert	Brésil, Inde Australie Asie du Sud-Est	Marchés locaux et régionaux Système vivrier Système extensif Quelques cas d'intensification	Résistance aux maladies (raies noires, sigatoka, Panama) Productivité Qualité des fruits (fragilité) Adaptation au froid
Pisang Awak (ABB) type dessert	Asie Afrique de l'Est	Marchés locaux Système vivrier	Résistance à la maladie de Panama
Bananes de l'Afrique de l'Est (AAA) types dessert et à bière	Afrique de l'Est	Marchés locaux Système vivrier	Résistance aux maladies (Panama, raies noires), aux nématodes et au charançon
Plantains (AAB) type à cuire	Afrique de l'Ouest Amérique latine Inde	Marchés locaux Système vivrier Système extensif Quelques cas d'intensification	Résistance à la maladie des raies noires, aux nématodes et au charançon Productivité Rejetonnage
Popoulou, Maia Maoli (AAB) type à cuire	Pacifique	Marchés locaux Système vivrier	Résistance aux maladies (Panama, raies noires)
Saba, Bluggoe (ABB) type à cuire	Asie du Sud-Est Toutes zones marginales Amérique latine Caraïbe	Marchés locaux Système vivrier Industrie de transformation	Résistance à la maladie de Moko et aux nématodes

bananes d'exportation, les travaux sont orientés vers la recherche de variétés précoces, à forte productivité, avec des régimes parfaitement cylindriques, dont la longueur des fruits est homogène ce qui facilite l'emballage et la commercialisation. Pour les marchés intérieurs, les variétés doivent présenter une tolérance accrue aux contraintes biotiques et abiotiques. Elles doivent être dotées de systèmes racinaires puissants, qui permettent un bon ancrage des plantes dans le sol et une prospection efficace des ressources hydriques et minérales. Enfin, elles doivent supporter des conditions rudimentaires de transport et de conservation. La préférence sera donnée aux variétés de petite taille, moins sensibles aux coups de vents, qui provoquent la cassure des pseudotruncs, voire le dessouchage des plantes.

Parallèlement, les développements récents de la biologie moléculaire, des méthodes de transformation génétique et des techniques de culture de tissus ont ouvert la voie à de nouveaux objectifs de sélection. L'introduction de gènes exogènes dans les variétés actuelles permettra d'obtenir, probablement dans un futur proche, des variétés résistantes aux viroses et aux principaux herbicides. Dans un autre domaine, après les succès enregistrés sur la tomate, des recherches sont maintenant engagées sur le bananier pour créer des variétés qui présenteraient un ralentissement du mûrissement des fruits afin de faciliter leur commercialisation. Enfin, certaines équipes envisagent d'utiliser des bananes génétiquement transformées pour vacciner les populations humaines des pays en développement.

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La stérilité des bananiers cultivés est un handicap pour le sélectionneur. Cependant, cette stérilité n'est pas totale et certaines variétés peuvent produire quelques graines lorsqu'elles sont pollinisées manuellement. La création de variabilité peut donc s'effectuer par la voie sexuée. D'autres méthodes sont aussi utilisées : la mutagenèse, la variation somaclonale et la transformation génétique.

### LA CRÉATION VARIÉTALE PAR CROISEMENT

Deux stratégies radicalement différentes sont mises en œuvre pour le bananier. La première vise à créer des variétés tétraploïdes, la seconde à obtenir des variétés triploïdes.

#### L'obtention de variétés tétraploïdes

En dépit de leur forte stérilité, certaines variétés triploïdes produisent de rares gamètes maternels non réduits ( $n = 3x = 33$ ), qui, après pollinisation avec un clone diploïde, sont à l'origine de graines contenant des embryons tétraploïdes capables de germer (MENENDEZ et SHEPHERD, 1975 ; BAKRY et HORRY, 1992a). La démarche consiste à associer l'intégralité du génome de la variété

cultivée à un génome paternel haploïde porteur de résistances pour créer des hybrides proches de la variété maternelle de référence et résistants aux maladies (figure 3). Développé dès 1922 pour conférer la résistance à la maladie de Panama à la variété Gros Michel, ce schéma a été repris avec d'autres variétés de type dessert et à cuire pour la résistance à la maladie des raies noires et aux nématodes. Les gamètes triploïdes du parent maternel étant fixés — ou très faiblement variables en raison d'éventuelles recombinaisons —, tous les efforts d'amélioration doivent porter sur les parents paternels. Ceux-ci peuvent être des espèces sauvages sans valeur agronomique mais porteuses de résistances, ou bien, et surtout, des clones d'élite issus de l'amélioration intensive de variétés diploïdes, qui associent des résistances aux maladies, des tolérances aux ravageurs et de bonnes caractéristiques du régime (ROWE et ROSALES, 1993). Cette démarche présente l'avantage, si ces caractères sont transmis à la descendance, de produire en une seule hybridation des individus résistants ayant un bon potentiel de production.

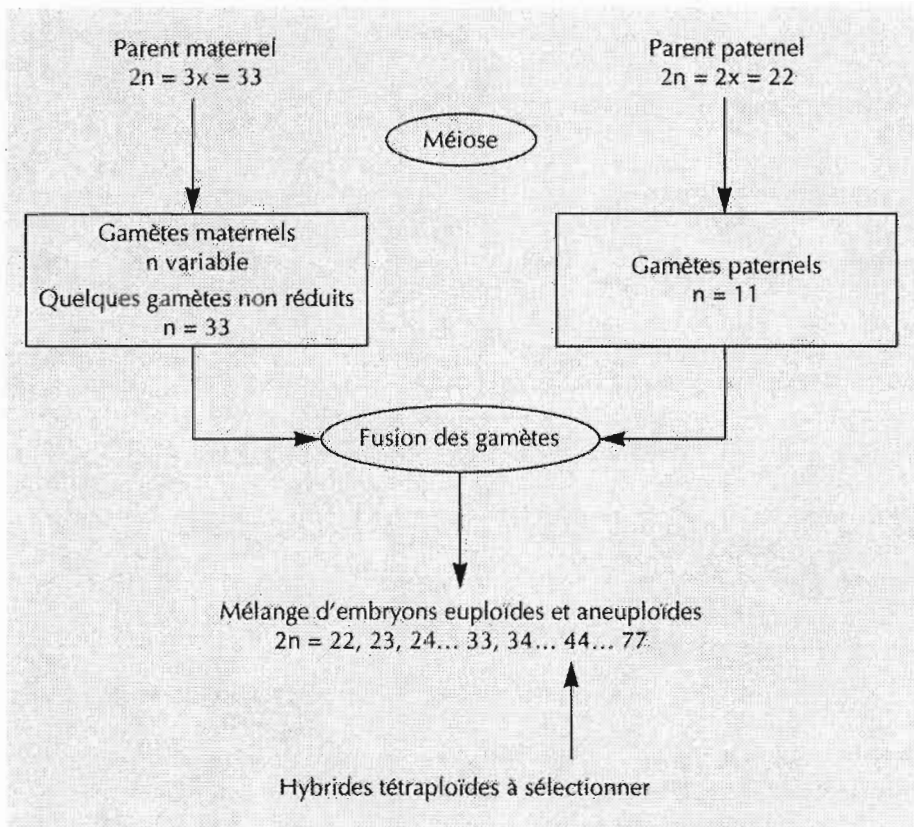


Figure 3. Création de variétés tétraploïdes par restitution des gamètes maternels de variétés triploïdes.

Pour le sous-groupe des Plantains, les programmes de la FHIA, de l'IITA et du CRBP ont abouti à de nombreux hybrides en suivant cette démarche. Ces hybrides proviennent principalement de croisements avec une espèce sauvage — le clone Calcutta 4 de *M. a. burmannica*, au CRBP et à l'IITA — et avec des clones diploïdes améliorés — SH3142 à la FHIA et M53, au CRBP. Ces géotypes sont résistants à la maladie des raies noires et possèdent généralement des caractères agronomiques plus intéressants que leur parent maternel : des régimes plus gros, un meilleur rejetonnage et une taille réduite (VUYLSTEKE *et al.*, 1993). Cependant, bien que la majorité de ces géotypes ait une qualité de fruit acceptable, très peu d'entre eux atteignent la qualité culinaire des parents maternels.

Pour les bananiers dessert de type Prata, le CNPMF au Brésil a créé des variétés tétraploïdes, résistantes à la maladie de Panama et très productives, en pollinisant des variétés douces et acides, traditionnelles de ce pays, avec le clone Calcutta 4 et la variété diploïde P. Lilin (SHEPHERD *et al.*, 1994). Ces variétés sont maintenant plantées dans les zones où la maladie de Panama interdit la culture des variétés traditionnelles. A la FHIA, un bananier de type Prata nain a été croisé avec le diploïde amélioré SH3142. Le cultivar FHIA01 qui en est résulté présente de bonnes caractéristiques de résistance à la maladie des raies noires, aux nématodes et à la maladie de Panama. Il est connu aujourd'hui sous le nom de Goldfinger. D'autres hybrides ont été produits selon ce même schéma de croisement. Cette démarche, en dépit de ses succès récents, n'a toutefois pas que des avantages. Elle se heurte en effet à un certain nombre de contraintes, à commencer par la faible fertilité des parents femelles, qui impose un lourd travail de pollinisation pour disposer d'un effectif suffisant de descendances (tableau 4). Les plantes ont un port retombant, caractéristique des clones tétraploïdes, qui leur confère une tendance à la cassure des pétioles des feuilles en période ventée. Enfin, plus fertiles que les triploïdes, elles produisent parfois des graines, très dures, qui rendent les fruits impropres à la consommation. Les essais de rétrocroisement de ces tétraploïdes avec d'autres diploïdes améliorés n'ont jamais débouché sur la production d'hybrides triploïdes intéressants en raison des recombinaisons lors de la méiose du parent maternel tétraploïde. C'est donc une amélioration en cul-de-sac, qui interdit l'emploi des méthodes de récurrence pour améliorer le parent polyploïde (STOVER et BUDDENHAGEN, 1986).

### La création de variétés triploïdes

Le CIRAD a mis au point une stratégie originale d'amélioration fondée sur la création de triploïdes à partir d'un matériel végétal diploïde, naturel ou amélioré (BAKRY *et al.*, 1990). Après avoir été sélectionnés, les meilleurs diploïdes sont traités à la colchicine pour former des auto ou des allotétraploïdes (figure 4). Ces tétraploïdes sont croisés avec d'autres diploïdes afin de produire des individus triploïdes. Cette démarche a au moins quatre avantages : les structures génétiques sélectionnées au niveau diploïde sont conservées, en totalité ou en

Tableau 4. Comparaison de la fertilité des géniteurs et des taux d'obtention et de sélection des hybrides dans les deux stratégies de croisement du bananier.

	Création de tétraploïdes 3x × 2x → 4x parent femelle cultivar		Création de triploïdes 2x × 4x → 3x parent femelle sauvage	
	quantité	ratio (%)	quantité	ratio (%)
	<b>Production des hybrides</b>			
• Régimes pollinisés	1 000		1	
• Régimes arrivant à maturité	860		1	
• Régimes contenant des graines	258	26	1	100
• Graines par régime	3		3 000	
• Graines (total)	774		3 000	
• Embryons cultivés <i>in vitro</i>	774		500	
• Embryons germés <i>in vitro</i>	193	25	250	50
• Individus au champ (total)	174	22	250	50
<b>Sélection des hybrides</b>				
• Première sélection des vrais tétraploïdes	8	5		
• Sélection finale des tétraploïdes	2	1		
• Première sélection des triploïdes			50	20
• Sélection finale des triploïdes			15	6

← pour les hybrides de Plantains

pour les hybrides de type Figué Pomme →

partie, dans les triploïdes finaux ; la nature triploïde des hybrides leur confère la stérilité souhaitée ; l'utilisation de parents sauvages très fertiles permet de produire dans certains cas de nombreuses descendances triploïdes dans lesquelles il est aisé d'opérer une sélection (tableau 4) ; cette méthode de création permet d'exploiter la grande diversité du matériel végétal diploïde. Elle offre de plus la possibilité d'intégrer à tout moment de nouveaux critères de sélection — grâce à l'emploi de nouveaux parents — pour répondre rapidement soit à l'apparition de races de champignons pathogènes jusqu'alors inconnues, soit à d'autres objectifs de sélection. Ce travail de création repose sur une bonne connaissance préalable des ressources génétiques disponibles.

Les génotypes destinés au traitement à la colchicine sont sélectionnés en fonction du type de bananier à créer — à cuire ou dessert —, de leurs caractéristiques agronomiques, de leur comportement à l'égard des maladies et de leur fertilité paternelle et/ou maternelle. Des diploïdes améliorés par rapport aux parents, notamment avec une résistance accrue à la maladie des raies noires, peuvent être obtenus par croisement.

Grâce au traitement à la colchicine des bananiers diploïdes en prolifération *in vitro*, on a pu produire de nombreux autotétraploïdes AAAA et allotétraploïdes AABB, identifiés par cytométrie en flux. Le croisement de ces diploïdes doublés avec d'autres clones diploïdes a donné des hybrides triploïdes mono et interspécifiques (figure 4). Les premières observations montrent que, par rapport aux diploïdes, les triploïdes AAA et AAB se caractérisent par une vigueur plus forte et par des régimes de taille et de poids moyen plus élevés. La variabilité interfamille des descendances dépend largement des couples de parents choisis. Elle est dans tous les cas bien supérieure à la variabilité intrafamille. Alors que le caractère de parthénocarpie ségrège dans les descendances triploïdes lorsque *M. balbisiana* (clone sauvage) est utilisé comme parent femelle, on n'observe aucune ségrégation pour ce caractère dans les descendances AAA, où les deux parents *acuminata* sont des cultivars. En 1995, le CIRAD a sélectionné plusieurs hybrides AAB de type dessert obtenus à partir de croisements entre un clone de *M. balbisiana*, utilisé comme parent femelle, et divers autotétraploïdes de *M. acuminata* (AAAACv), pris comme parents mâles — IRFA909 et IRFA910, entre autres (planche V, 3).

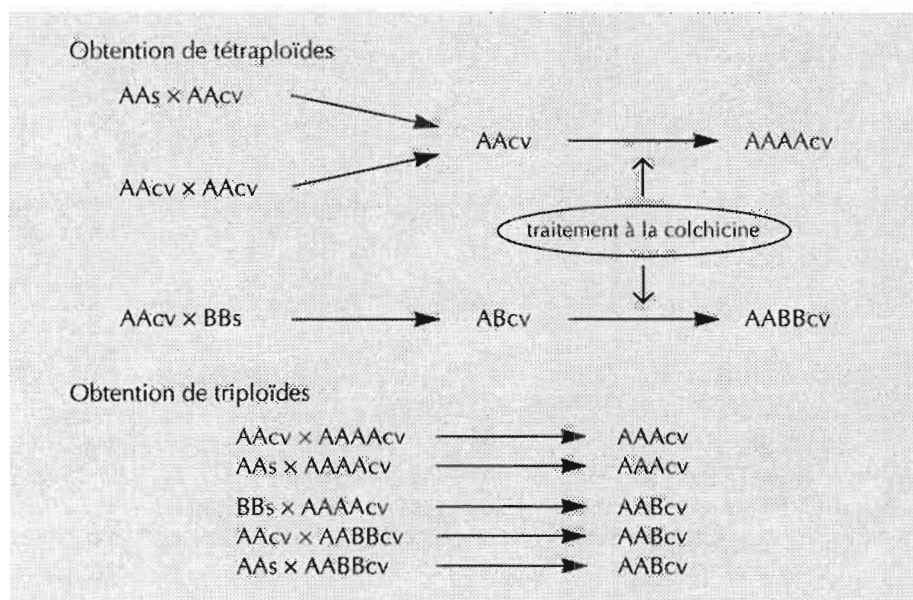


Figure 4. Schéma de synthèse des variétés triploïdes à partir de clones diploïdes. s : sauvage, cv : cultivé.

#### LES AUTRES MÉTHODES DE CRÉATION VARIÉTALE

La micropropagation des bananiers par la prolifération de méristèmes végétatifs *in vitro* a connu un essor remarquable au cours de la dernière décennie.

Cette méthode est maintenant largement utilisée pour échanger du matériel génétique, mais aussi pour produire du matériel de plantation. De nombreuses variations morphologiques et agronomiques sont apparues sur les plantes issues de prolifération *in vitro* (VUYLSTEKE *et al.*, 1991). C'est pourquoi, face aux résultats décevants de l'amélioration conventionnelle des bananiers d'exportation de type tétraploïde, plusieurs équipes de recherche se sont attachées à accroître la variabilité des bananiers du sous-groupe des Cavendish en exploitant ces variations somaclonales (DANIELLS et SMITH, 1993) ou en provoquant artificiellement des mutations.

### Les variations somaclonales

En opérant une sélection récurrente en plusieurs cycles successifs, qui comportent chacun une phase de multiplication *in vitro* et une phase de sélection au champ, on a identifié des clones de Cavendish porteurs de nouveaux caractères de résistance aux agressions, de qualité des fruits et de productivité. Parmi les vitroplants d'une variété traditionnelle de Cavendish sensible à la race 4 de la maladie de Panama, un clone variant et résistant à la maladie, Pei-Chiao, a été sélectionné à Taïwan. Ce clone est porteur de caractères agronomiques défavorables, mais, après avoir été multiplié *in vitro*, il a donné une autre sélection, Tai-Chiao n° 1, résistante à la maladie et améliorée pour les caractéristiques de la production (TANG et HWANG, 1994).

### La mutagenèse expérimentale

Pour élargir le registre des variations génétiques au sein des Cavendish, d'autres équipes se sont attachées à provoquer des mutations artificielles par des traitements chimiques ou physiques — rayons gamma à des doses de 20 à 60 grays. D'une manière générale, les traitements mutagènes sont appliqués sur des proliférations de bourgeons cultivées *in vitro*. Les plantes régénérées présentent de nombreuses modifications de stature, de forme des feuilles, de croissance des rejets et de conformation des régimes (NOVAK *et al.*, 1990).

L'IAEA a ainsi sélectionné un clone Grande Naine, GN-60A, plus précoce et dont les régimes sont plus cylindriques et plus gros et les qualités organoleptiques supérieures. A partir d'un bananier Cavendish extra-nain, Dwarf Parfitt, connu pour sa résistance naturelle à la race 4 de la maladie de Panama mais sans valeur commerciale, le QDPI a créé, quant à lui, un mutant plus grand, Giant Parfitt, qui a conservé cette résistance, mais dont la valeur agronomique et commerciale est acceptable.

## LES BIOTECHNOLOGIES

L'amélioration génétique des bananiers bénéficie des apports des biotechnologies. Certaines sont d'ores et déjà utilisées en routine pour renforcer l'efficacité des programmes conventionnels.



### Les marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires RFLP, nucléaires et cytoplasmiques, ont été employés chez le bananier pour mieux gérer les ressources génétiques. Ils ont permis de caractériser la variabilité génétique, de déterminer le taux d'hétérozygotie des clones et de préciser les relations phylogénétiques entre les formes sauvages et les formes cultivées (CARREEL *et al.*, 1994). Récemment, le marquage par PCR de la diversité génétique a été mis au point afin de disposer sur le terrain de technologies non radioactives de marquage du génome. Grâce à ces marqueurs, les sélectionneurs pourront développer de nouvelles stratégies de croisement fondées sur une connaissance plus fine du génome.

La première carte génétique du bananier a été établie à partir de 90 locus — 58 marqueurs RFLP, 4 marqueurs isoenzymatiques et 28 marqueurs RAPD. Parmi ces locus, 77 ont pu être répartis en 15 groupes de liaison et 13 locus indépendants. Cette carte a été complétée avec 30 marqueurs microsatellites. Une deuxième carte a été dressée : elle comporte plus de 300 marqueurs répartis en 11 groupes de liaison, ce qui correspond au nombre génomique de base des bananiers (NOYER *et al.*, 1997). En combinant ces deux cartes, il a été possible d'ébaucher une carte schématique à partir de 130 marqueurs spécifiques de locus. Elle pourra être mise à profit pour opérer une sélection assistée par marqueurs.

### La culture d'embryons zygotiques

Les graines de bananiers qui résultent de pollinisations manuelles sont souvent mal formées et parfois immatures. En semis de pépinière, leur taux de germination est très faible, de l'ordre de 0 à 25 % selon les croisements. Le sauvetage d'embryons *in vitro* permet d'augmenter très significativement ce taux, qui peut atteindre 95 % dans les conditions optimales d'utilisation (BAKRY et HORRY, 1992a). Dans les programmes d'amélioration des bananiers, il est possible, grâce à cette technique, d'accroître l'effectif des descendance et d'accéder à de nouvelles combinaisons parentales.

### L'embryogenèse somatique

Dans le genre *Musa*, l'embryogenèse somatique vise essentiellement deux objectifs : la mise au point de nouvelles techniques de micropropagation performantes et l'élaboration de systèmes de régénération cellulaire nécessaires au développement des programmes d'amélioration non conventionnelle.

La technique a été appliquée avec succès aux embryons immatures diploïdes, puis aux tissus végétatifs (NOVAK *et al.*, 1989 ; DHED'A *et al.*, 1991) et aux tissus floraux (ESCALANT *et al.*, 1994). La régénération des plantes par embryogenèse adventive et par suspensions cellulaires a récemment progressé (COTE *et al.*, 1996 ; planche V, 4). Ces méthodes d'embryogenèse ont été développées avec des génotypes très différents : des cultivars de bananiers dessert et de bananiers à cuire d'intérêt agronomique ainsi que des clones diploïdes utiles pour l'amélioration génétique.



### La cryoconservation

La cryoconservation peut être pratiquée sur des suspensions cellulaires embryogènes et sur des méristèmes proliférants. On envisage de l'utiliser pour conserver à long terme les ressources génétiques des bananiers. Cette technique évite le repiquage des plantes *in vitro*, qui représente une lourde charge de travail pour les grandes collections et peut engendrer des mutations et occasionner des pertes d'accessions du fait de contaminations ou d'erreurs (PANIS *et al.*, 1990). Associée à l'embryogenèse somatique, la cryoconservation permet aussi de stocker, sous la forme de suspensions cellulaires congelées, une production industrielle de vitroplants. Elle offre la possibilité de vérifier la qualité et la conformité du matériel stocké : une évaluation agronomique peut être effectuée sur un échantillon de plantes issues de la décongélation et de la régénération.

### Les haplométhodes

A l'exception des bananiers sauvages, tous les diploïdes exploités pour les hybridations présentent une hétérozygotie génique, de 20 à 70 %, et une hétérozygotie structurale — translocations et inversions de portions de chromosomes. Ces deux types d'hétérozygotie renforcent la stérilité des diploïdes et entraînent une forte variabilité des populations gamétiques quand elles existent. L'efficacité des programmes d'amélioration pourrait être accrue si l'on disposait de lignées plus fertiles.

Les premières plantes androgénétiques de bananier ont été obtenues par la culture d'anthers chez le clone sauvage Long Tavoy de *M. acuminata* (BAKRY et HARRY, 1992b). Les facteurs qui gouvernent l'induction des cals androgénétiques — stades de prélèvement des anthers, milieux de culture — et la régénération de plantes entières ont été précisés par la suite. A ce jour, de nombreux cals et plusieurs plantes haploïdes et diploïdes ont été produits à partir de différents clones de *M. acuminata* et de *M. balbisiana*.

### La culture de protoplastes et les fusions somatiques

Des plantes entières du cultivar Bluggoe (ABB) ont été régénérées à partir de protoplastes isolés de suspensions cellulaires embryogènes et cultivés sur des couches nourricières de *Lolium* (MEGIA *et al.*, 1993). Elles font actuellement l'objet d'une évaluation agronomique afin de déterminer l'incidence de l'étape « protoplastes » sur les variations somaclonales.

A la suite de ces premiers résultats, l'équipe de l'université Paris XI, en France, s'est engagée dans des travaux de fusion somatique, qui pourraient constituer un appui précieux aux programmes d'amélioration conventionnelle. Cette technique permettrait d'accélérer les croisements ou même d'effectuer des croisements difficiles ou impossibles à réaliser par hybridation classique du fait de la stérilité de certains géniteurs diploïdes. On envisage, dans un premier temps, de procéder à des hybridations somatiques entre des bananiers diploïdes pour créer des tétraploïdes puis, par rétrocroisement, des triploïdes.

Dans un deuxième temps, le développement des haplométhodes devrait permettre de fusionner des protoplastes haploïdes et diploïdes pour créer directement des nouvelles variétés triploïdes.

### La transformation génétique

Les travaux de transformation génétique sont très récents chez les bananiers. Ils ont été consacrés, pour l'essentiel, à la mise au point des méthodes de transfert de gènes. Ils sont menés dans plusieurs centres de recherche, entre autres l'université catholique de Louvain, le BTI (Boyce Thompson Institute for Plant Research) associé à l'université Cornell, le CATIE, l'IAEA et le CIRAD. Ainsi, des bananiers transformés ont déjà été produits par bombardement de particules sur des suspensions cellulaires (SAGI *et al.*, 1995) et par inoculation d'*Agrobacterium tumefaciens* sur des sections de méristèmes végétatifs cultivés *in vitro* (MAY *et al.*, 1995).

Le transfert de gènes d'intérêt agronomique pourrait cependant débiter dans un avenir proche. Il portera en priorité sur les gènes de résistance aux virus — *cucumber mosaic virus*, *banana bunchy top virus* — pour lesquels il n'existe pas de bananiers naturellement résistants. Des stratégies d'acquisition de ces résistances par transformation génétique sont d'ailleurs disponibles. D'autre part, les dégâts considérables occasionnés par les charançons et les nématodes justifient la mise en place rapide de programmes de recherche sur les inhibiteurs de protéases et les gènes de *Bacillus thuringiensis*. Les ravages dus aux champignons du genre *Mycosphaerella* motivent déjà la recherche de gènes de résistance — chitinases, protéines antifongiques... Plusieurs équipes envisagent également de modifier les voies métaboliques qui contrôlent le mûrissement — gène antisens de la 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase.

La production, dans la banane, de l'antigène de l'hépatite B pour disposer d'un vaccin oral est en cours d'étude au BTI. Cette démarche demande maintenant à être validée. Elle pose de surcroît de nombreuses questions de bioéthique.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

Jusqu'à présent, la diffusion de nouvelles variétés hybrides de banane d'exportation, sélectionnées pour leur résistance à la maladie de Panama, n'a pas connu un franc succès. Cette situation résulte probablement du fait que les performances agronomiques de ces hybrides n'ont jamais égalé celles des Cavendish, qui sont encore résistants à la maladie dans la plupart des zones de culture. D'autre part, les organisations professionnelles, estimant que l'apport massif d'intrants, notamment de pesticides, peut encore améliorer la productivité des cultures, ne considèrent pas le recours aux variétés améliorées comme prioritaire.

Cependant, sous l'effet conjugué des pressions parasitaires et de l'évolution des habitudes alimentaires, la situation évolue. En Amérique centrale, l'apparition de souches de *M. fijiensis* résistantes aux matières actives utilisées rend la lutte chimique de plus en plus coûteuse et de moins en moins efficace. De même, dans les aires marginales de production où le climat est plus froid, l'extension de la race 4 de *F. oxysporum* f. sp. *cubense* empêche la culture des variétés de Cavendish, qui sont sensibles à cette souche. D'autre part, les consommateurs des pays développés recherchent maintenant des produits plus diversifiés : fruits de forme et de saveur nouvelles, bananes produites selon des pratiques culturales plus respectueuses de l'environnement. Pour répondre à cette demande et conquérir des parts de marché, les producteurs devront nécessairement s'appuyer sur de nouvelles variétés.

## Les progrès génétiques

### LES VARIÉTÉS DE BANANE D'EXPORTATION

Par la sélection de variants somaclonaux, le TBRI a créé une nouvelle variété de Cavendish, résistante à la race 4 de la maladie de Panama. Enregistrée sous le nom de Tai-Chiao n° 1 en 1992, cette variété a entraîné un regain des exportations taïwanaises de bananes, qui avaient cessé au début des années 90. En 1997, plus de 1 000 hectares, sur les 5 000 en production que compte Taïwan, ont été plantés avec cette nouvelle variété. L'expansion de Tai-Chiao n° 1 est maintenant limitée en raison de ses faibles performances agronomiques dans les situations pédoclimatiques difficiles, en particulier durant l'hiver, à basse température. Ce clone est également assez sensible au *corky scarb*, maladie causée par des piqûres de thrips sur la peau des fruits (S.C. Hwang, comm. pers.).

### LES VARIÉTÉS DESTINÉES AUX MARCHÉS LOCAUX

La diffusion de nouvelles variétés pour les marchés locaux, bien que relevant de préoccupations plus récentes, est certainement plus avancée que celle des bananes d'exportation. La lutte chimique étant inaccessible pour la majorité des petits producteurs en raison de son coût, seules les variétés naturellement résistantes aux maladies peuvent leur garantir une production satisfaisante. Les exigences de productivité, de présentation, de calibrage et de durée de vie des fruits sont aussi moins fortes dans ces systèmes de production. En conséquence, les variétés nouvellement créées ont trouvé un accueil très favorable auprès des structures professionnelles pour alimenter les marchés locaux en fruits frais et en légumes à cuire.

Entre 1988 et 1990, la FHIA a autorisé la diffusion de son matériel hybride par l'INIBAP, en contrepartie d'une aide financière. Un programme international d'essai a fixé le cadre de cette diffusion à quelques instituts de référence capables d'évaluer les mêmes hybrides selon des procédures standardisées,

dans des écologies différentes. Durant la première phase de ce programme, sept hybrides tétraploïdes de la FHIA ont été testés pour leur résistance aux cercosporioses. A l'issue de cette phase, trois hybrides — FHIA01, FHIA02 et FHIA03 — ont été retenus. L'intérêt de FHIA01 comme banane dessert a été confirmé en Australie, ce qui a entraîné son enregistrement officiel sous le nom de Goldfinger. Cet hybride est tolérant au froid et sa pulpe, plus ferme, est de meilleure qualité sous les latitudes subtropicales que sous les climats tropicaux. Un autre de ces hybrides, FHIA03, a lui aussi été exploité comme banane à cuire : à Cuba, sa culture couvre plus de 1 000 hectares.

La sélection de ces trois hybrides par la communauté internationale a eu pour effet de dynamiser les activités de la FHIA et des autres programmes d'amélioration génétique appelés à participer aux phases suivantes en proposant de nouveaux hybrides. D'autres clones, entre autres IRFA909, IRFA910 et FHIA21, résistants à la maladie des raies noires, sont en cours de diffusion. FHIA21 est maintenant cultivé au Honduras, où les consommateurs préfèrent son fruit à celui du bananier Plantain traditionnel (P. Rowe, comm. pers.)

Parallèlement, des accessions naturelles de bananiers ont été diffusées par les centres scientifiques et l'INIBAP. Leur comportement à l'égard des maladies a été évalué dans des conditions particulières d'environnement, en altitude notamment. Placées dans de nouveaux contextes, ces accessions ont révélé un potentiel agronomique insoupçonné. Leurs performances ont incité les agriculteurs à les exploiter : c'est le cas du clone de Plantains Mbouroukou n° 1, collecté au Cameroun. Il a été évalué par l'IRFA (Institut de recherches sur les fruits et agrumes) et par le CRBP, au Cameroun, puis par le CIRAD, aux Antilles, avant d'être diffusé avec succès en Colombie sous le nom d'Africa.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

Compte tenu de la stérilité des bananiers cultivés, ce sont les rejets qui constituent le matériel habituel de plantation. Les principaux défauts des rejets sont leur médiocre qualité sanitaire — présence de ravageurs, contamination par des virus, des bactéries ou des champignons —, leur encombrement et l'irrégularité de leur multiplication.

### LA MICROPROPAGATION *IN VITRO*

Depuis une dizaine d'années, les techniques de micropropagation par bourgeonnement *in vitro* ont introduit des changements majeurs dans la culture des bananiers. Avec un marché annuel proche de 20 millions de vitroplants, le bananier est l'une des plantes de grande culture les plus multipliées *in vitro*. L'intérêt du vitroplant tient à sa bonne qualité sanitaire à l'égard des ravageurs, des bactéries et des champignons, à sa rapidité de multiplication et à ses performances agronomiques.

L'utilisation de vitroplants garantit, en particulier, un meilleur contrôle des infestations racinaires par les nématodes de l'espèce *Radopholus similis*, l'une des principales contraintes de la culture. Associés à des techniques culturales comme la jachère, les vitroplants permettent de réduire la fréquence d'application des traitements nématicides.

La rapidité de multiplication des vitroplants est considérable : à partir d'un rejet, on obtient en une année une dizaine de rejets ; par bourgeonnement *in vitro*, on produit, dans le même laps de temps, un millier de vitroplants. Il est également possible de procéder à la multiplication traditionnelle contrôlée en pépinière de plants provenant de culture *in vitro*. Cette méthode peut s'avérer efficace pour diffuser des plants améliorés quand il n'est pas possible de produire et d'acclimater des vitroplants à proximité des zones de culture. Elle convient à la diffusion des bananiers Plantains pour les cultures d'auto-consommation.

D'un point de vue agronomique, les vitroplants se distinguent par un développement à la fois plus rapide et plus homogène et par une productivité généralement supérieure à celle du matériel de plantation classique.

Les techniques de multiplication des bananiers par bourgeonnement *in vitro* ont fait l'objet de nombreuses publications (CRONAUER et KRIKORIAN, 1986, pour revue). Les techniques d'embryogenèse somatique, actuellement mises au point dans plusieurs laboratoires, pourraient conduire à une réduction des coûts de production des vitroplants, à la condition qu'elles permettent de régénérer des plants conformes du point de vue agronomique.

La contamination des plants à multiplier par les virus est contrôlée, de même que le risque de variations somaclonales. Il est indispensable de maîtriser ces deux étapes pour garantir la qualité sanitaire des vitroplants et leur conformité (COTE *et al.*, 1993).

#### LE CONTRÔLE SANITAIRE DU MATÉRIEL DIFFUSÉ

Le passage par la culture *in vitro* n'élimine pas systématiquement les virus présents dans le matériel initial. Les plants produits doivent donc subir un certain nombre de contrôles, en particulier pour dépister une contamination par le *banana bunchy top virus* ou par les mosaïques — en plage, en tirets et des bractées. La procédure suivie dans le cadre du programme d'échange de matériel génétique de l'INIBAP comprend trois étapes. Elle s'applique à des accessions d'origines géographiques diverses, qui présentent un intérêt agronomique, mais dont l'état sanitaire n'est pas connu (JONES et CARUANA, 1993). Dans un premier temps, on produit un clone par culture *in vitro*, puis on plante quatre plants issus de ce clonage en serre dans les conditions optimales de multiplication des virus. Ces plants sont soumis pendant six mois à divers contrôles — test ELISA, microscopie électronique, hybridation moléculaire. Cette indexation permet d'établir le « passeport » sanitaire de l'accession.

Le centre international de transit des bananiers de l'INIBAP, situé au sein de l'université catholique de Louvain, en Belgique, en dehors des zones de production, assure la réception du matériel végétal et sa mise en culture *in vitro*. Plusieurs centres disposant d'un laboratoire de recherche en virologie, comme le CIRAD en France et le QDPI en Australie, procèdent à l'indexation du matériel. Une fois le contrôle terminé, l'accession reconnue comme indemne est disponible sous la forme de cultures *in vitro*.

Dans l'optique de la production commerciale d'un clone donné par culture *in vitro*, la démarche proposée par le CIRAD consiste à identifier ou à créer des parcelles de production de rejets — éventuellement placées à l'abri des contaminations par les insectes — dont l'état sanitaire des plantes mères et des rejets est connu et régulièrement vérifié.

## Références bibliographiques

BAKRY F., HORRY J.P., 1992a. Tetraploid hybrids from interploid  $3x \times 2x$  crosses in cooking bananas. *Fruits*, 47 : 641-647.

BAKRY F., HORRY J.P., 1992b. Evidence for androgenesis in bananas. *In* : Biologie de la reproduction et amélioration des plantes : livres des résumés de posters. Angers, France, EUCARPIA, p. 133-134.

BAKRY F., HORRY J.P., TEISSON C., TEZENAS DU MONTCEL H., GANRY J., 1990. L'amélioration génétique des bananiers à l'IRFA-CIRAD. *Fruits*, n° spéc. : 25-40.

CARLIER J., LEBRUN M.H., ZAPATER M.F., DUBOIS C., MOURICHON, 1996. Genetic structure of the global populations of bananas black leaf streak fungus *Mycosphaerella fijiensis*. *Molecular Ecology*, 5 : 499-510.

CARREEL F., 1994. Etude de la diversité génétique des bananiers (genre *Musa*) à l'aide des marqueurs RFLP. Thèse de doctorat, INA, Paris-Grignon, France, 99 p.

CARREEL F., FAURE S., GONZALES DE LEON D., LAGODA P.J.L., PERRIER X., BAKRY F., TEZENAS DU MONTCEL H., LANAUD C., HORRY J.P., 1994. Evaluation de la diversité génétique chez les bananiers diploïdes (*Musa* sp.). *Génétique, sélection, évolution*, 26 (suppl. 1) : 125-136.

CHAMPION J., 1963. Le bananier. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 263 p.

CHAMPION J., 1967. Les bananiers et leur culture : botanique et génétique. Paris, France, IFAC, 214 p.

CHEESMAN E.E., 1947. Classification of the bananas. 2. The genus *Musa*. *Kew Bulletin*, 2 : 97-117.

COTE F.X., DOMERGUE R., MONMARSON S., SCHWENDIMAN J., TEISSON C., ESCALANT J.V., 1996. Embryogenic cell suspensions from the male flower of *Musa* AAA (cv. Grand Nain). *Physiologia Plantarum*, 97 : 285-290.

- COTE F.X., SANDOVAL J., MARIE P., AUBOIRON E., 1993. Variations in micropropagated bananas and plantains: literature survey. *Fruits*, 48 : 15-23.
- CRONAUER S.S., KRIKORAN A.D., 1986. Banana. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: Trees I, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 233-252.
- DANIELLS J.W., SMITH M.K., 1993. Somatic mutation of bananas: their stability and potential. *In* : International symposium on recent developments in banana cultivation technology, R.V. Valmayor *et al.* éd., Los Baños, Philippines, INIBAP-ASPNET, p. 162-171.
- DESSAUW D., 1987. Etude des facteurs de la stérilité du bananier (*Musa* spp.) et des relations cytotoxinomiques entre *M. acuminata* Colla et *M. balbisiana* Colla. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 139 p.
- DHED'A D., DUMORTIER F., PANIS B., VUYLSTEKE D., DE LANGHE E., 1991. Plant regeneration in cell suspension cultures of cooking banana cv. Bluggoe (*Musa* spp. ABB group). *Fruits*, 46 : 125-135.
- DODDS K.S., 1943. Genetical and cytological studies of *Musa*. V. Certain edible diploids. *Journal of Genetics*, 45 : 114-137.
- ESCALANT J.V., TEISSON C., COTE F.X., 1994. Amplified somatic embryogenesis from male flowers of triploid banana and plantain cultivars (*Musa* sp.). *In Vitro Cellular and Developmental Biology*, 30 : 181-186.
- FAURE S., BAKRY F., GONZALEZ DE LEON D., 1993. Cytogenetic studies of diploid bananas. *In* : Breeding banana and plantain for resistance to diseases and pests, J. Ganry éd., Montpellier, France, CIRAD-IRFA, p. 77-92.
- FAURE S., NOYER J.L., CARREEL F., HORRY J.P., BAKRY F., LANAUD C., 1994. Maternal inheritance of chloroplast genome and paternal inheritance of mitochondrial genome in bananas (*Musa acuminata*). *Current Genetics*, 25 : 265-269.
- FOURE E., PEFOURA M., MOURICHON X., 1990. Etude de la sensibilité variétale des bananiers et plantains à *Mycosphaerella fijiensis* Morelet au Cameroun : caractérisation de la résistance au champ de bananiers appartenant à divers groupes génétiques. *Fruits*, 45 : 339-345.
- FULLERTON R.A., OLSEN T.L., 1993. Pathogenic diversity in *Mycosphaerella fijiensis* Morelet. *In* : Breeding banana and plantain for resistance to diseases and pests, J. Ganry éd., Montpellier, France, CIRAD-IRFA, p. 201-211.
- INIBAP, 1993. Annual report 1993. Montpellier, France, INIBAP, 72 p.
- JONES D., CARUANA M.L., 1993. Screening banana and plantain germplasm for virus diseases. *In* : Annual report 1993. Montpellier, France, INIBAP, p. 66-69.
- LANGDON R., 1993. The banana as a key to early American and Polynesian history. *The Journal of Pacific History*, 28 : 15-35.
- DE LANGHE E., 1995. Is plantain the oldest fruit crop in the world? *In* : Celebration of the King Baudouin award to IITA. Ibadan, Nigeria, IITA, p. 44-47.
- DE LANGHE E., DEVREUX M., 1960. Une sous-espèce nouvelle de *Musa acuminata* Colla. *Bulletin du jardin botanique de Bruxelles*, 30 : 375-388.
- LEBOT V., MEILLEUR B.A., MANSHARDT R.M., 1994. Genetic diversity in Eastern Polynesian bananas. *Pacific Science*, 48 : 16-31.

MAILLARD J.C., 1986. Le marché international de la banane : étude géographique d'un système commercial. *Fruits*, 41 : 287-296.

MAY G.D., AFZA R., MASON H.S., WIECKO A., NOVAK F.J., ARNTZEN C.J., 1995. Generation of transgenic banana (*Musa acuminata*) plants via *Agrobacterium*-mediated transformation. *Bio/Technology*, 13 : 486-492.

MEGIA R., HAICOUR R., TIZROURINE S., BUI-TRANG V., ROSSIGNOL L., SHIHACHAR D., SCHWENDIMAN J., 1993. Plant regeneration from cultured protoplasts of the cooking banana cv. Bluggoe (*Musa* spp. AAB group). *Plant Cell Reports*, 13 : 41-44.

MENENDEZ T., SHEPHERD K., 1975. Breeding new bananas. *World Crops*, 27 : 104-112.

NOVAK F.J., AFZA R., VAN DUREN M., OMAR M.S., 1990. Mutation induction by gamma irradiation of *in vitro* cultured shoot tips of banana and plantain (*Musa* cvs.). *Tropical Agriculture*, 67 : 21-28.

NOVAK F.J., AFZA R., VAN DUREN M., PEREA-DALLOS M., CONGER B.V., XIOLANG T., 1989. Somatic embryogenesis and plant regeneration in suspension cultures of dessert (AA, AAA) and cooking (AAB) bananas. *Bio/Technology*, 46 : 125-135.

NOYER J.L., DAMBIER D., GRIVET L., LANAUD C., LAGODA P.J.L., 1997. A saturated map of diploid banana, *Musa acuminata*: microsatellites, RFLP, isozymes, RAPD and AFLP. *In* : Plant and animal genome V. San Diego, Etats-Unis, Scherago International (sous presse).

PANIS B., WITHERS L., DE LANGHE E., 1990. Cryopreservation of *Musa* suspension cultures and subsequent regeneration of plants. *Cryo-Letters*, 11 : 337-350.

PERRIER X., TEZENAS DU MONTCEL H., 1990. Musaid a computerized determination system. *In* : Identification of genetic diversity in the genus *Musa*, R.L. Jarret éd., Montpellier, France, INIBAP, p. 76-91.

ROWE P., ROSALES F., 1993. Genetic improvement of banana, plantains and cooking banana in FHIA, Honduras. *In* : Breeding banana and plantain for resistance to diseases and pests, J. Ganry éd., Montpellier, France, INIBAP, p. 243-266.

SAGI L., PANIS B., REMY S., SCHOOF H., DE SMET K., SWENNEN R., CAMMUE B., 1995. Genetic transformation of banana and plantain (*Musa* spp.) via particle bombardement. *Bio/Technology*, 13 : 481-485.

SHEPHERD K., DANTAS J.L.L., DE OLIVEIRA E SILVA S., 1994. Breeding Prata and Maça cultivars for Brazil. *In* : The improvement and testing of *Musa*: a global partnership. Montpellier, France, INIBAP, p. 57-168.

SIMMONDS N.W., 1962. The evolution of the bananas. Londres, Royaume-Uni, Longman, 170 p.

SIMMONDS N.W., 1966. Bananas. Londres, Royaume-Uni, Longman, 512 p.

SIMMONDS N.W., SHEPHERD K., 1955. The taxonomy and origins of the cultivated bananas. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 55 : 302-312.

STOVER R.H., BUDDENHAGEN I.W., 1986. Banana breeding: polyploidy, disease resistance and productivity. *Fruits*, 40 : 175-191.

TANG C.Y., HWANG S.C., 1994. *Musa* mutation breeding in Taiwan. *In* : The improvement and testing of *Musa*: a global partnership. Montpellier, France, INIBAP, p. 219-227.



VUYLSTEKE D., SWENNEN R., DE LANGHE E., 1991. Somaclonal variation in plantains (*Musa* spp. AAB group) derived from shoot-tip culture. *Fruits*, 46 : 429-439.

VUYLSTEKE D., SWENNEN R., ORTIZ R., 1993. Development and performance of black sigatoka-resistant tetraploid hybrids of plantain (*Musa* spp. AAB group). *Euphytica*, 65: 33-42.



# Le cacaoyer

---

Albertus B. Eskes, Claire Lanaud

Le cacaoyer, *Theobroma cacao*, est un arbre originaire du bassin amazonien et des régions tropicales humides avoisinantes. C'est une espèce diploïde ( $2n = 20$ ) de la famille des sterculiacées. Parmi la vingtaine d'espèces du genre *Theobroma*, c'est la seule qui soit cultivée à grande échelle pour la production de cacao (planche VI, 1). Le copuaçu, *T. grandiflora*, est planté à petite échelle au Brésil. La pulpe de ses fruits entre dans la fabrication de boissons et de sorbets.

Le cacaoyer a été domestiqué à l'époque précolombienne par les Indiens d'Amérique centrale, où sa mise en culture remonte au moins au VI<sup>e</sup> siècle. Les Indiens produisaient une boisson, appelée « cacahuatl », à base de fèves de cacao torréfiées, moulues et mélangées à du maïs, de la vanille et du piment. Ils employaient également les fèves comme monnaie d'échange. Après la conquête du Mexique par les Espagnols, les variétés de cacaoyer d'Amérique centrale, les Criollo, ont été introduites d'abord dans la Caraïbe et au Venezuela, puis aux Philippines, en Indonésie, en Inde et à Madagascar. Au Brésil, la culture de cacaoyers d'origine locale, les Forastero bas-amazoniens ou Amelonado, s'est établie au XVIII<sup>e</sup> siècle. En 1822, les Amelonado ont été introduits en Afrique, à São Tomé, et plus tard au Ghana, au Nigeria et en Côte d'Ivoire. En Equateur, un type local, le Nacional, a commencé d'être cultivé à grande échelle au début du XIX<sup>e</sup> siècle. Ce pays est devenu alors le premier

producteur de cacao et l'est resté pendant près d'un siècle. Des hybrides entre Forastero et Criollo, les Trinitario, sont apparus sur l'île de la Trinité vers 1800. Ils ont été introduits, ainsi que d'autres cacaoyers américains, au Cameroun et en Papouasie-Nouvelle-Guinée au début du xx<sup>e</sup> siècle. Les anciennes variétés de Criollo, très sensibles aux maladies et aux insectes, ont été remplacées progressivement presque partout par des variétés de Forastero ou de Trinitario.

La consommation de cacao a considérablement progressé à partir de 1850 avec l'invention du presse-beurre, qui a permis de diversifier les produits cacaotés (boissons, tablettes, confiserie, poudre, pâte à tartiner). La production mondiale passe en effet de 18 000 tonnes en 1850 à 155 000 tonnes vers 1900, et atteint 672 000 tonnes en 1940 (WOOD et LASS, 1985). La production de cacao marchand, constitué des fèves fermentées et séchées, est aujourd'hui d'environ 2,6 millions de tonnes, pour une valeur de 3,5 milliards de dollars. L'Afrique assure 55 % de cette production, l'Asie 23 % et l'Amérique 22 %. Au cours des trois dernières années, les plus gros producteurs ont été la Côte d'Ivoire (38 %), le Ghana (12 %), l'Indonésie (10 %), le Brésil (10 %) et la Malaisie (6 %).

La production mondiale connaît des périodes de stagnation, comme dans les années 60 et depuis 1990, qui alternent avec des périodes de croissance et de surproduction, ce qui entraîne de fortes fluctuations des prix. La consommation, en revanche, progresse de façon plus stable : environ 4 % par an au cours des trente dernières années. Près de 80 % de la production est exportée vers les Etats-Unis et l'Europe (Pays-Bas et Allemagne, en particulier), où l'industrie de broyage s'est fortement concentrée. La fève de cacao, fermentée et séchée, constitue la matière première de cette industrie. Après torréfaction et élimination de la coque, elle est utilisée pour fabriquer des produits semi-finis, comme la pâte et le beurre de cacao, ou des produits finis destinés directement à la consommation, comme la poudre, les tablettes ou les confiseries de chocolat.

Le marché du cacao reconnaît le cacao « ordinaire », qui provient surtout des variétés Forastero, et le cacao « fin » ou « aromatique », dont la définition varie selon les préférences des chocolatiers et des consommateurs, et qui représente moins de 5 % de la production totale. Le cacao fin est produit par les anciennes variétés de Criollo, par le Nacional en Equateur ou le Trinitario dans la Caraïbe. Il fait l'objet d'une prime très variable, selon la demande et la qualité. Il est utilisé pur ou en mélange pour améliorer le goût du cacao ordinaire.

L'amélioration du cacaoyer a débuté au xx<sup>e</sup> siècle en Indonésie. Dès 1930, des travaux de sélection ont été menés à la Trinité, où aujourd'hui encore une collection internationale est conservée par la Cocoa Research Unit (CRU). En Afrique de l'Ouest, les travaux d'amélioration du West African Cocoa Research Institute (WACRI), créé en 1944, ont été repris par la suite dans le cadre du Cocoa Research Institute of Ghana (CRIG) et du Cocoa

Research Institute of Nigeria (CRIN). Dans plusieurs pays francophones d'Afrique, l'Institut français du café et du cacao (IFCC, actuellement intégré au CIRAD) a participé à la mise en place de programmes d'amélioration génétique dans les années 50 et 60. Ces programmes sont poursuivis, au Cameroun, par l'Institut de recherche agronomique et de développement (IRAD) et, en Côte d'Ivoire, par l'Institut des forêts (IDEFOR). Le CIRAD continue à collaborer avec des programmes de sélection et d'évaluation de ressources génétiques et développe des recherches sur les marqueurs moléculaires et sur la micropropagation. En Amérique du Sud, l'amélioration du cacaoyer a débuté réellement avec la création, en 1963 au Brésil, de la Comissão Executiva do Plano de Lavoura Cacaueira (CEPLAC) et de son centre de recherche de Bahia. L'Équateur, avec l'Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIAP), mène lui aussi un programme de sélection. En Asie du Sud-Est, le développement rapide de la cacaoculture dans les années 80 a entraîné la mise en place de programmes de sélection au sein d'organismes privés et publics : Malaysian Cocoa Board (MCB) et Bal Plantations, en Malaisie, Indonesian Coffee and Cocoa Research Institute (ICCRI) et Bah Liah Research Station, en Indonésie, Cocoa and Coconut Research Institute (CCRI), en Papouasie-Nouvelle-Guinée. Pour stimuler la collaboration internationale et intensifier les échanges scientifiques, les généticiens du cacaoyer ont créé en 1994 l'International Group for Genetic Improvement of Cocoa (INGENIC). Ce groupe publie régulièrement une lettre d'information et organise des ateliers de travail.

## La plante cultivée

### La plante et son mode de reproduction

L'arbre issu de semis est formé d'un axe orthotrope, qui donne naissance entre 12 et 15 mois à une couronne composée de cinq branches plagiotropes. Après quelques années, des couronnes successives se forment par des rejets orthotropes et la plante peut atteindre 20 mètres de hauteur à l'état sauvage. En culture, le cacaoyer est souvent taillé pour ne former qu'une seule couronne. La concurrence entre les arbres adultes est importante car la dimension de la couronne est généralement supérieure à l'écartement entre les plantes.

Le cacaoyer se reproduit à l'état naturel par voie sexuée bien que la multiplication végétative puisse intervenir par la formation de rejets orthotropes sur des troncs ou des branches tombés à terre. La multiplication végétative horticole est réalisée par bouturage ou greffage d'axes orthotropes et plagiotropes. Les arbres issus d'axes plagiotropes sont buissonnants et nécessitent une taille de formation. Les boutures plagiotropes peuvent former, après quelques

années, des rejets orthotropes. Les taux de réussite du bouturage et du greffage dépendent du génotype : les Criollo sont moins aptes à la multiplication végétative que les Forastero.

Les fleurs du cacaoyer, très petites et hermaphrodites, apparaissent en grand nombre sur des coussinets floraux, directement sur les branches et sur le tronc (planche VI, 2). Les insectes, surtout les moucheron du genre *Forcipomyia*, pollinisent en moyenne 5 à 10 % de toutes les fleurs produites. Il existe un système d'auto-incompatibilité chez plusieurs populations de cacaoyer. Le taux d'allogamie atteint 50 à 100 % en culture.

L'ovaire contient 30 à 60 ovules, ce nombre étant une caractéristique très héritable. La nouaison et la fertilité ovulaire dépendent des conditions de pollinisation et de la nutrition (FALQUE, 1994 ; LACHENAUD, 1995). Les fruits sont des baies, appelées cherelles au jeune âge et cabosses à l'âge adulte (planche VI, 3). Le flétrissement des jeunes cherelles sur l'arbre, le *cherelle wilt*, est généralement considéré comme un phénomène de régulation de production en fonction des capacités physiologiques des arbres. La maturation des fruits dure, selon les génotypes, de 4,5 à 7 mois. Les cabosses immatures des Forastero sont généralement vertes ou vert pâle puis deviennent jaunes à maturité. Pour les Trinitario et les Criollo, les cabosses immatures présentent différentes intensités de rouge et, à maturité, d'orange (planche VI, 1 et 4). Les caractéristiques des fruits sont très variables d'une population à l'autre mais aussi au sein d'une même population. Les fèves sont constituées de l'embryon, des cotylédons et de la testa. Les cotylédons sont violets ou plus ou moins blancs, ce dernier caractère étant monogénique et récessif. Le poids d'une fève sèche peut varier entre 0,7 et 2 grammes et le nombre de fèves par fruit entre 20 et 50. Le mucilage blanc, aqueux et sucré qui entoure les fèves mûres est une protubérance de la testa, qui conditionne la fermentation nécessaire à la production du cacao marchand.

La production de fruits débute entre 1,5 et 5 ans après la plantation, selon la précocité des variétés et les conditions d'environnement. Les périodes de récolte, étalées dans l'année, dépendent surtout des conditions climatiques et du génotype. La taille des fèves, le pourcentage de coque (testa et restes du mucilage), la teneur en beurre et sa dureté déterminent la valeur technologique du cacao marchand. Sa qualité organoleptique, évaluée à partir de la liqueur de cacao ou de tablettes de chocolat, dépend de l'origine génétique et des conditions de post-récolte.

## Le système d'auto-incompatibilité

Le système d'auto-incompatibilité du cacaoyer est particulier car son fonctionnement, au moment de la fusion gamétique, est tardif dans le processus de fécondation. Le déterminisme génétique en est complexe (KNIGHT et ROGERS, 1955 ; COPE, 1962). Il fait intervenir un gène codant pour plusieurs allèles *S*, qui entretiennent des relations de dominance ou de codominance entre eux.

La rencontre de deux allèles *S* de même nature et en position de dominance ou de codominance engendre une réaction d'incompatibilité. Ce système fonctionne comme un système gamétophytique au niveau des fusions des gamètes dans la mesure où à la fois la nature des allèles et leur état de dominance dans la plante mère conditionnent la fusion. Cependant, si l'on considère la nouaison des fruits, tout se passe comme si le système était uniquement sporophytique. Une plante autocompatible serait homozygote pour l'allèle *Sf* inactif. COPE (1962) émet l'hypothèse de deux autres gènes complémentaires, *A* et *B*, pouvant affecter l'expression des gènes *S*.

Des génotypes autocompatibles se rencontrent chez les Criollo, chez les Trinitario et chez les Forastero bas-amazoniens ; les Forastero haut-amazoniens sont en général auto-incompatibles. Pour Cope, un croisement est considéré comme compatible quand il présente un taux de réussite compris entre 10 et 100 %. Pour certains génotypes, l'auto-incompatibilité n'est pas complète et, pour la plupart, elle peut être levée par l'apport simultané de pollen compatible et incompatible (LANAUD, 1987). Cette situation, favorisée dans la nature par la pollinisation entomophile, peut conduire à un certain taux d'autogamie dans les populations naturelles auto-incompatibles.

Ce système d'incompatibilité a d'importantes répercussions sur la production de semences hybrides par pollinisation naturelle dans des champs semenciers biclonaux, dont le clone femelle est en général un Forastero haut-amazonien testé préalablement pour son auto-incompatibilité. Les marqueurs enzymatiques ont permis de vérifier l'origine des semences récoltées dans de tels dispositifs : de 0 à 100 % d'entre elles sont issues d'autofécondation, selon les combinaisons génétiques (LANAUD, 1987). La pollinisation manuelle est donc indispensable pour produire des semences hybrides.

## Les modes de culture

Le cacaoyer est cultivé traditionnellement sur des défriches de forêt, souvent à l'ombre d'arbres naturels ou de légumineuses arborescentes plantées, ou en association avec le cocotier comme en Asie. La culture de plein soleil, pratiquée en Côte d'Ivoire, au Nigeria et en Malaisie, peut aboutir à des rendements supérieurs mais nécessite plus d'intrants et dépend de la capacité d'adaptation des variétés au plein soleil. La plupart des pays producteurs plantent le cacaoyer à une densité de 1 000 à 1 200 arbres par hectare, mais certains pays, comme la Papouasie-Nouvelle-Guinée, qui bénéficient de conditions très favorables à la croissance végétative appliquent des densités moindres. Il existe une forte interaction entre la production et la densité, en raison de la compétition entre les arbres due à leur différence de vigueur. Certains clones peu vigoureux plantés à 5 000 arbres par hectare produisent 3 tonnes par hectare, alors que, dans ces conditions, la production de clones vigoureux peut être quasi nulle (LOCKWOOD et PANG, 1995).

La plupart des plantations sont réalisées par des petits paysans. Les engrais chimiques sont rarement utilisés ; en revanche, du fait de l'importance des ravageurs et des maladies, les insecticides et les fongicides sont d'un emploi fréquent. La production moyenne à l'hectare est de 0,5 tonne et varie de 0,15 à 1 tonne selon les pays. Dans les plantations industrielles, la production se situe entre 1 et 2 tonnes et peut atteindre 4 tonnes dans des conditions exceptionnelles.

Une plantation a une durée de vie économique de quinze à quarante ans. Sa production est maximale entre 5 et 12 ans, puis décroît du fait d'une hétérogénéité croissante, d'un ombrage excessif et des dégâts occasionnés par les maladies ou les insectes. Dans tous les pays, le renouvellement des plantations représente un enjeu considérable.

## Les problèmes phytosanitaires

Le cacaoyer est un arbre particulièrement sensible aux maladies et aux ravageurs, qui constituent souvent des facteurs limitant sa production. La pourriture brune des cabosses, due à *Phytophthora* spp., est répandue dans le monde entier mais provoque des dégâts surtout en Afrique (Cameroun, Nigeria, Togo). En Papouasie-Nouvelle-Guinée et dans le Pacifique, *P. palmivora* occasionne des chancres du tronc, responsables d'une dégénérescence précoce des plantations. La lutte chimique contre ces champignons est possible mais onéreuse, car elle nécessite de nombreux traitements. La maladie du balai de sorcière, due à *Crinipellis pernicioso*, sévit en Amérique du Sud. Elle est en partie responsable du déclin de la cacaoculture au Surinam, en Equateur et à la Trinité, et a récemment gagné Bahia, au Brésil, où les dégâts sont considérables. Le *vascular streak dieback*, dû à *Oncobasidium theobromae*, se rencontre en Asie du Sud-Est, et entraînerait 20 à 30 % de pertes en Papouasie-Nouvelle-Guinée (WOOD et LASS, 1985). Enfin, la moniliose, due à *Moniliophthora roreri*, est originaire des pays andins et progresse en Amérique du Centre et du Sud. En l'absence de fongicides efficaces, le contrôle de ces trois dernières maladies passe par la taille des organes affectés. Le *swollen shoot*, seule maladie virale d'importance économique, affaiblit les arbres et entraîne la mort des plus sensibles. Elle est présente au Nigeria, au Ghana et au Togo, où des campagnes d'éradication des cacaoyers malades ont été menées.

Les insectes piqueurs les plus fréquents sur le cacaoyer sont les mirides (*Sahlbergella* sp., *Distantiella* sp. et *Helopeltis* sp.), qui attaquent les jeunes pousses et les cabosses, et les thrips (*Selanothrips rubrocintus*). En Afrique, les mirides peuvent entraîner la dégénérescence totale du feuillage en quelques années. En Asie du Sud-Est, un insecte foreur des cabosses, le *cocoa pod borer* (*Conopomorpha cramerella*), provoque des pertes de fruits très importantes. Son contrôle chimique est très coûteux ; il atteint près de 40 % du coût global de production.



## La diversité des formes sauvages et cultivées

### La diversité morphogéographique

L'aire de répartition naturelle de *T. cacao* se situe dans les régions tropicales humides de basse altitude de l'Amérique du Sud et de l'Amérique centrale entre 20° de latitude nord et sud.

Les variétés de cacaoyer cultivées aujourd'hui sont souvent proches des types sauvages, à l'exception des variétés de Criollo cultivées depuis deux mille ans en Amérique centrale. Les premières descriptions des cultivars se fondaient sur la forme de leurs cabosses : Anjoletta (pointue, base large, sillons profonds), Amelonado (forme de petit melon, base rétrécie en goulot de bouteille, surface lisse, sillons peu marqués), Calabacillo (petite et presque sphérique), Cundeamor (allongée, pointue, base rétrécie en goulot de bouteille, surface verruqueuse). Ces critères sont maintenant peu utilisés, à l'exception du terme Amelonado, qui caractérise certains cultivars du bassin amazonien.

On reconnaît actuellement deux grands groupes botaniques, les Criollo et les Forastero, qui constitueraient, selon CUATRECASAS (1964), deux sous-espèces : *T. cacao* subsp. *cacao* pour les Criollo et *T. cacao* subsp. *sphaerocarpum* pour les Forastero. Un troisième groupe, les Trinitario, rassemble des formes hybrides entre les deux premiers.

#### LES CRIOLLO

Les Criollo se rencontrent du Mexique jusqu'en Colombie et au Venezuela, sous forme cultivée ou subspontanée. Ils ont une croissance lente, sont plus sensibles aux maladies et aux insectes que les Forastero et manifestent une forte diversité morphologique (SORIA, 1970). Leurs fruits sont allongés, avec une pointe acuminée, une surface lisse ou rugueuse, rouge ou verte avant maturité, et un cortex peu lignifié. Les fèves sont généralement grandes et épaisses, de couleur blanche ou rosée. Les formes cultivées de Criollo varient depuis un type proche de la forme Amelonado (Porcelana du Venezuela) jusqu'au type Cundeamor trouvé au Mexique, en Colombie et au Venezuela, où la forme Anjoletta est aussi présente. Une forme particulière (Pentagona) se rencontre dans les anciennes plantations du Mexique, du Guatemala et du Nicaragua.

Actuellement, les Criollo sont remplacés dans presque toutes les plantations par des Trinitario ou par des Forastero, plus vigoureux mais dont les fèves sont de moindre qualité. Dans certains pays comme le Mexique, les Criollo ne subsistent plus qu'en groupes d'arbres isolés, dont la forme et la taille de cabosses sont variables. Ces cultivars traditionnels constituent un matériel génétique en voie de disparition et contiennent souvent des formes plus ou moins introgressées par des Forastero.

## LES FORASTERO

Les Forastero forment un groupe très diversifié. Ils se rencontrent à l'état sauvage ou cultivé en haute Amazonie (Pérou, Equateur, Colombie), dans tout le bassin amazonien (Brésil), dans les Guyanes, et le long de l'Orénoque au Venezuela. Ce sont des arbres vigoureux dont les fruits, de forme très variable, sont en général plus courts et plus ovales que ceux des Criollo de type Cundeamor. Leurs fèves aplaties, violet foncé, donnent un cacao de qualité moyenne. Ces cacaoyers sont regroupés selon leur origine géographique.

### Les Forastero de basse Amazonie et de la vallée de l'Orénoque

Les Forastero de basse Amazonie et de la vallée de l'Orénoque sont largement cultivés dans tout le bassin amazonien ; la forme la plus typique en est l'Amelonado (planche VI, 1). Les premiers cacaoyers introduits en Afrique étaient de ce type. Parmi les autres formes cultivées, on relève des variations dans l'aspect des cabosses — petites et rondes, à surface lisse (type Calabacillo de la variété Pará du Brésil) ou plus allongées — et des fèves, qui sont en général aplaties et violet foncé, mais parfois blanches (variétés Catongo et Almeida). Un vaste programme de prospection de types sauvages et spontanés dans tout le bassin amazonien, au Brésil, a révélé une très forte diversité morphologique (BARRIGA *et al.*, 1984).

### Les Forastero de haute Amazonie

Les Forastero de haute Amazonie, qui ont été décrits pour la première fois au Pérou et en Equateur (POUND, 1938), présentent une multitude de formes. En moyenne Amazonie, leurs cabosses, toujours vertes, sont plus allongées que celles des Forastero bas-amazoniens et souvent verruqueuses avec parfois une base en goulot de bouteille. Certains génotypes se rapprochent du type Cundeamor, mais avec des fèves toujours violettes. En haute Amazonie, les arbres sauvages ont généralement des cabosses acuminées avec une surface verruqueuse, des fèves assez petites, violet foncé ou clair et même blanches. On y trouve également des arbres semblables aux Forastero bas-amazoniens, en particulier le type Calabacillo. Des prospections en Equateur ont confirmé la diversité des cacaoyers sauvages de cette région. Elles ont mis en évidence des types à grandes fèves blanches avec des cabosses au cortex lignifié (ALLEN et LASS, 1983).

### Le Nacional d'Equateur

L'origine du cacaoyer Nacional, qui constitue une population particulière (POUND, 1945), est inconnue. Selon ENRIQUEZ (1992), elle se situerait en haute Amazonie ou dans l'est de l'Equateur. Les qualités de ce cacaoyer le rapprochent plutôt des Criollo que des Forastero, mais il présente des particularités qui le distinguent de ces deux groupes. C'est un arbre de haute taille, qui porte de grosses cabosses proches de la forme Amelonado mais avec des sillons plus marqués et des fèves plus grosses, plus épaisses, violet

foncé ou violet pâle. Il serait à l'origine du goût Arriba ; ses fèves fermentent rapidement (ENRIQUEZ, 1992). Il s'est trouvé fréquemment associé aux Trinitario dans les plantations depuis l'introduction de ces derniers en Equateur à partir de 1890, et les types purs tendent à disparaître (SORIA, 1970).

### Les Forastero des Guyanes

Les premières collectes de Forastero sauvages au Surinam ont révélé des populations très homogènes pour la forme de leurs cabosses et distinctes des types cultivés dans la région. Ces collectes ont été complétées par des prospections en Guyane française, où certaines populations, en particulier celles du haut Camopi, présentent une variabilité phénotypique considérable. Ces populations se distinguent des Forastero bas-amazoniens par leurs cabosses dont la forme va de celle de l'Amelonado à celle de l'Angoleta, avec une verrucosité plus ou moins marquée et une taille moyenne à élevée (LACHENAUD et SALLEE, 1993). Des géotypes résistants au balai de sorcière y auraient été décelés récemment.

### LES TRINITARIO

Les Trinitario, connus uniquement à l'état cultivé, ont des caractéristiques intermédiaires entre les Criollo et les Forastero. Ils ont été sélectionnés à la Trinité et sont issus de croisements naturels entre des Criollo d'origine inconnue, qui constituaient les premières plantations de l'île, et des Forastero probablement originaires de l'Etat de Bolivar au Venezuela, introduits à la suite de la quasi-destruction des premières plantations en 1727 (CHEESMAN, 1944). Ces Trinitario, vigoureux, ont été diffusés dans de nombreux pays et introduits vers 1850 en Afrique de l'Ouest, où ils se sont croisés avec les Amelonado introduits précédemment.

### Les collections

Une quarantaine de prospections ont été réalisées depuis 1930. Elles ont principalement porté sur les Forastero du Pérou, du Brésil, de l'Equateur, de la Colombie, du Venezuela et de la Guyane et, récemment, sur les Criollo d'Amérique centrale, du Venezuela et de la Colombie.

Les collections les plus importantes issues de ces prospections sont conservées à la CRU à la Trinité (2 500 géotypes), à la CEPLAC au Brésil (2 000 géotypes originaux) et au CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) au Costa Rica (700 géotypes). Chacune de ces collections a sa spécificité : celle de la Trinité est riche en Forastero de haute Amazonie, celle du Brésil regroupe le matériel provenant des prospections du bassin amazonien et des Amelonado cultivés à Bahia, celle du CATIE rassemble surtout des Trinitario et des Criollo. La collection du CIRAD en Guyane française contient les descendants d'environ 200 pieds mères spontanés collectés dans ce pays.

Les échanges internationaux de matériel végétal sont soumis à une quarantaine de deux ans afin de dépister les maladies virales. Trois stations de quarantaine sont opérationnelles : celle de l'université de Reading, au Royaume-Uni, celle du CIRAD, en France, et celle de la CRU à la Barbade.

Une base de données internationale a été constituée au début des années 90. Elle est régulièrement actualisée (END *et al.*, 1995) et rassemble des informations sur plus de 14 000 génotypes conservés dans 43 collections, dont près de 7 000 sont uniques : 3 000 sont sauvages ou subspontanés et 4 000 proviennent de plantations. Une autre base de données, Tropgène.db, est actuellement mise en place au CIRAD. Elle regroupe les données agronomiques et moléculaires d'environ 400 génotypes.

## La structuration de la diversité génétique

### LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE

De nombreuses études sur la diversité morphologique des fleurs, des fruits et des feuilles ont été menées sur le matériel de collection (ENGELS, 1986). Elles révèlent une structuration en deux groupes, celui des Criollo et des Trinitario, d'une part, et celui des Forastero, d'autre part, avec une variation continue entre ces groupes due aux nombreux brassages génétiques intervenus dans l'espèce.

### LA TAILLE DU GÉNOME

Les premières estimations, par cytométrie en flux, de la taille du génome du cacaoyer ont abouti à une valeur d'environ  $3,9 \cdot 10^8$  paires de bases, correspondant à 0,4 picogramme par génome haploïde (LANAUD *et al.*, 1992 ; FIGUEIRA *et al.*, 1992). Une estimation obtenue par cinétique de réassociation de l'ADN a donné une valeur de  $2 \cdot 10^8$  paires de bases (COUCH *et al.*, 1993). Des études récentes par cytométrie en flux ont mis en évidence des variations de la taille du génome à l'intérieur de l'espèce *T. cacao* pouvant aller jusqu'à 15 %.

### LA DIVERSITÉ BIOCHIMIQUE ET MOLÉCULAIRE

Les analyses de la diversité génétique des cacaoyers par les marqueurs enzymatiques font ressortir la forte diversité des Forastero haut-amazoniens (AMEFIA, 1986 ; LANAUD, 1986, 1987). Celle-ci est confirmée par l'étude de 200 génotypes appartenant à plusieurs groupes morphogéographiques par RFLP à l'aide de 31 sondes d'ADNc (LAURENT *et al.*, 1993). Ces analyses mettent en évidence une structuration générale conforme à la classification morphogéographique, avec la distinction des Forastero et des Criollo et une variation continue entre ces deux groupes liée aux brassages génétiques (Trinitario). Elles indiquent également un regroupement entre les Forastero de basse Amazonie, ceux de la vallée de l'Orénoque et ceux d'Afrique de l'Ouest. Les Forastero de haute Amazonie sont plus variables mais leur diversité ne recouvre pas celle des

Forastero de basse Amazonie ou de l'Orénoque. Les Forastero sauvages de Guyane se démarquent des Forastero de basse Amazonie, selon les analyses par RFLP, et sont proches des Forastero de haute Amazonie (LAURENT *et al.*, 1993).

A la suite de prospections réalisées dans de vieilles plantations du Venezuela, des analyses par RFLP ont permis d'identifier des géotypes de Criollo, homozygotes et fixés pour plus de 95 % de leur génome, quels que soient les types morphologiques connus de Criollo — Porcelana, Pentagona et Cundeamor (J.C. Motamayor *et al.*, comm. pers.).

La structuration de l'espèce a également été étudiée à l'aide des marqueurs RAPD sur 100 clones précédemment analysés par RFLP (N'GORAN *et al.*, 1994). Ces marqueurs permettent de différencier nettement, d'une part, les Forastero des Criollo, d'autre part, les Forastero haut-amazoniens des Forastero bas-amazoniens (figure 1). Contrairement aux RFLP, ils situent les cacaoyers spontanés de Guyane entre les deux groupes de Forastero.

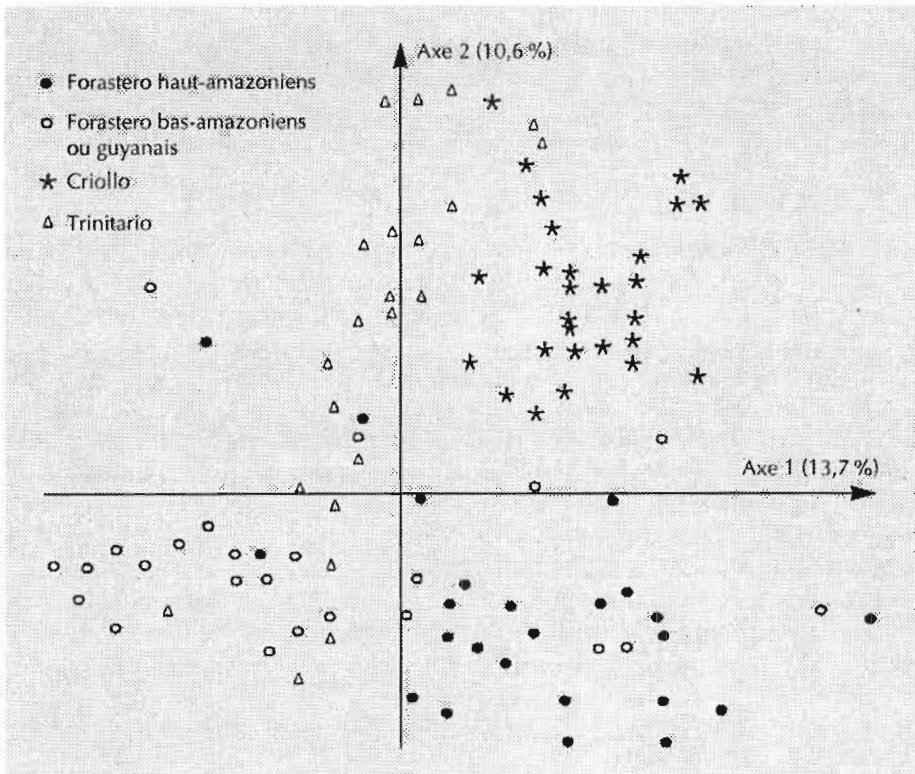


Figure 1. Représentation selon le premier plan de l'analyse factorielle des correspondances de 100 clones de cacaoyer, caractérisés à l'aide de marqueurs RAPD, d'après N'GORAN *et al.* (1994).

Le cacaoyer Nacional d'Equateur se révèle particulièrement original et se distingue à la fois des Criollo et des Forastero dans les analyses par RFLP (LERCETEAU *et al.*, 1993).

#### LES SCHÉMAS DE DIVERSIFICATION DE *T. CACAO*

L'ensemble des analyses moléculaires et des observations sur la morphologie de l'arbre et la taille du génome met en évidence une différenciation entre les Criollo et les Forastero.

L'origine des Criollo a fait l'objet de plusieurs hypothèses. Pour CHEESMAN (1944), il existerait un centre d'origine commun aux Forastero et aux Criollo, situé sans doute en Amérique du Sud. Les observations de POUND (1938) laissent penser que ce centre pourrait être la haute Amazonie. Si la cordillère des Andes n'a pas fait obstacle à la dispersion des cacaoyers vers le Nord et vers l'Est à partir de cette région, elle aurait, en revanche, limité leur dispersion vers l'Amérique centrale. Selon CHEESMAN (1944), un faible échantillon de la population d'origine aurait traversé la cordillère des Andes à une époque lointaine, probablement grâce à l'homme, et aurait donné naissance aux Criollo. Cette barrière naturelle aurait permis la différenciation de ce groupe, et l'isthme de Panama aurait favorisé la différenciation secondaire des Criollo centre et sud-américains. Selon CUATRECASAS (1964), *T. cacao* se serait disséminé naturellement à partir du centre d'origine de haute Amazonie, d'une part vers l'Est dans le bassin amazonien et les Guyanes, d'autre part vers le Nord jusqu'au sud du Mexique donnant ainsi naissance aux Criollo. Il explique la richesse des formes de Criollo du Mexique par une domestication accrue du cacaoyer dans cette région, qui a fixé ou recombinaison les mutations.

La région de haute Amazonie, de l'Equateur, du Pérou et du sud de la Colombie, est sans aucun doute un centre de diversification important pour *T. cacao*, pour les formes Forastero en particulier. Cependant, cela n'exclut pas l'existence d'autres centres de diversification, et d'autres schémas de diversification peuvent être proposés. Le rôle probable des zones refuges du quaternaire dans la différenciation de l'espèce *T. cacao* a été signalé (LANAUD, 1987; LAURENT *et al.*, 1993). Il est possible que les populations de Criollo que l'on observe aujourd'hui aient été dispersées en Amérique centrale et dans le nord de l'Amérique du Sud à partir de zones refuges situées dans ces régions. On peut avancer une explication similaire pour les différents types de Forastero que l'on trouve actuellement, plusieurs zones refuges ayant été identifiées pour d'autres espèces en Equateur, au Pérou, en Guyane, au Brésil et au Venezuela. Ainsi, la haute Amazonie ne constitue probablement pas le seul et unique centre de diversité ou d'origine des cacaoyers.

#### LES ESPÈCES SAUVAGES APPARENTÉES

L'étude la plus récente et la plus complète sur la taxonomie du genre *Theobroma* est celle de CUATRECASAS (1964), qui divise le genre en 22 espèces réparties dans 6 sections (tableau 1).

Tableau 1. Taxonomie du genre *Theobroma*, d'après CUATRECASAS (1964).

Section	Espèces
<i>Rhytidocarpus</i>	<i>T. bicolor</i>
<i>Oeanthes</i>	<i>T. sylvestre</i> , <i>T. speciosum</i> , <i>T. velutinum</i> , <i>T. glaucum</i> , <i>T. bernouilli</i>
<i>Theobroma</i>	<i>T. cacao</i>
<i>Telmatocarpus</i>	<i>T. gileri</i> , <i>T. microcarpum</i>
<i>Glossopetalum</i>	<i>T. cirmolinae</i> , <i>T. stipulatum</i> , <i>T. simiarum</i> , <i>T. chocoense</i> , <i>T. angustifolium</i> , <i>T. grandiflorum</i> , <i>T. obovatum</i> , <i>T. sinuosum</i> , <i>T. canumanense</i> , <i>T. subincanum</i> , <i>T. hylacum</i> , <i>T. nemorale</i>
<i>Andropetalum</i>	<i>T. mammosum</i>

Il existe de fortes barrières reproductives entre *T. cacao* et les espèces apparentées, qui ne permettent généralement pas d'obtenir des hybrides fertiles. Parmi les espèces proches, on peut citer celles d'un genre voisin, le genre *Herrania*, qui comprend des espèces auparavant regroupées dans le genre *Theobroma*.

Toutes les espèces de *Theobroma* étudiées jusqu'à maintenant possèdent 20 chromosomes. *T. microcarpum* présente les chromosomes les plus petits. Des mesures par cytométrie en flux de la taille du génome réalisées sur sept espèces du genre *Theobroma* et six du genre *Herrania* donnent des valeurs comprises entre 0,36 et 0,50 picogramme par génome haploïde dans le genre *Theobroma*, la plus petite étant celle du génome de *T. microcarpum*, et entre 0,31 et 0,36 dans le genre *Herrania*.

## L'amélioration génétique

### Les types de variétés cultivées

Actuellement, on estime que 70 % des plantations sont constituées de populations peu ou pas sélectionnées — variétés traditionnelles locales plus ou moins fixées ou populations hybrides —, 25 % de variétés hybrides sélectionnées — mélanges d'hybrides de clones — et moins de 5 % de variétés clonales (PAULIN et ESKES, 1995).

#### LES POPULATIONS PEU SÉLECTIONNÉES

Jusque dans les années 40, les populations traditionnelles étaient prédominantes : Criollo au Venezuela, en Amérique centrale et à Madagascar ; Trini-

tario à la Trinité, au Cameroun, en Papouasie-Nouvelle-Guinée et en Indonésie; Amelonado au Brésil, au Costa Rica et en Afrique de l'Ouest; Nacional en Equateur. Puis, des cacaoyers prospectés en haute Amazonie ont été distribués dans le monde entier. Des descendances libres de deuxième et troisième générations de ce matériel ont été diffusées au Ghana et au Nigeria dans les années 50 et 60; elles étaient mieux adaptées au milieu, plus vigoureuses et plus tolérantes au *swollen shoot* que les Amelonado locaux (TOXOPEUS, 1969). D'autres populations peu améliorées sont aussi cultivées: descendances non contrôlées d'hybrides de clones plantées à grande échelle par les paysans, en Afrique et en Indonésie; hybrides naturels entre la variété Nacional et des Trinitario introduits du Venezuela, en Equateur (SORIA, 1970).

#### LES VARIÉTÉS SÉLECTIONNÉES

Les variétés sélectionnées sont surtout des hybrides entre clones, créés et vulgarisés dans presque tous les pays producteurs à partir des années 50. Ces hybrides ont souvent comme géniteurs un Forastero haut-amazonien, d'une part, et des clones sélectionnés localement de type Forastero bas-amazonien ou Trinitario, d'autre part (PAULIN et ESKES, 1995). Les hybrides présentent l'avantage d'être plus faciles à reproduire et à diffuser que les variétés clonales.

La sélection de variétés clonales a été pratiquée dans quelques pays — Trinité, Indonésie, Cameroun — entre 1930 et 1960. Au Cameroun, le programme de sélection et de distribution de boutures racinées s'est interrompu dans les années 60 du fait de problèmes d'adaptation au champ du matériel (PAULIN et ESKES, 1995). Cependant, on observe depuis quelques années un regain d'intérêt pour la sélection de clones, surtout en Malaisie, où des greffes d'axes plagiotropes sont utilisées, et dans certains pays américains comme l'Equateur et le Costa Rica.

### Les critères de sélection

La productivité est le principal critère de sélection. Cependant, la résistance aux maladies est à la base de plusieurs programmes de sélection, comme au Brésil (balai de sorcière), au Cameroun (*Phytophthora*), au Ghana (*swollen shoot*) et en Papouasie-Nouvelle-Guinée (*vascular streak dieback*). La qualité constitue un critère important dans les pays producteurs de cacao fin. Le tableau 2 indique les caractères impliqués pour chacun de ces critères.

#### LA PRODUCTIVITÉ

La production de cacao marchand résulte de la combinaison de trois facteurs: le poids de fèves par cabosse, le nombre de cabosses par arbre et le nombre d'arbres par hectare. La productivité est généralement évaluée sur cinq à huit



Tableau 2. Critères de sélection et variables impliquées.

Critère	Variables impliquées
Productivité	Nombre de cabosses par arbre Poids de fèves par cabosse (indice de cabosse : nombre de fèves x poids moyen des fèves) Capacité d'adaptation au champ Productivité au jeune âge (précocité) Productivité à l'âge adulte Vigueur au jeune âge Relation entre la production et la vigueur de la plante adulte Interaction avec la densité de plantation
Résistance aux maladies	Résistance intrinsèque (résistance à l'infection, à la colonisation ou à la multiplication du pathogène) Esquive (période de fructification ou croissance végétative, durée de maturation des cabosses, faible productivité...) Tolérance (capacité à produire en présence de la maladie)
Résistance aux insectes	Attractivité Résistance intrinsèque (antibiose) Tolérance
Qualité	Critères physiques (taille des fèves, pourcentage de coque, teneur et dureté du beurre, couleur des cotylédons) Caractères organoleptiques (arôme, viscosité)

années dans les essais variétaux, à partir du poids de fèves fraîches récoltées par arbre, converti en cacao marchand (TOXOPEUS, 1969). On utilise dans certains pays un critère secondaire de sélection, l'indice de cabosse — nombre de cabosses nécessaire pour obtenir un kilo de cacao marchand. Bien que ce caractère ne soit pas directement corrélé avec la production, les agriculteurs préfèrent un indice faible car il implique moins de travail pour la récolte et l'écabossage.

Les analyses génétiques montrent que l'aptitude générale à la combinaison est prédominante pour la productivité de cacao et ses composantes (SORIA, 1975 ; TAN, 1990 ; PAULIN *et al.*, 1994 ; LOCKWOOD et PANG, 1995), même si les valeurs de l'aptitude spécifique à la combinaison sont parfois significatives (DIAS et KAGEYAMA, 1995). Les héritabilités au sens strict pour la production sont faibles ou moyennes quand elles sont fondées sur la récolte d'arbres individuels (SORIA, 1975 ; ESKES *et al.*, 1995), mais elles peuvent être élevées quand les données concernent des parcelles élémentaires de plusieurs arbres (LOCKWOOD et PANG, 1995).

La première variable influant sur la productivité est la capacité d'adaptation des jeunes plantes au champ, qui résulte de leur vigueur, de leur tolérance à la

sécheresse et aux attaques d'insectes et de leur adaptation au plein soleil. En Afrique de l'Ouest, les Forastero haut-amazoniens et leurs hybrides sont mieux adaptés que les Amelonado et les Trinitario. La précocité est souvent, mais pas toujours, corrélée avec la production de l'âge adulte (LOCKWOOD, 1976 ; BARTLEY *et al.*, 1981 ; PAULIN *et al.*, 1994). Les différences entre variétés observées entre la 4<sup>e</sup> et la 8<sup>e</sup> année de récolte peuvent se maintenir par la suite (LOCKWOOD, 1976), sauf dans le cas de sensibilités particulières aux maladies dégénératives — *Phytophthora* du tronc ou *swollen shoot*.

La relation entre la productivité et la vigueur a fait l'objet de nombreuses analyses afin de trouver des critères précoces ou plus fiables de sélection. La vigueur au jeune âge, mesurée par l'accroissement du diamètre au collet, est souvent corrélée avec la productivité (GLENDINNING, 1966 ; PAULIN *et al.*, 1994), mais cette relation devient moins significative au cours du vieillissement. Les génotypes vigoureux au jeune âge mais dont la croissance ralentit après l'entrée en production semblent les plus intéressants. Dans certains programmes de sélection, on utilise le rapport entre la production et la vigueur des plantes adultes — diamètre ou section du tronc à 30 centimètres de hauteur — afin d'identifier des génotypes productifs peu encombrants (TOXOPEUS, 1969 ; TAN, 1990 ; ESKES *et al.*, 1995). Il s'agit en effet de trouver une répartition favorable des assimilats entre les parties reproductive et végétative.

#### LA RÉSISTANCE AUX MALADIES

La résistance du cacaoyer aux diverses maladies est de type quantitatif. Dans la plupart des cas, les analyses génétiques indiquent des fortes aptitudes générales à la combinaison (BERRY et CILAS, 1994 ; SIMMONDS, 1994), ainsi que des héritabilités assez élevées, comme pour la pourriture brune des cabosses (ESKES *et al.*, 1995). La sélection pour la résistance pourrait donc être efficace.

La sélection fondée sur le niveau d'attaque au champ nécessite plusieurs années d'observations, en particulier pour les maladies dégénératives. Des tests d'évaluation de la résistance intrinsèque ont donc été développés. Pour la pourriture brune des cabosses, les inoculations artificielles réalisées sur les cabosses et d'autres organes de la plante peuvent donner des résultats assez similaires (BLAHA, 1974 ; LAWRENCE, 1978). Dans le cas du *swollen shoot* (LEGG et LOCKWOOD, 1977) et de la pourriture brune des cabosses (AMPONSAH et ASARE-NYAKO, 1973), les tests précoces d'inoculation de fèves ou de jeunes plantules donnent des résultats qui sont corrélés avec le niveau moyen de résistance des descendances au champ. Cependant, ces tests ne sont apparemment pas très efficaces pour éliminer les génotypes les plus sensibles à ces maladies au sein de descendances en ségrégation (LOCKWOOD, 1981 ; ADU-AMPOMAH *et al.*, 1995). Cette apparente contradiction pourrait être due à l'absence de répétitions — la fève ne peut être inoculée qu'une fois — et/ou à d'autres facteurs affectant la sensibilité des fèves. A cet égard, l'inoculation de feuilles détachées, qui peut faire l'objet de répétitions, est intéressante. Cette méthode commence à être utilisée

pour évaluer la résistance au balai de sorcière et à la pourriture brune. La réussite de ces tests dépendra certainement d'une standardisation rigoureuse.

Le niveau d'attaque des maladies au champ peut dépendre aussi de phénomènes d'esquive. Ainsi, le taux de pourriture brune des cabosses peut s'expliquer en partie par la période de production de cabosses : une production en dehors de la saison des pluies entraîne un niveau d'attaque moindre. Au Cameroun, l'analyse d'un essai diallèle suggère que les descendances les plus attaquées sont celles des clones dont la période de maturation des cabosses est la plus longue (BERRY et CILAS, 1994). De plus, dans cet essai, une corrélation environnementale positive a été mise en évidence entre le taux de pourriture et le nombre de cabosses produites ( $r = 0,4$  à  $0,8$ ). Cette corrélation paraît moins significative dans les pays où l'incidence de la maladie est plus faible (C. Cilas, comm. pers.). Les facteurs d'esquive, dans la mesure où ils sont génétiquement déterminés, peuvent être sélectionnés : il en est ainsi de la sélection de clones produisant surtout pendant la saison sèche. Cependant, dans certains pays cette esquive peut être défavorable du point de vue agronomique (petites cabosses, faible production), ce qui renforce le besoin d'augmenter le niveau de la résistance intrinsèque.

#### LA RÉSISTANCE AUX RAVAGEURS

Le cacaoyer est une espèce très sensible aux insectes. Bien qu'il existe des différences significatives dans la réponse des génotypes aux attaques, des résistances de niveau élevé sont difficiles à trouver. C'est la raison pour laquelle la résistance aux insectes est rarement utilisée comme critère de sélection. En Côte d'Ivoire, des différences significatives entre clones ont été observées pour le cumul des dégâts dus aux mirides (SOUNIGO *et al.*, 1994b). Un test précoce portant sur l'attractivité de morceaux de tige a donné des résultats prometteurs (NGUYEN-BAN, 1994). En Malaisie, on a également mis en évidence des différences dans les taux de survie des larves de *cocoa pod borer* à l'intérieur des cabosses selon les clones (LAMIN et SA'EDI, 1995).

Les fruits du cacaoyer sont aussi victimes des attaques de rongeurs (rats, écureuils). Certains clones semblent plus attractifs, d'autres plus attaqués.

#### LA QUALITÉ

La qualité des fèves repose sur leurs caractéristiques physiques et organoleptiques (tableau 2). Certaines de ces caractéristiques présentent des variations importantes : pourcentage de coque — 11 à 17 % —, teneur en matières grasses — 50 à 60 % —, couleur des cotylédons plus ou moins claire, arôme et viscosité du produit fini (LOCKWOOD et ESKES, 1996). Le poids de fèves sèches, qui varie de 0,6 à 2 grammes, est phénotypiquement corrélé au pourcentage de coque et à la teneur en beurre ; dans certains pays les petites fèves sont moins bien payées que les grandes. L'industrie s'intéresse aussi à d'autres critères de qualité dont la valeur économique reste encore mal définie.

## Les méthodes de sélection

### LA SÉLECTION CLONALE

La sélection de variétés clonales a commencé au début du xx<sup>e</sup> siècle, avec comme critères la productivité, l'indice de cabosse, la taille des fèves et la résistance aux maladies (SORIA, 1975). Dans la plupart des autres pays, des arbres individuels ont été sélectionnés dans des populations locales et utilisés dans les programmes d'hybridation, mais généralement sans être évalués dans des essais clonaux. Récemment, en Malaisie et en Papouasie-Nouvelle-Guinée, la sélection clonale a surtout porté sur la productivité et la résistance au *vascular streak dieback*.

Pour la productivité, la sélection de têtes de clones semble peu efficace (TOXOPEUS, 1969). L'utilisation du rapport entre la production et la vigueur a été proposée pour améliorer la sélection d'arbres individuels, bien que l'efficacité de cette méthode reste à démontrer. Pour la résistance à la pourriture brune, une sélection après plusieurs années d'observation au champ peut être efficace (D. Paulin, comm. pers.). La sélection sur les valeurs individuelles et familiales et sur index multicaractères est développée pour mieux estimer la valeur génotypique des individus issus d'essais structurés dans des plans de croisements (CILAS et VERSCHAVE, 1995).

### LA SÉLECTION D'HYBRIDES DE CLONES

La sélection d'hybrides de clones est la méthode la plus employée chez le cacaoyer. Elle est fondée sur l'hétérosis attendue de croisements entre génotypes génétiquement éloignés (TOXOPEUS, 1972). Les parents généralement utilisés pour créer des hybrides sont, d'une part, des génotypes introduits (Forastero haut-amazoniens, Trinitario) et, d'autre part, des clones sélectionnés dans des populations locales (bas-amazoniens, Trinitario). Ces croisements manifestent souvent une forte vigueur végétative par rapport aux variétés traditionnelles : entrée en production plus précoce et productivité supérieure à l'âge adulte. Des hybrides productifs ont également été obtenus à l'intérieur du groupe haut-amazonien (LOCKWOOD et PANG, 1995). Certains géniteurs intéressants, comme Sca6, IMC67, Na32, P7 et Pa150, ont été distribués et utilisés dans de nombreux pays. Les hybrides de clones présentent une certaine hétérogénéité génétique, liée à l'hétérozygotie des parents.

L'hétérosis obtenue chez le cacaoyer a incité les sélectionneurs à réaliser des croisements entre géniteurs pris au hasard dans des groupes d'origine géographique différente. Cette démarche ne semble plus justifiée car l'aptitude générale à la combinaison est prédominante pour la plupart des caractères d'intérêt économique. Par ailleurs, de fortes corrélations entre les parents et les descendants ont été mises en évidence récemment chez les Forastero haut-amazoniens (LOCKWOOD et PANG, 1995), ce qui est en contradiction avec les résultats précédemment obtenus, en particulier chez les Trinitario (BARTLEY, 1995). Ces résul-

tats pourraient être dus au type de matériel utilisé : les clones sélectionnés de Trinitario, très hétérozygotes, semblent porter un fardeau génétique important, qui diminuerait leur valeur en croisement.

La présence de fortes valeurs d'additivité permet de simplifier les schémas de croisement pour identifier les meilleurs géniteurs, en utilisant des testeurs ou des plans de croisements incomplets. Elle permet également de réduire le nombre d'arbres en observation pour chaque croisement. Par ailleurs, la valeur propre des génotypes pourrait être prise en compte dans le choix des géniteurs et ainsi revaloriser les essais clonaux même dans les programmes de sélection d'hybrides.

Une des stratégies proposées pour améliorer l'uniformité des hybrides de clones a été d'utiliser des géniteurs plus homozygotes. Des haploïdes spontanés trouvés en Côte d'Ivoire dans certaines descendances de clones haut-amazoniens ont été doublés et utilisés comme géniteurs (SOUNIGO *et al.*, 1994a). Mais cette méthode reste d'un usage limité : le nombre d'haploïdes spontanés est faible et aucune technique d'induction d'haploïdes n'est disponible (FALQUE, 1994). Cependant, des génotypes naturellement homozygotes ou presque homozygotes pourraient être de bons candidats pour la création de nouveaux hybrides. C'est déjà le cas pour les géniteurs Amelonado, très employés dans le passé. Des analyses par RFLP ont récemment montré l'homozygotie d'autres génotypes, cultivés ou spontanés, comme certains génotypes de Criollo et de Forastero du Venezuela ou de la Guyane. La valeur de ces génotypes en amélioration génétique reste à vérifier.

#### LA SÉLECTION RÉCURRENTÉ DE POPULATIONS

La sélection traditionnelle d'hybrides de clones n'assure pas un progrès génétique continu et l'amélioration de certains caractères, comme la résistance aux maladies, a été peu efficace. Pour augmenter la fréquence de gènes favorables dans les populations, les sélectionneurs ont proposé d'utiliser des cycles successifs de sélection (TOXOPEUS, 1969, 1972 ; KENNEDY *et al.*, 1987).

La sélection récurrente semble adaptée pour assurer un progrès génétique continu chez le cacaoyer, car la plupart des caractères recherchés sont polygéniques et les aptitudes générales à la combinaison prédominent. Pour choisir les populations de départ, leurs caractères phénotypiques peuvent être pris en compte (productivité, résistance, vigueur, qualité) ainsi que leur appartenance génétique, surtout dans le cas d'une sélection récurrente réciproque. Pour éviter une trop grande hétérogénéité des descendances, défavorable pour les variétés hybrides, il est préférable de limiter le niveau d'hétérozygotie dans les populations améliorées par le choix de géniteurs génétiquement assez proches, pour le brassage intrapopulation, et/ou par des autofécondations à la suite des cycles de brassage. Cependant, ces contraintes ne sont pas forcément applicables si l'objectif est d'obtenir des variétés clonales. Un schéma de sélection récurrente avec deux populations a été mis en place récemment en

Côte d'Ivoire (CLEMENT *et al.*, 1994). Il prévoit une sélection réciproque après deux cycles de sélection à l'intérieur des populations. Le programme mené par les Bal Plantations en Malaisie s'est orienté lui aussi vers cette méthode, avec des cycles alternés de sélection de clones et d'hybrides (LOCKWOOD et PANG, 1995).

## Les biotechnologies

### LA CULTURE *IN VITRO* ET LA TRANSFORMATION GÉNÉTIQUE

Le regain d'intérêt pour la sélection clonale chez le cacaoyer justifie la recherche d'une méthode fiable de micropropagation. L'embryogenèse somatique reproduit des plantes clonales ayant la forme de semenceaux, ce qui pourrait présenter un avantage agronomique. Malgré le caractère récalcitrant du cacaoyer, des progrès ont été enregistrés récemment en utilisant des pièces florales pour l'induction de l'embryogenèse (LOPEZ *et al.*, 1994). Cette technique doit être perfectionnée avant d'être utilisée à grande échelle. Le microbouturage est intéressant pour le transport du matériel végétal dans des conditions stériles, mais il reste encore à parfaire.

Récemment, des cals transgéniques de cacaoyer ont été obtenus (SAIN *et al.*, 1995). La transgenèse, une fois maîtrisée, pourrait avoir des applications importantes, entre autres, pour l'obtention de plantes plus résistantes aux maladies et aux insectes.

### LA SÉLECTION ASSISTÉE PAR MARQUEURS

Une première carte génétique a été constituée à partir d'un croisement entre un Trinitario et un Forastero haut-amazonien (LANAUD *et al.*, 1995). Elle comprend 193 marqueurs (160 RFLP, 28 RAPD et 5 isoenzymes) regroupés en dix groupes de liaison. Sa taille est de 759 centimorgans avec une distance moyenne de 4 centimorgans entre deux marqueurs. Cette carte a été récemment saturée avec des marqueurs AFLP et microsattellites et comporte actuellement 419 marqueurs. Une autre carte génétique a été construite à partir d'un rétrocroisement entre un Forastero haut-amazonien et un Forastero bas-amazonien (CROUZILLAT *et al.*, 1996). Elle repose sur 134 marqueurs (104 RAPD, 32 RFLP, 2 locus morphologiques), séparés en moyenne par 8,3 centimorgans et regroupés en dix groupes de liaison. Elle couvre 1 068 centimorgans.

Les analyses de QTL de caractères agronomiques, de résistance aux maladies (pourriture brune des cabosses, balai de sorcière) et de qualité sont en cours. Les premiers résultats portent sur la résistance à *Phytophthora*, le nombre et le poids des fèves, le nombre d'ovules par ovaire, la longueur des cabosses, la précocité de floraison, le diamètre du tronc et la hauteur de la couronne (N'GORAN *et al.*, 1995 ; CROUZILLAT *et al.*, 1996). Les analyses de QTL se poursuivent sur diverses populations de taille souvent supérieure.

Elles permettront de préciser la localisation et la stabilité des QTL, et déboucheront, entre autres, sur l'introgession de caractères particuliers dans les variétés grâce à des croisements assistés par marqueurs.

## Les progrès génétiques et la diffusion du matériel végétal

### Les travaux de sélection

La sélection du cacaoyer vise essentiellement l'augmentation de la productivité, la résistance aux maladies et l'amélioration de la qualité. Les progrès réalisés dans chacun de ces domaines sont présentés.

#### L'AMÉLIORATION DE LA PRODUCTIVITÉ

L'amélioration génétique de la productivité, de l'indice de cabosse et de la taille des fèves a débuté par la sélection clonale, au début du siècle en Indonésie (TOXOPEUS, 1969) et dans les années 30 à la Trinité (SORIA, 1975). Les clones de Trinitario sélectionnés dans ces pays, codés DR et ICS, ont un potentiel de production de 1 à 1,5 tonne à l'hectare, supérieur à celui des populations traditionnelles qui y sont cultivées. Certains de ces clones sont encore commercialisés. Au Cameroun, un vaste programme de vulgarisation de clones sélectionnés dans la population locale, constituée principalement de Trinitario, a été mené dans les années 50 et 60. Il a dû être interrompu en raison de problèmes d'adaptation au champ des boutures racinées (ESKES *et al.*, 1995).

En Afrique de l'Ouest, la sélection de descendances d'hybrides a débuté dans les années 40. Dix descendances d'hybrides entre des clones de Forastero haut-amazoniens introduits de la Trinité avaient manifesté une meilleure adaptation au champ, une plus grande précocité et une productivité accrue par rapport à la population locale de Forastero bas-amazoniens. La deuxième et la troisième génération,  $G_2$  et  $G_3$ , obtenues par pollinisation libre de ces descendances, ont été distribuées aux paysans du Ghana et du Nigeria dans les années 50 et 60. La sélection d'hybrides  $F_1$  entre clones a ensuite été pratiquée dans la plupart des pays producteurs de cacao, généralement avec succès. En Afrique de l'Ouest, les hybrides entre clones Forastero (haut-amazonien  $\times$  haut-amazonien ou haut-amazonien  $\times$  bas-amazonien) ont montré, dans la plupart des cas, un meilleur comportement que les croisements entre Forastero et Trinitario (TOXOPEUS, 1969; LOCKWOOD, 1976; ESKES *et al.*, 1995). Au Ghana, certains hybrides entre clones haut-amazoniens et Amelonado, suivis pendant vingt ans sous ombrage, ont une production de 50 % supérieure à celle des Amelonado (LOCKWOOD, 1976). En Côte d'Ivoire, le potentiel de production en station des meilleurs hybrides sélectionnés en plein soleil se situe entre 2 et 2,5 tonnes par hectare, alors que celui des Amelonado est généralement inférieur à 1 tonne (ESKES *et al.*, 1995).

Au Brésil, des hybrides entre clones introduits (haut-amazoniens et Trinitario) et locaux (bas-amazoniens) sont plus précoces et ont une productivité de 100 à 200 % supérieure à celle des descendances de clones locaux au cours des six premières années de récolte (BARTLEY *et al.*, 1981). Les clones locaux peuvent eux aussi donner des hybrides ou des descendances autofécondées dont la production dépasse 2 tonnes par hectare à l'âge adulte (CARLETTO *et al.*, 1975), valeur proche de celle des meilleurs hybrides entre haut-amazoniens et bas-amazoniens. Des hybrides entre certains clones de Trinitario introduits (ICS1, ICS8) et des clones locaux ont une précocité et un potentiel de production équivalents à ceux des meilleurs hybrides entre haut-amazoniens et bas-amazonien (BARTLEY *et al.*, 1981). L'utilisation de ces hybrides sensibles au balai de sorcière est remise en cause depuis l'apparition de la maladie à Bahia en 1989.

En Malaisie, la sélection de descendances hybrides et de clones s'est intensifiée à partir de 1980. Les meilleurs clones et les meilleurs hybrides ont un potentiel de production moyen à l'hectare de 2,5 à 3 tonnes (LAMIN et SA'EDI, 1995 ; LOCKWOOD et PANG, 1995). Les Bal Plantations ont mis en place, en 1985, un programme intensif de sélection fondé sur l'identification de géniteurs ayant une meilleure aptitude générale à la combinaison. Les croisements entre clones haut-amazoniens sont plus productifs que les croisements entre haut-amazoniens et Trinitario. L'aptitude générale à la combinaison est le facteur prédominant et les héritabilités sont élevées. Na33, Pa107, Pa300, Sca6 et IMC23 font partie des meilleurs géniteurs. Un progrès de 20 à 40 % pour la productivité est relevé entre les meilleures familles haut-amazoniens x haut-amazoniens et les hybrides témoins. On estime que la sélection clonale dans ces mêmes descendances peut conduire à des progrès de 38 à 70 % (LOCKWOOD et PANG, 1995). Des essais dans lesquels des hybrides et des clones sont tous comparés sous forme de greffes plagiotropes permettront de connaître le progrès génétique réel.

Les résultats obtenus en Malaisie et en Côte d'Ivoire prouvent qu'il est possible de gagner 20 à 40 % de productivité en élargissant simplement la base génétique des parents utilisés dans les croisements (PAULIN *et al.*, 1994). Pour assurer un progrès continu significatif, la sélection récurrente a été proposée (ESKES *et al.*, 1995 ; LOCKWOOD et PANG, 1995).

Il existe peu de données sur l'interaction entre le génotype et le milieu pour la productivité. Les résultats d'essais multilocaux, réalisés au Ghana, au Brésil et en Côte d'Ivoire, suggèrent que certains hybrides sont plus stables que d'autres (LOCKWOOD, 1979 ; PINTO *et al.*, 1993 ; PAULIN *et al.*, 1994). L'effet de l'interaction entre les variétés et les sites était inférieur aux effets principaux et parfois non significatif au Ghana. Cependant, des interactions fortes sont observées quand les génotypes sont placés dans des conditions de croissance ou de pression parasitaire très contrastées. Ainsi, dans certains pays, le clone Sca6 a un bon comportement comme géniteur, alors que, dans d'autres, comme São Tomé et l'Equateur, ses descendances se révèlent médiocres (LACHENAUD, 1995).



## LA RÉSISTANCE AUX MALADIES

Les variétés cultivées, sélectionnées ou non, sont dans leur majorité sensibles aux maladies d'importance locale. Dans le passé, des progrès ont résulté de l'utilisation de génotypes Forastero, souvent plus tolérants aux maladies que les variétés traditionnelles. C'est le cas des Forastero haut-amazoniens envers le *swollen shoot* (TOXOPEUS, 1969). Cependant, le niveau de résistance des clones disponibles en collection est souvent insuffisant : les clones identifiés au Cameroun comme les moins sensibles à la pourriture brune voient encore tous leurs fruits attaqués lorsque les conditions sont très favorables à la maladie (BLAHA et LOTODE, 1976 ; D. Berry, comm. pers.). La sélection pour la résistance aux maladies se heurte à d'autres problèmes : les difficultés d'évaluation du niveau de résistance aux maladies affectant plusieurs organes et provoquées par plusieurs espèces comme *Phytophthora* spp., la fiabilité des tests précoces de résistance et la variabilité considérable du pouvoir pathogène des parasites (WOOD et LASS, 1985 ; BARTLEY, 1986). A ces obstacles s'ajoute la complexité d'une sélection simultanée de plusieurs caractères quantitatifs — résistances et productivité — chez une plante pérenne.

Cependant, on observe, tant dans le matériel en collection qu'au sein des descendances hybrides, une variabilité génétique importante pour la résistance partielle aux maladies. Celle-ci a été exploitée avec succès dans certains programmes de sélection. Ainsi, à la Trinité, un programme mené par Freeman dans les années 50 et 60 a-t-il abouti à l'identification de clones commerciaux productifs et résistants au balai de sorcière, à *Ceratocystis* et, pour certains, à *Phytophthora* (TOXOPEUS, 1985). Il s'est appuyé sur la recombinaison de facteurs de résistance et de production dans des croisements entre quelques bons géniteurs. Au Ghana, des descendances exprimant des résistances partielles au *swollen shoot* ont été sélectionnées dans les années 70, grâce à des tests précoces efficaces (LOCKWOOD, 1981). Récemment, des clones apparemment résistants ont été obtenus par mutagenèse (ADU-AMPOMAH *et al.*, 1996). En Malaisie, des clones commerciaux ayant un bon niveau de résistance au *vascular streak dieback* ont été sélectionnés dans des essais clonaux (LAMIN et SA'EDI, 1995). Enfin, parmi des hybrides de clones en sélection, des descendances peu sensibles à *Phytophthora* ont été identifiées en champ dans plusieurs pays (PAULIN *et al.*, 1994). Ces résistances partielles restent encore insuffisantes pour conférer une protection efficace contre les maladies très agressives.

La solution de ce problème passe certainement par une sélection adaptée au cumul de gènes de résistance partielle, qui concourt à la résistance durable (SIMMONDS, 1994), et par l'exploitation de nouvelles sources de résistance. Alliée à des tests précoces plus fiables, la sélection, directe ou assistée par marqueurs moléculaires, devrait voir ses performances augmenter.

La stabilité des résistances en fonction de la souche de pathogènes à laquelle elles sont confrontées a fait l'objet de divers travaux. Pour la maladie du balai

de sorcière, certains clones de Scavina se sont révélés sensibles aux souches présentes en Equateur mais résistants aux souches d'autres pays, ce qui a été interprété comme un cas typique de résistance verticale (BARTLEY, 1986). Cette résistance n'ayant toujours pas été surmontée à la Trinité, on peut supposer qu'elle est durable pour les souches locales. Il serait sans doute intéressant de tester de nouvelles sources de résistance, comme les clones sauvages de Guyane française, envers les différentes souches de ce pathogène. Pour les souches et les espèces de *Phytophthora*, peu d'interactions entre l'hôte et le parasite ont été mises en évidence par inoculation artificielle, et ce, malgré les différences de pouvoir pathogène. Certains clones, comme P7, Pa150, Sca6 et ICS1, sont assez résistants dans plusieurs pays et même sur différents continents (ENRIQUEZ et SORIA, 1984), ce qui suggère que la résistance à *Phytophthora* spp. pourrait elle aussi être assez stable.

#### LA SÉLECTION POUR LA QUALITÉ

L'objectif du sélectionneur est généralement de maintenir la qualité reconnue des variétés traditionnellement cultivées d'un terroir (LOCKWOOD et ESKES, 1996). Cette qualité est contrôlée, dans la phase de confirmation des nouvelles variétés, sur des critères comme la taille des fèves, le pourcentage et la dureté de la matière grasse et les caractéristiques organoleptiques. On évite de sélectionner des variétés dont le poids des fèves est inférieur à 1 gramme.

Des études ont confirmé l'héritabilité du potentiel aromatique du cacao. Il existe actuellement un regain d'intérêt pour la sélection d'anciennes variétés dont le potentiel aromatique est reconnu, comme le Porcelana au Venezuela et le Nacional en Equateur. Pour les Forastero haut-amazoniens et certains Trinitario, on a mis en évidence une forte variabilité des caractères aromatiques tels que l'astringence, l'intensité de l'arôme cacao et la saveur fruitée (CLAPPERTON *et al.*, 1994). On a également observé une corrélation négative entre l'astringence et l'intensité de l'arôme cacao. La technique de microfermentation permettra d'utiliser des critères de qualité aromatique pour la sélection d'arbres individuels. Cependant, il est indispensable que la position des consommateurs et des industriels soit clarifiée afin que la qualité organoleptique puisse être effectivement prise en compte dans les programmes de sélection.

### La multiplication et la diffusion du matériel végétal

Les variétés clonales sont multipliées traditionnellement sous la forme de boutures racinées prélevées sur des tiges plagiotropes. Le succès du bouturage dépend du génotype, de l'âge des tiges, des facteurs climatiques et du substrat utilisé (WOOD et LASS, 1985). Les boutures plagiotropes mises au champ font

l'objet d'une taille intense au jeune âge pour donner une forme agronomiquement acceptable aux arbres. Dans certains pays, comme la Trinité, les agriculteurs laissent former des rejets orthotropes pour ensuite obtenir des plantes qui ont la forme de semenceaux. Au Cameroun, de sérieux problèmes d'adaptation au champ ont été observés avec l'utilisation à grande échelle de boutures plagiotropes. En Indonésie, les clones DR ont été multipliés commercialement dans des jardins de production de bois orthotrope, greffé sur des semenceaux au champ. En Malaisie, le greffage de bois plagiotrope sur des plantes adultes est utilisé pour remplacer les arbres peu productifs. Le greffage hypocotylédonnaire sur de jeunes semenceaux en pépinière sert à constituer de nouvelles plantations clonales. L'influence des porte-greffe sur le comportement des clones reste encore à préciser.

Pour la production de semences de variétés hybrides, la pollinisation naturelle dans des champs semenciers biclonaux a engendré des taux d'autofécondation allant jusqu'à 100 % (LANAUD, 1987). La seule façon correcte de produire des semences hybrides est donc la pollinisation manuelle. Cependant, si cette pollinisation est pratiquée sans protection des fleurs, elle peut entraîner un certain pourcentage de fécondations non contrôlées, qui se situe généralement dans des limites raisonnables. La fiabilité de la méthode de pollinisation doit donc être vérifiée.

## Les perspectives de l'amélioration

La sélection traditionnelle d'hybrides de clones a permis d'augmenter la précocité, la capacité d'adaptation au champ et la productivité, mais la résistance aux maladies et l'homogénéité restent à améliorer. Pour faire face à ces contraintes, la sélection clonale sera de plus en plus utilisée ; elle bénéficiera de la variabilité génétique qui existe à l'intérieur des descendances hybrides déjà sélectionnées. Cependant, les géniteurs d'hybrides pourraient être améliorés par autofécondation, pour obtenir des descendances plus homozygotes, et par rétrocroisement éventuellement assisté par marqueurs moléculaires. La meilleure stratégie, à moyen et long terme, est vraisemblablement la sélection récurrente de populations. Cette méthode permettra un progrès continu, une intégration des avancées génétiques déjà obtenues et une valorisation des populations locales. La mise au point de méthodes précoces de sélection pour la résistance à certaines maladies permettra d'évaluer rapidement le matériel végétal pour ces caractères et d'envisager des activités de présélection dans les centres de ressources génétiques. La conjoncture économique défavorable de la dernière décennie a déstabilisé plusieurs programmes de recherche de longue durée et entraîné l'abandon de certains autres. La régionalisation de la recherche et une collaboration internationale accrue devraient permettre de surmonter en partie ces difficultés.

## Références bibliographiques

- ADU-AMPOMAH Y., AMPONSAH J.D., ABDUL-KARIMU A., 1995. Breeding for resistance to the black pod disease caused by *P. palmivora*. In : Abstracts of the cocoa pest and diseases seminar. Accra, Ghana, CRIG, p. 15.
- ADU-AMPOMAH Y., OWUSU G.K., SACEY S., PADI B., ABDUL-KARIMU A., 1996. Use of gamma rays to induce mutants resistant to cocoa swollen shoot disease in *Theobroma cacao* L. Plant Breeding, 115 : 74-76.
- ALLEN J.B., LASS A.R., 1983. London cocoa trade Amazon project: final report, phase 1. Cocoa Growers' Bulletin, 34 : 1-71.
- AMEFIA Y.K., 1986. Sur le polymorphisme enzymatique des cacaoyers introduits au Togo. Thèse de doctorat, INA, Paris-Grignon, France, 146 p.
- AMPONSAH J.D., ASARE-NYAKO A., 1973. Glasshouse method for screening seedlings of cocoa (*Theobroma cacao* L.) for resistance to black pod caused by *Phytophthora palmivora* (Butl.). Tropical Agriculture, 50 : 143-152.
- BARRIGA J.P., MACHADO P.R.F., DE ALMEIDA C.M.V.C., DE ALMEIDA C.F.G., 1984. A preservação e utilização dos recursos genéticos de cacau na Amazônia brasileira. In : IX<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 73-79.
- BARTLEY B.G.D., 1986. Cacao, *Theobroma cacao*. In : Breeding for durable resistance in perennial crops. Rome, Italie, FAO, Plant Production and Protection Papers n° 70, p. 25-42.
- BARTLEY B.G.D., 1995. A review of cacao improvement: fundamentals, methods and results. In : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 3-16.
- BARTLEY B.G.D., MONTEIRO W.R., CARLETTO G.A., 1981. Comportamento de clones introduzidos como progenitores de híbridos na Baía. In : VIII<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 703-713.
- BERRY D., CILAS C., 1994. Etude génétique de la réaction à la pourriture brune des cabosses chez des cacaoyers (*Theobroma cacao* L.) issus d'un plan de croisements dialèles. Agronomie, 14 : 599-609.
- BLAHA G., 1974. Methods of testing for resistance. In : *Phytophthora* disease of cocoa, P.H. Gregory éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 179-195.
- BLAHA G., LOTODE R., 1976. Un critère primordial de sélection du cacaoyer au Cameroun : la résistance à la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora palmivora*). Café, cacao, thé, 20 : 97-115.
- CARLETTO G.A., GARCIA J.R., MAGALHAES W.S., 1975. Evaluación de híbridos y líneas endocriadas de cacao en Bahía. In : V<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 106-109.
- CHEESMAN E.E., 1944. Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of cacao populations. Tropical Agriculture, 22 : 144-159.

- CILAS C., VERSCHAVE P., 1995. Recherche d'un index de sélection pour deux caractères, production et résistance à la pourriture brune des cabosses, chez le cacaoyer. *In* : Traitements statistiques des essais de sélection : stratégies d'amélioration des plantes pérennes. Montpellier, France, CIRAD, p. 333-342.
- CLAPPERTON J.F., LOCKWOOD G., YOW S.T.K., LIM D.H.K., 1994. Effects of planting materials on flavour. *Cocoa Grower's Bulletin*, 48 : 47-63.
- CLEMENT D., ESKES A.B., SOUNIGI O., N'GORAN J., 1994. Amélioration génétique du cacaoyer en Côte d'Ivoire : présentation d'un nouveau schéma de sélection. *In* : XI<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 451-455.
- COPE F.W., 1962. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao*. *Hereditas*, 17 : 157-182.
- COUCH J.A., ZINTEL H.A., FRITZ P.J., 1993. The genome of the tropical tree *Theobroma cacao* L. *Molecular and General Genetics*, 237 : 123-128.
- CROUZILLAT D., LERCETEAU E., PETIARD V., MORENA J., RODRIGUEZ H., WALKER D., PHILLIPS W., RONNING C., SCHNELL R., OSEI J., FRITZ P., 1996. *Theobroma cacao* L.: a genetic linkage map and quantitative trait loci analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 205-214.
- CUATRECASAS J., 1964. Cacao and its allies: a taxonomic revision of the genus *Theobroma*. *Bulletin of the United States National Museum, Smithsonian Institution*, 35 : 379-614.
- DIAS L.A.S., KAGEYAMA P.Y., 1995. Combining ability for cacao (*Theobroma cacao* L.) yield components under southern Bahia conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 : 534-541.
- END M.V., WADSWORTH R.M., HADLEY P., 1995. Information on cocoa germplasm: current status and prospects. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 166-173.
- ENGELS J.M.M., 1986. The systematic description of cacao clones and its significance for taxonomy and plant breeding. Thèse PhD, Agricultural University, Wageningen, Pays-Bas, 125 p.
- ENRIQUEZ G.A., 1992. Characteristics of cocoa Nacional of Ecuador. *In* : International workshop on conservation, characterization and utilization of cocoa. Saint Augustine, Trinidad, CRU, p. 269-278.
- ENRIQUEZ G.A., SORIA A.J., 1984. Mejoramiento genético para resistencia a cinco enfermedades del cacao. Turrialba, Costa Rica, CATIE, Serie Materiales de Enseñanza n° 9, 26 p.
- ESKES A.B., PAULIN D., CLEMENT D., N'GORAN J.A.K., SOUNIGO O., LACHENAUD P., CILAS C., BERRY D., YAGMPAM A., 1995. Selection methods applied and genetic knowledge generated in cocoa breeding in Cote d'Ivoire and Cameroon. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 41-57.
- FALQUE M., 1994. Fécondation et développement des fruits et des graines chez le cacaoyer *Theobroma cacao* L. Thèse de doctorat, INP, Toulouse, France, 177 p.
- FIGUEIRA A.J., JANICK J., GOLDSBROUGH P., 1992. Genome size and DNA polymorphism in *Theobroma cacao*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117 : 673-677.

- GLENDINNING D.R., 1966. Further observations on the relationship between growth and yield in cocoa varieties. *Euphytica*, 15 : 116-127.
- KENNEDY A.J., LOCKWOOD G., MOSSU G., SIMMONDS M.W., TAN G.Y., 1987. Cocoa breeding: past, present and future. *Cocoa Growers' Bulletin*, 38 : 5-22.
- KNIGHT R., ROGERS H., 1955. Incompatibility in *Theobroma cacao*. *Heredity*, 9 : 67-69.
- LACHENAUD P., 1995. Variations in the number of beans per pod in *Theobroma cacao* L. in the Ivory Coast. 3. Nutritional factors, cropping effects and the role of boron. *Journal of Horticultural Science*, 70 : 7-13.
- LACHENAUD P., SALLEE B., 1993. Les cacaoyers spontanés de Guyane : localisation, écologie et morphologie. *Café, cacao, thé*, 37 : 101-114.
- LAMIN K., SA'EDI M., 1995. Cocoa breeding strategies of the Malaysian Cocoa Board. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 59-65.
- LANAUD C., 1986. Utilisation des marqueurs enzymatiques pour l'étude génétique du cacaoyer *Theobroma cacao* L. 1. Contrôle génétique et linkage de neuf marqueurs enzymatiques. *Café, cacao, thé*, 30 : 259-270.
- LANAUD C., 1987. Nouvelles données sur la biologie du cacaoyer (*T. cacao* L.) : diversité des populations, système d'incompatibilité, haploïdes spontanés ; leurs conséquences sur l'amélioration génétique de cette espèce. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 106 p.
- LANAUD C., HAMON P., DUPERRAY C., 1992. Estimation of nuclear DNA content of *Theobroma cacao* L. by flow cytometry. *Café, cacao, thé*, 36 : 3-8.
- LANAUD C., RISTERUCCI A.M., N'GORAN J., CLEMENT D., FLAMENT M., LAURENT V., FALQUE M., 1995. A genetic linkage map of *Theobroma cacao* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 987-993.
- LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1993. Genetic diversity in cocoa revealed by cDNA probes. *Theoretical and Applied Genetics*, 88 : 193-198.
- LAWRENCE J.S., 1978. Evaluation methods for assessing resistance of cocoa, *Theobroma cacao* L., cultivars and hybrids to *Phytophthora palmivora* (Butler). Bahia, Brésil, CEPEC/CEPLAC, Boletim Técnico n° 62, 47 p.
- LEGG J.T., LOCKWOOD G., 1977. Evaluation and use of a screening method to aid selection of cocoa (*Theobroma cacao*) with field resistance to cocoa swollen shoot virus in Ghana. *Annals of Applied Biology*, 86 : 241-248.
- LERCETEAU E., CROUZILLAT D., PETIARD V., 1993. Use of random polymorphism DNA (RAPD) and restriction fragment length polymorphism (RFLP) to evaluate genetic variability within the *Theobroma* genus. *In* : International workshop on conservation, characterization and utilization of cocoa. Saint Augustine, Trinidad, CRU, p. 332-344.
- LOCKWOOD G., 1976. A comparison of the growth and yield during a 20-year period of Amelonado and Upper Amazon hybrid cocoa in Ghana. *Euphytica*, 25 : 647-658.
- LOCKWOOD G., 1979. Experimental methodology in progeny trials with cocoa. *In* : VII<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 553-558.

- LOCKWOOD G., 1981. Genetic aspects of resistance to cocoa swollen shoot virus in Ghana. *Annals of Applied Biology*, 98 : 131-141.
- LOCKWOOD G., ESKES A.B., 1996. Relation entre la variété de cacaoyer et la qualité. *In* : Rencontres cacao : les différents aspects de la qualité. Montpellier, France, CIRAD p. 53-62.
- LOCKWOOD G., PANG J.T.Y., 1995. Cocoa breeding at Bal Plantations: genetic analysis and its implications for breeding strategies. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 66-80.
- LOPEZ B.O., BOLLON O., ESKES A.B., PETIARD V., 1994. Régénération de plantes de cacaoyer *Theobroma cacao* L. par embryogenèse somatique à partir de pièces florales. *In* : XI<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 575-582.
- N'GORAN J.A.K., LAURENT V., RISTERUCCI A.M., LANAUD C., 1994. Comparative genetic diversity studies of *Theobroma cacao* L. using RFLP and RAPD markers. *Heredity*, 73 : 589-597.
- N'GORAN J.A.K., RISTERUCCI A.M., CLEMENT D., SOUNIGO O., LORIEUX M., LANAUD C., 1995. Identification of quantitative trait loci (QTL) for morphological and resistance traits in *Theobroma cacao* L. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 123-127.
- NGUYEN-BAN J., 1994. Nouvelle technique de sélection de cacaoyers tolérants aux attaques de ravageurs. *In* : XI<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 229-235.
- PAULIN D., ESKES A.B., 1995. Le cacaoyer : stratégies de sélection. *Plantations, recherche, développement*, 2 : 5-18.
- PAULIN D., MOSSU G., LACHENAUD P., ESKES A.B., 1994. Genetic analysis of a factorial crossing scheme with cacao hybrids tested in four locations in Ivory Coast. *In* : International cocoa conference. Kuala Lumpur, Malaisie, Malaysian Cocoa Board, p. 73-83.
- PINTO L.R.M., LOPES U.V., MONTEIRO W.R., PEREIRA M.G., 1993. Adaptabilidade e estabilidade de cultivares de cacaueiro. *Agrotropica*, 5 : 53-63.
- POUND F.J., 1938. Cacao and witchbroom disease (*Marasmius peniciosus*) of South America. Réédité en 1982 dans *Archives of Cocoa Research*, 1 : 20-72.
- POUND F.J., 1945. A note on the cocoa population of South America. Réédité en 1982 dans *Archives of Cocoa Research*, 1 : 93-97.
- SAIN S.L., ODURO K.K., FURTEK D.B., 1995. Genetic transformation of cocoa cells. *In* : International workshop on cocoa breeding strategies. Reading, Royaume-Uni, University of Reading, p. 109-115.
- SIMMONDS N.W., 1994. Horizontal resistance to cocoa diseases. *Cocoa Growers' Bulletin*, n° 47 : 42-52.
- SORIA V.J., 1970. Principal varieties of cacao cultivated in tropical America. *Cocoa Growers' Bulletin*, n° 15 : 12-21.
- SORIA V.J., 1975. The genetics and breeding of cacao. *In* : V<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 18-24.

- SOUNIGO O., LANAUD C., LACHENAUD P., BASTIDE P., 1994a. Etude du comportement en croisement de quatorze haploïdes doublés de cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) en Côte d'Ivoire. In : XI<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 437-442.
- SOUNIGO O., N'GORAN J., COULIBALY N., CLEMENT D., LACHENAUD P., 1994b. Evaluation de clones de cacaoyers pour la productivité, la résistance aux mirides et la résistance à la pourriture des cabosses. In : XI<sup>e</sup> Conférence internationale sur la recherche cacaoyère. Lagos, Nigeria, Cocoa Producers' Alliance, p. 375-381.
- TAN G.Y., 1990. Combining ability analysis of yield and its components in cocoa (*Theobroma cacao*). Journal of the American Society for Horticultural Science, 115 : 509-512.
- TOXOPEUS H., 1969. Cacao, *Theobroma cacao* L. In : Outlines of perennial crop breeding in the tropics, F.P. Ferwerda et F. Wit éd., Wageningen, Pays-Bas, Veenman and Zonen, p. 79-109.
- TOXOPEUS H., 1972. Cocoa breeding: a consequence of mating system, heterosis and population structure. In : Cocoa and coconuts conference in Malaysia. Kuala Lumpur, Malaisie, Incorporated Society of Planters, p. 3-12.
- TOXOPEUS H., 1985. Planting material. In : Cocoa (4th ed.), G.A.R. Wood et R.A. Lass éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 80-92.
- WOOD G.A.R., LASS R.A., 1985. Cocoa (4th ed.). Londres, Royaume-Uni, Longman, 620 p.



# Les caféiers

---

André Charrier, Albertus B. Eskes

L'usage du café comme boisson n'a été connu en Europe qu'au xvii<sup>e</sup> siècle. Le café s'est alors rapidement imposé du fait de son arôme, de son effet stimulant et du plaisir que procurait sa dégustation. Il existe deux grandes catégories de cafés, l'Arabica, qui provient de l'espèce *Coffea arabica*, et le Robusta, produit par l'espèce *C. canephora* (planche VII, 1 et 2).

Le café, premier produit agricole d'exportation, occupe la deuxième place en valeur du commerce mondial, derrière le pétrole. La production mondiale de café atteint 5 millions de tonnes ; elle a quintuplé au cours du xx<sup>e</sup> siècle. Le café Arabica représente 70 % de cette production. Dans nombre de pays en développement, la production de café constitue la principale source de revenus monétaires pour les petits paysans et de devises à l'exportation.

La production et la consommation de café s'équilibrent, mais les aléas climatiques, telles les gelées et les sécheresses en Amérique latine, provoquent de fortes variations des cours. Le marché du café, qui était régi par des accords internationaux depuis 1962, est maintenant soumis à la libre concurrence du commerce mondial et aux rapports économiques entre les pays consommateurs et les pays producteurs. En cas de surproduction et de forte baisse des cours internationaux, les pays producteurs appliquent des politiques de rétention à l'exportation.

Les pays producteurs se situent tous en zone tropicale humide d'Afrique, d'Asie, d'Amérique et du Pacifique. Le café Arabica est presque exclusivement produit

en Amérique latine, en particulier au Brésil, qui fournit le quart de la production mondiale, en Colombie et en Amérique centrale. On le trouve aussi dans quelques pays d'Afrique de l'Est, en Inde, en Asie du Sud-Est et en Papouasie. En revanche, le café Robusta provient surtout d'Afrique — golfe de Guinée, bassin congolais, Ouganda — et de Madagascar. Sa production poursuit son expansion au Brésil, en Inde et en Asie du Sud-Est — Indonésie, Philippines, Vietnam.

Les principaux consommateurs de café sont les pays industrialisés d'Amérique du Nord et d'Europe : les Etats-Unis sont les premiers consommateurs et la consommation annuelle par habitant atteint 13 kilos par an dans les pays scandinaves. L'autoconsommation par habitant des pays producteurs reste stable et modeste, à l'exception du Brésil, de la Colombie, de l'Éthiopie et du Venezuela. La consommation se développe depuis peu au Japon.

L'essor de la production de café au cours du xx<sup>e</sup> siècle s'est accompagné du développement des recherches dans les centres d'essais de l'agriculture coloniale. Les premières sélections réalisées à Java, en Inde, au Kenya et en Tanzanie, au début du xx<sup>e</sup> siècle, avaient pour enjeu la résistance à la rouille orangée, maladie cryptogamique qui sévissait dans les plantations de *C. arabica*. Dans les années 40, des programmes de sélection de variétés de *C. arabica* plus productives et au port nain ont débuté sur le continent américain, à l'IAC (Instituto Agrônomico de Campinas) au Brésil et au CENICAFE (Centro Nacional de Investigaciones de Café) en Colombie. Ces variétés sont maintenant largement exploitées. Dans les années 50, les variétés de *C. arabica* sélectionnées pour leur résistance à la rouille orangée en Inde et en Afrique de l'Est ont été distribuées par l'USDA (United States Department of Agriculture) en Amérique latine. Elles ont été mises en collection au Costa Rica par l'IICA (Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas), et sont maintenant sous la responsabilité du CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). Le CIFC (Centro d'Investigações das Ferrugens do Cafeeiro) au Portugal a joué un rôle important dans la sélection de variétés de *C. arabica* résistantes à la rouille orangée en utilisant l'Hybride de Timor, qui a constitué la parade au développement de cette maladie sur le continent américain.

La sélection de *C. canephora* pour la productivité a commencé en Indonésie au début du xx<sup>e</sup> siècle avec les Hollandais. Elle s'est développée après la Seconde Guerre mondiale en Afrique — Angola, Cameroun, Zaïre, Côte d'Ivoire, Madagascar, Ouganda et Togo — avec l'appui des instituts belge, français et portugais de recherche agronomique tropicale. Depuis 1960, des ressources génétiques originales ont été collectées en Afrique au cours de prospections des caféiers spontanés, puis rassemblées dans d'importantes collections en Éthiopie, à Madagascar et en Côte d'Ivoire (planche VII, 4).

Aujourd'hui, les centres nationaux de recherche agronomique de tous les pays producteurs de café poursuivent la sélection de variétés adaptées aux zones de culture, résistantes aux maladies et aux parasites, en particulier à l'antracnose des baies, aux nématodes et aux insectes, et produisant un café de qualité.

# La diversité et l'organisation évolutive

## La diversité des formes cultivées

A la suite de l'introduction du caféier d'Arabie, *C. arabica*, aux Antilles en 1723, le café Arabica a été le seul café produit aux XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles. Cultivé principalement en Amérique tropicale, dans la Caraïbe et en Asie mais disséminé dans le monde entier, ce caféier s'est avéré très sensible aux aléas parasitaires. Il est alors apparu nécessaire de trouver des espèces résistantes, en particulier à la rouille orangée, due au champignon *Hemileia vastatrix*. C'est ainsi qu'au cours du XIX<sup>e</sup> siècle d'autres espèces de caféier, découvertes dans les forêts africaines, ont été mises en culture en Afrique et transférées à Java. Pour la culture de basse altitude, le caféier d'Arabie a été remplacé d'abord par des variétés de *C. liberica*, puis par des caféiers rustiques de l'espèce *C. canephora*, dont la variété Robusta, qui a donné son nom au café produit. Cette dernière s'est imposée en Afrique et en Asie au cours du XX<sup>e</sup> siècle.

Dans le même temps, les systèmes de culture de *C. arabica* ont évolué des plantations traditionnelles de caféiers typiques, en association avec des cultures vivrières ou sous ombrage, à des plantations monospécifiques à haute densité de caféiers de taille réduite, avec l'apport d'intrants. La culture de *C. canephora* s'est aussi transformée en passant de plantations de caféiers peu productifs, à croissance libre, sous ombrage et sans engrais, à des plantations d'hybrides ou de clones sélectionnés régulièrement taillés, sans ombrage et avec intrants.

### L'ESPÈCE *C. ARABICA*

Le centre d'origine de *C. arabica* n'a été formellement reconnu qu'au cours des prospections du XX<sup>e</sup> siècle : cet arbuste se rencontre dans les sous-bois des forêts, entre 1 300 et 2 000 mètres d'altitude, dans le sud-ouest de l'Éthiopie, le sud du Soudan et le nord du Kenya. Il subsiste des incertitudes quant à l'époque et la nature du transfert du noyau fondateur au Yémen, véritable centre secondaire de diversité.

En revanche, l'expansion mondiale de la culture de *C. arabica* à partir de caféiers domestiqués au Yémen est mieux documentée et très liée à l'histoire coloniale des nations européennes. Elle a emprunté quatre voies principales : au XVII<sup>e</sup> siècle, des caféiers ont été transférés vers Ceylan puis vers l'Indonésie ; vers 1700, un exemplaire de Java est parvenu aux Antilles après avoir transité par Amsterdam et Paris (variété Typica) ; à la même époque, une autre variété du Yémen a été introduite à l'île Bourbon (la Réunion) puis a gagné l'Amérique (variété Bourbon) ; à la fin du XIX<sup>e</sup> et au début du XX<sup>e</sup>, des transferts multiples ont été réalisés vers l'Afrique de l'Est à partir de Java, de la Réunion et d'Éthiopie.

Seules deux variétés, Typica et Bourbon, et quelques individus sont à l'origine des plantations de *C. arabica*. Le mode de reproduction autogame de l'espèce a de plus favorisé la fixation de lignées homogènes. Des hybrides naturels ont été identifiés, en particulier le cultivar Mundo Novo au Brésil, qui résulterait du croisement entre les deux variétés introduites en Amérique. Cette expansion mondiale de *C. arabica*, fondée sur une diversité génétique réduite, a été suivie d'attaques parasitaires dévastatrices. La plus connue est celle de la rouille orangée. Cette maladie est apparue à Ceylan en 1869 puis s'est propagée dans toute l'Asie. Elle a gagné le Brésil en 1970 et de là s'est répandue en Amérique. Une autre maladie, l'antracnose des baies due à *Colletotrichum kahawae*, a progressé en Afrique de l'Est au cours des cinquante dernières années et menace la caféiculture mondiale (planche VII, 3).

Conscients de l'étroitesse de la variabilité des cultivars de *C. arabica* et du risque parasitaire qu'elle faisait courir aux plantations, des organismes de recherche ont organisé des prospections dans le centre d'origine primaire de l'espèce, en Ethiopie, pour la FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations, et l'ORSTOM (BERTHAUD et CHARRIER, 1988), et dans le centre secondaire du Yémen, pour l'IBPGR, International Board for Plant Genetic Resources (ESKES et MUKRED, 1989).

Les collections de *C. arabica* se sont enrichies grâce au matériel semi-spontané collecté en Ethiopie. La collection la plus complète est d'ailleurs celle de Jimma en Ethiopie. On peut mentionner aussi les collections de Turrialba au Costa Rica, de Chinchina en Colombie et de Campinas au Brésil, pour l'Amérique, celles de Ruiru au Kenya, de Lyamungu en Tanzanie et de Man en Côte d'Ivoire, pour l'Afrique, la collection de Sambavy à Madagascar et celle de Chikmagalur en Inde.

Les cultivars courants de *C. arabica* sont bien caractérisés (CARVALHO, 1985). La variabilité agromorphologique des populations semi-spontanées récoltées en Ethiopie a été étudiée dans les différentes collections (FAO, 1968; CHARRIER, 1978; MONTAGNON et BOUHARMONT, 1996). Le polymorphisme de l'ADN nucléaire révélé grâce aux marqueurs RAPD montre, d'une part, la différenciation entre les formes spontanées d'Ethiopie et les formes cultivées dans le monde, d'autre part, la distinction des deux variétés, Typica et Bourbon (LASHERMES *et al.*, 1996b; figure 1).

Des hybrides naturels entre *C. arabica* et les autres espèces de caféier introduites en plantations ont été trouvés en Inde (introgression par *C. liberica*), en Indonésie (Hybride de Timor) ainsi qu'en Nouvelle-Calédonie (introgression par *C. canephora*). Ils sont utilisés comme géniteurs de résistance aux maladies et aux nématodes.

#### L'ESPÈCE *C. CANEPHORA*

Au cours du XIX<sup>e</sup> siècle, une dizaine d'espèces de caféiers spontanés africains ont été mises en culture : *C. stenophylla*, le caféier du Rio Nunez, en Guinée;

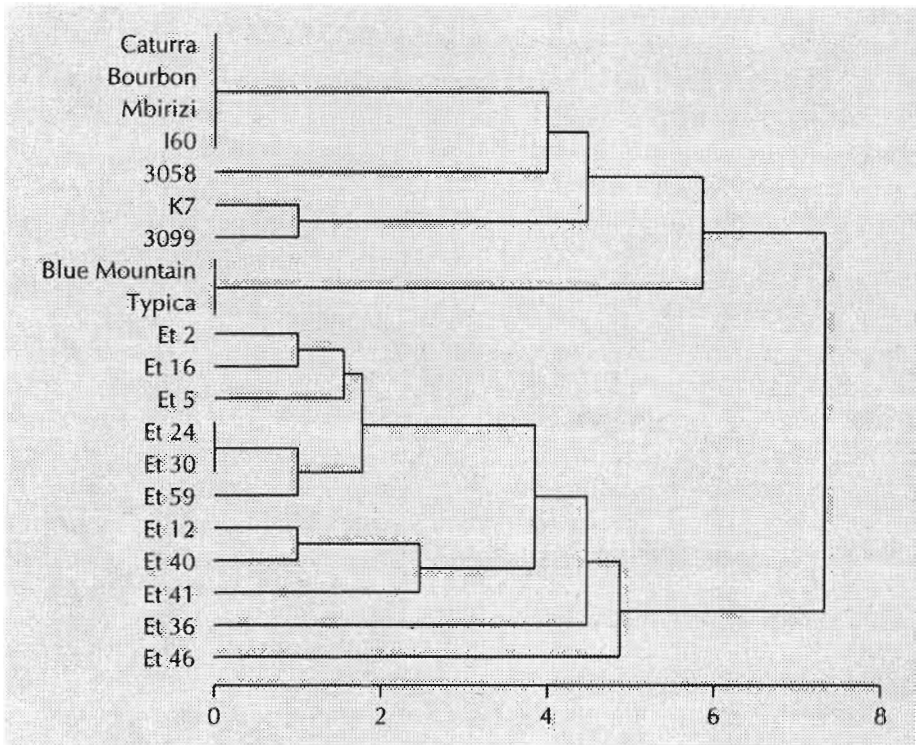


Figure 1. Classification des formes cultivées et semi-spontanées de *Coffea arabica* fondée sur la distance de Manhattan (marqueurs RAPD), d'après LASHERMES et al. (1996c).

*C. liberica* en Guinée, en Sierra Leone et au Liberia ; *C. congensis* au Gabon ; l'origine Robusta de *C. canephora* du Zaïre. C'est cette origine qui a fourni le noyau fondateur introduit à Java en 1901, où elle s'est imposée d'emblée par sa vigueur, sa productivité et sa tolérance à la rouille orangée. A la même époque, dans les pays africains, l'utilisation de populations spontanées locales de *C. canephora* a permis d'élargir l'éventail des souches mises en culture : Kouilou en Côte d'Ivoire, Maclaudi et Gamé en Guinée, Niaouli au Togo et au Bénin, *C. ugandae* en Ouganda, caféier Nana en République centrafricaine. Le développement des maladies, comme la rouille orangée et la trachéomycose, a consacré définitivement la culture de *C. canephora*, et tout spécialement de sa forme la plus résistante, Robusta.

Il convient de distinguer deux situations. Dans les pays situés hors de la zone d'origine de l'espèce *C. canephora* — Java, Inde, Brésil... —, la provenance et le nombre des populations introduites sont connus. En revanche, dans les pays africains de l'aire d'origine de *C. canephora* — de la Guinée à l'Ouganda et au Zaïre —, des formes spontanées locales ont pu se croiser avec les formes introduites, en particulier la forme Robusta.

Des collections de *C. canephora*, plus ou moins représentatives des introductions, des plantations et des formes spontanées locales sont conservées en Côte d'Ivoire, au Cameroun, en Ouganda, en Inde, en Indonésie et au Brésil. Elles ont été constituées progressivement depuis la création des stations agronomiques.

Depuis 1975, les collectes de caféiers spontanés de l'espèce *C. canephora* sont regroupées en collection à Divo, en Côte d'Ivoire (ANTHONY, 1992). Elles proviennent de République centrafricaine (6 populations), de Côte d'Ivoire (21 populations), du Cameroun (10 populations), du Congo (7 populations) et de Guinée (7 populations). L'analyse du polymorphisme enzymatique de ces caféiers, réalisée sur 9 locus, révèle l'existence de deux groupes génétiques, que leur origine écogéographique, ouest ou centre-africaine, a conduit à dénommer Guinéen et Congolais (BERTHAUD, 1986 ; figure 2). Leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et agronomiques ont été précisées (LEROY *et al.*, 1993).

L'origine génétique des caféiers cultivés en collection en Côte d'Ivoire a également été examinée grâce aux marqueurs isoenzymatiques. La moitié de ces caféiers descendent des introductions de Robusta du Zaïre et 5 % seulement sont du type Guinéen local. La contre-sélection de ce dernier type s'explique par sa sensibilité à la rouille orangée et à la trachéomycose, ainsi que par ses caractéristiques technologiques médiocres. Les autres caféiers en collection sont des hybrides entre les groupes Guinéen et Congolais, parmi lesquels on trouve les clones améliorés les plus productifs (BERTHAUD, 1986).

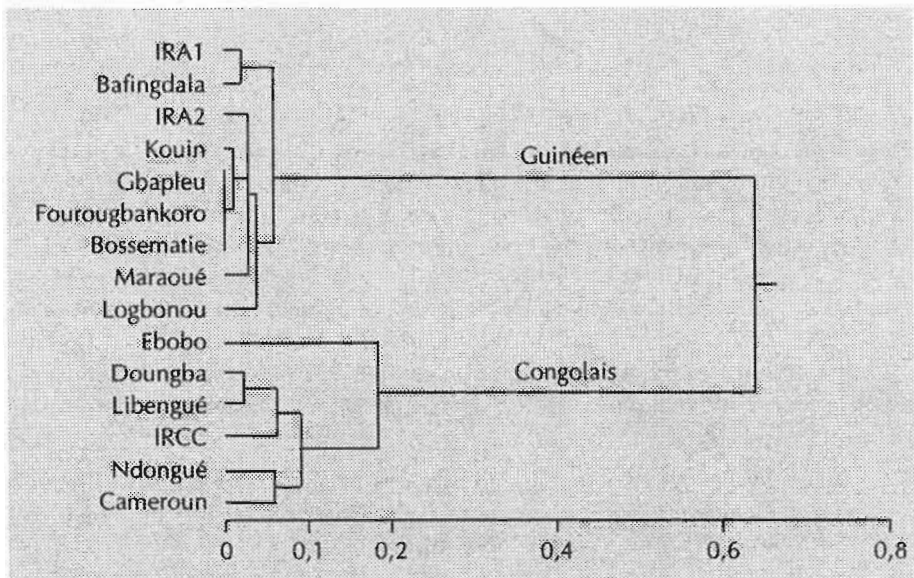


Figure 2. Classification des populations spontanées de *Coffea canephora* fondée sur la distance génétique de Nei (marqueurs enzymatiques), d'après BERTHAUD (1986).

## L'organisation génétique des caféiers

Les caféiers sont rattachés aux genres apparentés *Coffea* et *Psilanthus*. Toutes les espèces étudiées sont diploïdes avec  $2n = 22$  chromosomes, à l'exception de l'espèce allotétraploïde *C. arabica*, qui possède  $2n = 44$  chromosomes. L'étude de leurs caryotypes indique une faible différenciation et une taille réduite des chromosomes (1 à 3 micromètres).

La quantité d'ADN nucléaire des caféiers, mesurée par cytométrie en flux, varie de façon continue de 0,95 à 1,78 picogramme par noyau pour les espèces diploïdes et atteint 2,61 picogrammes pour l'espèce tétraploïde *C. arabica* (CROS *et al.*, 1995). Globalement, on trouve les valeurs les plus faibles chez les espèces originaires d'Afrique de l'Est et les valeurs moyennes à élevées chez les espèces d'Afrique de l'Ouest et du Centre. L'homogénéité des nombres chromosomiques masque donc une variation des quantités d'ADN liée à la différenciation écogéographique des espèces, à leur adaptation et à leur phénologie.

### LES MODES DE REPRODUCTION

La plupart des espèces diploïdes testées sont auto-incompatibles et allogames. Le système d'incompatibilité gamétophytique mis en évidence chez *C. canephora* est contrôlé par un locus *S* multiallélique, dont les allèles sont aisément déterminés chez les haploïdes doublés de cette espèce (BERTHAUD, 1980). Ce locus *S* est lié à un marqueur RFLP localisé sur la carte génétique de *C. canephora* (LASHERMES *et al.*, 1996a). Le seul taxon connu pour son autocompatibilité est l'espèce tétraploïde *C. arabica*. Toutefois, son mode de pollinisation mixte — entomophile et anémophile — entraîne des taux de fécondation croisée de l'ordre de 5 à 15 %. En conséquence, malgré l'autogamie prédominante, les populations semi-spontanées d'Ethiopie ont un taux d'hétérozygotie non négligeable (CHARRIER, 1978). Cependant, deux taxons autocompatibles ont été découverts parmi les caféiers diploïdes : une population d'origine inconnue, *C. sp. x*, conservée en collection en Côte d'Ivoire, et un taxon nouveau, *C. sp.* provenant de Moloundou, récemment collecté à la frontière du Cameroun et du Congo (ANTHONY, 1992). Dans le genre *Psilanthus*, les quelques espèces étudiées sont autocompatibles, avec une structure florale brévistylée.

### LES RELATIONS GÉNÉTIQUES ET CYTOGÉNÉTIQUES

De nombreuses hybridations interspécifiques, contrôlées ou non, ont impliqué les deux espèces cultivées, *C. arabica* et *C. canephora*, mais aussi plusieurs caféiers sauvages (CHARRIER et BERTHAUD, 1988).

Il n'existe pas de barrière génétique absolue aux croisements interspécifiques dans le genre *Coffea*, mais une grande diversité de réponse selon les espèces et les génotypes. Ainsi les croisements entre taxons appartenant à une même section botanique ont-ils un taux de réussite plus élevé et produisent-ils des

hybrides allodiploïdes plus fertiles que ceux entre taxons de sections différentes (LOUARN, 1993). La différence de niveau de ploïdie dans les croisements avec *C. arabica* entraîne une incompatibilité unilatérale quand le parent diploïde est utilisé comme femelle et une fertilité réduite des hybrides triploïdes (LE PIERRES, 1995). Enfin, les croisements intergénériques entre *Coffea* et *Psilanthus* sont exceptionnels mais en cours d'étude.

Toutes les espèces diploïdes du genre *Coffea* posséderaient une structure chromosomique peu différenciée et un même génome ancestral. Leur organisation en trois groupes écogéographiques est bien établie : Afrique de l'Ouest et du Centre, Afrique de l'Est et région malgache. Les différences observées quant à la quantité d'ADN des espèces, la réussite des croisements, la fertilité des hybrides  $F_1$  et leur taux de « cellules mères du pollen » ayant une méiose normale sont dans tous les cas plus marquées entre ces trois groupes qu'au sein de chacun d'eux.

L'espèce *C. arabica* a une structure chromosomique de type allotétraploïde segmentaire, à comportement méiotique diploïde prépondérant (GRASSIAS et KAMMACHER, 1975). Son croisement avec des souches autotétraploïdisées de *C. canephora* produit un hybride  $F_1$ , appelé *C. × arabusta* de structure amphiploïde (CAPOT, 1972). Cet hybride se caractérise par sa vigueur et par une qualité supérieure à celle du Robusta, mais aussi par une fertilité moyenne et une grande instabilité génétique. Les hybrides Arabusta au sens large sont obtenus en remplaçant *C. canephora* par diverses espèces de caféiers diploïdes tétraploïdisés ou par leurs allotétraploïdes (LE PIERRES, 1995).

#### LA STRUCTURATION ET LA PHYLOGÉNIE DU GENRE *COFFEA*

L'étude du polymorphisme enzymatique a fourni les premières informations sur la structuration et la phylogénie du genre *Coffea* (BERTHOU *et al.*, 1980; ANTHONY, 1992). *C. canephora* et *C. congensis* possèdent les mêmes alloenzymes dont seules les fréquences différencient les deux espèces. La distance génétique calculée entre *C. liberica* de Côte d'Ivoire et *C. dewevrei* de République centrafricaine permet de les distinguer ; cependant la distance est nettement plus importante entre *C. liberica*, *C. canephora* et *C. eugenioides*. Les caféiers spontanés d'Afrique de l'Est ont une structuration marquée, en accord avec la taxonomie récente. *C. arabica* présente, pour deux systèmes enzymatiques, des diagrammes électrophorétiques que l'on peut considérer comme complémentaires de ceux de *C. eugenioides* d'une part, et de *C. canephora* ou *C. congensis* d'autre part.

La première étude phylogénétique de l'ensemble des espèces de caféier a été réalisée grâce aux marqueurs moléculaires (LASHERMES *et al.*, 1997; CROS, 1996). Le génome chloroplastique, hautement conservé, a été choisi pour suivre l'histoire évolutive des caféiers ; son hérédité par la voie maternelle a été vérifiée. Une analyse phylogénétique de 25 taxons selon la parcimonie de Wagner donne un arbre consensus de six clades en accord avec leur distribution dans les ensembles biogéographiques et génétiques précédemment définis (figures 3 et 4).



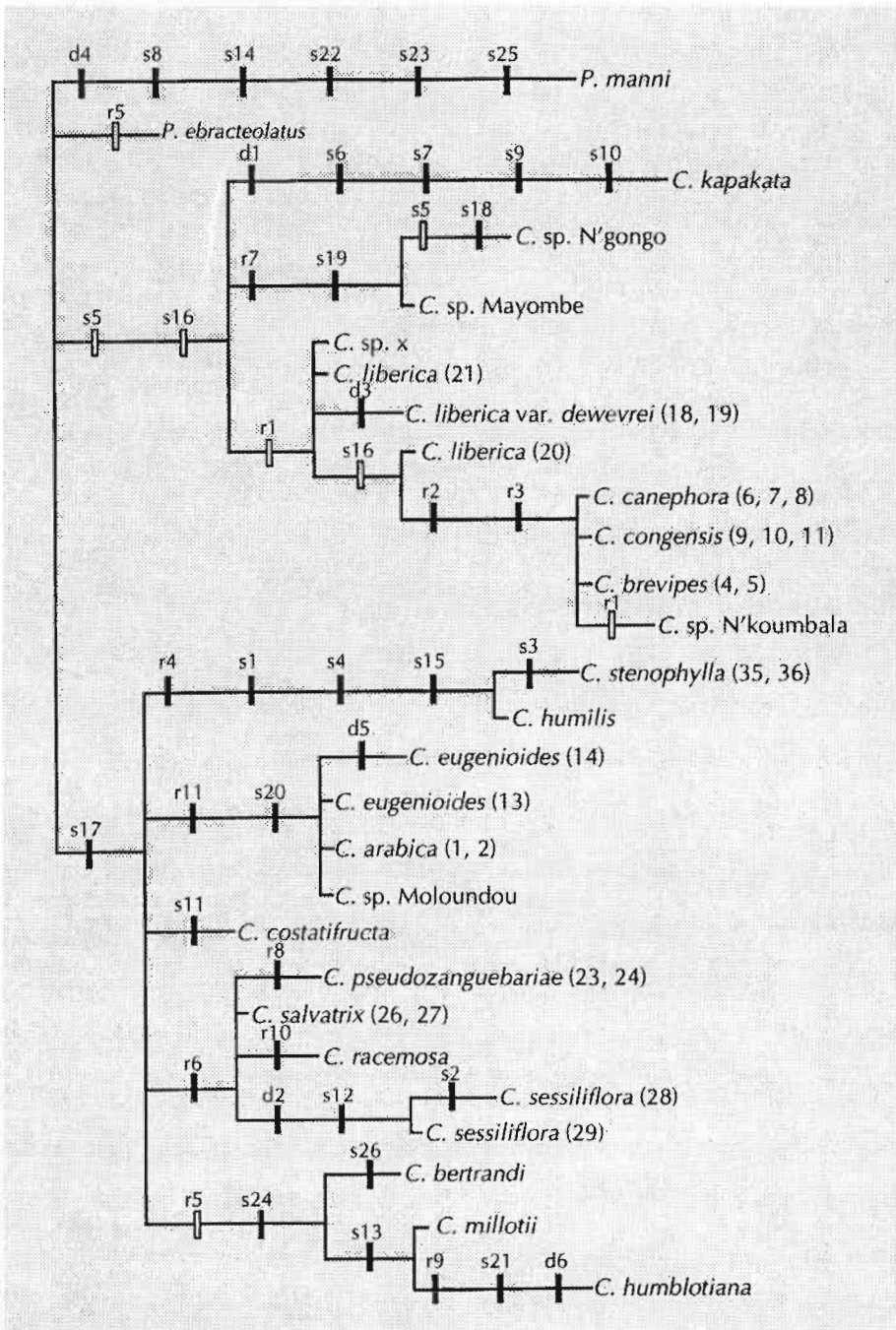


Figure 3. Arbre phylogénétique consensus (parcimonie de Wagner) des espèces du genre *Coffea*, d'après CROS (1996). Les chiffres entre parenthèses correspondent à des numéros d'échantillons.

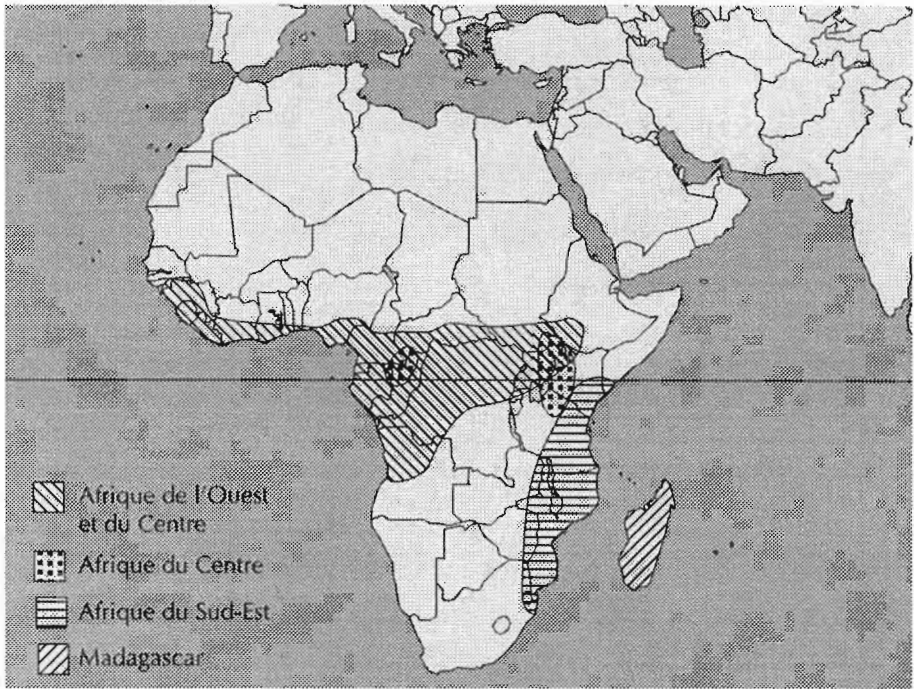


Figure 4. Distribution géographique des espèces du genre *Coffea* (marqueurs de l'ADN chloroplastique), d'après Cros (1996).

L'analyse des séquences des régions intergéniques de l'ADN ribosomique de différentes espèces du genre *Coffea* donne une image complémentaire de l'histoire évolutive du genre (LASHERMES *et al.*, 1997). L'arbre de parcimonie obtenu confirme les regroupements de *C. canephora*, *C. congensis* et *C. brevipes* d'une part, de *C. eugenioides* et *C. sp.* Moloundou d'autre part. Il met en lumière la quasi-identité de séquences entre *C. arabica* et le premier groupe.

La variation des composés biochimiques du grain de café est souvent évoquée comme critère taxonomique : elle a été évaluée pour les méthylxanthines, constituants de la caféine, et pour les acides chlorogéniques ou diterpènes (RAKOTOMALALA, 1992). La variation de la teneur en caféine chez les caféiers est continue de 4 % à 0 % de la matière sèche selon un cline allant de l'Afrique de l'Ouest à l'Afrique de l'Est et à Madagascar. Les caféiers sans caféine se trouvent chez les *Mascarocoffea*, originaires de Madagascar, des Comores et des îles Mascareignes, mais des données récentes modifient cette vision exclusive : trois taxons de Madagascar contiennent de la caféine (RAKOTOMALALA *et al.*, 1994) alors que l'espèce *C. pseudozanguebariae*, originaire de la frontière du Kenya et de la Tanzanie, n'en contient pas. Une analyse approfondie de la variation des quantités de caféine et d'acides chlorogéniques précise la répartition de ces deux voies métaboliques dans le genre *Coffea* (ANTHONY *et al.*, 1993).

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les variétés traditionnelles et relativement homogènes dérivées des Bourbon et des Typica du Yémen ont été largement cultivées. Parmi les millions de caféiers de l'espèce *C. arabica*, les sélectionneurs ont repéré une trentaine de mutants à déterminisme génétique simple (CARVALHO, 1985). Certains sont connus en tant que variétés cultivées : Maragogipe à grands fruits ; Caturra, caféier de petite taille, trapu, à entre-nœuds courts, très utilisé dans les plantations à haute densité (planche VII, 1) ; Laurina à teneur réduite en caféine.

La sélection de *C. arabica* suivant les méthodes classiques pour une plante auto-game conduit à des lignées homogènes, fixées et vulgarisées par graines. Des cultivars améliorés du type lignée pure sont diffusés dans la plupart des pays producteurs. L'utilisation d'un mélange de lignées proches, comme la variété composite Colombia, s'est développée en Colombie (MORENO et CASTILLO, 1984). Les premières variétés hybrides  $F_1$  ont été testées. Elles sont multipliées par semences issues de pollinisation manuelle, au Kenya (VAN DER VOSSEN, 1985), et par micropropagation, en Amérique centrale.

Chez l'espèce allogame *C. canephora*, les cultivars traditionnels sont des variétés populations multipliées par semences. Les descendances contrôlées les plus performantes sont reproduites sous la forme de variétés hybrides bi ou polyclonales. L'importante variabilité des descendances de ces deux types variétaux permet de sélectionner des clones d'élite, supérieurs aux variétés hybrides. Ces clones multipliés par greffage dans le passé (CRAMER, 1957), sont actuellement reproduits par bouturage, surtout en Afrique (CAPOT, 1977). Ces variétés clonales interfertiles sont associées en plantations polyclonales.

### Les méthodes d'amélioration

#### LE CAFÉIER *C. ARABICA*

L'espèce *C. arabica*, préférentiellement autogame, est sélectionnée selon la méthode généalogique et par rétrocroisement. Cette dernière méthode est surtout appliquée après une hybridation interspécifique, dans le cas du transfert d'un caractère à déterminisme simple dans une variété d'utilisation courante (CHARRIER, 1985 ; VAN DER VOSSEN, 1985).

#### La sélection généalogique

La sélection généalogique, mise en œuvre après une recombinaison des caractères complémentaires portés par les parents ou après le transfert d'un caractère particulier par plusieurs cycles de rétrocroisement, a été efficace pour améliorer la production, la vigueur et la résistance de ce caféier, tout en conservant les caractéristiques du café Arabica.

L'héritabilité des caractères agronomiques et la valeur en croisement des parents sont précisées grâce à l'analyse génétique de plans de croisements diallèles ou à parent constant. Les caractéristiques de la croissance et celles des grains sont les plus hérissables. Les composantes du rendement et le rendement lui-même ont de faibles hérissabilités. L'hérissabilité de la qualité à la tasse est moyenne, celle de ses composantes est plus élevée (WALYARO, 1983).

Les corrélations phénotypiques établies entre la production et certains caractères de croissance permettent une sélection au stage jeune : la production sur dix ans est fortement corrélée à la production des deux ou trois premières années et aux caractéristiques de croissance — circonférence du tronc et rayon de la canopée. Ainsi un cycle de sélection peut être limité à cinq ans : 4 à 5 générations, soit vingt à vingt-cinq ans, sont nécessaires pour aboutir à des lignées quasi fixées à partir d'un hybride  $F_1$ . Cependant, dans le cas de variétés à port nain, la sélection précoce présente des risques car ces variétés sont capables de surproduction au jeune âge et d'alternance marquée des productions selon le mode de taille adopté.

La découverte récente d'une stérilité mâle nucléaire et récessive dans des lignées originaires d'Ethiopie devrait permettre dans un futur proche de multiplier certains hybrides par pollinisation naturelle (MAZZAFERA *et al.*, 1989).

### L'hybridation interspécifique

Les hybrides tétraploïdes artificiels entre *C. arabica* et *C. canephora*, comme les hybrides Arabusta, ou naturels, tel l'Hybride de Timor, servent de relais pour transférer la résistance à la rouille orangée, aux nématodes et à l'antracnose des baies par rétrocroisement avec *C. arabica*. C'est ainsi qu'ont été créés les cultivars Icatu et Catimor.

Les hybrides triploïdes stériles provenant du croisement de *C. arabica* avec les caféiers diploïdes peuvent engendrer des hybrides tétraploïdes. En Colombie, des caféiers tétraploïdes issus de diplogamètes ont été obtenus par rétrocroisement d'un hybride triploïde (OROZCO, 1976). Les lignées de *C. arabica* introgressées manifestent une restauration complète de fertilité en quatrième génération de rétrocroisements et expriment une bonne résistance à la rouille orangée.

En Côte d'Ivoire, des hybrides hexaploïdes fertiles ont été produits en dupliquant des hybrides triploïdes. Ce matériel est intéressant pour créer par rétrocroisement avec *C. arabica* des lignées spéciales, d'addition ou de substitution.

### LE CAFÉIER *C. CANEPHORA*

Le mode de reproduction allogame et l'hétérozygotie des caféiers de l'espèce *C. canephora* entraînent une importante variabilité de leurs descendances, amplifiée au cours des cycles de multiplication par graines (CRAMER, 1957). La variabilité est telle que, dans une plantation traditionnelle, les 10 % de caféiers les plus productifs portent près de 50 % de la production totale. Aussi la multiplication végétative d'individus d'élite très productifs a-t-elle

été expérimentée dès le début du siècle à Java, selon la technique du greffage. Dans les années 60, avec la mise au point du bouturage horticole, la sélection clonale a été appliquée à grande échelle.

Néanmoins, on a continué à cultiver des descendance de *C. canephora* issues de semis dans la plupart des pays. Les descendance, produites par croisements contrôlés ou en fécondation libre, peuvent être sélectionnées sur leurs performances. Les meilleures d'entre elles sont alors reproduites sous forme de variétés hybrides en champ semencier de deux ou plusieurs parents (CHARRIER et BERTHAUD, 1988). De nouvelles stratégies de sélection sont mises au point sur la base de deux découvertes majeures : la structuration de sa diversité en deux pools géniques, Congolais et Guinéen (BERTHAUD, 1985), et l'obtention d'haploïdes et de souches diploïdes homozygotes (COUTURON et BERTHAUD, 1982).

#### La sélection récurrente réciproque

CARVALHO *et al.* (1969) puis CHARRIER et BERTHAUD (1988) ont proposé d'alterner des phases de création variétale — clones et hybrides — avec des cycles d'amélioration des populations par sélection récurrente.

La structure génétique mise en évidence chez *C. canephora* est favorable à une sélection récurrente réciproque fondée sur les groupes Guinéen et Congolais et à la réalisation d'hybrides intergroupes, qui permettent d'exploiter la complémentarité de ces deux pools géniques (BERTHAUD, 1986). Cette méthode a été mise en œuvre en Côte d'Ivoire et renouvelle la conduite de la sélection classique (LEROY *et al.*, 1993).

#### La création d'hybrides $F_1$ homogènes

La sélection actuellement pratiquée chez *C. canephora* crée des variétés « hybrides de clones » reproduites par graines et très hétérogènes. Pour obtenir des variétés homogènes, il faudrait synthétiser des hybrides  $F_1$  à partir de parents homozygotes. Chez *C. canephora*, pour lequel l'homogénéisation par des cycles de croisements consanguins serait trop longue à réaliser, seuls les haploïdes doublés permettent de disposer rapidement de souches génétiquement fixées. En Côte d'Ivoire, l'ORSTOM a obtenu près de 400 souches d'haploïdes doublés viables de *C. canephora* à partir d'haploïdes spontanés suivant la méthode de COUTURON et BERTHAUD (1982) et étudie les performances des hybrides  $F_1$  produits (LASHERMES *et al.*, 1994).

#### L'hybridation interspécifique

Seuls les hybrides naturels Congusta, résultant du croisement entre *C. congensis* et *C. canephora*, sont fertiles. Ils possèdent des caractéristiques favorables et connaissent un certain succès en culture à Madagascar.

Pour les caféiers diploïdes, l'absence de barrières reproductives marquées permet d'obtenir une infinité d'allodiploïdes par croisement entre les espèces prises deux à deux (LOUARN, 1993). Les seuls allodiploïdes fertiles sont les Congusta et les hybrides *C. canephora* × *C. brevipes*.

En revanche, les allodiploïdes à fertilité partielle, comme les hybrides  $F_1$  entre *C. canephora* et *C. eugenioides* ou *C. liberica*, n'ont d'intérêt pratique qu'après restauration de leur fertilité. Les hybrides de deuxième génération proviennent soit de croisements entre les hybrides  $F_1$ , soit de rétrocroisements par le parent cultivé *C. canephora*. Les descendances obtenues sont très variables pour tous les caractères morphologiques et physiologiques étudiés, avec un retour aux formes parentales. Ce polymorphisme est directement exploitable par la multiplication végétative des individus exceptionnels. C'est une voie très intéressante de diversification en cours d'exploration par l'ORSTOM en Côte d'Ivoire pour introgresser l'absence de caféine, trouvée chez *C. pseudozanguebarie*, ou l'autofertilité de *C. sp.* Moloundou.

#### LE CAFÉIER ARABUSTA

Le caféier Arabusta a été créé en Afrique pour améliorer la qualité du café Robusta. Ce caféier hybride non fixé, multiplié végétativement, a été testé dans les régions de culture de *C. canephora*. Il est apparu que sa structure génomique et sa fertilité n'étaient pas satisfaisantes. On a alors tenté d'améliorer les caractéristiques des premiers hybrides selon différentes voies : en choisissant les géniteurs des deux espèces parentales sur leur aptitude spécifique à la combinaison ; en remplaçant *C. canephora* par l'espèce affine *C. congensis* ou par son hybride Congusta ; en restaurant la fertilité au cours des générations successives ( $F_2$ - $F_4$ ) d'Arabusta, soumises à la sélection ; en passant par une génération de rétrocroisement avec *C. arabica* afin de stabiliser le génome (LE PIERRES, 1995).

### Les biotechnologies

La multiplication *in vitro*, le marquage biochimique et moléculaire, l'haplométhode, la variation somaclonale et la transformation génétique ont été successivement expérimentés chez les caféiers (PETIARD *et al.*, 1993).

#### LA MICROPROPAGATION ET LA RÉGÉNÉRATION *IN VITRO*

Comme pour nombre d'espèces ligneuses pérennes, la multiplication végétative est stratégique pour mettre en œuvre la sélection clonale ou reproduire des structures génétiques hétérozygotes, comme les hybrides  $F_1$  intra ou interspécifiques. La micropropagation est pratiquée par culture *in vitro* de microboutures, d'apex ou de bourgeons néoformés. Le microbouturage *in vitro* des souches sélectionnées peut atteindre un coefficient de multiplication conforme 20 à 30 fois supérieur à celui du bouturage classique. Il est plus aisé pour *C. canephora* que pour *C. arabica*.

La maîtrise de l'embryogenèse somatique ouvre la voie à la régénération *in vitro* des espèces cultivées. La callogenèse à partir d'explants variés est obtenue avec ou sans choc auxinique pour *C. arabica* et *C. canephora*. Les tissus embryogènes sont alors multipliés sur un milieu solide ou liquide. L'utili-

sation d'un récipient à immersion temporaire automatisée accroît le taux de conversion des embryons en plantules (BERTHOULY *et al.*, 1995).

Pour *C. canephora*, on obtient 500 000 embryons somatiques par litre en deux mois de culture en milieu liquide et en bioréacteur. L'intérêt de cette technique dépend du taux de conversion des embryons en plantules et de leur conformité ainsi que de son application aux génotypes d'intérêt économique, en particulier à ceux de *C. arabica* (ZAMARRIPA, 1993). La régénération de protoplastes de caféiers cultivés, issus de limbes foliaires ou de suspensions embryogènes, est maîtrisée surtout pour *C. canephora* (SPIRAL et PETIARD, 1993 ; SCHOPKE, 1996).

#### LA VARIATION SOMACLONALE

Le taux de plantes non conformes issues de la régénération *in vitro* par embryogenèse somatique est en cours d'évaluation. Les premiers résultats obtenus sur près de 20 000 plantes de *C. arabica* cultivées au Brésil permettent d'estimer la proportion de variants à environ 10 % (SONDAHL et BRAGIN, 1991). La plupart de ces variants correspondent à des mutants déjà connus, qui n'affectent pas forcément la productivité. L'amplitude de variation pour les caractères agronomiques, et la productivité en particulier, ainsi que leur stabilité génétique restent à établir.

#### LA TRANSFORMATION GÉNÉTIQUE

Les premiers caféiers transgéniques ont été produits par infection d'embryons somatiques à l'aide d'*Agrobacterium rhizogenes* pour le gène marqueur *gus* (SPIRAL et PETIARD, 1993). Depuis, la capacité de certaines souches d'*A. tumefaciens* à transformer le caféier a été mise en évidence grâce à un gène de résistance à un herbicide (T. Leroy, comm. pers.). La transformation par cette voie est actuellement testée par le CIRAD avec des constructions portant des gènes de *Bacillus thuringiensis* capables de conférer la résistance à la mineuse des feuilles (T. Legavre et R. Frutos, comm. pers.).

#### L'HAPLOÏDISATION

La culture *in vitro* d'anthères de caféier est tentée depuis une vingtaine d'années. Elle a abouti récemment à quelques résultats : des structures tissulaires et des embryons haploïdes ont été produits, mais la technique ne semble pas maîtrisée et l'effet du génotype est marqué (DUFOUR *et al.*, 1995).

La culture de microspores et la gynogenèse induite par des hybridations distantes ont été testées, mais avec peu de succès. Les caféiers s'avèrent récalcitrants à l'haploïdisation *in vitro*, et les seuls haploïdes viables de *C. arabica* et de *C. canephora* sont issus d'haploïdisation spontanée (COUTURON et BERTHAUD, 1982).

#### LES MARQUEURS ET LA CARTE GÉNÉTIQUE

Les marqueurs isoenzymatiques, RFLP et RAPD sont opérationnels chez les caféiers. La première carte génétique a été construite, à partir d'un matériel

de l'espèce *C. canephora* provenant d'haploïdes doublés, par l'ORSTOM et le groupe Nestlé. Elle comporte 15 marqueurs RFLP et RAPD répartis en 15 groupes de liaison (PAILLARD *et al.*, 1996). Ils serviront à identifier des QTL pour les caractères d'intérêt agronomique, ainsi qu'à suivre le transfert de gènes majeurs au cours des rétrocroisements.

## La sélection de variétés et leur multiplication

### Les objectifs de sélection

Les objectifs prioritaires de sélection des caféiers sont la productivité, la facilité de la récolte, la résistance aux parasites et la qualité du café produit (tableau 1). Les critères appliqués varient selon l'espèce et les contraintes de la culture propres à chaque pays.

La productivité est évaluée à partir de la récolte de cerises fraîches et du rendement en café marchand, ou café vert. Chez *C. arabica*, les différences génétiques pour la productivité sont généralement moins marquées dans des

Tableau 1. Objectifs et critères de sélection.

Objectif	Critères associés
Productivité (kilos de café vert par hectare)	Poids de cerises fraîches par plante, pendant cinq années de récolte Rendement (taux de conversion cerises fraîches/café vert) Vigueur au jeune âge (diamètre au collet, hauteur) Ramification secondaire Rapport favorable entre la production et la vigueur Tolérance au <i>dieback</i> , dû à une surproduction Adaptation édaphoclimatique Noté du sélectionneur
Facilité de récolte et culture à fortes densités	Nanisme Entre-nœuds courts
Résistance aux aléas parasitaires	Maladies (rouille orangée, anthracnose des baies) Nématodes ( <i>Meloidogyne</i> spp., <i>Pratylenchus</i> spp.) Insectes (mineuse des feuilles, scolyte des baies, foreur des branchettes)
Qualité des cafés	Granulométrie Teneur en caféine Défauts des grains Qualité organoleptique



environnements favorables. Les faibles rendements sont souvent révélateurs d'une certaine stérilité — surtout chez les hybrides interspécifiques — qui se manifeste par la présence de loges vides et d'une seule graine arrondie par cerise (défaut des « grains caracolis »). La productivité est souvent corrélée avec la vigueur au jeune âge (WALYARO, 1983 ; LEROY *et al.*, 1994) et la ramification des branches secondaires. Les arbres les plus vigoureux ne sont cependant intéressants que si le rapport entre leur vigueur et leur production est favorable. À l'inverse, les génotypes dont la productivité est trop forte par rapport à la vigueur sont victimes du phénomène de *dieback*, leurs branches meurent sous l'effet de la surproduction. Dans certains pays, une notation visuelle attribuée par le sélectionneur permet d'estimer la production et le rapport entre cette production, la vigueur et l'architecture de l'arbre. L'adaptation aux conditions édaphoclimatiques varie selon les génotypes : elle est recherchée dans les descendances d'hybrides interspécifiques, en particulier pour les plantations en zone marginale d'altitude moyenne. De même, l'adaptation à des périodes de forte sécheresse est étudiée pour *C. arabica* et *C. canephora*.

Le nanisme, trouvé chez des mutants naturels de *C. arabica*, a été exploité pour faciliter la récolte manuelle ou mécanique et augmenter la densité de plantation. Pour *C. canephora*, qui présente une variation continue dans le port des arbres et dans la taille des entre-nœuds, des arbres adaptés aux fortes densités de plantation ont été sélectionnés (LEROY *et al.*, 1994).

La résistance aux parasites, comme la rouille orangée, les nématodes et l'antracnose des baies, constitue une priorité pour *C. arabica*, étant donné la sensibilité des variétés traditionnelles. Dans la plupart des cas, on a recours à l'introgression de facteurs de résistance provenant de *C. canephora*. Cette espèce vigoureuse et très variable a permis de sélectionner des descendances et des clones tolérants à la rouille orangée, aux nématodes du genre *Meloidogyne* et au scolyte des branchettes. Pour les insectes comme la mineuse des feuilles, le scolyte des baies, les foreurs des troncs et *Antestia* et pour certains nématodes du genre *Pratylenchus*, la variabilité des deux espèces cultivées semble restreinte. D'autres espèces diploïdes peuvent être utilisées pour trouver des résistances à certains de ces déprédateurs. C'est le cas de *C. racemosa*, qui a été exploité en hybridation interspécifique, au Brésil, pour sa résistance à la mineuse des feuilles (CARVALHO, 1985).

L'estimation de la qualité du café repose sur des paramètres technologiques et organoleptiques. Certains défauts des grains — grains caracolis, grains « monstres » — semblent génétiquement déterminés chez *C. arabica* et chez les hybrides interspécifiques (CARVALHO, 1985), alors qu'ils sont plutôt liés à l'environnement pollinique pour *C. canephora*. Ces grains de forme anormale ne présentent d'ailleurs pas de mauvaises qualités organoleptiques, dès lors qu'ils sont torréfiés séparément. Le poids de 100 grains ou le pourcentage de grains de grande taille retenus par tamisage sont des critères de qualité commerciale, surtout pour *C. arabica*.

La teneur en caféine, qui varie pour *C. arabica* de 0,6 à 1,4 % et pour *C. canephora*, de 1,8 à 3,5 %, constitue également un critère de sélection, de même que le taux d'extraction de solides solubles, paramètre important pour l'industrie des cafés instantanés. La qualité organoleptique — l'arôme, l'acidité, le corps, l'amertume et l'astringence — dépend du génotype, mais aussi de l'altitude, des conditions de croissance et du traitement de post-récolte. Des origines commerciales de *C. arabica* sont connues pour leur qualité particulière, comme Blue Mountain et Jamaïque, issues de la variété Typica et SL28 du Kenya, qui provient de la variété Bourbon. Afin d'éliminer certains caractères défavorables à la qualité technologique et organoleptique, on recourt à la sélection de lignées de *C. arabica* introgressées avec *C. canephora*. Pour *C. canephora*, des différences significatives de qualité à la tasse ont été mises en évidence selon les provenances et les cultivars (MOSCHETTO *et al.*, 1996).

## Les exemples de sélection et de progrès génétique

### LA PRODUCTIVITÉ DE *C. ARABICA*

La sélection généalogique à partir des croisements entre variétés de *C. arabica* a donné de bons résultats pour la productivité. Les variétés Mundo Novo et Catuai, sélectionnées selon cette méthode au Brésil entre 1950 à 1980, ont un potentiel de production supérieur à 2 tonnes de café vert par hectare, ce qui représente 50 à 150 % de plus que les variétés traditionnelles de ce pays (CARVALHO, 1985).

Des lignées de *C. arabica* issues de croisements avec des géniteurs introgressés avec *C. canephora*, puis de rétrocroisements par *C. arabica* et d'autofécondations, présentent un potentiel de production équivalent, voire même supérieur à celui des variétés témoins. C'est le cas pour les meilleures sélections de Catimor réalisées en Colombie (MORENO et CASTILLO, 1984) ou encore pour les sélections d'Icatu au Brésil (CARVALHO, 1985).

La vigueur hybride est exploitée depuis peu dans les programmes d'amélioration, entre autres au Cameroun, en Ethiopie (AMEHA, 1991) et en Amérique centrale. Au Cameroun et à Madagascar, dans des conditions peu favorables de croissance, des gains de productivité de 200 % par rapport aux moyennes des variétés parentales ont été atteints dans des croisements de lignées d'Ethiopie avec des variétés cultivées (CHARRIER, 1978; BOUHARMONT, 1995). En Amérique centrale, un programme de sélection d'hybrides  $F_1$  entre des variétés naines (Catimor, Caturra, Catuai) et des lignées d'Ethiopie et du Soudan a débuté en 1990. Les résultats sur deux ans de production confirment l'intérêt de ce type de croisements (B. Bertrand, comm. pers.).

### LA PRODUCTIVITÉ DE *C. CANEPHORA*

En Afrique, entre 1960 et 1980, la sélection d'hybrides de clones et surtout la sélection de clones ont été efficaces pour augmenter le potentiel de production

de *C. canephora*. La productivité des hybrides de clones peut être de 50 % supérieure à celle des variétés locales non sélectionnées — généralement inférieure à 1 tonne de café vert par hectare. Cependant, les meilleurs hybrides sont moins productifs que les clones d'élite, qui ont un potentiel de production de 1,5 à 2,5 tonnes par hectare (CAPOT, 1977). Au Cameroun, des clones adaptés aux deux principales zones écologiques du pays ont été sélectionnés (BOUHARMONT et AWEMO, 1979).

Un programme de sélection récurrente réciproque a débuté en Côte d'Ivoire en 1984. Les premiers résultats confirment la valeur des hybrides entre les groupes Guinéen et Congolais par rapport aux hybrides à l'intérieur des groupes (LEROY *et al.*, 1993). Environ 100 génotypes représentatifs de chaque groupe ont été croisés avec deux ou trois testeurs de l'autre groupe. Le gain génétique attendu par rapport aux clones témoins pour les 70 premiers individus sélectionnés sur index dans les descendance est de 80 % pour la productivité (LEROY *et al.*, 1997). Par ailleurs, six combinaisons hybrides ont été identifiées comme aussi productives que les meilleurs clones actuellement vulgarisés. Ce programme permet d'améliorer à la fois l'architecture des caféiers, la qualité du café et le rapport entre la production et la vigueur (LEROY *et al.*, 1994).

## LA RÉSISTANCE AUX PARASITES

### La rouille orangée

La rouille orangée est originaire d'Afrique. Elle s'est répandue sur le continent asiatique au XIX<sup>e</sup> siècle et a gagné le continent américain en 1970. Tous les pays producteurs de café sont actuellement touchés.

La première variété résistante de *C. arabica*, Kent, a été trouvée dans une plantation indienne au début du siècle. Par la suite, d'autres sources de résistance ont été identifiées parmi les lignées d'Éthiopie. Cependant, ces sources de résistance se sont révélées peu utiles en culture, du fait de l'apparition rapide de nouvelles races du champignon (ESKES, 1989). Les études réalisées au CIFC du Portugal dans les années 60 ont montré la nature monogénique de ces résistances. Les gènes correspondants ont été nommés *SH1*, *SH2*, *SH4* et *SH5* (RODRIGUES *et al.*, 1975). D'autres gènes majeurs de résistance ont été découverts chez des hybrides spontanés ou artificiels : *SH3*, chez des hybrides entre *C. arabica* et *C. liberica*, *SH6*, *SH7*, *SH8* et *SH9*, chez des hybrides entre *C. arabica* et *C. canephora* (BETTENCOURT *et al.*, 1992). Certaines origines de l'Hybride de Timor sont résistantes à toutes les races connues. Elles ont été utilisées en croisement avec plusieurs variétés de *C. arabica* : la population de Catimor, issue du croisement entre Caturra et l'Hybride de Timor, est la plus répandue. Des lignées de Catimor sélectionnées sont actuellement vulgarisées en Amérique centrale, ainsi que la variété composite Colombia en Colombie (MORENO et CASTILLO, 1984). Au Brésil, un hybride artificiel de type Arabusta rétrocroisé avec des variétés locales a donné la variété Icatu, diffusée à partir de 1992 (CARVALHO, 1985).

La résistance des variétés de Catimor, qui repose sur plusieurs gènes de résistance complète ou partielle, s'est montrée assez stable jusqu'à présent sur le continent américain et dans la plupart des pays africains. Cependant, en Indonésie et en Inde, on constate aujourd'hui une érosion de cette résistance.

Des recherches sur la résistance partielle ont été effectuées afin de trouver une résistance durable. Au Brésil, on a montré qu'une part de cette résistance est monogénique et peut être surmontée par de nouvelles races du champignon. Cependant, d'autres facteurs de la résistance partielle ont une transmission plus complexe et peuvent concourir à une résistance durable (ESKES, 1989).

### Les nématodes

La monoculture du caféier a eu pour conséquence d'accroître les problèmes dus aux nématodes, en particulier en Asie, au Brésil et en Amérique centrale. Les genres *Meloidogyne* et *Pratylenchus* occasionnent des dégâts, plus ou moins graves selon les espèces : *M. exigua* est moins préjudiciable que *M. incognita* et *P. coffeae*.

Des résistances à ces nématodes ont été identifiées parmi les souches de *C. arabica* d'Éthiopie (ANZUETO *et al.*, 1991) et chez les espèces diploïdes *C. canephora*, *C. liberica* et *C. congensis* (CARVALHO, 1985). La résistance des souches de *C. arabica* à *Meloidogyne* spp. semble mono ou oligogénique ; celle de *C. canephora*, plus complexe, met en jeu des niveaux intermédiaires de résistance. *C. arabica* paraît uniformément sensible à *Pratylenchus* spp., alors que *C. canephora* et surtout *C. liberica* sont plus tolérants (KUMAR, 1979).

Des populations non sélectionnées de *C. canephora* sont utilisées depuis longtemps au Guatemala comme porte-greffe pour lutter contre *Meloidogyne* spp. et *Pratylenchus* spp. Au Brésil et en Amérique centrale, des souches de *C. canephora*, sélectionnées pour leur résistance aux populations locales de *Meloidogyne*, ont permis de créer les variétés porte-greffe Apoata et Nemaya (CARVALHO et FAZUOLI, 1993 ; BERTRAND *et al.*, 1995). Des souches de *C. canephora*, de *C. liberica* et de *C. congensis* pourraient servir à améliorer la résistance à *Pratylenchus* et aux autres parasites racinaires. Des souches de *C. arabica* d'Éthiopie ou de Catimor qui manifestent une forte résistance envers certaines populations de *Meloidogyne* pourraient être exploitées pour créer des variétés hybrides de *C. arabica*, qui combinent hétérosis et bonne résistance à *Meloidogyne* spp. et à la rouille orangée.

### L'antracnose des baies

L'antracnose des baies sévit dans toutes les zones de culture de *C. arabica* en Afrique et constitue une réelle menace pour les autres continents. Les pertes peuvent atteindre 50 à 80 % dans les zones d'altitude, à microclimat humide et frais. Des programmes de sélection de variétés résistantes ont été entrepris au Kenya, au Cameroun et en Éthiopie, dans les années 70.

Bien que la plupart des variétés traditionnelles de *C. arabica* soient très sensibles à l'antracnose des baies, quelques lignées de Typica, comme Blue Mountain et Padang, et la variété K7 du Kenya expriment une certaine résistance. On peut trouver des niveaux plus élevés de résistance dans le matériel sauvage ou semi-spontané — Rume Sudan, certaines lignées d'Ethiopie — et dans des populations dérivées d'hybrides entre *C. arabica* et *C. canephora* — Hybride de Timor, Catimor et Icatu. Malgré l'expression quantitative de la résistance, certains gènes majeurs ont été identifiés grâce au test de résistance sur hypocotyle : le gène récessif *k*, dans les variétés K7, Blue Mountain et Rume Sudan, le gène *T*, partiellement dominant, dans l'Hybride de Timor, et le gène *R*, dominant, dans Rume Sudan (VAN DER VOSSEN et WALYARO, 1980). D'autres gènes de résistance présents dans le matériel éthiopien semblent récessifs (AMEHA et BELACHEW, 1982).

Au Kenya, un programme de croisements et de rétrocroisements avec la variété commerciale SL28 a été réalisé pour cumuler les trois gènes de résistance identifiés et les associer à la résistance du Catimor, originaire de Colombie (VAN DER VOSSEN, 1985). Ce programme a abouti à la création de la variété Ruiru 11, vulgarisée à partir de 1985, et qui continue d'être améliorée pour la productivité, pour la résistance à l'antracnose des baies et pour la qualité (AGWANDA et OWUOR, 1989).

Au Cameroun, les essais variétaux ont mis en évidence le bon comportement de la variété Java, diffusée dans ce pays à partir de 1980. Par ailleurs, des niveaux élevés de résistance au champ ont été identifiés dans plusieurs introductions d'Ethiopie, conservées en collection (BOUHARMONT, 1995).

En Ethiopie, une sélection massale pour la résistance à l'antracnose des baies a été opérée dans du matériel cultivé et semi-spontané (VAN DER GRAAFF, 1992). Les meilleures lignées ont été utilisées soit directement en culture, soit dans des programmes d'hybridation pour obtenir des variétés hybrides  $F_1$ , résistantes et productives (AMEHA, 1991).

## La multiplication et la diffusion de cultivars

La plupart des cultivars de *C. arabica* sont des variétés fixées, qui peuvent être reproduites dans des champs semenciers isolés. Il n'existe cependant pas d'informations précises sur la distance à respecter pour éviter les allofécondations. La production de semences est généralement assurée par des agriculteurs encadrés par les structures de recherche.

Dans certains pays, la sélection de variétés est fondée sur la création d'hybrides  $F_1$ , comme la variété Ruiru 11. En l'absence de système de stérilité mâle maîtrisé, ces hybrides sont reproduits par pollinisation manuelle. La floraison des parents est induite par l'irrigation, ce qui autorise plusieurs campagnes de pollinisation par an. Le pollen est collecté et conservé si nécessaire, avant d'être appliqué sur les plantes femelles émasculées, couvertes de bâches en tissu pour éviter toute pollinisation étrangère (AGWANDA, 1993).

L'embryogenèse somatique en milieu liquide offre de nouvelles possibilités de multiplication pour les cultivars hybrides hétérozygotes (ZAMARRIPA, 1993). Des études complémentaires sont actuellement en cours en Amérique centrale afin d'évaluer la conformité des variétés hybrides issues de ce type de multiplication.

Les variétés clonales de *C. canephora* peuvent, quant à elles, être reproduites à faible coût par les méthodes classiques de bouturage horticole. En Afrique, moins de 10 % des plantations traditionnelles sont installées avec du matériel amélioré. Des centres de multiplication ont été créés dans les années 60 et 70 pour distribuer à grande échelle des boutures racinées à partir des parcs à bois de clones sélectionnés. Le microbouturage et l'embryogenèse somatique pourraient également être utilisés pour multiplier les variétés de cette espèce. Une telle expérience est en cours en Ouganda (BERTHOULY *et al.*, 1995).

Les variétés hybrides de *C. canephora* sont multipliées dans des champs semenciers bi ou polyclonaux, implantés par les stations de recherche. Pour pallier l'insuffisance de la pollinisation liée au décalage des floraisons entre les clones, des champs semenciers triclonaux ont été proposés en Côte d'Ivoire (CAPOT, 1977). Cette méthode a été abandonnée au profit des champs biclonaux, afin de reproduire des combinaisons hybrides de constitution génétique connue (CHARMETANT *et al.*, 1990). Il est nécessaire d'avoir recours dans ce cas à des mesures strictes d'isolement des champs semenciers.

## Références bibliographiques

AGWANDA C.O., 1993. Hybrid seed production in arabica coffee: consequences of isolation techniques in preventing alien pollen contamination. *In* : XV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 180-182.

AGWANDA C.O., OWUOR J.B.O., 1989. Towards a more sustainable and economic production of arabica coffee (*Coffea arabica*) in Kenya through exploitation of improved cultivars: a review. *Kenya Coffee*, 54 : 735-743.

AMEHA M., 1991. Heterosis and arabica coffee breeding in Ethiopia. *Plant Breeding Abstract*, 60 : 594-598.

AMEHA M., BELACHEW B., 1982. Resistance of the F<sub>1</sub> to coffee berry disease in six parental crosses in coffee. *In* : 1st Regional workshop on coffee berry disease. Addis-Abeba, Ethiopie, p. 167-177.

ANTHONY F., 1992. Les ressources génétiques des caféiers. Paris, France, OSTOM, Travaux et documents microédités n° 81, 320 p.

ANTHONY F., CLIFFORD M.N., NOIROT M., 1993. Biochemical diversity in the genus *Coffea* L.: chlorogenic acids, caffeine and mozambioside contents. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 40 : 61-70.

- ANZUETO F., ESKES A.B., SARAH J.L., DECAZY B., 1991. Recherche de la résistance à *Meloidogyne* sp. dans une collection de *Coffea arabica*. In : XIV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 534-544.
- BERTHAUD J., 1980. L'incompatibilité chez *Coffea canephora* : méthode de test et déterminisme génétique. Café, cacao, thé, 24 : 267-274.
- BERTHAUD J., 1985. Propositions pour une nouvelle stratégie d'amélioration des caféiers de l'espèce *C. canephora*, basée sur les résultats de l'analyse des populations sylvestres. In : XI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 445-452.
- BERTHAUD J., 1986. Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents n° 188, 372 p.
- BERTHAUD J., CHARRIER A., 1988. Genetic resources of *Coffea*. In : Coffee: agronomy, R.J. Clarke et R. Macrae éd., Londres, Royaume-Uni, Elsevier, p. 1-42.
- BERTHOUD F., TROUSLOT P., HAMON S., VEDEL F., QUETIER F., 1980. Analyse en électrophorèse du polymorphisme biochimique des caféiers : variation enzymatique dans dix-huit populations sauvages, variation de l'ADN mitochondrial dans les espèces *C. canephora*, *C. eugenioides* et *C. arabica*. Café, cacao, thé, 24 : 313-326.
- BERTHOULY M., ALVARD D., CARASCO C., DURIS D., 1995. A technology transfer operation: a commercial *Coffea canephora* micropropagation laboratory in Uganda. In : XVI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 743-744.
- BERTRAND B., ANZUETO F., PENA M.Y., ANTHONY F., ESKES A.B., 1995. Genetic improvement of coffee for resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Central America. In : XVI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 630-636.
- BETTENCOURT A.J., LOPES J., PALMA S., 1992. Factores genéticos que condicionam a resistência às raças de *Hemifeia vastatrix* Berk et Br. dos clones-tipo dos grupos 1, 2 e 3 de derivados de híbridos de Timor. Brotéria Genética, 13 : 185-194.
- BOUHARMONT P., 1995. La sélection du caféier Arabica au Cameroun (1964-1991). Montpellier, France, CIRAD, 125 p.
- BOUHARMONT P., AWEMO J., 1979. La sélection végétative du caféier Robusta au Cameroun. 1. Programme de sélection. Café, cacao, thé, 23 : 227-254.
- CAPOT J., 1972. L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire : les hybrides Arabusta. Café, cacao, thé, 16 : 3-18.
- CAPOT J., 1977. L'amélioration du caféier Robusta en Côte d'Ivoire. Café, cacao, thé, 21 : 233-244.
- CARVALHO A., 1985. Principles and practice of coffee plant breeding for productivity and quality factors: *Coffea arabica*. In : Coffee: agronomy, R.J. Clarke et R. Macrae éd., Londres, Royaume-Uni, Elsevier, p. 129-166.
- CARVALHO A., FAZUOLI L.C., 1993. Café. In : O melhoramento de plantas no Instituto agrônomo: 1, A.M.C. Furlani et G.P. Viegas éd., Campinas, Brésil, IAC, p. 29-76.
- CARVALHO A., FERWERDA F.P., FRAM-LELIVELD J.A., MEDINA D.M., MENDES A.J.T., MONACO L.C., 1969. Coffee. In : Outlines of perennial crop breeding in the tropics, F.P. Ferwerda et F. Wit éd., Wageningen, Pays-Bas, Veenman and Zonen, p. 189-241.

- CHARMETANT P., LEROY T., BONTEMS S., DELSOL E., 1990. Evaluation d'hybrides de *Coffea canephora* produits en champs semenciers en Côte d'Ivoire. *Café, cacao, thé*, 34 : 257-264.
- CHARRIER A., 1978. Etude de la structure et de la variabilité génétique des caféiers : résultats des études et des expérimentations réalisées au Cameroun, en Côte d'Ivoire et à Madagascar sur l'espèce *Coffea arabica* L. collectée en Ethiopie par une mission ORSTOM en 1966. Paris, France, IFCC, Bulletin IFCC n° 14, 100 p.
- CHARRIER A., 1985. Progrès et perspectives de l'amélioration génétique des caféiers. *In* : XI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 403-425.
- CHARRIER A., BERTHAUD J., 1988. Principles and methods in *Coffea* plant breeding: *Coffea canephora* Pierre. *In* : *Coffee: agronomy*, R.J. Clarke et R. Macrae éd., Londres, Royaume-Uni, Elsevier, p. 167-197.
- COUTURON E., BERTHAUD J., 1982. Présentation d'une méthode de récupération d'haploïdes spontanés et d'obtention de plantes diploïdes homozygotes chez *C. canephora*. *In* : X<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 385-391.
- CRAMER P.J.S., 1957. Review of literature of coffee research in Indonesia. Turrialba, Costa Rica, IAIAS, 262 p.
- CROS J., 1996. Implications phylogénétiques des variations de l'ADN chloroplastique chez les caféiers. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microfichés, 160 p.
- CROS J., COMBES M.C., CHABRILLANGE N., DUPERRAY C., MONNOT DES ANGLES A., HAMON S., 1995. Nuclear DNA content in the subgenus *Coffea*: inter and intra-specific variation in African species. *Canadian Journal of Botany*, 73 : 14-20.
- DUFOUR M., JIMENEZ M., DURIS D., 1995. Haplomethods: factors controlling callus obtention on *Coffea arabica* anthers. *In* : XVI<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 765-770.
- ESKES A.B., 1989. Resistance. *In* : *Coffee rust: epidemiology, resistance and management*, A.C. Kushalappa et A.B. Eskes éd., Boca Raton, Etats-Unis, CRC Press, p. 171-292.
- ESKES A.B., MURKED A., 1989. Coffee survey in PDR Yemen. *In* : XIII<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 582-590.
- FAO, 1968. Coffee mission in Ethiopia, 1964-1965. Rome, Italie, FAO, 200 p.
- VAN DER GRAAFF N.A., 1992. Coffee berry disease. *In* : *Plant diseases of international importance. IV. Diseases of sugar, forest and plantation crops*. Englewoods Cliffs, Royaume-Uni, Prentice Hall, p. 202-230.
- GRASSIAS M., KAMMACHER P., 1975. Observations sur la conjugaison chromosomique de *Coffea arabica* L. *Café, cacao, thé*, 19 : 177-190.
- KUMAR A.C., 1979. Relative tolerance or susceptibility of arabica, robusta and excelsa coffees to *Pratylenchus coffeae*. *In* : *Placrosym II*, C.S. Venkata éd., Kasaragod, Inde, CPCRI, p. 20-26.
- LASHERMES P., COMBES M.C., TROUSLOT P., CHARRIER A., 1997. Phylogenetic relationships of coffee-tree species (*Coffea* L.) as inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 : 947-955.



- LASHERMES P., COUTURON E., CHARRIER A., 1994. Doubled haploids of *Coffea canephora*: development, fertility and agronomic characteristics. *Euphytica*, 74 : 149-57.
- LASHERMES P., COUTURON E., MOREAU N., PAILLARD M., LOUARN J., 1996a. Inheritance and genetic mapping of self-incompatibility in *Coffea canephora*. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 458-462.
- LASHERMES P., TROUSLOT P., ANTHONY F., COMBES M.C., CHARRIER A., 1996b. Genetic diversity for RAPD markers between cultivated and wild accessions of *Coffea arabica*. *Euphytica*, 87 : 59-64.
- LE PIERRES D., 1995. Etude des hybrides interspécifiques tétraploïdes de première génération entre *C. arabica* et les caféiers diploïdes. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 298 p.
- LEROY T., MONTAGNON C., CHARRIER A., ESKEA A.B., 1993. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. 1. Characterization and evaluation of breeding populations and value of intergroup hybrids. *Euphytica*, 67 : 113-125.
- LEROY T., MONTAGNON C., CILAS C., CHARRIER A., ESKEA A.B., 1994. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. 2. Estimation of genetic parameters. *Euphytica*, 74 : 121-128.
- LEROY T., MONTAGNON C., CILAS C., YAPO A., CHARMETANT P., ESKEA A.B., 1997. Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. 3. Genetic gains and results of first intergroup crosses. *Euphytica*, 95 : 347-354.
- LOUARN J., 1993. Structure génétique des caféiers africains diploïdes basée sur la fertilité des hybrides interspécifiques. In : XV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 243-252.
- MAZZAFERA P., ESKEA A.B., PARVAIS J.P., CARVALHO A., 1989. Stérilité mâle détectée chez *C. arabica* et *C. canephora* au Brésil. In : XIII<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 466-473.
- MONTAGNON C., BOUHARMONT P., 1996. Multivariate analysis of phenotypic diversity of *Coffea arabica*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 43 : 221-227.
- MORENO R.G., CASTILLO Z.J., 1984. La variedad Colombia. Chinchina, Colombie, Cenicafé, Boletín Técnico n° 9, 27 p.
- MOSCHETTO D., MONTAGNON C., GUYOT B., PERRIOT J.J., LEROY T., ESKEA A.B., 1996. Studies on the effect of genotype on cup quality of *Coffea canephora*. *Tropical Science*, 36 : 18-31.
- OROZCO C.F.S., 1976. Utilización del híbrido triploide de *Coffea arabica* por *C. canephora* en cruzamientos interspécificos. *Cenicafé*, 27 : 143-157.
- PAILLARD M., LASHERMES P., PETIARD V., 1996. Construction of a molecular linkage map in coffee. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 41-47.
- PETIARD V., BOLLON H., DUCOS J.P., FLORIN B., PAILLARD M., SPIRAL J., ZAMARRIPA A., 1993. Biotechnologies appliquées au caféier. In : XV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café. Paris, France, ASIC, p. 56-66.
- RAKOTOMALALA J.J., 1992. Diversité biochimique des caféiers. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 219 p.

RAKOTOMALALA J.J., CROS E., CLIFFORD M.N., CHARRIER A., 1994. Caffeine and theobromine in green beans from *Mascarocoffea*. *Phytochemistry*, 31 : 1271-1272.

RODRIGUEZ C.J.JR, BETTENCOURT A.J., RIJO L., 1975. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. *Annual Review of Phytopathology*, 13 : 49-70.

SCHOPKE C., 1996. Regeneration of plants from protoplasts of *Coffea* spp. *In* : *Biotechnology in agriculture and forestry: plant protoplasts and genetic engineering VII*, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 21-32.

SONDAHL M.R., BRAGIN A., 1991. Somaclonal variation as a breeding tool for coffee improvement. *In* : *XIV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café*. Paris, France, ASIC, p. 701-710.

SPIRAL J., PETIARD V., 1993. Développement d'une méthode de transformation appliquée à différentes espèces de caféiers et régénération de plantules transgéniques. *In* : *XV<sup>e</sup> Colloque scientifique international sur le café*. Paris, France, ASIC, p. 115-122.

VAN DER VOSSEN H.A.M., 1985. Coffee selection and breeding. *In* : *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*, M.N. Clifford et K.C. Wilson éd., Londres, Royaume-Uni, Croom Helm, p. 48-96.

VAN DER VOSSEN H.A.M., WALYARO D.J., 1980. Breeding for resistance to coffee berry disease in *Coffea arabica* L. 2. Inheritance of the resistance. *Euphytica*, 29 : 777-791.

WALYARO D.J., 1983. Considerations in breeding for improved yield and quality in arabica coffee (*Coffea arabica*). Thèse de doctorat, Wageningen Agricultural University, Wageningen, Pays-Bas, 119 p.

ZAMARRIPA A., 1993. Etude et développement de l'embryogenèse somatique en milieu liquide du caféier (*Coffea canephora* P., *Coffea arabica* L. et l'hybride Arabusta). Thèse de doctorat, ENSAR, Rennes, France, 191 p.

# La canne à sucre

---

Philippe Feldmann, Angélique d'Hont,  
Emmanuel Guiderdoni, Laurent Grivet,  
Jean-Christophe Glaszmann

La canne à sucre est, avec la betterave, à la base de l'industrie sucrière mondiale. La capacité de ces plantes à accumuler le sucre est connue depuis longtemps, mais la canne a été la première à être exploitée pour cette capacité. C'est autour de sa culture qu'est née et s'est développée l'industrie sucrière.

Actuellement, la production mondiale de saccharose dépasse 120 millions de tonnes par an, dont 70 % environ proviennent de la canne et 30 % de la betterave. Ce chiffre montre l'importance qu'a pris ce sucre simple dans l'alimentation humaine : à titre comparatif, la production mondiale de blé est de l'ordre de 550 millions de tonnes par an. La demande est en augmentation, notamment dans les pays en développement. Néanmoins, d'autres molécules à effet sucrant similaire, comme l'isoglucose de maïs, l'inuline de chicorée ou le fructose de topinambour, tendent à concurrencer le saccharose dans les industries alimentaires de transformation (DU GENESTOUX, 1991).

La canne à sucre est une plante majeure des zones tropicales et subtropicales. Les plus gros producteurs sont l'Inde, le Brésil et la Chine. Les types d'exploitation sont très variés, allant des grands complexes sucriers, dont la surface dépasse 10 000 hectares, aux petites exploitations de moins de 1 hectare.

La canne est avant tout destinée à l'extraction du saccharose pour l'alimentation humaine. Les divers sous-produits engendrés par cette extraction sont

valorisés. La bagasse — résidu fibreux résultant du pressage des tiges — est employée comme combustible dans les sucreries, où elle couvre largement les besoins énergétiques. Des centrales mixtes fonctionnant à la bagasse et au charbon se mettent en place progressivement à la Réunion et à la Guadeloupe afin de répondre aux besoins en énergie électrique de ces îles. Les écumes — résidu de la filtration du jus chaulé — ainsi que les vinasses peuvent servir d'amendement dans les champs de canne. La mélasse — résidu liquide sucré d'où il n'est plus possible d'extraire le saccharose par cristallisation — a un large registre d'utilisation : distillation pour produire de l'alcool, fabrication d'aliments pour bétail... Enfin, de nombreux autres sous-produits (pulpe, papier, furfural, levures, lysine, glutamate de sodium, acide citrique...) sont commercialisés.

La culture de la canne est la plus rentable en terme de bilan énergétique — rapport entre l'énergie produite et l'énergie exogène dépensée pour la produire — pour fabriquer de l'éthanol carburant, par fermentation des jus sucrés. Un programme de production à grande échelle est en cours au Brésil depuis 1975 (BLUME, 1985).

La plupart des régions du monde qui cultivent la canne ont des programmes de création et de sélection de variétés adaptées à leurs besoins. Il convient de souligner que le mode de propagation par bouturage de la canne et sa culture dans de nombreux pays qui ne protègent pas les obtentions variétales rendent difficile la commercialisation des cultivars créés. L'importance de l'adaptation locale restreint l'emploi des nouvelles variétés à leur aire de sélection, et donc leur valorisation potentielle. Cependant, le coût élevé des programmes d'amélioration, lié aux expérimentations lourdes, limite leur mise en place à des structures importantes ou fonctionnant en réseau.

Les programmes d'amélioration sont souvent orientés localement et financés par les industriels du sucre — Réunion, Hawaii et Etats du sud des Etats-Unis, Brésil, Australie, Afrique du Sud, par exemple —, même si des collaborations régionales se développent. Quelques réseaux internationaux ont vu le jour. Le plus ancien et le plus étendu, le WISBEN (West Indies Sugarcane Breeding and Evaluation Network), qui était au départ ciblé sur la Caraïbe et l'Amérique centrale, fournit actuellement des matériels présélectionnés à l'Afrique et à l'Asie.

Les échanges et la diffusion de matériel génétique en amont de la création variétale sont importants. Il existe deux collections mondiales, l'une en Inde, l'autre aux Etats-Unis. Elles regroupent les ressources génétiques issues des nombreuses prospections effectuées dans le centre de diversité de la canne, en Asie et en Océanie, depuis le début du siècle. Elles sont disponibles pour tous les pays producteurs de canne regroupés au sein de l'ISSCT (International Society of Sugar Cane Technologists). A côté de ces collections centrales, les stations d'amélioration variétale maintiennent des collections de travail parfois importantes. Les risques phytosanitaires liés aux échanges de cette plante à

multiplication végétative ont très tôt conduit à mettre en place des installations de quarantaine à vocation internationale. Les plus connues se trouvent en Australie, aux Etats-Unis et en France.

Les schémas modernes d'amélioration de la canne à sucre associent les professionnels de la production et de la transformation — les utilisateurs — à des structures de recherches très en amont (universités, établissements de recherches), parfois dans des cadres internationaux comme celui du Consortium international sur les biotechnologies de la canne à sucre (ICSB, International Consortium for Sugarcane Biotechnology).

## L'organisation évolutive

La canne est une monocotylédone de la famille des poacées (graminées) de la tribu des andropogonées, au même titre que deux céréales majeures, le maïs et le sorgho. Elle appartient au genre *Saccharum*.

### Les espèces cultivées

Trois espèces ont été cultivées : *Saccharum officinarum*, *S. barberi* et *S. sinense*, ces deux dernières espèces étant des hybrides interspécifiques naturels. Les cannes cultivées actuellement, *Saccharum* spp., sont des hybrides interspécifiques artificiels entre *S. officinarum* et l'espèce sauvage *S. spontaneum*. Ce sont des aneuploïdes complexes à forte polyploidie ( $2n > 100$ ) reproduits par voie végétative.

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

La canne cultivée a une morphologie classique de poacée pérenne. Elle possède de 5 à 20 tiges hautes de 2 à 5 mètres pour un diamètre de 2 à 5 centimètres (planche VIII, 1). Elle est propagée par bouturage de tige à partir du développement des bourgeons axillaires.

On distingue deux cycles : le cycle entre deux récoltes, qui varie entre dix et vingt-quatre mois, et le cycle entre deux plantations dont la durée est très variable et dépend surtout de critères socio-économiques. Il est, par exemple, confondu avec le cycle de récolte à Hawaii alors qu'il peut s'étendre sur plus de dix repousses dans certaines zones défavorisées de la Réunion. La pousse issue directement des boutures s'appelle la « vierge » ou canne plantée. Le rendement tend généralement à décroître au fil des repousses. Ce déclin est probablement lié au vieillissement de la souche et à l'accumulation de maladies ainsi qu'aux pratiques culturales. Il a des conséquences économiques considérables, notamment en raison du coût élevé de la replantation (SIMMONDS, 1969).

L'accumulation du saccharose dans la tige se produit en fin de période de végétation, après la floraison chez les souches florifères. Cette accumulation est déclenchée par l'action combinée d'une baisse des températures, d'une augmentation de leur amplitude quotidienne et d'une diminution de l'alimentation hydrique. Dans les zones équatoriales, où le ralentissement de la croissance est peu marqué et la nébulosité parfois élevée, les tiges sont souvent pauvres en sucre.

L'inflorescence est une panicule lâche et ramifiée où les fleurs, ou épillets, sont disposées par paires, l'une étant sessile, l'autre pédonculée (planche VIII, 2). Chaque épillet est bisexué et possède trois étamines et un ovule. La pollinisation est anémophile comme pour beaucoup de graminées. Le fruit est un caryopse. Il n'est utilisé que pour les besoins de la sélection et ne sert jamais de semence dans les champs de production. La floraison est possible dans les zones tropicales, elle est plus abondante entre l'équateur et 21° de latitude, l'induction survenant en jours décroissants. On observe une forte variabilité dans l'aptitude à la floraison : les espèces cultivées présentent une faible capacité à fleurir par rapport aux espèces sauvages, ce caractère ayant subi une contre-sélection. De plus, il existe un décalage entre les dates de floraison des différents clones, cette désynchronisation rend parfois impossible le croisement de certains génotypes à moins de recourir à des procédés modifiant la photopériode. Ainsi, on peut intervenir sur la photopériode, soit au champ par un éclairage nocturne, comme à la Barbade, soit dans des enceintes contrôlées — dont le maniement reste cependant assez lourd. Il est également possible de jouer sur l'altitude de plantation des clones à croiser, comme cela se pratique à la Réunion ou en République dominicaine.

Les stations de sélection situées à des latitudes élevées sont désavantagées par la faible intensité de floraison de nombreux clones et par le froid, qui entraîne une certaine stérilité pollinique. La station de sélection du Natal (30° S) en Afrique du Sud a ainsi dû importer des graines (*fuzz*) d'autres stations pendant des années avant de disposer des équipements nécessaires — serres et enceintes photopériodiques — pour remédier à ces inconvénients (STEVENSON, 1965).

#### L'ORIGINE ET LA DIVERSITÉ DES FORMES CULTIVÉES

Les clones cultivés traditionnellement sont regroupés en trois espèces principales par les taxonomistes : *S. officinarum*, probablement originaire d'Océanie et d'Asie du Sud-Est — Papouasie-Nouvelle-Guinée et Indonésie — ; *S. barberi*, originaire d'Inde ; *S. sinense*, originaire de Chine. Les clones des deux dernières espèces sont généralement plus rustiques que les clones de la première. Ils ont des tiges plus fines, plus fibreuses et moins riches en sucre.

Une autre espèce du genre *Saccharum*, *S. edule*, est traditionnellement cultivée en Papouasie-Nouvelle-Guinée et dans les îles proches. Son inflorescence compacte est consommée comme légume et sa tige n'est pas sucrée. Les clones de cette espèce produisent des inflorescences stériles et ne sont pas exploitables dans les programmes d'amélioration génétique de la canne à sucre.

La plupart des clones actuellement cultivés sont issus d'hybridations interspécifiques résultant de croisements complexes qui impliquent une ou plusieurs des trois premières espèces citées et une espèce sauvage, *S. spontaneum*. Un petit nombre de clones récemment introduits en culture sont issus d'hybridations impliquant une autre espèce sauvage, *S. robustum*.

*S. spontaneum* a une distribution géographique très vaste, qui englobe presque toute l'Asie, de l'Afghanistan aux îles du Pacifique. Ses différents écotypes sont pérennes et présentent une très grande variabilité morphologique. *S. robustum* se rencontre essentiellement en Papouasie-Nouvelle-Guinée, où l'espèce forme des peuplements denses le long des rivières. Elle est considérée comme l'ancêtre sauvage de *S. officinarum*.

La variabilité génétique et agromorphologique des clones modernes issus d'hybridations interspécifiques est essentiellement conditionnée par l'équilibre entre les diverses composantes génomiques. Ainsi, on trouve des types relativement proches de l'espèce *S. officinarum*, avec un tallage faible, des tiges épaisses et riches en sucre, et des types plus influencés par le génome des espèces sauvages, avec des feuilles plus étroites et des tiges fines et nombreuses.

#### LA CYTOGÉNÉTIQUE DES ESPÈCES DE BASE

Toutes les espèces du genre *Saccharum* sont polyploïdes. Sur la base de centaines d'observations, on a pu établir que les clones de *S. officinarum* possèdent 80 chromosomes. Il semble que les quelques clones qui ne présentent pas ce nombre de chromosomes soient en fait issus d'hybridations avec d'autres espèces (BREMER, 1924). Les clones de *S. barberi* et de *S. sinense* ont des nombres chromosomiques variant de 82 à 124. La plupart sont vraisemblablement aneuploïdes. Pour *S. spontaneum*, le nombre chromosomique varie entre 40 et 128 suivant les clones, et pas moins de 21 cytotypes différents ont été observés en Inde. De nombreux clones seraient aneuploïdes, mais les clones qui ont un nombre chromosomique multiple de huit sont les plus fréquents. Pour *S. robustum*, il existe deux cytotypes majoritaires :  $2n = 60$  et  $2n = 80$  (SREENIVASAN *et al.*, 1987).

Le nombre de base de chromosomes dans le genre *Saccharum* a été étudié par plusieurs auteurs, qui sont souvent parvenus à des conclusions divergentes. Plusieurs nombres de base — 5, 6, 8, 10 et 12 — ont été proposés, mais il semble maintenant que les nombres 8 et 10 soient les plus vraisemblables (NISHIYAMA, 1956 ; BREMER, 1961 ; SREENIVASAN *et al.*, 1987). Chez *S. spontaneum*, le nombre de base serait égal à 8, comme l'indiquent les pics de fréquence du nombre de chromosomes. Pour *S. officinarum*, qui a  $2n = 80$  chromosomes, il pourrait être de 8 ou de 10, mais les deux cytotypes —  $2n = 60$  et  $2n = 80$  — de son ancêtre présumé *S. robustum* sont plutôt en faveur du nombre 10. Les techniques de cytologie moléculaire mises au point récemment, en particulier l'hybridation *in situ*, confortent ces hypothèses (D'HONT *et al.*, 1995 ; D'HONT *et al.*, 1996).

Dans toutes les espèces du genre *Saccharum*, les chromosomes s'apparient en majorité sous la forme de bivalents (PRICE, 1963). L'observation d'irrégularités lors de la méiose — formation d'univalents ou de multivalents — est néanmoins courante (BURNER, 1991 ; BURNER, 1994).

## La domestication et la dispersion des premières formes cultivées

La domestication de la canne à sucre et l'histoire de sa culture ont fait l'objet de nombreux travaux (BLUME, 1985 ; DANIELS et ROACH, 1987 ; MEYER, 1989).

### LA PROTOHISTOIRE EN OCÉANIE ET EN ASIE

L'aire de domestication de *S. officinarum* est restée longtemps controversée. Plusieurs régions d'Asie ont été proposées : zone indo-sino-birmane, sud de la Chine et Taïwan, péninsule indochinoise. La plupart des chercheurs s'accordent maintenant sur le fait que la domestication de cette espèce est survenue en Papouasie-Nouvelle-Guinée et dans les îles proches. D'une part, il existe dans cette région une exceptionnelle diversité morphologique des clones de *S. officinarum*. D'autre part, cette région abrite une espèce sauvage locale, *S. robustum*, qui serait à l'origine de *S. officinarum* (DANIELS et ROACH, 1987 ; GLASZMANN *et al.*, 1990 ; D'HONT *et al.*, 1993). La domestication de la canne serait antérieure à 2500 avant notre ère. La canne était cultivée pour être mâchée et elle n'aurait pas fait l'objet d'une véritable industrie d'extraction du sucre dans son aire d'origine.

Les migrations austronésiennes auraient dispersé *S. officinarum* vers l'est, dans les îles du Pacifique sud, et vers le nord-ouest, en Inde et en Chine, aux alentours de 1500 à 1000 avant notre ère. Les espèces *S. barberi* et *S. sinense* seraient apparues à cette époque, en Inde pour la première et en Chine pour la seconde. Elles résulteraient d'introgessions entre les clones de *S. officinarum* importés et des espèces sauvages locales apparentées comme *S. spontaneum* et/ou *Erianthus sp.*, pour *S. barberi*, et *S. spontaneum* et/ou *Miscanthus sp.*, pour *S. sinense*. L'Inde et la Chine sont probablement les centres d'origine de l'industrie d'extraction du sucre.

### LA DISPERSION DE LA CULTURE HORS DE L'AIRES D'ORIGINE

Grâce aux migrations humaines, *S. officinarum* se serait répandu, en tant que canne de bouche, en Mélanésie et dans la plupart des îles tropicales du Pacifique au cours du premier millénaire de notre ère.

*S. barberi* a été diffusée vers l'ouest à partir de l'Inde, en tant que matière première de l'industrie sucrière. En 500, la Perse était un foyer réputé pour sa production de sucre. Les Arabes ont étendu la culture de la canne à l'Afrique du



Nord et aux îles méditerranéennes. Les Portugais puis les Espagnols l'ont ensuite introduite, au xv<sup>e</sup> siècle, dans les îles de l'Atlantique — Madère, Canaries, Cap-Vert, São Tomé. Enfin, elle a franchi l'Atlantique lors du second voyage de Christophe Colomb et a été acclimatée pour la première fois en Amérique à Haïti. Au cours des xvi<sup>e</sup> et xvii<sup>e</sup> siècles, l'extension de la culture de la canne en Amérique, surtout au Brésil puis dans la Caraïbe, a été étroitement liée à la colonisation européenne et a eu pour corollaire l'économie de plantation et la traite des esclaves.

#### LE SUCCÈS DE QUELQUES CLONES

La propagation vers l'Ouest de la culture de la canne à partir de l'Inde pendant le premier millénaire, son introduction en Amérique, puis le développement des plantations jusqu'au milieu du xviii<sup>e</sup> siècle n'ont vraisemblablement été réalisés qu'à partir d'un seul clone — ou d'un très petit nombre de clones — baptisé Créole aux Antilles. Il pourrait s'agir d'un clone de *S. barberi* ou d'un hybride entre *S. barberi* et *S. officinarum*.

A partir du milieu du xviii<sup>e</sup> siècle, des clones de l'espèce *S. officinarum* ont été rapportés du Pacifique sud par les explorateurs européens. Ils ont été appelés cannes « nobles » en raison de leur richesse en sucre. Leur culture s'est rapidement développée dans les plantations.

Jusqu'au milieu du xix<sup>e</sup> siècle, l'utilisation du clone Bourbon, aussi dénommé Vellai, Otaheite et Lahaina, a été presque exclusive en monoculture. Sous la pression parasitaire, il a été remplacé ensuite par d'autres clones comme Lousier, la série des Cheribons ou encore Tanna (STEVENSON, 1965).

Si les prospections en Asie du Sud-Est et dans le Pacifique sud ont joué un rôle important dans le renouvellement clonal, les mutants naturels des variétés cultivées ont également rencontré un certain succès. Ainsi, Lousier serait un mutant de Bourbon et la série des Cheribons correspondrait à un ensemble de mutants de coloration issus d'un même clone.

#### LA DÉCOUVERTE DE LA REPRODUCTION SEXUÉE

L'inflorescence de la canne a été décrite dès le xviii<sup>e</sup> siècle mais ce n'est qu'au milieu du xix<sup>e</sup> siècle, dans l'île de la Barbade, que des graines ont été observées pour la première fois (STEVENSON, 1965). Il devenait alors possible d'exploiter la reproduction sexuée pour créer des variétés.

Les programmes de création variétale ont débuté simultanément à la Barbade et à Java vers 1890 et, au début du xx<sup>e</sup> siècle, il existait déjà six stations de sélection dans le monde. Les sélectionneurs se sont dans un premier temps concentrés sur les croisements entre clones nobles de *S. officinarum* et ont remporté quelques succès. A Java, les clones POJ100 et EK28 sont issus de ces programmes de croisements intraspécifiques. Ils ont permis des avancées notables de la production de sucre dans l'île.

#### LES PREMIERS HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES

La canne à sucre est l'une des cultures qui ont le plus bénéficié des apports d'espèces sauvages apparentées (ROACH, 1986). Les premiers travaux d'hybridation interspécifique reposaient sur la « nobilisation », terme créé par les sélectionneurs hollandais pour désigner le processus qui consiste à croiser un clone noble de *S. officinarum*, riche en sucre, et un clone d'une espèce sauvage apparentée, vigoureux ou résistant à une maladie, puis à recroiser les descendants obtenus, éventuellement plusieurs fois, avec un clone noble de façon à récupérer par sélection un phénotype cultivable tout en conservant les caractères intéressants apportés par le clone sauvage.

Ces travaux ont commencé à Java dès l'installation de la station de sélection Proefstation Oost Java, au début du xx<sup>e</sup> siècle. Les plantations étaient alors ravagées par la mosaïque, maladie due à un potyvirus, et par la maladie de sereh, probablement d'origine virale mais qui n'existerait plus aujourd'hui (RANDS et ABBOTT, 1964). Comme aucune source de résistance n'avait été trouvée chez *S. officinarum*, les sélectionneurs ont utilisé un clone résistant de *S. barberi* importé d'Inde, Chunnee. Les descendants de sa nobilisation n'étaient plus sensibles à la maladie de sereh. En revanche, ils donnaient des rendements médiocres en sucre et restaient sensibles à la mosaïque. Certains descendants, comme POJ213, ont été cependant cultivés à grande échelle dans d'autres régions du monde et employés avec succès comme géniteurs, notamment en Inde.

L'intérêt des croisements interspécifiques a été démontré dans les années 20. A cette époque, on a découvert à Java le clone Kassoer, supposé issu d'une hybridation spontanée entre Black Cheribon — un clone cultivé de *S. officinarum* — et Glagah, un clone local de *S. spontaneum*. Kassoer a été nobilisé par croisements successifs avec deux clones nobles. Parmi les descendants, les chercheurs ont sélectionné POJ2878, un clone exceptionnel, riche en sucre et résistant à la fois à la mosaïque et à la maladie de sereh. Huit ans seulement après le croisement, POJ2878 occupait 90 % de la sole cannière à Java. Ce clone s'est ensuite répandu dans le monde entier et a connu un énorme succès comme géniteur dans la plupart des stations de sélection.

En Inde, à la station de Coimbatore, les premiers croisements interspécifiques ont également été réalisés au début du xx<sup>e</sup> siècle. Un premier clone commercial, Co205, a été obtenu après une seule génération de nobilisation (hybride F<sub>1</sub>) entre Bourbon et un clone local de *S. spontaneum*. Ce cas d'acquisition directe d'un phénotype commercial intéressant est unique. Les sélectionneurs ont créé par la suite des hybrides trispécifiques en croisant leurs hybrides F<sub>1</sub> entre *S. spontaneum* et *S. officinarum* avec les hybrides entre *S. officinarum* et *S. barberi* du type POJ213 produits à Java. Les meilleures variétés produites à Coimbatore l'ont été en suivant cette voie (BERDING et ROACH, 1987).

Les premiers hybrides interspécifiques créés à Java et à Coimbatore (POJ2878, Co290, etc.) sont dans la généalogie de presque toutes les variétés clonales cultivées actuelles.

L'APPORT DE *S. SPONTANEUM* AUX VARIÉTÉS ISSUES DE NOBILISATION

Les variétés créées par hybridation interspécifique ont permis un bond prodigieux des rendements en sucre. *S. spontaneum* a apporté des facteurs de résistance à plusieurs maladies et une meilleure adaptation générale aux conditions de culture, avec notamment une vigueur et un tallage plus importants et une meilleure résistance à la sécheresse et au froid (PANJE, 1972 ; ROACH, 1986). Cela explique le succès rencontré dans le monde entier par les premiers clones issus d'hybridations interspécifiques.

Les cultivars modernes de canne à sucre, qui sont polyploïdes, aneuploïdes et résultent de croisements interspécifiques, ont une structure génomique extrêmement complexe. Les premières générations de croisement interspécifique et de rétrocroisement ont vu la transmission de  $2n$  chromosomes par le clone de *S. officinarum* utilisé comme parent femelle, alors que le parent mâle transmettait le nombre gamétique normal  $n$  (figure 1). Il en résulte que les cultivars modernes ont un nombre de chromosomes compris entre 100 et 130 suivant les clones, 10 % environ de ces chromosomes provenant de l'espèce sauvage. Cette structure génétique complexe rend l'amélioration génétique de la canne à sucre particulièrement laborieuse.

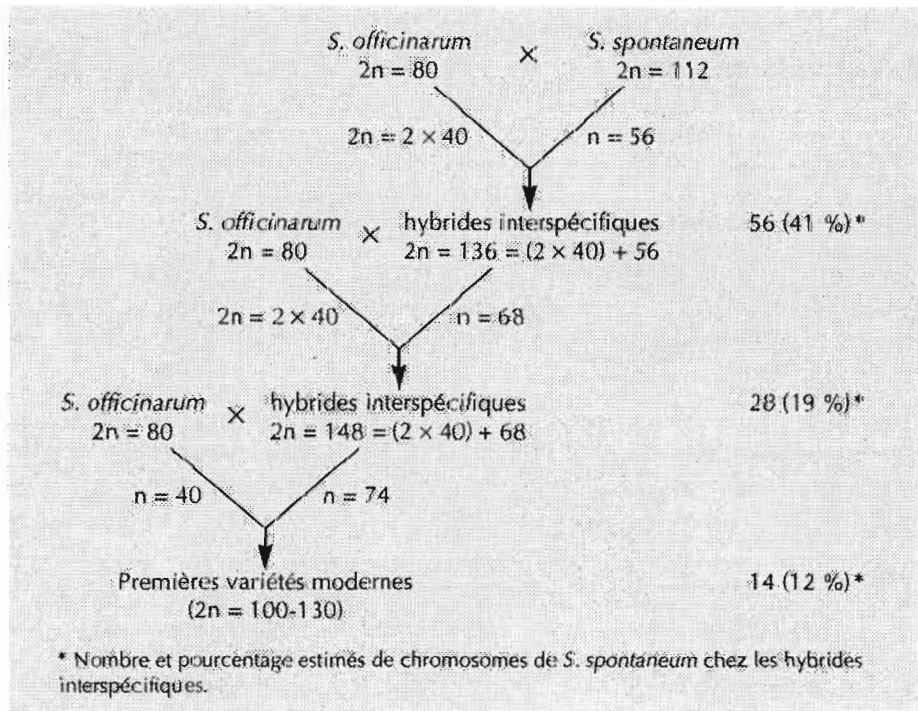


Figure 1. Transmission des chromosomes lors de la nobilisation qui a conduit aux premières variétés modernes.

## L'amélioration variétale

Jusque dans les années 70, la création variétale reposait uniquement sur les premiers clones obtenus à Java et en Inde. Les variétés commerciales étaient créées selon un schéma classique de sélection clonale dans la descendance de croisements entre clones commerciaux. Les clones modernes issus de cette sélection ont permis de doubler les rendements de la canne à sucre pour atteindre environ 100 tonnes par hectare.

Cette méthode de sélection a cependant atteint ses limites. Dans les années 60, l'étroite base génétique sur laquelle elle se fonde ne permettait plus de progrès notables. Pour remédier à cette situation, les travaux d'hybridation interspécifique ont repris dans plusieurs stations. Les sélectionneurs disposent donc aujourd'hui d'une base génétique renouvelée. De plus, ils tentent d'intégrer du matériel sauvage appartenant aux genres *Erianthus* et *Miscanthus* afin d'élargir encore cette base génétique.

La sélection variétale de la canne est pratiquée dans une trentaine de stations dans le monde. Ses critères sont multiples et les méthodes d'expérimentation qu'elle met en œuvre sont nombreuses. Elle repose le plus souvent sur un schéma qui consiste à croiser des clones commerciaux puis à sélectionner les clones descendants les plus intéressants, les meilleurs devenant de nouvelles variétés commerciales. Plusieurs étapes de sélection sont nécessaires pour passer des dizaines ou des centaines de milliers de descendants aux quelques clones qui parviendront aux essais variétaux finaux.

### Les objectifs de sélection

L'objectif final de la sélection est de produire le revenu à l'hectare le plus élevé possible dans des conditions socio-économiques et environnementales données. Le rendement en sucre à l'hectare est le critère le plus important car c'est en général le caractère le plus corrélé au profit.

Les critères de sélection évoluent au fur et à mesure que le nombre d'individus à comparer diminue et que le nombre d'individus par clone augmente, ce qui permet de mettre en place des répétitions et des essais multilocaux. Les interactions entre le génotype et l'environnement sont très importantes chez la canne à sucre.

Les sélectionneurs retiennent souvent une sélection familiale au premier stade pour les caractères de rendement de la parcelle et le Brix — teneur en matière sèche soluble du jus, corrélée avec la teneur en sucre — du fait des difficultés de l'évaluation individuelle. Dans les étapes suivantes, ils s'intéressent aux caractères liés à la production — tallage, diamètre, hauteur, richesse en sucre — et à l'adaptation locale — adaptation au type de sol, résistance aux contraintes climatiques (sécheresse, cyclones, froid) et aux agressions biotiques

(insectes et maladies). Ils prennent également en compte des caractéristiques déterminantes pour la culture, comme la vitesse de levée et de croissance, une floraison minimale, un épailage naturel, un port adapté ou non à la coupe mécanisée, la tolérance au feu, et, lorsque la canne est plantée pour plusieurs années, la tenue en repousse.

Les objectifs de sélection varient en fonction des contraintes biotiques et abiotiques de la culture et des agrosystèmes, très diversifiés pour la canne. Ainsi, en Jamaïque, la sélection vise parfois la tolérance aux sols salins, tandis qu'à la Guadeloupe, elle a pour objectif l'adaptation aux sols asphyxiants, comme les vertisols. A Hawaï, on recherche des variétés à cycles longs, de 24 à 36 mois. En Louisiane, les variétés doivent produire peu de repousses, alors que, aux Antilles, elles doivent en produire beaucoup. Les objectifs de sélection divergent selon le mode de coupe adopté, manuel ou mécanisé. Enfin, ils dépendent du système de production : le contraste est grand entre les petites exploitations manuelles de quelques hectares et les plantations industrielles totalement mécanisées de plusieurs dizaines de milliers d'hectares.

Quelques variétés sont cependant largement cultivées dans le monde, dans des conditions très diversifiées. Ce sont souvent des sélections anciennes — POJ2878, B46364, NCo310, NCo376 —, parfois plus récentes, comme R570. Mais les clones modernes qui donnent les rendements les plus élevés sont en majorité adaptés à des conditions agroécologiques étroites. La sélection actuelle est donc de définition et d'orientation locales.

Un des objectifs majeurs de sélection est la résistance aux maladies. La HSPA (Hawaiian Sugar Planters' Association), à Hawaï, et le WISBEN dans la Caraïbe, ont ainsi dû réorienter leurs programmes d'amélioration à la fin des années 70 en raison de l'arrivée de nouvelles maladies, en particulier le charbon (*Ustilago scitaminea*) et la rouille (*Puccinia melanocephala*). La principale variété multipliée dans la Caraïbe au moment de l'arrivée du charbon était HJ5741, un clone très productif mais extrêmement sensible à la maladie. Cette variété ainsi que d'autres ont dû être remplacées rapidement par de nouvelles sélections, dont les caractéristiques de résistance à la maladie primaient sur le potentiel de rendement. La sélection pour la résistance au charbon a été particulièrement efficace.

Aujourd'hui, les travaux de sélection prennent en compte des maladies plus difficiles à contrôler. Les bactérioses dues à *Xanthomonas albilineans* (échaudure des feuilles) et à *Clavibacter xyli* subsp. *xyli* (raboutissement des repousses) font l'objet d'une attention croissante. Grâce à une meilleure connaissance de ces maladies, la sélection de variétés résistantes est maintenant possible (ROTT *et al.*, 1994 ; ROTT *et al.*, 1995). Avec l'apparition de maladies virales comme le *yellow leaf syndrome* (YLS), de nouveaux objectifs de sélection émergent. La résistance à divers parasites — nématodes ou insectes comme les foreurs de tige (*Diatraea* spp., *Chilo* spp., *Eldana saccharina*) — est un objectif majeur dans certaines régions. La sélection de

variétés résistantes s'effectue dans le cadre d'une lutte intégrée, où la lutte biologique, largement utilisée pour la canne à sucre, peut être d'un précieux concours.

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LE CHOIX DES GÉNITEURS

Le choix des géniteurs est limité par des contraintes liées à la biologie de la floraison : aptitude à fleurir, décalage important dans les dates de floraison, stérilité. De plus, la canne étant une plante allogame qui tolère l'autofécondation, il faut pour réaliser un croisement contrôlé que l'un des deux parents soit mâle-stérile (MOORE et NUSS, 1987).

Cela étant, le choix des géniteurs peut se fonder sur différents critères : la valeur propre des géniteurs ; la valeur générale en croisement des géniteurs (*proven parent*) ; l'aptitude des croisements à produire des descendants d'élite (*proven cross*). La valeur générale en croisement des géniteurs est un critère utilisé par la HSPA à Hawaii : l'aptitude au croisement de chaque clone est évaluée après pollinisation libre par un grand nombre de clones, sur la base des stades de sélection atteints par les descendants. L'aptitude des croisements à produire des descendants d'élite est employée par le BSES (Bureau of Sugar Experiment Stations) en Australie, où les stades de sélection atteints par les descendants de tous les croisements sont systématiquement répertoriés.

La qualité des géniteurs peut également être estimée, non pas sur la base de la valeur des descendants d'élite, mais sur la valeur de l'ensemble des descendants (moyenne, variance, forme de la distribution). Il s'agit alors d'une évaluation familiale par opposition à l'évaluation individuelle mentionnée précédemment (SKINNER *et al.*, 1987). Cette méthode se développe rapidement car elle permet une sélection plus efficace dans les premiers stades, en particulier pour les caractères à faible héritabilité, et un meilleur contrôle des variations dues à l'environnement (KENNEDY *et al.*, 1994 ; SIMMONDS, 1996).

### LA SÉLECTION DES DESCENDANTS

Il s'écoule de huit à vingt ans entre un croisement et la diffusion auprès des planteurs d'une variété (SKINNER *et al.*, 1987).

En général, un sélectionneur produit chaque année entre 30 000 et 1 million de plantules issues de graines (*seedlings*), le but étant d'aboutir à quelques clones d'élite après le dernier stade de sélection.

La sélection se pratique en 5 à 8 étapes, où les essais sont de plus en plus précis. Au fur et à mesure de ces étapes, la taille des parcelles augmente ainsi que le nombre de répétitions. Dans les derniers stades de sélection on procède à des essais multilocaux. La durée de chaque étape dépend du nombre de

récoltes qui sont évaluées (KENNEDY *et al.*, 1994). A titre d'exemple, le schéma de sélection préconisé par le réseau WISBEN est donné sur la figure 2.

Les principaux critères de sélection sont, dans les premiers stades, le Brix et certains paramètres du rendement, qui regroupent la vigueur végétative et les résistances aux maladies comme la rouille, le charbon ou l'échaudure. Dans

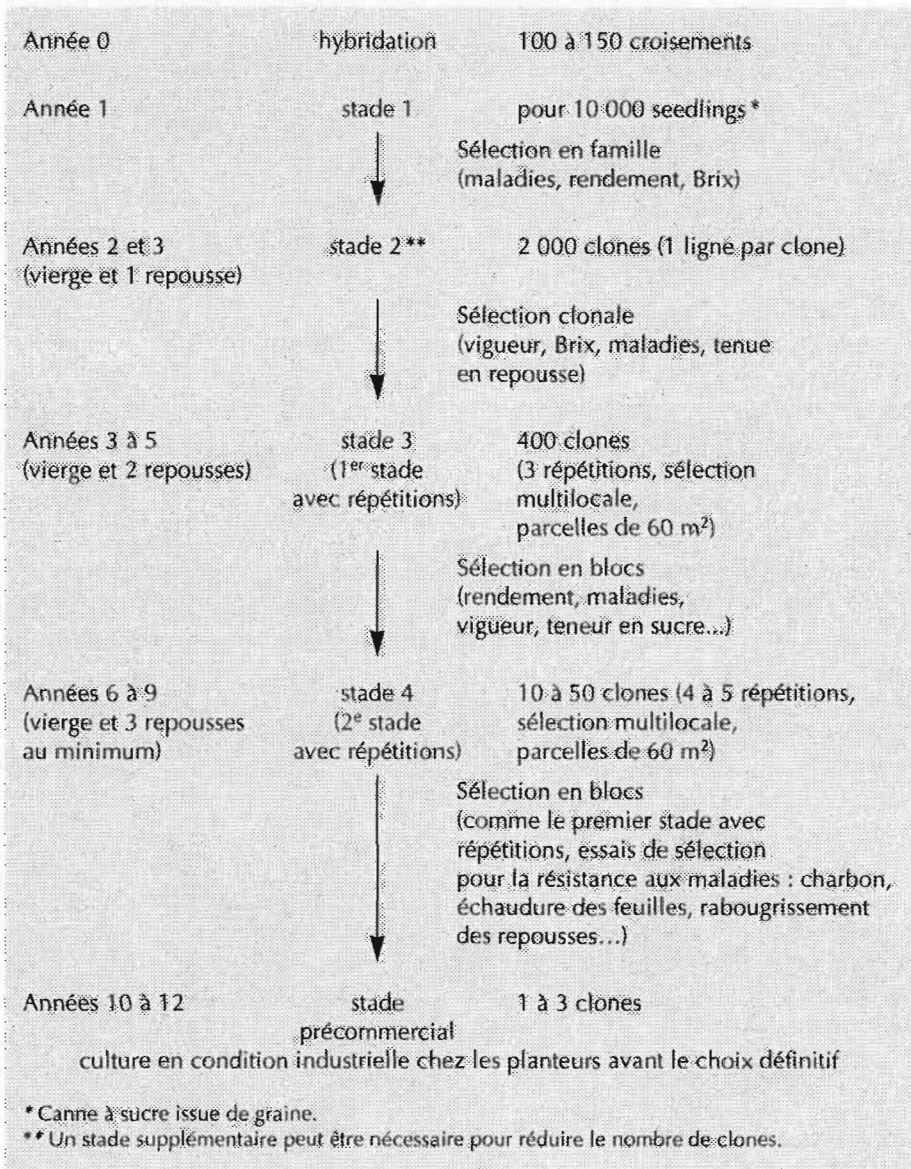


Figure 2. Schéma de sélection préconisé par le réseau WISBEN.

les derniers stades, la productivité et différents facteurs économiques, comme l'aptitude à la coupe mécanique et la tenue en repousse, sont pris en compte (HELLMANN, 1991).

#### L'INTÉGRATION DES BIOTECHNOLOGIES

Après une phase d'engouement pour la variation somaclonale, les applications les plus prometteuses sont attendues du marquage moléculaire et de la transformation génétique.

Les recherches sur la variation somaclonale par culture de tissus, entreprises à partir du milieu des années 70, n'ont pas abouti à la diffusion de somaclones cultivés. Elles avaient pour objectif de corriger des défauts ponctuels de cultivars aux caractéristiques intéressantes par ailleurs. En revanche, elles ont fait progresser les techniques de culture *in vitro* et permis de mettre en œuvre des schémas performants d'assainissement et de micropropagation rapide dans plusieurs régions (Guadeloupe, Louisiane, Hawaï, Thaïlande, Indonésie...).

La culture d'anthers a été tentée par plusieurs équipes. Elle n'a donné pour l'instant des résultats probants que pour quelques génotypes de *S. spontaneum* (MARETZKI, 1987). Les haploïdes obtenus ont servi à dresser une première carte génétique (DA SILVA *et al.*, 1995).

Les techniques de marquage moléculaire sont prometteuses. L'analyse de la diversité génétique au sein du complexe *Saccharum* au moyen de ces marqueurs confirme et affine le schéma taxonomique de référence (LU *et al.*, 1994a, 1994b). Ces marqueurs permettent de mieux comprendre la structure et le fonctionnement du génome des variétés commerciales de *Saccharum* spp. La cartographie du génome de la variété phare réunionnaise, R570, est en progression rapide (GRIVET *et al.*, 1996). Elle s'appuie, entre autres, sur la synténie qui existe entre le génome de la canne à sucre et les génomes du maïs et du sorgho (GRIVET *et al.*, 1994 ; DUFOUR *et al.*, 1996). Le repérage par hybridation *in situ* des génomes des différentes espèces a permis de confirmer la présence de 10 à 20 % de chromosomes issus de l'espèce sauvage *S. spontaneum* dans les espèces actuellement cultivées et de prouver l'existence de recombinaisons entre les chromosomes issus d'espèces différentes (D'HONT *et al.*, 1995 ; D'HONT *et al.*, 1996 ; planche VIII, 3). Les techniques moléculaires offriront la possibilité d'affiner le pilotage de l'introggression. L'identification de marqueurs moléculaires associés à certains caractères agronomiques devrait déboucher sur une sélection assistée par marqueurs. Un premier gène de résistance à une maladie, la rouille, vient ainsi d'être marqué (DAUGROIS *et al.*, 1996).

La transformation génétique est possible depuis quelques années en pratiquant le bombardement de particules enrobées d'ADN sur des cals embryogènes (BOWER et BIRCH, 1992). Les techniques testées antérieurement — électroporation de protoplastes, bombardement de suspensions cellulaires ou de méristèmes — ne s'étaient pas révélées très satisfaisantes.



La technique actuelle peut être considérée comme un outil d'amélioration variétale (BIRCH, 1996 ; MOORE, 1996). Le système s'est révélé efficace sur un éventail de cultivars majeurs. Il a permis de récupérer des centaines de plantes transformées indépendantes. En 1995, plus de 70 lignées issues de sept cultivars étaient en essais au champ en Australie. Plusieurs autres centres de sélection pratiquent avec succès la transformation à l'échelle expérimentale. Les plantes transformées ne semblent pas présenter d'altérations somaclonales, moléculaires ou phénotypiques. Cependant, on observe fréquemment une expression faible ou instable des gènes introduits avec différents promoteurs. L'expression des transgènes est donc un objet de recherche prioritaire ; il est en particulier important de réunir et de caractériser une gamme étendue de promoteurs.

Les premiers gènes candidats à la transformation sont ceux qui confèrent la résistance aux herbicides ou la résistance aux insectes foreurs de tiges (gènes de *Bacillus thuringiensis*). Les progrès réalisés dans les domaines de l'analyse du génome, de la physiologie moléculaire et de la pathologie moléculaire garantissent un approvisionnement exponentiel en gènes potentiellement utiles (CARROLL et CURTIS, 1996). On devrait donc être prochainement en mesure de transférer des gènes d'intérêt agronomique sans détruire l'assemblage génotypique particulièrement complexe des cultivars.

## Le progrès génétique et la diffusion des variétés

### Le progrès génétique

Pour les progrès réalisés, il est souvent difficile de faire la part de ce qui relève du gain génétique et de ce qui provient de l'amélioration des techniques culturales. Cependant, des estimations ont été effectuées dans des pays ayant une longue expérience de l'amélioration et de la sélection de la canne à sucre.

Ainsi à Hawaii, la progression moyenne des rendements de 1,4 % par an enregistrée de 1911 à 1985 est considérée comme résultant essentiellement de gains génétiques (TEW, 1987). En Louisiane, les rendements ont plus que doublé depuis 1928, en particulier en raison de la sélection de variétés adaptées aux zones subtropicales qui n'existaient pas dans le passé. Un génotype de *S. spontaneum*, US56158, y a joué un rôle important comme source de tolérance au froid et de résistance au virus de la mosaïque de la canne à sucre. L'augmentation de la richesse en sucre a été également considérable au cours des cinq cycles de sélection effectués pour ce caractère de 1930 à 1990. La teneur moyenne en sucre des cannes cultivées est ainsi passée de 9,7 à 13,6 %, soit un gain de 40 %. Il semble désormais difficile d'accroître encore cette teneur par sélection (LEGENDRE, 1995).

Les premières variétés clonales créées tout d'abord en Indonésie (POJ2878) ou en Inde (Co213) ont finalement bénéficié à l'industrie sucrière du monde entier. Elles donnent des gains significatifs en matière de vigueur, de rusticité et de résistance aux maladies par rapport aux cannes nobles traditionnellement cultivées. Elles sont également adaptées à des environnements plus diversifiés. Tous les programmes d'amélioration ont été fondés sur l'utilisation de ces premiers clones. D'autres clones ont connu par la suite un développement considérable grâce à une adaptabilité exceptionnelle (NCo376, NCo310...).

La tendance actuelle, pour ce qui est de l'amélioration génétique conventionnelle, est à la décentralisation des programmes de sélection. On recherche à présent une meilleure adaptation locale du matériel et une gamme variétale plus étendue. Enfin, en considérant les progrès génétiques obtenus avec la betterave ces dernières années, la communauté des producteurs de sucre de canne place beaucoup d'espairs dans les biotechnologies.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

Les cultivars sont propagés par bouturage de tiges. La grande quantité de matériel végétal nécessaire à la plantation des champs commerciaux — de 3 à 8 tonnes de boutures à l'hectare — provient de pépinières. Ces pépinières doivent garantir le bon état physiologique du matériel, l'absence de maladies et une pureté variétale satisfaisante. On utilise pour les planter un matériel sain, issu de la thermothérapie ou, de plus en plus, de la micropropagation *in vitro*.

Les nouvelles variétés sont nommées selon un code international, qui comporte un sigle de une à trois lettres suivi du chiffre de l'année de sélection et d'un numéro d'ordre. Ainsi, FR80-1043 est une variété créée par le CIRAD à la Guadeloupe (France : sigle FR) en 1980 et correspond à la plante n° 1043 de la descendance sélectionnée cette année là. Certains centres de sélection ont cependant conservé leur propre système de dénomination, comme le CERF (Centre d'essai, de recherche et de formation) à la Réunion (R570).

Les procédures légales de protection commerciale sont peu utilisées ; cette protection étant assurée par des conventions proposées par les obtenteurs, qui limitent l'usage de variétés à des fins de recherche et prévoient le paiement de droits pour le cas où elles seraient exploitées en culture. L'identification univoque d'un clone de canne à sucre par marquage biochimique ou moléculaire ouvre la voie à la mise en place de systèmes de protection des variétés. L'application de tels systèmes se heurtera cependant à des difficultés liées à la facilité de transport et de propagation des boutures.

Les échanges internationaux imposent le passage par une quarantaine longue — deux ans — dans des structures qui permettent de garantir son bon déroulement et d'assurer les tests et les traitements phytosanitaires indispensables. Les biotechnologies présentent des intérêts multiples pour la diffusion de matériel

(FELDMANN *et al.*, 1994 ; PAULET et GLASZMANN, 1994). Les vitrothèques se développent afin de faciliter le stockage et la gestion de ces collections à l'abri des aléas. La conservation à long terme, grâce à la cryoconservation, n'est pas encore réellement engagée (PAULET *et al.*, 1993).

## Références bibliographiques

- BERDING N., ROACH B.T., 1987. Germplasm collection, maintenance and use. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 143-210.
- BIRCH R.G., 1996. New gene technologies and their potential value for sugarcane. *Outlook on Agriculture*, 25 : 219-226.
- BLUME H., 1985. Geography of sugar cane. Berlin, Allemagne, Albert Bartens, 391 p.
- BOWER R., BIRCH R.G., 1992. Transgenic sugarcane plants via microprojectile bombardment. *The Plant Journal*, 2 : 409-416.
- BREMER G., 1924. A cytological investigation of some species and species hybrids within the genus *Saccharum*. *Genetica*, 5 : 97-148 ; 273-326.
- BREMER G., 1961. Problems in breeding and cytology of sugarcane. *Euphytica*, 10 : 59-78.
- BURNER D.M., 1991. Cytogenetic analyses of sugarcane relatives (Andropogoneae: Saccharinae). *Euphytica*, 54 : 125-133.
- BURNER D.M., 1994. Cytogenetic and fertility characteristics of elite sugarcane clones. *Sugar Cane*, 1 : 6-10.
- CARROLL B.J., CURTIS M.D., 1996. Plant biotechnology research and prospects for sugarcane, including transformation. *In* : XXIIth Congress of the International Society of Sugarcane Technologists: volume 1, J.H. Cock et T. Brekelbaum éd., Cali, Colombie, Tecnica, p. 5-14.
- DANIELS J., ROACH B.T., 1987. Taxonomy and evolution. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 7-84.
- DAUGROIS J.H., GRIVET L., ROQUES D., HOARAU J.Y., LOMBARD H., GLASZMANN J.C., D'HONT A., 1996. A putative major gene for rust resistance linked with a RFLP marker in sugarcane cultivar R570. *Theoretical and Applied Genetics*, 92 : 1059-1064.
- DUFOUR P., GRIVET L., D'HONT A., DEU M., TROUCHE G., GLASZMANN J.C., HAMON P., 1996. Comparative genetic mapping between duplicated segments on maize chromosomes 3 and 8 and homoeologous regions in sorghum and sugarcane. *Theoretical and Applied Genetics*, 92 : 1024-1030.
- FELDMANN P., SAPOTILLE J., GREDOIRE P., ROTT P., 1994. Micropropagation de la canne à sucre. *In* : La culture *in vitro* de plantes tropicales. Montpellier, France, CIRAD, collection Repères, p. 15-17.

- DU GENESTOUX P., 1991. Perspectives de l'économie sucrière mondiale. *In* : I<sup>re</sup> Rencontre internationale en langue française sur la canne à sucre. Montpellier, France, AFCAS, p. 39-43.
- GLASZMANN J.C., LU Y.H., LANAUD C., 1990. Variation of nuclear ribosomal DNA in sugarcane. *Journal of Genetics and Breeding*, 44 : 191-198.
- GRIVET L., D'HONT A., DUFOUR P., HAMON P., ROQUES D., GLASZMANN J.C., 1994. Comparative genome mapping of sugarcane with other species within the Andropogoneae tribe. *Heredity*, 73 : 500-508.
- GRIVET L., D'HONT A., ROQUES D., FELDMANN P., LANAUD C., GLASZMANN J.C., 1996. RFLP mapping in cultivated sugarcane (*Saccharum* spp.): genome organization in a highly polyploid and aneuploid interspecific hybrid. *Genetics*, 142 : 987-1000.
- HELLMANN M., 1991. Sélection variétale à la Réunion : le stade essais variétaux multilo-caux. *In* : I<sup>re</sup> Rencontre internationale en langue française sur la canne à sucre. Mont-pellier, France, AFCAS, p. 73-81.
- D'HONT A., GRIVET L., FELDMANN P., RAO P.S., BERDING N., GLASZMANN J.C., 1996. Characterization of the double genome structure of modern sugarcane cultivars (*Sac-charum* spp.) by molecular cytogenetics. *Molecular and General Genetics*, 250 : 405-413.
- D'HONT A., LU Y.H., FELDMANN P., GLASZMANN J.C., 1993. Cytoplasmic diversity in sugarcane revealed by heterologous probes. *Sugar Cane*, 1 : 12-15.
- D'HONT A., RAO P.S., FELDMANN P., GRIVET L., ISLAM-FARIDI N., TAYLOR P., GLASZMANN J.C., 1995. Identification and characterization of sugarcane intergeneric hybrids, *Saccharum officinarum* × *Erianthus arundinaceus*, with molecular markers and DNA in situ hybridiza-tion. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 320-326.
- KENNEDY A.J., RAO P.S., CHAVE J.W., 1994. Breeding and selection in the West Indies Sugarcane Breeding and Evaluation Network (WISBEN). Groves St. George, Barbade, WICSCBS, 22 p.
- LEGENDRE B.L., 1995. Potential for increasing sucrose content of sugarcane: an assess-ment of recurrent selection in Louisiana. *Sugar Cane*, 3 : 4-8.
- LU Y.H., D'HONT A., PAULET F., GRIVET L., ARNAUD M., GLASZMANN J.C., 1994a. Mole-cular diversity and genome structure in modern sugarcane varieties. *Euphytica*, 78 : 217-226.
- LU Y.H., D'HONT A., WALKER D.I.T., RAO P.S., FELDMANN P., GLASZMANN J.C., 1994b. Relationships among ancestral species of sugarcane revealed with RFLP using single copy maize nuclear probes. *Euphytica*, 78 : 7-18.
- MARETZKI A., 1987. Tissue culture: its prospects and problems. *In* : Sugarcane improve-ment through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, *Developments in Crop Science* n° 11, p. 343-384.
- MEYER J., 1989. Histoire du sucre. Paris, France, Desjonquères, 335 p.
- MOORE P.H., 1996. Progress in sugarcane molecular biology. *In* : XXIIth Congress of the International Society of Sugarcane Technologists: volume 2, J.H. Cock et T. Brekelbaum éd., Cali, Colombie, Tecnica, p. 353-362.

- MOORE P.H., NUSS K.J., 1987. Flowering and flower synchronization. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 273-311.
- NISHIYAMA I., 1956. Basic number in the polyploidy of *Saccharum*. *Journal of Heredity*, 47 : 91-99.
- PANJE R.R., 1972. The role of *Saccharum spontaneum* in sugarcane breeding. *In* : XIVth Congress of the International Society of Sugarcane Technologists. Baton Rouge, Etats-Unis, Franklin, p. 217-223.
- PAULET F., ENGELMANN F., GLAZMANN J.C., 1993. Cryopreservation of apices of *in vitro* plantlets of sugarcane (*Saccharum* sp.) using encapsulation-dehydration. *Plant Cell Report*, 12 : 525-529.
- PAULET F., GLAZMANN J.C., 1994. Les biotechnologies en soutien à la diffusion variétale chez la canne à sucre. *Agriculture et développement*, n° 2 : 55-61.
- PRICE S., 1963. Cytogenetics of modern sugarcane. *Economic Botany*, 17 : 97-105.
- RANDS R.D., ABBOTT E.V., 1964. Sereh. *In* : Sugarcane diseases of the world: volume 2, G.C. Hughes *et al.* éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 183-189.
- ROACH B.T., 1986. Evaluation and breeding use of sugarcane. *In* : XIXth Congress of the International Society of Sugarcane Technologists. Jakarta, Indonésie, ISSCT, p. 492-501.
- ROTT P., ABEL M., SOUPA D., FELDMANN P., LETOURMY P., 1994. Population dynamics of *Xanthomonas albilineans* in sugarcane plants as determined with antibiotic-resistant mutants. *Plant Disease*, 78 : 241-247.
- ROTT P., SOUPA D., BRUNET Y., FELDMANN P., LETOURMY P., 1995. Leaf scald (*Xanthomonas albilineans*) incidence and its effect on yield in seven sugarcane cultivars in Guadeloupe. *Plant Pathology*, 44 : 1075-1084.
- DA SILVA J., HONEYCUTT R.J., BURNQUIST W., AL-JANABI S.M., SORRELLS M.E., TANKSLEY S.D., SOBRAL B.W.S., 1995. *Saccharum spontaneum* L. SES208 genetic linkage map combining RFLP- and PCR-based markers. *Molecular Breeding*, 1 : 165-179.
- SIMMONDS N.W., 1969. Genetical bases of plant breeding. *Journal of the Rubber Research Institute of Malaya*, 21 : 1-10.
- SIMMONDS N.W., 1996. Family selection in plant breeding. *Euphytica*, 90 : 201-208.
- SKINNER J.C., HOGARTH D.M., WU K.K., 1987. Selection methods, criteria, and indices. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 409-453.
- SREENIVASAN T.V., AHLOWALIA B.S., HEINZ D.J., 1987. Cytogenetics. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 211-253.
- STEVENSON G.C., 1965. Genetics and breeding of sugarcane. Londres, Royaume-Uni, Longman, 284 p.
- TIEW T.L., 1987. New varieties. *In* : Sugarcane improvement through breeding, D.J. Heinz éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, Developments in Crop Science n° 11, p. 559-594.



# Le cocotier

---

Roland Bourdeix, Luc Baudouin, Norbert Billotte,  
Jean-Pierre Labouisse, Jean-Marie Noiret

Pour célébrer le cocotier, les qualificatifs élogieux n'ont jamais manqué : arbre de vie, arbre aux cent usages, bouteille de lait sur le pas de porte de l'humanité, symbole de l'exotisme. Mais le cocotier ne se résume pas à une simple image de carte postale. Sa culture couvre environ 11 millions d'hectares, dont 94 % en Asie et dans le Pacifique. Les Philippines et l'Indonésie représentent à elles seules près des deux tiers des surfaces plantées. Le cocotier fait l'objet d'une culture essentiellement villageoise. Il est planté par un grand nombre d'agriculteurs sur de petites surfaces, souvent en association avec d'autres plantes. A peine 10 % des surfaces cultivées sont des plantations industrielles.

Le cocotier est avant tout une plante oléagineuse. L'huile extraite de l'amande fraîche de sa noix constitue la première source de corps gras dans de nombreux pays. Cette amande peut aussi être séchée au four ou au soleil et déshydratée jusqu'à 6 % d'humidité. Le coprah ainsi obtenu est un produit stable, qui se conserve plusieurs mois. Une huilerie performante extrait, à partir du coprah, environ 62 % d'huile et 32 % de tourteau. L'huile de cocotier est concrète, elle ne se liquéfie qu'à 25 °C. Elle est classiquement employée dans les cosmétiques et en savonnerie, sa richesse en acide laurique lui confère de bonnes propriétés moussantes. Sa stabilité à la chaleur permet son emploi, à l'état brut ou transformé, pour la cuisson des aliments à haute température. L'huile et le coprah font l'objet d'un commerce international.

Mais le cocotier a bien d'autres usages. Les fruits immatures fournissent une boisson agréable, stérile et bon marché ; un tiers de la production de noix est consommé sous cette forme. Depuis une trentaine d'années, de nouveaux produits, plus spécifiques et plus diversifiés mais qui conservent la saveur originale de l'amande, ont été élaborés à partir de l'amande fraîche : laits, poudres et crèmes. Enfin, les fibres tirées de la bourre, ou *coir*, servent à fabriquer des cordages, des tapis et autres ouvrages de sparterie. Elles font l'objet d'un commerce important en Inde et au Sri Lanka. Plus écologiques que la laine de roche, elles sont aussi employées comme substrat pour la culture hors-sol.

La production mondiale de coprah atteint 4,9 millions de tonnes, auxquelles s'ajoutent 3,8 millions de tonnes d'équivalent coprah autoconsommées ou transformées en d'autres produits. Sur un marché international des corps gras devenu fortement concurrentiel, le cocotier perd progressivement du terrain face à d'autres oléagineux, comme le soja et le palmier à huile. Le cocotier tend donc à revenir progressivement vers un statut de culture à usages multiples, et en particulier fruitiers. Le coprah conserve néanmoins un rôle considérable, tant dans l'alimentation que dans l'industrie.

Les travaux d'amélioration ont débuté en Inde en 1916 (HARRIES, 1978), mais la plupart se sont interrompus du fait des guerres mondiales ou de la crise économique de 1929. A l'exception des travaux de PATEL (1938), les programmes d'amélioration génétique n'ont repris de façon suivie que vers 1950. Actuellement une vingtaine de stations, réparties dans toute la zone tropicale, mènent des travaux d'amélioration. L'ampleur des programmes et des budgets de fonctionnement qui y sont rattachés est cependant très inégale. La recherche sur le cocotier demande non seulement des investissements lourds mais aussi une grande stabilité de fonctionnement. Une station de recherche doit rester opérationnelle au minimum vingt ans pour espérer obtenir des résultats dans le domaine de l'amélioration variétale.

L'Inde et le Sri Lanka ont la plus longue tradition de recherche sur le cocotier. A partir des années 40, l'Institut de recherches pour les huiles et oléagineux (IRHO), intégré depuis 1985 au CIRAD, a conduit des programmes d'amélioration du cocotier dans les centres de recherche qu'il a créés en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire, Bénin) puis dans le Pacifique (Vanuatu, Polynésie française). Ces travaux se poursuivent en partenariat avec de nombreux pays ; les centres de Côte d'Ivoire (IDEFOR, Institut des forêts) et du Vanuatu (CARFV, Centre agronomique de recherche et de formation du Vanuatu) continuent à jouer un rôle important dans le domaine de l'amélioration génétique. Récemment, les Philippines et l'Indonésie ont mis en place des dispositifs de création variétale et de production de semences.

A l'échelle internationale, divers acteurs interviennent dans l'amélioration du cocotier soit en conduisant des recherches soit en les finançant. On peut citer, outre le CIRAD en France, la GTZ (Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit) en Allemagne, l'IPGRI (International Plant Genetic



Resources Institute) et, plus récemment, l'ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research) en Australie et l'Union européenne.

## L'organisation évolutive

Le cocotier, *Cocos nucifera* L., n'est pas, au sens botanique, un arbre, mais une monocotylédone arborescente. Il appartient à l'ordre des palmales, constitué de l'unique famille des arecacées. Toutes les formes connues jusqu'à présent sont diploïdes ( $2n = 2x = 26$ ). Aucune espèce voisine avec laquelle le cocotier présenterait une interfertilité, même partielle, n'est signalée. On observe, chez le cocotier, une diversité morphologique spectaculaire, qui se manifeste, en particulier, dans la couleur, la taille et la forme du fruit (planche IX, 1). Mais les connaissances sur la structure génétique et l'organisation évolutive de l'espèce restent encore très fragmentaires.

## La dispersion et la domestication du cocotier

Des noix fossiles, très semblables aux noix de coco actuelles, ont été découvertes dans des endroits aussi éloignés que l'Inde et la Nouvelle-Zélande. Leur datation montre qu'elles ont plus de quinze millions d'années, et sont donc antérieures à l'apparition de l'homme (SAUER, 1967, cité par HARRIES, 1978).

### LES MODES DE DISSÉMINATION

Le cocotier peut se disséminer naturellement sur de longues distances par flottaison de ses fruits au gré des courants marins. Les voyages et les migrations humaines ont également contribué à sa dispersion (CHILD, 1974; HARRIES, 1978). Ainsi les études de diversité doivent-elles s'appuyer à la fois sur la connaissance des courants et sur un certain nombre de repères historiques : les migrations anciennes de populations austronésiennes dans le Pacifique, les documents anciens du Sri Lanka et de l'Inde — où l'on utilisait déjà le cocotier il y a 3 000 ans bien qu'il ne soit pas mentionné dans les premiers Veda —, les déplacements de populations depuis l'Indonésie vers Madagascar, les routes commerciales des navigateurs européens et, enfin, le développement des plantations sous l'influence des puissances coloniales. Quoi qu'il en soit, les fruits, disséminés par une mer capricieuse ou apportés par des marins, ont été probablement introduits de place en place en nombre réduit. La sélection humaine a aussi joué un rôle, qui reste difficile à quantifier.

### LES FLUX DES GÈNES ET LA DIVERSIFICATION

Le mode de dissémination du cocotier a modelé la structure génétique de l'espèce : le faible nombre d'individus à l'origine des peuplements insulaires a

favorisé l'émergence de multiples souches composées d'individus apparentés, par suite d'effets fondateurs successifs. L'autogamie partielle a contribué à augmenter leur consanguinité. La sélection humaine a encore réduit leur variabilité. Cette dynamique a abouti à une mosaïque d'écotypes morphologiquement bien différenciés mais génétiquement homogènes, qui présentent des degrés de consanguinité variables mais élevés. Les vagues successives de colonisation par des origines génétiques différentes ont cependant pu restaurer une certaine hétérozygotie.

HARRIES (1978, 1991) a proposé un modèle de diversification qui repose sur l'existence de deux types de cocotier. Le type Niu Kafa serait ancestral et résulterait d'une évolution liée à son mode de dissémination naturelle : ses fruits, allongés et riches en bourre, dérivent facilement suivant les courants marins ; une germination tardive leur permet de supporter de longs séjours dans l'eau. Le type Niu Vaï aurait été sélectionné par l'homme en Asie ou dans le Pacifique. Ses fruits sont plutôt sphériques, riches en eau et germent plus rapidement. Les marins polynésiens voyageant d'îles en îles auraient sélectionné ces fruits qu'ils emportaient comme boisson. Cette hypothèse est probablement en partie exacte, mais elle ne suffit pas à résumer une histoire de plus de quinze millions d'années, qui a certainement connu nombre de péripéties.

Depuis les travaux de VAVILOV (1951), la notion de centre d'origine a évolué vers un concept moins étroitement circonscrit. HARLAN (1970) désigne comme « non-centres » des zones très étendues — sur plusieurs milliers de kilomètres — où la domestication d'une espèce s'est produite. Ces zones se caractérisent par la confrontation continue entre formes spontanées et cultivées. Le modèle de diversification du cocotier en Asie et dans le Pacifique proposé par Harries repose sur de multiples introgressions locales entre types sauvages et types sélectionnés. La notion de non-centre pourrait s'intégrer dans ce modèle.

## Les formes cultivées

Le cocotier est cultivé dans toute la zone tropicale humide, où il est surtout planté le long des côtes et parfois jusqu'à 1 000 mètres d'altitude. A l'heure actuelle, la quasi-totalité de la cocoteraie mondiale résulte de plantations.

Il existe deux types de cocotiers, les Grands et les Nains. Les Grands, qui sont les plus communs, constituent plus de 95 % de la cocoteraie mondiale. Les Nains, rares mais représentés sur tous les continents, s'en distinguent notamment par une croissance plus lente, dont l'origine et le déterminisme génétique sont encore à préciser. Outre leur faible croissance en hauteur, la plupart des Nains ont d'autres points communs : autogamie préférentielle, dimension réduite des organes, précocité, émission rapide de régimes. Grâce à ces deux dernières caractéristiques, les Nains jouent un rôle important dans les programmes d'amélioration.

## LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le développement du cocotier est relativement lent. De l'obtention des semences à la plantation, il se passe un an. Deux à trois autres années s'écoulent encore jusqu'à la production des premiers fruits pour les cultivars Nains les plus précoces. Ce délai peut aller jusqu'à huit ans pour certains Grands. Pour les besoins de la sélection, il s'y ajoute sept à huit ans d'observation. Ces caractéristiques et la faible densité de plantation du cocotier (100 à 250 arbres par hectare) font que sa sélection exige des surfaces importantes.

Le cocotier est monoïque et ses inflorescences portent des fleurs des deux sexes. Les fleurs mâles s'ouvrent en premier. Le décalage entre l'anthèse et la réceptivité des fleurs femelles conduit, selon les variétés, à divers modes de fécondation naturelle. L'autogamie directe se rencontre surtout chez les Nains et résulte d'une coïncidence partielle ou totale entre la maturité de fleurs mâles et celle des fleurs femelles d'une même inflorescence. La fécondation croisée devient la règle s'il n'y a pas de recouvrement, ce qui est fréquent pour les Grands. L'autogamie indirecte se rencontre chez les Grands et chez certains Nains, pour lesquels des fleurs femelles restent réceptives lors de la floraison mâle de l'inflorescence suivante. Le taux d'autogamie est alors variable en fonction du génotype, mais aussi de la saison et des conditions de culture : en réduisant le rythme d'émission florale, un milieu défavorable stimule l'intercroisement.

Le cocotier se reproduit uniquement par graine, la noix de coco, et la plupart des cultivars produisent moins de cent noix par arbre et par an. Les croisements contrôlés, qui nécessitent un ensachage des inflorescences, ont un rendement environ cinq fois plus faible. L'absence de dormance rend impossible le stockage de ces semences récalcitrantes. Ces caractéristiques imposent de fortes contraintes au sélectionneur. D'autres particularités de la plante sont cependant plus attrayantes. La production continue de l'arbre permet une planification des travaux d'amélioration. Les dimensions généreuses des inflorescences rendent la fécondation manuelle relativement aisée. Aucun mécanisme de stérilité intra ou interécotypes n'a été décelé.

## LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

Le cocotier est une plante sensible aux variations du milieu. Bien que la production soit continue, elle est irrégulière : aux variations saisonnières se superposent des cycles bisannuels, qui apparaissent fréquemment au jeune âge ou à la suite d'une sécheresse. En conséquence, l'aspect d'un arbre varie et n'est pas toujours représentatif de sa valeur génétique (planche IX, 2 et 3). Ainsi, pour évaluer les caractéristiques végétaives et la production, l'effectif étudié et la période d'observation doivent-ils être suffisants ; ils font l'objet de recommandations (IPGRI, 1996). DE NUCE DE LAMOTHE et WUIDART (1982) ont, par ailleurs, souligné le fait qu'il est difficile de mener ce type d'étude hors d'une station de recherche.

## LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Dans le cadre du réseau international COGENT (Coconut Genetic Resources Network) sur les ressources génétiques du cocotier administré par l'IPGRI, une base de données regroupant plus de 700 accessions conservées dans 15 pays a été mise en place. Les collections les plus importantes se trouvent sur la station Marc Delorme de l'IDFOR en Côte d'Ivoire, au CPCRI (Central Plantation Crop Research Institute) en Inde, au NCDP (National Coconut Development Programme) en Tanzanie, à la PCA (Philippines Coconut Authority) aux Philippines et au CIB (Coconut Industry Board) en Jamaïque.

Alors qu'un système de collections régionales se met en place sous l'égide du Cogent, le problème du dénombrement des cultivars de cocotier revêt une importance particulière. S'il existe une nomenclature des cultivars comportant actuellement près de 300 entrées, il n'est pas toujours possible d'assurer qu'un nom correspond à un seul cultivar et réciproquement. En effet, les données de caractérisation sont rares et peu standardisées, et les prospections systématiques réalisées récemment, notamment aux Philippines et en Papouasie-Nouvelle-Guinée, viennent encore enrichir la diversité collectée.

Les premiers travaux de caractérisation ont porté sur la morphologie et la production : dimensions du stipe, de la feuille et de l'inflorescence, forme et composition du fruit, nombres de régimes et de fruits. Des protocoles standardisés d'observation ont été récemment adoptés (IPGRI, 1996).

Dans les années 80, les méthodes d'étude de la variabilité se sont diversifiées. L'analyse du polymorphisme enzymatique par électrophorèse révèle une forte homogénéité génétique, qui s'oppose à la diversité phénotypique observée (BENOIT et GHESQUIERE, 1984). Cette homogénéité pourrait être liée au mode de dissémination du cocotier. Cependant, le nombre de marqueurs polymorphes identifiés est trop faible pour préciser l'organisation de la diversité.

L'analyse des polyphénols foliaires par chromatographie en phase liquide (JAY *et al.*, 1989) conforte les hypothèses émises sur la dissémination des cocotiers Grands depuis l'Extrême-Orient jusqu'en Afrique en passant par l'océan Indien. Elle met en évidence la double origine des Nains — certains seraient originaires d'Extrême-Orient et d'autres du Pacifique — et confirme leur introduction relativement récente en Afrique, probablement à partir du XIX<sup>e</sup> siècle. Des expériences visant à évaluer la stabilité des profils polyphénoliques dans des écologies différentes ont cependant révélé les limites de la méthode.

Les techniques d'analyse du génome par RFLP permettent en revanche de s'affranchir des variations liées au milieu. Leur application récente sur un nombre limité de géotypes a conduit à préciser la répartition de la variabilité selon l'origine géographique (LEBRUN *et al.*, 1995 ; figure 1). Parmi les Grands, les populations du Pacifique et d'Extrême-Orient, partiellement superposées, forment un premier grand groupe, auquel se rattache une population de la côte ouest du Panama. Un second groupe comprend les origines de l'Inde, du Sri Lanka et de l'Afrique de l'Ouest. Le Grand des Comores est intermédiaire.

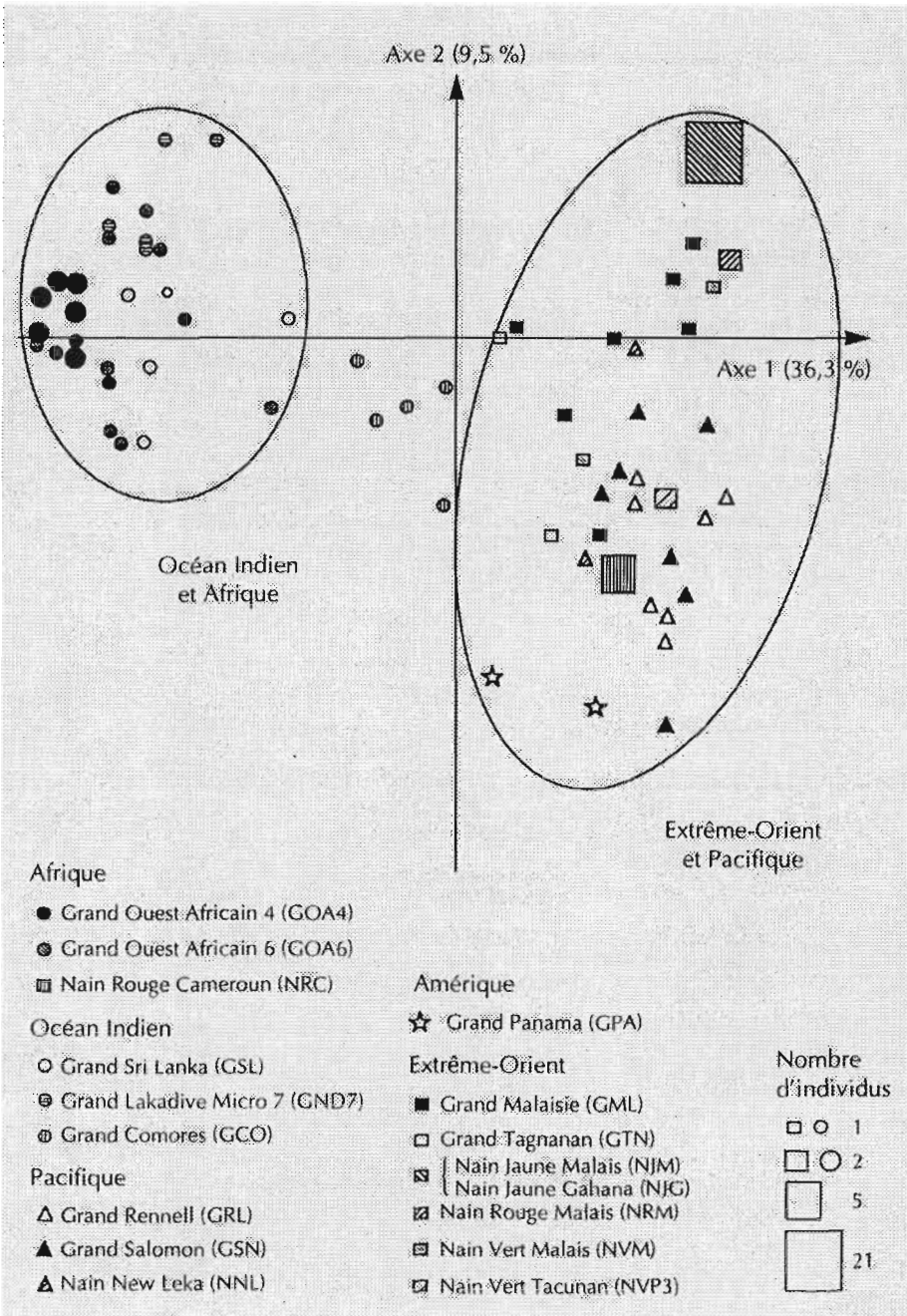


Figure 1. Représentation selon le premier plan de l'analyse factorielle des correspondances de 114 individus appartenant à 16 écotypes de cocotier. Les génotypes sont caractérisés par 40 marqueurs RFLP correspondant à 12 couples sonde-enzyme, d'après LEBRUN et al. (1995).

Tous les Nains se rattachent au premier groupe et apparaissent souvent uniformes, ce que leur régime de reproduction laissait prévoir. Cette étude n'en est qu'à son début et un échantillon plus large de la variabilité est en cours d'analyse.

#### LA TYPOLOGIE DE LA DIVERSITÉ

Les résultats disponibles permettent d'identifier deux grands groupes parmi les Grands de la collection de Côte d'Ivoire. Le premier comprend les écotypes indo-africains dont les fruits, de forme allongée, possèdent une bourre épaisse et un faible pourcentage d'albumen riche en huile. Leur germination, lente, s'étale sur 2 à 4 mois. La noix est ovoïde. Le stipe, d'épaisseur souvent faible, présente un bulbe basal peu marqué. Le second regroupe les types d'Asie du Sud-Est et du Pacifique, dont les fruits sont riches en eau libre et en albumen. Leur bourre est souvent fine. A l'intérieur, la noix est ronde ou pointue dans sa partie proximale. La germination est plus rapide. L'analyse des polyphénols foliaires et les marqueurs moléculaires ont permis d'identifier, au sein de ce second groupe, deux sous-groupes correspondant aux origines géographiques d'Asie du Sud-Est et à celles du Pacifique.

Cependant, des cocotiers correspondant au type indo-africain sont aussi décrits en Australie et aux Philippines (BUCKLEY et HARRIES, 1984). Ces écotypes, non représentés dans la collection de Côte d'Ivoire, pourraient modifier la classification proposée ci-dessus.

## L'amélioration variétale

On peut discuter de la terminologie à employer pour décrire les diverses populations de cocotier. Le terme « cultivar » semble bien adapté puisque la quasi-totalité des cocotiers a été plantée par l'homme et est effectivement cultivée. Cependant, pour distinguer les cultivars traditionnels des créations plus récentes, on utilisera aussi les termes « écotype » et « hybride ». L'écotype correspond à un ensemble d'individus originaires du même milieu et présentant des similitudes morphophysiologiques. L'hybride se définit, dans son sens le plus large, comme le croisement entre deux structures appartenant à des écotypes différents. Le terme « structure » désigne ici soit une population, soit une famille, soit un individu.

### Les types variétaux

La majeure partie de la cocoteraie mondiale est issue d'une sélection menée de façon empirique par les planteurs. A la fin du siècle dernier, les grandes plantations étaient réalisées en important le tout-venant d'un peuplement

réputé pour sa productivité (ZILLER, 1962). Les semences étaient généralement sélectionnées sur leurs caractéristiques propres : certains planteurs préféraient des fruits gros et lourds (ZUNIGA, 1969), d'autres des fruits de taille moyenne et de forme plutôt sphérique (APACIBLE, 1968). Ces quelques cycles de sélection sur les caractéristiques du fruit ont modifié la structure génétique des populations.

#### L'ÉVOLUTION DES FORMULES VARIÉTALES

Le choix des meilleurs arbres dans les meilleures parcelles a commencé d'être pratiqué au début du siècle. Cette sélection massale est depuis lors utilisée par toutes les stations de recherches impliquées dans l'amélioration du cocotier. Le début d'un programme de sélection du cocotier se caractérise par une période de dix ans pendant laquelle aucun résultat expérimental n'est disponible. Force est alors de diffuser le seul matériel susceptible de présenter un avantage génétique, c'est-à-dire les semences récoltées sur des cocotiers locaux très productifs.

L'efficacité de cette sélection massale en fécondation libre a été longtemps discutée : les expérimentations ont abouti à des résultats contradictoires. Cela est vraisemblablement dû à l'absence de contrôle du mode de reproduction : le taux d'autogamie varie selon les individus, la saison et les conditions de culture. Pour la plupart des Grands, l'autofécondation entraîne une dépression de consanguinité. Les résultats de la sélection peuvent être différents selon la période durant laquelle les semences sont récoltées (BOURDEIX, 1989). Même dans les cas les plus favorables, la sélection drastique nécessaire pour obtenir une amélioration réduit fortement le potentiel de production de semences.

Si les premières fécondations contrôlées ont été réalisées en Inde vers 1920, la paternité des premiers hybrides entre écotypes — il s'agissait de Nain  $\times$  Nain — est attribuée à MARECHAL (1928), aux îles Fidji. Malheureusement son travail n'a pas survécu à la crise de 1929 et la généalogie des hybrides a été perdue (CHILD, 1974). PATEL (1938) a réalisé les premiers croisements entre Grands et Nains. Ces hybrides, bien que plantés dans de mauvaises conditions, se sont révélés plus précoces et plus productifs que leurs parents Grands. Les années 40 à 60 ont vu la mise en place d'un certain nombre de tests d'hybrides, qui comprenaient des croisements entre écotypes locaux Nain  $\times$  Grand et Grand  $\times$  Grand. Ces travaux se caractérisaient en général par de faibles effectifs expérimentaux. La plupart des résultats ont démontré la supériorité des hybrides. Ces études sont restées longtemps théoriques : l'absence de techniques fiables de production de semences empêchait la vulgarisation des hybrides. Certains pays se sont détournés de cette voie de recherche, qui ne semblait pas déboucher sur des applications pratiques.

THAMMES (1955) a émis le premier l'idée d'appliquer une technique employée sur le maïs et d'interplanter deux variétés pour utiliser l'une comme mâle et l'autre comme femelle. Cette méthode a été progressivement remplacée par la

pollinisation assistée, qui consiste en un apport massif de pollen exogène sur des inflorescences préalablement émasculées (DE NUCE DE LAMOTHE et ROGNON, 1972). Ces techniques ont ouvert la voie à la vulgarisation des hybrides, grâce à une production à coût réduit de semences d'origine bien contrôlée.

#### LE CHOIX SELON LES CONTEXTES AGROÉCONOMIQUES

Le cocotier est fréquemment planté sur des sols sableux pauvres, où les autres cultures ne prospèrent pas. La fertilisation et les contrôles phytosanitaires sont souvent inexistantes. Les cultivars doivent donc être capables de pousser et de produire dans ces conditions agronomiques et climatiques peu favorables, souvent aggravées par un stress hydrique lié à l'alternance des saisons. Les cultivars vulgarisés doivent également bien réagir à une amélioration des techniques culturales. L'utilisation d'un matériel répondant peu à la fertilisation, par exemple, condamnerait les planteurs à un faible niveau de production. De telles erreurs ont parfois été commises, en vulgarisant à grande échelle des cocotiers Grands locaux jugés robustes et adaptés mais dont la production restait médiocre, quels que soient les efforts consentis par les paysans.

### Les objectifs de sélection

Les objectifs de l'amélioration sont particulièrement complexes. Ils résultent d'un compromis entre les diverses habitudes alimentaires et culturelles, la connaissance de la plante et les technologies de transformation. La complexité croît encore lorsque les usages de la plante sont multiples. Dans le cas du cocotier, il n'existe pas d'idéotype unique intégrant les utilisations nombreuses et extrêmement variées de la plante. Le tableau 1 résume les principaux critères de sélection.

### Les méthodes d'amélioration génétique

Il est vite apparu que la variabilité exploitable au sein des populations naturelles de cocotier était relativement faible. Les stratégies d'amélioration se sont donc orientées, pour la plupart, vers les croisements interécotypes.

#### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Le type d'hybride à préconiser fait toujours l'objet de discussions : Nain × Grand, Grand × Grand ou Nain × Nain (HARRIES, 1991). Selon OHLER (1984), les sélectionneurs et les utilisateurs préfèrent le type Nain × Grand en raison de sa précocité, de sa production plus facile et de ses semences, dont on peut plus aisément contrôler la qualité. Cependant, selon le système de culture et le type d'utilisation, les autres types d'hybride peuvent aussi présenter des avantages.



Tableau 1. Critères de sélection du cocotier et importance relative dans les programmes de sélection.

Critère de sélection	Importance relative dans les programmes de sélection
Production de coprah par hectare	considérable : la rémunération des planteurs est fonction du nombre de fruits ou du poids de coprah
Précocité de production	considérable : les coûts d'installation de la culture sont élevés ; la phase improductive est longue, de 3 à 6 ans selon les cultivars
Résistance aux maladies	considérable : jaunissements mortels (Jamaïque, Tanzanie, Ghana...), <i>Phytophthora</i> (Côte d'Ivoire, Philippines, Indonésie...), dépérissement foliaire (Vanuatu), anneau rouge, <i>root (wilt) disease</i> , <i>Lixia</i> ...
Résistance à la sécheresse	considérable : principal facteur limitant du rendement après les maladies (Tanzanie, Bénin, Côte d'Ivoire...)
Résistance aux cyclones	déterminante dans certaines zones : Caraïbe, Philippines...
Résistance au froid	déterminante dans certaines zones : île de Hainan (Chine), pour des utilisations horticoles
Croissance en hauteur	assez faible, en dépit d'une variabilité importante : tous les cultivars peuvent être récoltés jusqu'à 20 ans à l'aide d'un bambou et d'une faucille ; au-delà, il suffit d'attendre que les fruits tombent ; dans le cas de cultures en association, une forte croissance peut être un avantage pour le développement des cultures associées
Dimension des fruits	variable selon les régions : les gros fruits sont généralement appréciés car leur transformation exige moins de travail ; une taille moyenne est préférable pour la boisson
Teneur en huile du coprah	faible : bien qu'étudiée dans divers programmes, la teneur en huile est peu prise en compte ; la variabilité semble assez faible chez les hybrides ; le coprah n'est pas rémunéré selon sa teneur en huile mais plutôt selon son état de conservation
Qualité de l'huile	très faible : très peu d'analyses comparatives de cultivars ont été réalisées ; elles n'ont pas détecté une variabilité exploitable
Épaisseur de l'albumen	potentiellement déterminante si la mécanisation du traitement post-récolte se développe : les pertes liées au dépelliculage des fruits sont moindres lorsque l'albumen est épais
Germination tardive des fruits, épaisseur de la coque	déterminantes pour l'utilisation des fruits entiers : limitent les pertes liées au transport et au stockage
Saveur de l'eau du fruit immature	négligeable malgré l'intérêt de ce critère : dans de nombreux pays, la moitié de la production de fruits est consommée comme boisson ; certains cultivars fournissent une eau plus sucrée et plus parfumée que d'autres
Longueur des fibres de la bourre	majeure au Sri Lanka, où le commerce de la bourre est économiquement important

La recherche d'un progrès à long terme dans l'amélioration de variétés hybrides conduit à appliquer un schéma de sélection inspiré de la sélection récurrente réciproque à des populations qui sont maintenues en isolement reproductif et améliorées les unes en fonction des autres (COMSTOCK *et al.*, 1949). Ce peut être le cas pour les Nains et les Grands. Les Nains forment un groupe à part entière, qui possède des caractéristiques spécifiques et une bonne aptitude à la combinaison avec les Grands; il faut donc exploiter cette complémentarité.

Cependant, concevoir un schéma restreint aux hybrides Nain  $\times$  Grand reviendrait à opposer deux populations très inégales en variabilité. Ni l'estimation des potentialités d'amélioration ni l'évolution des caractéristiques souhaitées par les utilisateurs ne permettent d'éliminer les hybrides Grand  $\times$  Grand, et une diversification des types de cultivars se produira certainement au cours de la prochaine décennie.

#### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Dans son principe, la première phase de sélection des hybrides apparaît similaire dans tous les programmes. Les accessions sont croisées entre elles et leurs descendances comparées à un témoin de référence, en général le cultivar Grand local. Le terme « hybride » est utilisé par extension pour désigner ces croisements entre populations. Environ 400 hybrides ont été créés à travers le monde au sein de programmes nationaux d'amélioration. Moins d'une dizaine d'entre eux ont pour l'instant fait l'objet de tests internationaux visant à évaluer leurs performances dans diverses écologies.

Une réflexion méthodologique a été menée en s'appuyant sur un bilan des programmes et des essais génétiques réalisés sans interruption depuis 1958 par l'IRHO puis par le CIRAD en coopération avec leurs partenaires. Elle a permis, sur la base d'une systématisation de la démarche adoptée, de proposer de nouvelles orientations pour l'amélioration génétique du cocotier (BOURDEIX *et al.*, 1990, 1991a, 1991b). Le schéma issu de cette réflexion repose sur la sélection récurrente réciproque et suit deux axes principaux : l'amélioration des hybrides Nain  $\times$  Grand et l'amélioration des hybrides Grand  $\times$  Grand (figure 2).

La conception de l'axe de sélection Nain  $\times$  Grand a été relativement simple. Deux groupes bien distincts, les Nains et les Grands, présentent des complémentarités et une bonne aptitude à la combinaison l'un envers l'autre. Les contraintes liées à la biologie de la plante, ainsi que d'autres facteurs génétiques, ont conduit à choisir la méthode de sélection récurrente réciproque sur familles de demi-frères.

L'axe de sélection Grand  $\times$  Grand s'est avéré, en revanche, plus délicat à concevoir. Bien que des groupes aient été identifiés au sein des Grands, leur complémentarité et leur aptitude à la combinaison les uns envers les autres restent à démontrer. Dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de juger de la validité de ces partitions sur le plan de l'amélioration génétique,

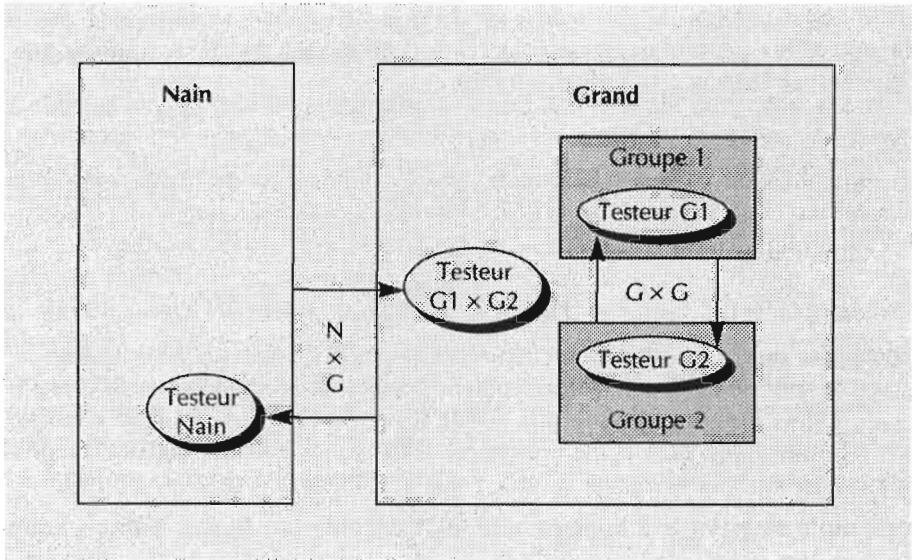


Figure 2. Schéma de sélection réciproque du cocotier, croisements Nain  $\times$  Grand et Grand  $\times$  Grand.

même si certaines combinaisons expriment une forte hétérosis. La méthode retenue pour améliorer les hybrides Grand  $\times$  Grand tient compte de ce constat. Elle consiste à créer artificiellement deux populations autour de deux écotypes « fondateurs » spécialement choisis. Ces deux populations sont ensuite améliorées l'une par rapport à l'autre en sélection réciproque sur familles de demi-frères.

## LES BIOTECHNOLOGIES

### Le marquage moléculaire

Les études de la diversité fondées sur la génétique moléculaire permettront d'exploiter plus efficacement les ressources génétiques de l'espèce, en facilitant la gestion des collections et en orientant le choix des croisements les plus favorables à la création de variabilité et à l'expression de l'hétérosis (LEBRUN *et al.*, 1995).

### La culture d'embryons

La culture *in vitro* des embryons zygotiques de cocotier a été récemment mise au point. Dans le cadre d'une prospection, le prélèvement d'embryons réduit considérablement le volume du matériel collecté : cent embryons excisés ne pèsent guère plus de 20 grammes, alors que leur équivalent en semences peut dépasser 150 kilos (ASSI-BAH, 1992). Cette technique offre de plus l'avantage de minimiser les risques de transmission des maladies (BLAKE,

1989). La congélation des embryons et du pollen dans l'azote liquide ouvre de nouvelles perspectives pour la conservation des ressources génétiques (ASSI-BAH et ENGELMANN, 1992a, 1992b).

### L'embryogenèse somatique

La multiplication végétative par embryogenèse somatique devrait permettre de diffuser par clonage les meilleurs génotypes issus des familles hybrides. Le potentiel de multiplication considérable de cette technique est un avantage certain pour une espèce comme le cocotier : une petite unité de production pourrait ainsi remplacer des centaines d'hectares de champs semenciers (CIRAD, 1995).

Après plus de dix ans de recherche, trois équipes ont obtenu la régénération de plants à partir de tissus somatiques cultivés *in vitro* (BRANTON et BLAKE, 1983 ; RAJU *et al.*, 1984 ; BUFFARD-MOREL *et al.*, 1988). Jusqu'en 1991, ces résultats n'étaient pas reproductibles. Une étape importante a été franchie avec l'obtention reproductible de vitroplants à partir de cinq géniteurs différents (VERDEIL *et al.*, 1992).

L'exemple du palmier à huile montre qu'il s'écoule une longue période entre les premiers succès de laboratoire et la vulgarisation des clones chez les planteurs. En particulier, il faudra s'assurer que le passage par cal ne provoque pas de variations somaclonales et permet bien une reproduction conforme des génotypes clonés.

### L'haplodiploïdisation

L'haplodiploïdisation *in vitro* aboutit rapidement à des plantes homozygotes, qui peuvent être utilisées soit en amont — comme géniteur — soit en aval — pour la création de variétés fixées — d'un cycle de sélection. Des haploïdes de cocotier ont été obtenus *in vitro* (MONFORT, 1984), mais aucune plantule n'a pu être régénérée à ce jour.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les progrès génétiques

Les exemples qui suivent illustrent les progrès réalisés au cours des dernières décennies par les programmes de sélection du cocotier.

#### L'AMÉLIORATION CÔTE D'IVOIRE

Avec une cocoteraie estimée à 48 000 hectares, la Côte d'Ivoire reste, à l'échelle mondiale, un petit producteur. Ce pays peut cependant s'enorgueillir du rendement en coprah le plus élevé au monde : 2,7 tonnes à l'hectare en 1991. Ce record tient en grande partie à l'utilisation d'hybrides, qui couvrent près de

50 % des surfaces plantées. La Côte d'Ivoire a aussi joué un rôle international majeur, notamment en exportant plusieurs millions de semences hybrides et en aidant de nombreux pays à créer leurs propres champs semenciers.

Le schéma d'amélioration génétique utilisé en Côte d'Ivoire repose sur la constitution d'une collection regroupant de nombreux écotypes, sur la détection des meilleurs croisements entre écotypes, puis sur l'amélioration de ces croisements grâce à des tests d'aptitude à la combinaison des individus (DE NUCE DE LAMOTHE, 1970; GASCON et DE NUCE DE LAMOTHE, 1976). Ce schéma a été récemment restructuré selon la démarche proposée ci-dessus. Il est mis en œuvre dans le cadre d'une coopération entre le CIRAD et l'IDEFOR.

De 1965 à 1993, 123 hybrides entre écotypes ont été testés en Côte d'Ivoire. Les premiers essais utilisaient comme témoin une population de Grand Ouest Africain issue de deux cycles de sélection massale. Ces tests ont permis de comparer 35 combinaisons hybrides faisant intervenir 13 écotypes parentaux. En moyenne, ces 35 hybrides ont un rendement supérieur de 66 % à celui des témoins, et quatre d'entre eux produisent plus du double (tableau 2). Grâce à des structures performantes de production de semences, les hybrides créés en Côte d'Ivoire ont été vulgarisés à l'échelle mondiale.

Les 123 hybrides créés en près de trente ans de recherche ne représentent que 26 % des croisements possibles à partir des collections disponibles. Un choix drastique des combinaisons à tester s'avère inévitable. On s'oriente actuellement vers l'utilisation systématique de trois testeurs : Grand Ouest Africain, Grand Rennell et Nain Jaune Malais.

Une seconde phase d'amélioration génétique a débuté en 1970 sur la station Marc Delorme (GASCON et DE NUCE DE LAMOTHE, 1976). Elle consiste à améliorer séparément les hybrides les plus performants, par des tests de géniteurs sur familles de demi-frères. Lorsque les deux écotypes parentaux présentent des niveaux de variabilité inégaux, on peut se contenter de réaliser une seule série de tests, comme dans le cas des hybrides Nain x Grand. En effet, la plupart des Nains, autogames à près de 95 %, semblent assez proches de la lignée pure, et seule l'aptitude à la combinaison des géniteurs Grands est testée dans ce cas.

Le pollen des géniteurs testés est utilisé pour féconder un ensemble d'arbres de l'écotype partenaire, qui sert de testeur. Les géniteurs sont ensuite autofécondés pour assurer leur conservation et leur multiplication. Ces autofécondations fournissent le pollen nécessaire à la production de semences.

Les premiers résultats montrent que le choix des meilleures descendances engendre un progrès génétique de 15 à 30 % selon les essais (BOURDEIX *et al.*, 1989). L'hybride PB121, issu du croisement Nain Jaune Malais x Grand Ouest Africain, est le matériel amélioré le plus planté au monde (DE NUCE DE LAMOTHE et BENARD, 1985). Dans un essai, quinze géniteurs mâles Grand Ouest Africain ont été individuellement croisés avec une population femelle Nain Jaune Malais (BOURDEIX *et al.*, 1992). Les trois meilleures descendances sont signifi-

Tableau 2. Performances des premiers hybrides intéressants identifiés en Côte d'Ivoire.

Hybride	PB213	PB214	PB121	PB132	PB122	PB123	PB111
Ecotype femelle*	GOA	GOA	NJM	NRM	NJM	NJM	NRC
Ecotype mâle	GRL	GVT	GOA	GPY1	GPY1	GRL	GOA
Période d'observation (âge, en années)	9-12	9-13	9-15	9-15	9-15	9-14	9-14
Précocité de floraison (mois)	51	57	51	50	52	40	44
% du témoin GOA	91	90	84	82	85	75	83
Nombre de régimes par arbre	12,7	13,5	14,8	14,2	14,2	16,5	15,5
% du témoin GOA	109	118	123	118	118	120	113
Nombre de fruits par arbre	102	100	109	101	110	123	132
% du témoin GOA	134	238	188	174	190	164	176
Production de coprah par noix (g)	311	212	247	282	253	289	240
% du témoin GOA	138	89	105	120	108	128	107
Production de coprah (t/ha/an)	4,26	3,15	3,67	3,88	3,80	4,80	4,35
% du témoin GOA	186	235	197	209	204	207	188

\* GOA : Grand Ouest Africain ; NJM : Nain Jaune Malais ; NRM : Nain Rouge Malais ; NRC : Nain Rouge Cameroun ; GRL : Grand Rennell ; GVT : Grand Vanuatu ; GPY1 : Grand Tahiti.

cativement supérieures à l'hybride PB121 livré habituellement aux planteurs. En terme de coprah par arbre, la différence est de 19 % au jeune âge (4-8 ans) et de 15 % à l'âge adulte (9-12 ans). Deux descendances sur trois présentent un excellent niveau de tolérance à la chute de fruits due à *Phytophthora katsurae*. D'un point de vue théorique, ce résultat a remis en cause une idée pré-conçue. En effet, l'aspect homogène des populations de Grand Ouest Africain incitait à leur attribuer une faible variabilité génétique. Or cet essai montre que cette variabilité reste exploitable, tant pour l'amélioration du rendement que pour celle de la tolérance aux maladies.

Quelques croisements ont été spécifiquement conçus dans l'optique d'une exploitation clonale. Leur objectif est de cumuler rapidement dans un seul génome certains gènes favorables (résistance aux maladies, précocité, productivité) dispersés dans plusieurs populations. Ainsi des hybrides Nain x Grand ont-ils déjà été intercroisés. La ségrégation des gènes de nanisme créera des descendances variables dans lesquelles on espère identifier des individus alliant la précocité et la faible croissance des Nains à un excellent niveau de production.

## LE CAS DU VANUATU ET DU RÉSEAU DU PACIFIQUE

La cocoteraie du Vanuatu couvre environ 96 000 hectares, ce qui la place en onzième position mondiale pour la surface cultivée. Son rendement annuel est faible, de l'ordre de 0,5 tonne de coprah à l'hectare. Ces performances médiocres sont le résultat de l'utilisation de cultivars Grands locaux et du faible niveau d'intensification des plantations. L'amélioration du cocotier est réalisée par le CARFV, qui joue un rôle régional important.

Le programme initial d'amélioration génétique était similaire dans sa conception à celui de Côte d'Ivoire. Dès la mise en place de la collection, une difficulté de taille est apparue : tous les écotypes introduits se sont révélés sensibles à un virus létal, celui du dépérissement foliaire transmis par *Myndus taffini*. Seuls les cultivars locaux — Grand Vanuatu et Nain Rouge Vanuatu — possèdent un bon niveau de tolérance.

Depuis 1974, le CARFV a testé 61 hybrides entre populations sur la station de Saraoutou. Le centre est aussi l'initiateur et le coordonnateur d'un projet de production et de dissémination de cultivars améliorés de cocotier, qui regroupe, depuis 1989, huit pays de la zone pacifique. Ce projet, financé par le Fonds européen de développement et par la France, avait permis, à la fin de 1993, de tester 18 hybrides.

Au Vanuatu, les hybrides sont évalués sur leur productivité et sur leur tolérance au dépérissement foliaire, pour laquelle une classification des écotypes et des hybrides a été établie (CALVEZ *et al.*, 1985). Deux hybrides se caractérisent par un bon niveau de tolérance et une production supérieure à celle du Grand local. Leur amélioration a été entreprise grâce à des tests d'aptitude individuelle à la combinaison.

En 1992, le centre a produit environ 110 000 semences et plants, constitués pour moitié d'écotypes Grand Vanuatu améliorés, et pour moitié d'hybrides Nain Rouge Vanuatu x Grand Vanuatu (planche IX, 4). Cette production reste insuffisante : on estime en effet à 600 000 la quantité de semences nécessaire chaque année au maintien des cocoteraies du Vanuatu (CALVEZ *et al.*, 1985). Mais, suite à la chute des cours du coprah à partir de 1986, le cocotier a subi une certaine désaffection au profit de l'élevage.

## L'EXEMPLE DES PHILIPPINES

Avec une cocoteraie couvrant plus de 3 millions d'hectares, les Philippines se classent en seconde position mondiale, juste derrière l'Indonésie. Le rendement annuel à l'hectare est faible, de l'ordre de 0,7 tonne de coprah. La maladie létale du cadang-cadang, dont l'agent reste à déterminer et pour laquelle aucune tolérance génétique n'a été identifiée, y sévit. Le principal programme d'amélioration est celui de la PCA. De 1974 à 1993, 52 combinaisons hybrides ont été testées.

Les Philippines disposent d'un réseau de champs de comportement, situés dans neuf localités du pays, qui comprennent chacun treize cultivars diffé-



rents : écotypes Grands et hybrides de type Nain × Grand et Grand × Grand. Le programme de la PCA se caractérise par un test très complet sur un nombre relativement restreint de populations parentales. Sans tenir compte des croisements réciproques, plus de la moitié des 120 croisements possibles à partir des 16 populations parentales exploitées ont été réalisés.

En ce qui concerne la productivité, les essais ont démontré la supériorité des hybrides — locaux et exotiques — sur les Grands locaux. Certains hybrides locaux ont un niveau de production au moins équivalent à celui de PB121 (tableau 3), même si les conditions particulièrement défavorables de l'essai mené aux Philippines — périodes de sécheresse de 1981 et de 1983 — n'ont pas permis aux hybrides d'exprimer toutes leurs potentialités (G.A. Santos, comm. pers.). Ce même matériel testé en Côte d'Ivoire dans de meilleures conditions donne un résultat nettement supérieur (tableau 4).

Tableau 3. Performances d'hybrides aux Philippines (Zamboanga Research Center, 1989).

	Témoin*		Hybride			Témoin		Hybride	
	GTN	NVP2 GOA	NVP2 GPY1	NVP2 GTN	NRM GTN	NJM GOA	NVP2 LAGT	NVP2 GTN	NVP2 BAOT
Période d'observation (âge, en années)	5-12	5-12	5-12	5-12	5-12	5-11	5-11	5-11	5-11
Effectif	96	96	96	96	96	144	144	144	144
Production de noix (t/ha/an)	3,394	6,981	6,596	5,612	6,904	9,173	7,689	6,438	6,109
Production de coprah (t/ha/an)	0,986	1,448	1,597	1,485	1,861	1,764	1,936	1,838	1,677

\* GTN : Grand Tagnanan; NVP2 : Nain Vert Catigan; NRM : Nain Rouge Malais; NJM : Nain Jaune Malais; GOA : Grand Ouest Africain; GPY1 : Grand Tahiti; LAGT : Grand Laguna; BAOT : Grand Bago Oshiro.

Tableau 4. Performances de l'hybride Nain Rouge Malais × Grand Tagnanan en Côte d'Ivoire.

	NJM × GOA*		NRM × GTN	
	5-8	9-10	5-12	9-10
Période d'observation (âge, en années)				
Production de coprah par noix (g)	227	—	291	—
Production de coprah (t/ha/an)	3,860	4,605	3,252	5,152

\* Témoin : Nain Jaune Malais × Grand Ouest Africain.



Un essai original a été mis en place en 1992. Il compare les 15 combinaisons possibles à partir de six écotypes Grands (G.A. Santos, comm. pers.). Pour chaque croisement, cent arbres ont été plantés dans un dispositif de randomisation totale. Cet essai paraît intéressant à plusieurs titres. Son dispositif diallèle devrait permettre une bonne estimation de paramètres génétiques — héritabilités et corrélations génétiques entre caractères. L'utilisation de Grand Ouest Africain, de Côte d'Ivoire et du Bénin, et de Grand Rennell, du Pacifique, permettra d'établir des liens avec plusieurs autres programmes d'amélioration. Cet essai constitue la première tentative de création d'une variété synthétique chez le cocotier. Après l'élimination des arbres les moins productifs, les hybrides simples créés seront utilisés pour produire une seconde génération. Celle-ci sera évaluée et plantée en isolement dans des jardins grainiers. Les semences de troisième génération, issues de fécondation libre, produites dans ces jardins grainiers constitueront la variété synthétique livrée aux planteurs.

Les besoins des Philippines en matériel sélectionné sont considérables, de l'ordre de 5 millions de semences par an. Le champ semencier de Bugsuk a permis de planter entre 1974 et 1983 environ 35 000 hectares d'hybride PB121 (SANTOS, 1990). En 1986, la PCA a commencé la production de semences hybrides PCA15-1 (Nain Vert Catigan × Grand Laguna). Le potentiel de production est resté relativement faible, de l'ordre de 250 000 semences par an. Cette production a été suspendue en 1989 pour permettre la multiplication des Nains utilisés comme femelles et pour planter un champ semencier. Ce dernier, qui couvre 200 hectares, comprend plusieurs types de Nains (Nain Vert Catigan, Nain Rouge Malais, Nain Vert Tacunan). Il devrait produire près de 2 millions de semences par an et permettra d'élargir la gamme des hybrides vulgarisés.

## La diffusion des variétés améliorées

Il semble maintenant admis que les hybrides représentent le type variétal le mieux adapté à la culture du cocotier. Des hybrides plus productifs que les Grands locaux ont été identifiés dans pratiquement tous les pays disposant d'une structure de recherche. La vulgarisation de ces nouvelles variétés reste insuffisante : les hybrides représentent moins de 15 % des cocotiers plantés au cours des dix dernières années, et leur utilisation est beaucoup plus fréquente dans les plantations industrielles que chez les petits planteurs.

Cette exploitation insuffisante des résultats de la recherche a des causes multiples. Certaines d'entre elles ne sont pas spécifiques au cocotier. Selon DE NUCE DE LAMOTHE (1993), « les aides bi et multilatérales ont contribué à l'effort de recherche sur le cocotier. Elles ont cependant presque toujours souffert d'un manque de vision globale et à long terme des problèmes. Il en a résulté certains effets néfastes, l'organisme bénéficiaire se retrouvant parfois, à l'issue d'un projet, complètement isolé et dans une situation plus difficile qu'au départ : arrêt brusque des financements et fuite des personnels les mieux formés. » De

nombreux champs semenciers de cocotier ont ainsi été créés à travers le monde, mais seuls quelques-uns ont finalement assuré une production régulière de semences.

La faible diffusion des hybrides semble aussi liée aux spécificités du cocotier : longs intervalles entre générations successives, fort encombrement, faible coefficient de multiplication, coût élevé des semences. Les techniques de production de semences sont au point mais elles nécessitent un suivi régulier et précis.

Le principal problème de la culture du cocotier n'est donc pas de trouver des variétés plus performantes que les hybrides actuels, ni même de comparer les hybrides créés dans les différents centres de recherche, mais de s'assurer que les variétés déjà mises au point sont produites et plantées. Ce développement doit être planifié pour éviter l'emploi exclusif d'un type unique d'hybride, ce qui provoquerait un appauvrissement des ressources génétiques et entraînerait des risques phytopathologiques.

## Les perspectives de l'amélioration

Les potentialités d'amélioration du cocotier sont considérables. Le choix des meilleurs hybrides entre populations a permis de doubler le rendement en une génération. En Côte d'Ivoire, l'amélioration de certains de ces hybrides a entraîné un nouveau progrès de 15 à 30 %, selon les essais. Cela n'est pas surprenant pour une plante dont l'amélioration est récente et pour laquelle coexistent une multitude de formes, autogames, allogames et intermédiaires.

Presque tous les programmes d'amélioration ont été orientés, plus ou moins récemment, vers l'exploitation de la vigueur hybride. Cependant, cette option est loin d'être restrictive, elle demande même souvent à être précisée. En effet, des options méthodologiques très diverses restent envisageables : faut-il comparer des descendances de populations, d'individus, de familles de demi-frères ou de pleins frères ? Comment structurer la variabilité pour optimiser le progrès génétique ? Par quels moyens anticiper la mise au point du clonage ? La réponse à ces questions conditionne le succès futur des programmes d'amélioration.

## Références bibliographiques

APACIBLE A., 1968. Selection of coconut. Sugar News, 44 : 93-98.

ASSY-BAH B., 1992. Utilisation de la culture *in vitro* d'embryons zygotiques pour la collecte et la conservation des ressources génétiques du cocotier (*Cocos nucifera* L.). Thèse de doctorat, université Paris VI, Paris, France, 147 p.

- ASSY-BAH B., ENGELMANN F., 1992a. Cryopreservation of immature embryos of coconut (*Cocos nucifera* L.). *Cryo-Letters*, 13 : 67-74.
- ASSY-BAH B., ENGELMANN F., 1992b. Cryopreservation of mature embryos of coconut (*Cocos nucifera* L.) and subsequent regeneration of plantlet. *Cryo-Letters*, 13 : 117-126.
- BENOIT H., GHESQUIERE M., 1984. Electrophorèse, compte rendu cocotier. IV. Déterminisme génétique. Montpellier, France, CIRAD-IRHO, 11 p. (document interne).
- BLAKE J., 1989. Coconut (*Cocos nucifera* L.) micropropagation. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: legumes and oil seed crops, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 538-554.
- BOURDEIX R., 1989. La sélection du cocotier, *Cocos nucifera* L. : étude théorique et pratique, optimisation des stratégies d'amélioration génétique. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 196 p.
- BOURDEIX R., MEUNIER J., N'CHO Y.P., 1991a. Une stratégie de sélection du cocotier, *Cocos nucifera* L. 2. Amélioration des hybrides Grand × Grand. *Oléagineux*, 46 : 267-282.
- BOURDEIX R., MEUNIER J., N'CHO Y.P., 1991b. Une stratégie de sélection du cocotier *Cocos nucifera* L. 3. Amélioration des hybrides Nain × Grand. *Oléagineux*, 46 : 361-374.
- BOURDEIX R., N'CHO Y.P., LE SAINT J.P., 1990. Une stratégie de sélection du cocotier : synthèse des acquis. *Oléagineux*, 45 : 359-371.
- BOURDEIX R., N'CHO Y.P., SANGARE A., BAUDOUIN L., DE NUCE DE LAMOTHE M., 1992. L'hybride de cocotier PB121 amélioré, croisement de Nain Jaune Malaisie et de génotypes Grand Ouest Africain améliorés. *Oléagineux*, 47 : 619-633.
- BOURDEIX R., SANGARE A., LE SAINT J.P., 1989. Efficacité des tests hybrides d'aptitude individuelle à la combinaison chez le cocotier : premiers résultats. *Oléagineux*, 44 : 209-214.
- BRANTON R.L., BLAKE J., 1983. A lovely clone of coconuts. *New Scientist*, 26 : 554-557.
- BUCKLEY R., HARRIES H.C., 1984. Self-sown wild-type coconuts from Australia. *Biotropica*, 16 : 148-151.
- BUFFARD-MOREL J., VERDEIL J.L., PANNETIER C., 1988. Vegetative propagation of coconut palm (*Cocos nucifera* L.) through somatic embryogenesis. *In* : VIIIth International biotechnology symposium, p. 117.
- CALVEZ C., JULIA J.F., DE NUCE DE LAMOTHE M., 1985. L'amélioration du cocotier au Vanuatu et son intérêt pour la région du Pacifique. *Oléagineux*, 40 : 477-490.
- CHILD R., 1974. Coconuts (2nd ed.). Londres, Royaume-Uni, Longman, 335 p.
- CIRAD, 1995. Plantes d'hier, d'aujourd'hui et de demain : dossier de la mission connaissance et amélioration des plantes. Montpellier, France, CIRAD, Notes et document n° 20, 71 p.
- COMSTOCK R.E., ROBINSON H.F., HARVEY P.H., 1949. A breeding procedure to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal*, 41 : 360-367.
- GASCON J.P., DE NUCE DE LAMOTHE M., 1976. Amélioration du cocotier : méthode et suggestions pour une coopération internationale. *Oléagineux*, 31 : 479-482.

- HARLAN J.R., 1970. The evolution of cultivated plants. *In* : Genetic resources in plants, their exploration and conservation, O.H. Frankel et E. Bennett éd., Oxford, Royaume-Uni, Blackwell, p. 19-32.
- HARRIES H.C., 1978. Evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *Botanical Review*, 44 : 265-320.
- HARRIES H.C., 1991. The promise, performance and problems of F<sub>1</sub> hybrid coconut. *In* : National symposium on coconut breeding and management, E.G. Silas *et al.* éd., Trichur, Inde, Kerala Agricultural University, p. 39-44.
- IPGRI, 1996. Standard research techniques in coconut breeding. IPGRI, Rome, Italie, 43 p.
- JAY M., BOURDEIX R., POTIER F., SANLAVILLE C., 1989. Premiers résultats de l'étude des polyphénols foliaires du cocotier. *Oléagineux*, 44 : 151-161.
- LEBRUN P., N'CHO Y.P., SEGUIN M., GRIVET L., BAUDOUIN L., 1995. Etude de la diversité du cocotier (*Cocos nucifera*) à l'aide de la technique RFLP. *In* : Journées scientifiques AUPELF. Dakar, Sénégal, AUPELF.
- MARECHAL H., 1928. Observation and preliminary experiments on the coconut palm with a view to developing improved seed for Fiji. *Fiji Agricultural Journal*, 1 : 16-45.
- MONFORT S., 1984. Recherche d'une méthode d'obtention d'haploïdes *in vitro* de *Cocos nucifera* L. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 83 p.
- DE NUCE DE LAMOTHE M., 1970. Application du principe des croisements interorigines au cocotier : premiers résultats obtenus en Côte d'Ivoire. *Oléagineux*, 25 : 207-210.
- DE NUCE DE LAMOTHE M., 1993. La recherche sur le cocotier en amélioration génétique : vers quel type d'organisation? *Bulletin Burotrop*, n° 5 : 2.
- DE NUCE DE LAMOTHE M., BENARD G., 1985. L'hybride de cocotier PB121 (ou Mawa) : NJM x GOA. *Oléagineux*, 40 : 261-266.
- DE NUCE DE LAMOTHE M., ROGNON F., 1972. La production de semences hybrides chez le cocotier par pollinisation assistée. *Oléagineux*, 27 : 539-544.
- DE NUCE DE LAMOTHE M., WUIDART E., 1982. L'observation des caractéristiques de développement végétatif, de floraison et de production chez le cocotier. *Oléagineux*, 37 : 290-296.
- OHLER J.G., 1984. Coconut: tree of life. Rome, Italie, FAO, Plant Production and Protection Paper n° 57, 446 p.
- PATEL J.S., 1938. The coconut: a monograph. Madras, Inde, Government Press, 350 p.
- RAJU C.R., PRAKASH-KUMAR P., MINI-CHANDRA-MOHAN, IYER R.D., 1984. Coconut plantlet from leaf tissue cultures. *Journal of Plantation Crops*, 12 : 75-81.
- SANTOS G.A., 1990. Activities in coconut genetic resources collection, conservation and genetic improvement in the Philippines. *Philippines Journal of Coconut Studies*, 15 : 16-20.
- THAMMES P.L.M., 1955. Review of coconut selection in Indonesia. *Euphytica*, 4 : 17-24.
- VAVILOV N.I., 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *In* : Selected writings of N.I. Vavilov. *Chronica Botanica*, 13 : 1-364.

VERDEIL J.L., HUET C., GROSDÉMANGES F., RIVAL A., BUFFARD-MOREL J., 1992. Embryogénèse somatique du cocotier (*Cocos nucifera* L.) : obtention de plusieurs clones de vitro-plants. *Oléagineux*, 47 : 465-469.

ZAMBOANGA RESEARCH CENTER, 1989. Annual report. Zamboanga, Philippines, Zamboanga Research Center.

ZILLER R., 1962. La sélection du cocotier dans le monde. *Oléagineux*, 17 : 837-846.

ZUNIGA L.C., ARMEDILLA A.L., DE GALA D., 1969. Maternal and paternal selection in coconut. *Philippine Journal Plant Industry*, 34 : 9-16.



# Les cotonniers

---

Bernard Hau, Jacques Lançon, Dominique Dessauw

Le cotonnier est cultivé sur plus de 30 millions d'hectares, de 46° de latitude nord, en Chine, à 32° de latitude sud, en Australie et en Argentine. Les fortes exigences thermiques de la plante limitent l'extension de la culture. Néanmoins, grâce à la sélection variétale et à l'application de techniques culturales appropriées, le cotonnier a pu conquérir des zones relativement septentrionales, pour autant qu'elles soient sans gelées pendant au moins 180 jours par an et suffisamment chaudes en été.

En 1994, la production mondiale de fibre de coton a atteint 20 millions de tonnes. Les principaux pays producteurs sont la Chine (4 millions de tonnes), les Etats-Unis (3,5 millions de tonnes), l'Inde (2,2 millions de tonnes), l'Ouzbékistan (1,4 million de tonnes), le Pakistan (1,3 million de tonnes), la Turquie, le Brésil et l'ensemble des pays d'Afrique francophone. Au total, ce sont plus de quarante nations qui produisent du coton, dont une majorité de pays en voie de développement.

Le coton fait l'objet d'un commerce important, les zones de production n'étant pas toujours celles qui assurent sa transformation. Chaque année, 6 millions de tonnes sont échangées sur les marchés internationaux. Les principaux exportateurs sont les Etats-Unis (1,4 million de tonnes), l'Ouzbékistan (1,3 million de tonnes) et l'Afrique francophone (0,5 million de tonnes).

La Chine, pays actuellement importateur, a été certaines années exportateur, ce qui a fortement influencé les cours de la fibre.

En région tropicale, le cotonnier, principale culture de rente du petit paysan, joue un rôle social et économique important. Dans certains pays d'Asie du Sud-Est et d'Amérique du Sud, ainsi qu'en Chine, il tient une place essentielle dans le développement industriel, comparable à celle qu'il a eue lors de la révolution industrielle en Europe au siècle dernier.

Le cotonnier est cultivé pour les fibres qui se développent à la surface du tégument de sa graine. Jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle, le coton était utilisé uniquement dans les pays producteurs, l'industrie textile européenne employant le lin ou la laine. Ce n'est qu'au début du XIX<sup>e</sup> siècle que l'utilisation des vêtements en coton est apparue en Europe, grâce à la mécanisation des procédés de filature et de tissage et à l'invention de l'égrenage mécanique à scies. Aujourd'hui, le cotonnier est la première plante textile mondiale. En outre, sa graine, riche en huile et en protéines, représente la sixième source mondiale d'huile et la quatrième de protéines végétales. Dans les pays tropicaux, le cotonnier a été et est encore souvent utilisé en médecine traditionnelle sous forme de décoction de feuilles ou de racines, ce qui explique la dispersion actuelle et la survie des types subsponsanés.

La recherche génétique sur le cotonnier s'est développée dans la plupart des pays producteurs. A l'échelle internationale, un comité consultatif, l'ICAC (International Cotton Advisory Committee), joue un rôle de relais entre les différents centres nationaux de recherche en organisant périodiquement des rencontres.

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

Le cotonnier est un arbuste du genre *Gossypium*, de la famille des malvacées. Quatre espèces sont cultivées : *G. arboreum* L., *G. herbaceum* L., *G. barbadense* L. et *G. hirsutum*. L. Chacune possède des qualités de fibre et une rusticité propres.

*G. arboreum* et *G. herbaceum* sont des espèces diploïdes, avec  $2n = 2x = 26$  chromosomes, dites « cotonniers de l'Ancien Monde ». Elles se caractérisent par une fibre épaisse et courte — de longueur inférieure à 25 millimètres —, une faible productivité et une bonne rusticité. *G. arboreum* est cultivé en Inde, en Asie du Sud-Est et dans le Sud de la Chine, *G. herbaceum* dans quelques zones sèches d'Asie et d'Afrique, pour un usage uniquement domestique. Ces deux espèces ne représentent que 2 % de la production mondiale de coton.

*G. barbadense* et *G. hirsutum* sont des espèces allotétraploïdes, avec  $2n = 4x = 52$  chromosomes, dites « cotonniers du Nouveau Monde ». *G. barbadense* se distingue par sa fibre fine et longue — plus de 32 millimètres —, d'excellente qualité, utilisée en bonneterie ou pour la confection de tissus de luxe. Il assure



8 % de la production mondiale. *G. hirsutum* est de loin l'espèce la plus cultivée. Il possède une fibre de finesse et de longueur intermédiaires entre celles des espèces précédentes. Du point de vue agronomique, il est rustique, productif et précoce. Il contribue pour 90 % à la production mondiale.

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le cotonnier est une plante pérenne, mais la plupart de ses variétés modernes se comportent comme des plantes annuelles. Sa croissance est indéterminée ; la phase de fructification n'étant pas séparée de la phase de croissance végétative.

Le cotonnier a une fleur hermaphrodite typique de la famille des malvacées. Son mode de reproduction est préférentiellement autogame, mais son taux d'allogamie peut atteindre 30 % dans certaines localités en fonction de la densité des insectes pollinisateurs. La floraison progresse du bas vers le haut et de l'intérieur vers l'extérieur de la plante. La vitesse de développement des organes floraux dépend surtout de la température. Le nombre de boutons floraux initiés est important, mais une partie seulement d'entre eux forme des fleurs dont la moitié environ se transforme en capsules (planche X, 1). Cette abondante initiation florale donne à la plante une forte capacité de compensation en cas de stress.

Lors de la croissance des ovules fécondés dans la capsule, leur tégument développe des cellules dont la paroi cellulosique s'allonge et s'épaissit par dépôts successifs et ordonnés de couches de cellulose entrecroisées. Quand la graine atteint sa maturité, ces cellules meurent et leur membrane cellulosique constitue un tube dont la lumière était occupée par le cytoplasme. Ces tubes, compte tenu de la complexité des dépôts successifs de cellulose, sont torsadés. Ce sont ces circonvolutions qui donnent à la fibre ses propriétés textiles, permettant l'adhésion des fibres entre elles lorsqu'une torsion est exercée sur un ruban de fibres parallélisées au moment de la filature.

La longueur des cellules varie selon les espèces. Chez les espèces cultivées, les cellules se répartissent en deux couches. La première, le *fuzz* ou linter, est constituée de fibres très courtes, inutilisables en filature mais transformables pour des usages spécialisés tels que la fabrication d'explosifs ; l'élimination du linter est l'opération de délitage. Certaines graines, notamment celles des variétés modernes de l'espèce *G. barbadense*, sont dépourvues de linter (graines nues). L'autre couche, le lint, est constituée de fibres longues utilisables en filature. L'égrenage est l'opération qui consiste à séparer le lint de la graine pourvue de son linter.

#### LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

On reconnaît pour chacune des espèces cultivées de cotonnier plusieurs races, qui contribuent de manière plus ou moins importante à la constitution des variétés actuelles.

### L'espèce *G. hirsutum*

Les variétés modernes de l'espèce *G. hirsutum* proviennent de brassages génétiques à l'intérieur d'un pool génique issu presque exclusivement de semences de *G. hirsutum* race *latifolium* du Mexique importées aux Etats-Unis (type Upland). Ainsi, à de rares exceptions près, toutes les sélections contemporaines ont-elles pour origine plus ou moins lointaine des variétés américaines. Il en résulte un faible polymorphisme, qui a été confirmé par les analyses enzymatiques (BOURDON, 1986) et moléculaires. Ce faible polymorphisme a néanmoins permis des travaux de création variétale efficaces.

Au sein des cotonniers Upland des Etats-Unis, on distingue quatre grands types, qui présentent des caractéristiques différentes de port, de longueur de cycle, de qualité de fibre et de résistance aux maladies : le type Acala, les types du Delta, les types des Plaines, les types de l'Est (ENDRIZZI *et al.*, 1985). Les travaux de sélection réalisés dans le monde ont largement fait appel à ce matériel, en l'enrichissant soit avec des gènes de populations d'introduction plus ancienne — N'kourala en Afrique, Cambodia en Inde —, soit grâce à l'hybridation interspécifique à l'intérieur du genre *Gossypium*.

### L'espèce *G. barbadense*

Les variétés actuelles de *G. barbadense* proviennent principalement d'un pool génique originaire de la Caraïbe. Il se distingue par ses feuilles découpées, ses graines dépourvues de *fuzz* et sa fibre longue et fine. Il s'est dispersé à travers le monde, notamment vers les côtes ouest-africaines (type Ishan), et vers les Etats-Unis (type Sea Island). Le type Sea Island, insensible à la photopériode, a permis d'annualiser le cycle de culture de l'espèce (HUTCHINSON, 1945). Il donne les fibres de coton les plus longues et les plus fines du monde mais sa production est très limitée, de l'ordre de quelques centaines de tonnes.

Le cotonnier égyptien, ainsi que les sélections qui en sont issues, est le plus répandu des cotonniers de type Sea Island ; il aurait pour origine un croisement entre un Sea Island et des cotonniers originaires eux aussi de la Caraïbe, arrivés en Egypte au début du XIX<sup>e</sup> siècle après avoir transité par la côte ouest de l'Afrique et le Soudan. Il se caractérise par un cycle végétatif long, d'excellentes qualités de fibre — longueur et finesse —, mais une forte sensibilité à la bactériose. Il convient à un système de culture irriguée, dans des zones sèches et désertiques.

Le cotonnier Tanguis, issu d'une plante sélectionnée au Pérou, représente probablement une forme intermédiaire entre les cotonniers égyptiens et le type Aspero, endémique au Pérou. Sa fibre, longue et résistante, possède une excellente maturité.

Le cotonnier Pima résulte d'une sélection réalisée aux Etats-Unis au début du XX<sup>e</sup> siècle à partir de cotonniers égyptiens, Sea Island, Tanguis et de l'espèce *G. hirsutum*. Au cours de ce travail de sélection, la taille a été réduite, la précocité améliorée ainsi que la résistance aux maladies.

Le cotonnier Moco est un arbuste très résistant à la sécheresse et de très belle qualité de fibre, cultivé de façon pérenne depuis le début du xx<sup>e</sup> siècle dans le Nordeste brésilien. Son polymorphisme est important. Les travaux les plus récents montrent qu'il est constitué de différentes populations, ce qui le distingue tant des populations locales de *G. barbadense* que de celles de *G. hirsutum* race *marie-galante* des Antilles (PICKERSGILL *et al.*, 1975). L'hypothèse d'une introgression de *G. hirsutum* est admise, l'origine de ces cotonniers demeurant toutefois inconnue.

Les espèces *G. herbaceum* et *G. arboreum*

L'espèce *G. herbaceum* comprend cinq races : *africanum*, *acerifolium*, *kuljianum*, *persicum* et *wightianum* (HUTCHINSON, 1950). La race *persicum*, annuelle, est la forme la plus répandue, depuis l'Afghanistan jusqu'au pourtour méditerranéen. La race *africanum*, qui produit une fibre de qualité médiocre, se rencontre à l'état sauvage en Afrique australe.

On distingue également plusieurs races pour *G. arboreum*. Les plus importantes sont la race *soudanense*, localisée en Afrique du Nord et de l'Ouest, et la race *indicum*, en Asie, en Afrique de l'Est et à Madagascar. Elles sont encore cultivées de façon pérenne en Afrique et annuelle en Asie.

#### L'ORGANISATION GÉNÉTIQUE DES COTONNIERS CULTIVÉS

Il est difficile de préciser l'organisation génétique des cotonniers *G. hirsutum* et *G. barbadense*, tant a été intense le brassage génétique des différents fonds importés d'Amérique centrale depuis le xix<sup>e</sup> siècle. Dans l'espèce *G. hirsutum*, la race *latifolium*, capable de donner des types annuels insensibles à la photopériode, a définitivement supplanté d'anciennes formes cultivées comme les races *punctatum* (Hopi) ou *marie-galante* du Brésil et des Antilles.

De même, les cotonniers *G. barbadense* sont le résultat de brassages génétiques qui se sont produits depuis deux siècles entre d'anciennes formes provenant de la Caraïbe et du Pérou et, parfois, des variétés de *G. hirsutum*.

Les deux espèces de l'Ancien Monde, de moindre importance économique, ont été peu travaillées par les sélectionneurs. Au fur et à mesure de l'extension de leur aire de culture, les formes se sont diversifiées localement sans qu'il y ait eu d'intenses échanges de matériel d'une zone à l'autre. Aujourd'hui, *G. herbaceum* et *G. arboreum* présentent un polymorphisme élevé dans les zones traditionnelles de culture d'Asie ou d'Afrique où elles restent cultivées.

## Du complexe d'espèces à la domestication

#### LA TAXONOMIE DU GENRE *GOSSYPIMUM*

Le genre *Gossypium* comprend 44 espèces diploïdes, classées en 7 génomes, et 6 espèces tétraploïdes (FRYXELL, 1992 ; planche X, 2). La répartition de ces

Tableau 1. Classification et répartition géographique du genre *Gossypium*.

Sous-genre	Section	Sous-section	Espèce	Génome	Répartition	
<i>Gossypium</i> L.	<i>Gossypium</i> L.	<i>Gossypium</i>	<i>herbaceum</i> L.	A1	Afrique, Inde	
			<i>arboresum</i> L.	A2	Afrique E, Asie S	
		<i>Anomala</i> Todaro	<i>anomalum</i> Wawra	B1	Afrique S et C	
			<i>capitis-viridis</i> Mauer	B3	Cap-Vert	
	<i>Pseudopambak</i> Prokhanov	<i>Triphylla</i> Prokhanov	<i>triphyllosum</i> Hochreutiner	B2	Afrique S	
			<i>Serrata</i> Fryxell	<i>trifurcatum</i> Vollesen	?	Somalie
				<i>Pseudopambak</i> Prokhanov	<i>stocksii</i> Masters	E1
		<i>areysianum</i> Defflers	E3		Arabie S	
		<i>incanum</i> Hillecoat	E4		Arabie S	
		<i>somalense</i> Hutchinson	E2		Afrique E	
		<i>ellenbickii</i> Mauer	E?		Afrique	
		<i>bricchettii</i> Vollesen	E?		Somalie	
		<i>benadirensis</i> Mattei	E?	Afrique		
<i>Sturtia</i> Todaro	<i>Sturtia</i> Todaro	<i>Longiloba</i> Fryxell	<i>longicalyx</i> Hutchinson et Lee	F1	Afrique E	
		<i>Karpasoidea</i> Prokhanov	<i>sturtianum</i> Willis	C1	Australie E	
	<i>nandewarensis</i> Dereda		C1-n	Australie E		
	<i>robinsonii</i> Mueller		C2	Australie O		
	<i>Hibiscoidea</i> Todaro	<i>Grandicalyx</i> Fryxell	<i>costulatum</i> Todaro	C5	Australie côte NO	
			<i>populifolium</i> Mueller	C6	Australie côte NO	
			<i>cunninghamii</i> Todaro	C7	Australie côte N	
			<i>pulchellum</i> Fryxell	C8	Australie côte NO	
			<i>pilosum</i> Fryxell	C10	Australie côte NO	
			<i>exiguum</i> Fryxell	C?	Australie côte NO	
			<i>nobile</i> Fryxell	C?	Australie côte NO	
			<i>rotundifolium</i> Fryxell	C?	Australie côte NO	

Tableau 1. (suite).

Sous-genre	Section	Sous-section	Espèce	Génome	Répartition
Sturtia Todaro	Hibiscoidea Todaro	Grandicalyx Fryxell	<i>enthyle</i> Fryxell	C?	Australie côte NO
			<i>londonderriense</i> Fryxell	C?	Australie côte NO
			<i>marchantii</i> Fryxell	C?	Australie côte NO
	Hibiscoidea Todaro		<i>australe</i> Mueller	C3	Australie N
			<i>nelsonii</i> Fryxell	C9	Australie C
			<i>bickii</i> Prokhanov	G1	Australie C et N
Houzingenia Fryxell	Houzingenia Fryxell	Houzingenia Fryxell	<i>trilobum</i> Skovsted	D8	Mexique CO
			<i>thurberi</i> Todaro	D1	Mexique N, Arizona
		Erioxylum Fryxell	<i>aridum</i> Skovsted	D4	Mexique côte O
			<i>lobatum</i> Gentry	D7	Mexique O
			<i>laxum</i> Phillips	D9	Mexique S
			<i>schwendimanii</i> Fryxell	D11	Mexique O
		Caducibracteolata Mauer	<i>armourianum</i> Kearney	D2-1	Californie, golfe Mexique
			<i>harknessii</i> Brandege	D2-2	Californie S
			<i>turneri</i> Fryxell	D10	Mexique
		Integrifolia Todaro	<i>klotzschianum</i> Andersson	D3-k	Galápagos
			<i>davidsonii</i> Kellogg	D3-d	Mexique, Californie S
Selera Fryxell	<i>gossypoides</i> Standley	D6	Mexique SO		
Austroamericana Fryxell	<i>raimondii</i> Ulbricht	D5	Pérou N		
Karpas Rafinesque			<i>hirsutum</i> L.	(AD)1	Amérique C et S
			<i>barbadense</i> L.	(AD)2	Amérique S
			<i>tomentosum</i> Nuttall	(AD)3	Hawaï
			<i>mustelinum</i> Miers	(AD)4	Brésil
			<i>darwinii</i> Watt	(AD)5	Galápagos
			<i>lanceolatum</i> Todaro	(AD)?	Mexique

espèces est mondiale (tableau 1). Les génomes ont été baptisés avec les premières lettres de l'alphabet, de A à G, en fonction de leurs affinités chromosomiques, de leur répartition géographique ou à partir d'études caryologiques. Le génome K, parfois évoqué (STEWART, 1995), regroupe les espèces australiennes récemment décrites dans la région de Kimberley dont l'étude cytogénétique n'est pas achevée. Les espèces tétraploïdes résultent du croisement naturel entre espèces de génome A et de génome D. Seuls les génomes A et AD produisent une fibre filable par l'industrie textile.

#### L'ORIGINE DES COTONNIERS

Le centre d'origine des cotonniers reste encore une énigme. La naissance du genre *Gossypium* est très ancienne. Elle remonterait à 150 millions d'années, probablement en Afrique, à l'époque du Gondwana, avant la formation des continents actuels, qui a entraîné l'isolement de populations. Trois groupes de génomes correspondant chacun à un continent ont été mis en évidence grâce à l'analyse de l'ADN chloroplastique et aux études cytologiques : les génomes C et G en Australie, le génome D en Amérique et les génomes A, E et F en Afrique ; le génome B africain semble apparenté au génome D américain (WENDEL et ALBERT, 1992).

La spéciation des espèces tétraploïdes se serait produite en deux étapes : la première a abouti à la diversification des espèces de génome D ; la seconde a permis l'introduction d'une espèce de génome A, suivie par une hybridation interspécifique entre espèces des deux génomes, puis par un doublement spontané du nombre de chromosomes. On admet généralement que cet événement a été unique et que les différentes espèces tétraploïdes actuelles en résultent après un processus de diversification (WENDEL, 1989). *G. herbaceum* semble être l'espèce la plus proche du génome parental A, donneur du cytoplasme (MENZEL et BROWN, 1954). *G. raimondii*, espèce de génome D endémique du Pérou, posséderait le génome le plus proche de celui du taxon parental des tétraploïdes (ENDRIZZI *et al.*, 1985). WENDEL et ALBERT (1992) émettent l'hypothèse d'un transfert du taxon ancestral de génome A à travers le Pacifique vers l'Amérique du Sud, qui se serait produit entre 1,1 et 1,9 million d'années. Ils fondent cette hypothèse sur le fait que les graines de cotonniers sont capables de flotter et de survivre à une longue immersion dans l'eau de mer sans perdre leur pouvoir germinatif (FRYXELL, 1967). ANO *et al.* (1982) proposent une autre hypothèse pour situer le centre d'origine des cotonniers tétraploïdes : le croisement originel entre espèces de génome A et D se serait réalisé dans le nord-est du Brésil. L'espèce tétraploïde sauvage *G. mustelinum*, inféodée à cette région, constituerait le descendant actuel du type ancestral.

#### LA DOMESTICATION ET LA DISPERSION DES COTONNIERS CULTIVÉS

L'utilisation textile de la fibre de coton est très ancienne. Elle est attestée avant notre ère, vers 3500 dans la vallée du Tehaucan au Mexique pour *G. hirsutum*,

vers 2700 à Mohenjo-Daro dans la vallée de l'Indus au Pakistan pour *G. herbaceum* et vers 2500 à Huaca Prieta au Pérou pour *G. barbadense*. Ces sites archéologiques indiquent les centres probables de domestication des cotonniers (STEPHENS, 1970).

La domestication des espèces de l'Ancien Monde a commencé en Asie. La sélection de plantes à cycle annuel, dont la réaction à la photopériode était neutre, a permis d'introduire ces espèces dans des régions plus tempérées (VALICEK, 1979). Le cotonnier pérenne d'Afrique australe, *G. herbaceum* race *africanum*, serait un représentant ou un descendant de l'ancêtre sauvage à l'origine des cotonniers diploïdes cultivés. *G. herbaceum* se serait développé d'abord en Iran et dans les pays voisins, de l'Arabie à la vallée de l'Indus, avant d'être dispersé vers l'Asie centrale, la Chine et l'Inde. Les soldats d'Alexandre le Grand l'ont introduit en Grèce vers 300 avant notre ère. Il a été diffusé ensuite, au moment de l'expansion de l'Islam, au sud de la Méditerranée et en Espagne, au IX<sup>e</sup> siècle, puis en Afrique du Centre et de l'Ouest au XI<sup>e</sup> siècle. *G. arboreum* se serait dispersé depuis l'Inde vers la Chine et l'Asie du Sud-Est.

En ce qui concerne les cotonniers du Nouveau Monde, la domestication de l'espèce *G. barbadense* s'est produite au Pérou. On trouve encore, dans cette région, un type primitif de race *equatorium*, qui fait l'objet d'une culture de case sur les contreforts des Andes. Cette race a traversé les Andes à la faveur de migrations humaines, et s'est alors diversifiée. Le caractère « graines soudées », caractéristique de la forme *brasiliense*, résulte probablement d'une sélection humaine réalisée au cours de cette phase de dispersion. En arrivant dans l'arc antillais, cette race s'est probablement trouvée en contact avec l'espèce *G. hirsutum* et son génome a subi quelques modifications pour donner les cotonniers à l'origine du type Sea Island. L'introgression de *G. hirsutum* à l'intérieur de ce type a été démontrée par des analyses moléculaires (PERCY et WENDEL, 1990) ; elle concernerait en moyenne 8 % du génome (WANG *et al.*, 1995).

L'espèce *G. hirsutum* aurait comme centre de diversification, sinon d'origine, la presqu'île du Yucatán au Mexique. On retrouve dans cette zone et dans tout l'arc antillais à proximité du littoral la race pérenne *yucatanense*, considérée comme sauvage et primitive.

Les races pérennes, *morrillii*, *richmondi*, *marie-galante* et *punctatum*, représentent des formes plus évoluées, sensibles à la photopériode, qui se rencontrent à l'état subspontané au Mexique, dans les îles de la Caraïbe et le long des côtes nord de l'Amérique du Sud (STEPHENS, 1954). La race *latifolium* du Mexique et du Guatemala est à l'origine des types insensibles à la photopériode, d'où sont issues les variétés cultivées modernes.

Les cotonniers tétraploïdes ont été dispersés après la découverte de l'Amérique, en Europe et en Méditerranée mais aussi en Afrique, en Inde et en Asie jusqu'aux Philippines. Les types importés — principalement *G. hirsutum* race *punctatum* —, sensibles à la photopériode, n'ont pas supplanté immédiate-



ment les formes diploïdes locales. Jusqu'au début du XIX<sup>e</sup> siècle, l'essentiel de la production des cotonniers tétraploïdes est resté localisé en Amérique centrale (Mexique, Antilles) et au Brésil, où l'on cultivait souvent en mélange les races *marie-galante* et *punctatum* de *G. hirsutum*, et des formes pérennes de *G. barbadense*.

La sélection des premiers types insensibles à la photopériode a été réalisée aux Etats-Unis dès le XVIII<sup>e</sup> siècle : cotonniers Upland de *G. hirsutum* race *latifolium*, à partir d'introductions de graines du Mexique et du Guatemala, et cotonniers Sea Island de *G. barbadense*, à partir d'introductions de la Caraïbe ou des Bahamas.

L'introduction de semences Upland du Mexique vers les Etats-Unis s'est poursuivie de manière sporadique pendant tout le XIX<sup>e</sup> siècle. En Egypte, la culture de *G. barbadense* s'est développée à partir de 1821 (HUTCHINSON, 1962). Vers le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, la production des cotonniers tétraploïdes dépassait celle des cotonniers diploïdes dont le principal producteur était l'Inde. Les Etats-Unis fournissaient alors les trois quarts de la production mondiale, qui était d'environ 1,2 million de tonnes. Mais la guerre de sécession (1861-1865) a brusquement raréfié l'offre américaine et les productions indienne et égyptienne ont pris le relais. L'Angleterre, principal importateur du coton américain, a exploré les possibilités de culture dans ses colonies : Australie, Zambèze, Ghana, Nigeria. A partir de cette époque, l'extension de la culture s'est poursuivie en Afrique, en Asie centrale et en Chine.

Au début du XX<sup>e</sup> siècle, l'arrivée du charançon de la capsule, *Anthonomus grandis*, aux Etats-Unis a condamné la culture des types Sea Island de *G. barbadense*, qu'un cycle trop long rendait vulnérables aux attaques. Des variétés à cycle court et à fructification rapide ont alors été sélectionnées à partir de nouvelles introductions d'Upland d'Amérique centrale ou de croisements à l'intérieur des anciens stocks génétiques importés. Cependant, d'autres zones de production ont émergé et l'importance relative des Etats-Unis a diminué progressivement pour atteindre, à la veille de la seconde guerre mondiale, moins de la moitié de la production mondiale.

L'extension de la culture des cotonniers tétraploïdes à travers le monde est donc un phénomène récent. Elle a débuté au XIX<sup>e</sup> siècle, mais a véritablement pris son essor après la première guerre mondiale à la faveur des politiques de développement des empires coloniaux et de gigantesques travaux de mise en valeur, comme en Asie centrale et dans la vallée de l'Indus.

#### LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Le genre *Gossypium* est l'un de ceux pour lesquels les travaux de cytogénétique ont été les plus poussés. Malgré l'accumulation de connaissances qui en est résultée, seuls les transferts de caractères à déterminisme oligogénique ont été maîtrisés. Quelques caractères simples, comme le caractère *nectariless* (sans nectaires) de *G. tomentosum*, la résistance à la bactériose et la stérilité



mâle cytoplasmique provenant de *G. harknessii*, ont été transférés dans les variétés cultivées. On peut escompter de l'emploi des techniques de biologie moléculaire une meilleure maîtrise de ces transferts et une exploitation plus large de la diversité. La manipulation de caractères polygéniques, tels ceux qui déterminent la qualité de la fibre, se heurte à la rigidité des associations géniques qui restreignent la recombinaison entre génomes d'espèces différentes. Un long travail a toutefois permis d'exploiter des hybrides impliquant des génomes d'espèces cultivées et des génomes apparentés : les hybrides HAR, *G. hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii* (KAMMACHER, 1965) et ATH, *G. hirsutum* × *G. thurberi* × *G. herbaceum* (DEMOL *et al.*, 1972). D'autres tentatives ont porté sur l'utilisation de génomes plus éloignés tels que ceux de *G. anomalum* (POISSON, 1970) et de *G. stocksii* (SCHWENDIMAN, 1978).

Des prospections réalisées dans les centres de dispersion des espèces *G. hirsutum* et *G. barbadense* ont permis de réunir au cours des années 70 et 80 un matériel considérable encore mal évalué et peu exploité. Il est vrai que ce matériel n'est pas facile à introduire dans un programme de sélection du fait de ses qualités technologiques de fibre souvent insuffisantes ou mal équilibrées et de sa sensibilité à la photopériode difficile à éliminer. Les principales ressources génétiques utilisées par les sélectionneurs demeurent les nombreuses variétés cultivées ou obsolètes conservées dans les collections mondiales. Ces collections sont conservées dans plusieurs pays : Etats-Unis, Grèce, France, Chine, Inde... Le centre de Fort Collins aux Etats-Unis regroupe toutes les graines issues de prospections menées dans les centres de dispersion du cotonnier et financées par l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute).

## L'amélioration variétale

Le sélectionneur travaille le cotonnier comme une plante autogame, même si on relève un taux non négligeable de fécondation croisée. La plante supporte bien l'homozygotie. La vigueur hybride est plus marquée dans le domaine de la production que dans celui de la technologie et l'hétérosis relève surtout d'effets de dominance.

### Les types variétaux

#### LES LIGNÉES

La structure variétale de référence est la lignée pure, homozygote. Cependant, pour des raisons pratiques, mais parfois aussi pour ménager une certaine espérance de progrès génétique à long terme, d'autres formules ont été retenues. Elles engendrent des cultivars dont le niveau d'homozygotie diffère selon le

régime de reproduction appliqué pendant la sélection — autofécondation stricte ou fécondation libre —, selon le nombre de générations de sélection et selon le nombre et l'apparement des constituants.

#### LES HYBRIDES

Moyennant le choix de parents ayant de bonnes aptitudes spécifiques à la combinaison, l'hybride intraspécifique produit plus de capsules et celles-ci sont plus grosses que dans le cas des lignées. Il est également un peu mieux charpenté : sa tige principale, plus grande, compte un peu plus de nœuds et chacun de ses rameaux porte plus de capsules. La longueur de la fibre de l'hybride bénéficie également d'une légère hétérosis. Ses autres caractéristiques le situent à un niveau intermédiaire entre les deux parents (DAVIS, 1978).

Malgré leurs avantages agronomiques, les hybrides sont peu cultivés, essentiellement en raison du coût élevé de production des semences. Des stérilités mâles géniques ou cytoplasmiques ainsi que des restaurateurs de fertilité ont bien été découverts, mais l'expression de ces caractères est souvent imparfaite et il apparaît que les insectes pollinisateurs évitent les fleurs dépourvues de pollen. L'usage de gamétocides est également difficile. Le mode de production de semences le plus sûr reste la castration et la pollinisation manuelles, ce qui explique que seuls les pays à main d'œuvre peu onéreuse ont adopté la culture des variétés hybrides : Inde, Vietnam et Chine. En Inde, elles couvrent près de la moitié des surfaces cultivées (ICAR, 1990).

Des hybrides interspécifiques entre *G. hirsutum* et *G. barbadense* ont également été créés en Inde, en Israël et au Togo (LEFORT, 1970). Ce type de variétés manifeste une hétérosis très forte pour la productivité, mais produit une fibre aux caractéristiques intermédiaires entre celles des deux espèces, qui répond mal aux besoins ou aux habitudes industrielles des filateurs.

### Les objectifs de sélection

La création variétale s'attache à réunir des caractéristiques adaptées aux conditions de culture et aux impératifs du marché. Un rendement élevé au meilleur coût et une qualité de fibre facilement négociable restent les objectifs prioritaires du sélectionneur. Le cotonnier impose la prise en compte simultanée d'un nombre important de caractères agronomiques et technologiques.

#### LA PRODUCTIVITÉ

Pour agir sur la productivité — quantité de coton-graine récolté —, le sélectionneur prendra en compte les facteurs d'adaptation de la plante (architecture de la plante, précocité de la production), les facteurs du rendement et leurs corrélations (taille et nombre des capsules, poids de la graine), les facteurs

conditionnant la facilité de la récolte (mode d'ouverture de la capsule, caractère *stormproof* qui correspond à un coton qui ne tombe pas à terre, port de la plante dans le cas de la récolte mécanique) et les facteurs de résistance aux maladies et aux insectes.

#### LA RÉSISTANCE AUX MALADIES ET AUX INSECTES

La lutte génétique contre les maladies est généralement possible. On connaît en effet des caractères de résistance à la bactériose due à *Xanthomonas malvacearum* (LAGIERE, 1959), à la fusariose provoquée par *Fusarium oxysporum*, à la ramulose d'Amérique du Sud, due à *Colletotrichum gossypii* var. *cephalosporioides* et à la maladie bleue, virose des zones tropicales. La verticilliose, due à *Verticillium dahliae*, qui sévit dans les régions à hiver froid, est plus difficile à combattre dans la mesure où le champignon contourne très rapidement les résistances génétiques qui lui sont opposées. La lutte génétique, si elle demande un effort constant, reste cependant la plus efficace dans ce cas.

La résistance aux insectes représente un enjeu considérable, la contrainte majeure de la culture cotonnière étant actuellement d'ordre phytosanitaire. Un certain nombre de caractéristiques morphologiques peuvent conférer une résistance aux insectes. La pilosité des feuilles et des tiges limite les dégâts dus aux insectes piqueurs-suceurs tel *Empoasca* sp. (CADOU et KAMMACHER, 1952). Mais elle favorise la pullulation des pucerons, *Aphis gossypii*, et des mouches blanches, *Bemisia tabaci*, dont le miellat est responsable du collage des fibres. La forme découpée de la feuille *okra* a un effet indirect sur les insectes, puisqu'elle facilite la pénétration des produits insecticides (PAULY et VAISSAYRE, 1980; planche X, 3). Une forme particulière de la bractée, torsadée et n'enveloppant pas la capsule (*frego*), pourrait avoir un effet sur l'oviposition du charançon de la capsule, *Anthonomus grandis* (LINCOLN, 1971). Enfin, dans les essais, les variétés sans nectaires se révèlent moins attractives envers l'entomofaune, sans toutefois que cet avantage ait pu être confirmé en grande culture.

Les pigments synthétisés par la plante peuvent également jouer un rôle dans la résistance aux insectes. Toutes les espèces du genre *Gossypium* possèdent en effet des glandes, situées dans les parties aériennes de la plante et dans les méristèmes terminaux des racines, où sont synthétisés des terpénoïdes (FRYXELL, 1989). Bien que leur rôle ne soit pas parfaitement élucidé, certains de ces pigments ont un effet sur la répulsion des plantes envers les insectes et peuvent même conférer une certaine résistance naturelle. Le plus connu et le mieux étudié de ces pigments, le gossypol, donne son nom à ces glandes, bien qu'il y soit souvent minoritaire (BELL et STIPANOVIC, 1977). La composition en terpénoïdes des glandes à gossypol est en effet très variable selon leur position dans la plante, mais aussi selon l'espèce et la variété considérées. Le sélectionneur peut améliorer la résistance aux insectes en travaillant sur la composition en terpénoïdes de ces glandes (LUKEFAHR et MARTIN, 1966).

#### LA QUALITÉ DE LA FIBRE ET DU FIL

Le rendement à l'égrenage — poids de la fibre rapportée au poids du coton-graine — influe sur le coût de revient de la fibre. Pour les qualités technologiques de la fibre, les principales caractéristiques retenues sont la longueur de la fibre et son uniformité, le micronaire — qui a pour composantes la finesse et la maturité de la fibre —, la ténacité, l'élasticité et la couleur. De plus en plus, l'analyse de ces paramètres se fait à l'aide d'instruments de mesure automatisés (chaînes HVI, *high volume instrument*).

Le fil et le tissu sont les produits finis obtenus à partir de la fibre. Or, leurs caractéristiques ne sont qu'imparfaitement prédictibles par l'observation de la fibre. La filature constitue donc une étape d'évaluation indispensable : elle permet, par exemple, de révéler les irrégularités du fil (ou neps), qui peuvent provenir de défauts de maturité ou d'une faiblesse de la coque (*seed coat fragments*).

#### LA QUALITÉ DE LA GRAINE

Les graines sont riches en huile et en protéines d'excellente valeur alimentaire, mais leurs cotylédons renferment des glandes à gossypol, composé toxique que seuls les animaux polygastriques sont capables d'assimiler. L'usage alimentaire des tourteaux leur est donc généralement réservé. S'il est relativement aisé d'éliminer le gossypol après extraction de l'huile, il est en effet très difficile d'en débarrasser les tourteaux de façon rentable par voie mécanique ou chimique.

La découverte par MacMichael (1959) de plantes sans glandes à gossypol (*glandless*) dans une population de la variété de cotonnier Hopi Moencopi est à l'origine de nombreuses tentatives d'utilisation alimentaire de la graine de cotonnier (BOURELY et HAU, 1991).

## Les méthodes d'amélioration génétique

#### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Les études ayant pour objet la connaissance d'un matériel génétique (variabilité, potentiel d'amélioration) utilisent généralement des plans de croisements structurés, diallèles ou top-cross. Ces techniques permettent de mieux comprendre le déterminisme génétique des caractères, ce qui éclaire le choix des stratégies de sélection à mettre en œuvre. Dans le matériel génétique courant, les aptitudes générales à la combinaison sont très souvent prédominantes pour les caractères technologiques. Le top-cross, utilisant des parents testeurs à forte valeur propre, apparaît alors comme un générateur de variabilité plus efficace que le diallèle, dans la mesure où il permet de réaliser un plus grand nombre de combinaisons entre parents de bonne valeur. Pour les facteurs liés à la productivité, l'héritabilité des caractères est moins bonne et les aptitudes spéci-

fiques à la combinaison sont plus importantes. La stratégie doit privilégier dans ce cas l'utilisation de nombreux parents en mettant l'accent sur l'analyse après croisements. Comme c'est habituellement le cas pour les plantes autogames, le sens du croisement importe peu.

Les croisements au sein d'une population à améliorer sont destinés à favoriser les recombinaisons génétiques en élevant le niveau d'hétérozygotie : intercroisements au hasard (panmixie) ou dirigés (croisements coniques, pyramidaux ou diallèles). La technique des croisements diallèles « déconnectés » entre génotypes non apparentés permet de tester un grand nombre de combinaisons sur plusieurs sites, en référence à un petit nombre de parents communs (LANÇON *et al.*, 1993). Les stratégies consistant à brasser des fonds génétiques d'origine diverse permettent de constituer des populations, qui peuvent être améliorées grâce à une sélection récurrente alternant sélection et intercroisement (BACHELIER, 1989).

Pour la création variétale, on a souvent recours à l'hybridation simple entre parents de caractéristiques complémentaires ou au rétrocroisement lorsqu'il s'agit de transférer un caractère à déterminisme génétique simple, comme les caractères *okra*, *frego*, *nectariless* ou *glandless*.

#### LES MÉTHODES DE CRÉATION VARIÉTALE

Deux méthodes de sélection sont couramment utilisées : la sélection massale (individu) et la sélection généalogique (individu-famille). Une place à part est occupée par la sélection massale-pedigree, qui est une sélection généalogique maternelle et qui peut être assimilée à une sélection récurrente dans laquelle l'intercroisement serait permanent, mais de faible importance. Chacune de ces méthodes permet de doser les pressions de sélection exercées, pour garantir à la fois le progrès génétique à court terme et le maintien de la variabilité.

#### La sélection individuelle

La sélection individuelle (massale) permet d'appliquer une pression de sélection modérée, compatible avec le maintien à long terme d'une variabilité génétique. On l'emploie généralement pour améliorer une population dans le cadre d'une sélection récurrente, pour améliorer une variété qui a perdu sa pureté génétique à la suite de cycles de multiplication mal contrôlés, ou pour stabiliser une variété typée mais encore variable. Très simple dans sa mise en œuvre, cette méthode est inefficace pour des caractères peu héréditaires ou pour un groupe de caractères en corrélation génétique négative, tels les couples rendement à l'égrenage et longueur de la fibre, poids de la graine et taille de la capsule.

#### La sélection sur la valeur individuelle et familiale

La sélection sur la valeur individuelle et familiale (généalogique) est utilisée pour exploiter un croisement. Au cours de cycles successifs d'autofécondation,

la sélection s'efforce de retenir les plantes qui cumulent les caractères favorables apportés par différents parents aux caractéristiques complémentaires. La sélection s'exerce pendant tout ou partie de la phase de fixation. La généalogie des souches sélectionnées permet d'estimer plus précisément la valeur génétique de l'individu grâce aux informations fournies par l'observation de ses collatéraux et ascendants.

Dans certains cas, la sélection n'est pratiquée qu'après une phase de fixation sans choix conduite selon la méthode du *bulk*, de la SSD (*single seed descent*, une seule graine retenue par descendance) ou de la SBD (*single boll descent*, une seule capsule retenue par descendance). Cette dernière méthode a pour but de conserver une partie de la variabilité intraplante de la  $F_2$  pendant la phase de fixation. Elle évite le coût des analyses technologiques sur la fibre pendant les premières générations, alors que les caractères ne sont pas encore stabilisés. Le choix des souches intervient en  $F_5$  sur les plantes les plus productives et qui ont un bon rendement en fibre à l'égrenage.

#### La sélection massale-pedigree

La sélection massale-pedigree a été développée par Harland (1949) au Pérou, puis reprise au Togo, pour la sélection des populations de *G. barbadense* de type Mono, et en Côte d'Ivoire, pour la sélection des descendance d'hybrides interspécifiques. Cette variante des méthodes précédentes tente un compromis entre la recherche d'un progrès génétique à court terme et le maintien d'une variabilité forte.

Cette méthode s'apparente à une sélection généalogique sans autofécondation. A chaque génération, les meilleurs descendants sont choisis en nombre égal dans les meilleures lignées. Ces individus constituent la population du cycle suivant et leurs lignées d'origine sont testées dans un essai de familles. Le mélange des meilleures lignées sélectionnées représente le noyau d'une vague de multiplication (GOEBEL *et al.*, 1979). La méthode aboutit à la création de variétés imparfaitement fixées, constituées d'un mélange de lignées aux caractéristiques homogènes. Elle exige une parfaite organisation des différents cycles de multiplication et la constitution d'un nouveau mélange chaque année pour prévenir les risques de dérive génétique. Cette méthode présente un double avantage : elle fait évoluer progressivement la population des lignées sélectionnées et elle offre en permanence la possibilité d'inclure dans cette population de nouvelles sources de variabilité.

### LES BIOTECHNOLOGIES

#### La transformation génétique

Le cotonnier fait l'objet d'importants travaux de transformation génétique, tant de la part de grands groupes privés, comme Calgene, Monsanto et Agracetus aux Etats-Unis, que de la recherche publique, en Australie, en Belgique, en Chine et en France. L'enjeu que représente la lutte contre

les insectes et l'absence de mécanismes naturels de résistance ont incité les chercheurs à s'intéresser en premier lieu à l'introduction des gènes codant des toxines de *Bacillus thuringiensis*, *Bt* (STEWART, 1991). Les toxines Cry1A(b), Cry1A(c), Cry1B et Cry1C se sont avérées efficaces contre les principaux lépidoptères ravageurs de la capsule : *Helicoverpa* sp., *Heliothis* sp., *Cryptophlebia leucotreta*, *Spodoptera littoralis* et *Pectinophora gossypiella* (SANCHIS *et al.*, 1989).

Les premiers travaux de transfert, réalisés par la technique d'infestation par *Agrobacterium tumefaciens* — utilisation d'un plasmide *Ti* de cette bactérie, modifié pour recevoir le gène intéressant et pour supprimer sa virulence —, ont montré que les gènes natifs de *Bt* s'expriment peu dans la plante. En modifiant ces gènes au niveau des séquences de polyadénylation, on a pu produire en quantité des toxines (PERLAK *et al.*, 1991). La firme Monsanto, associée à la firme américaine de semence Deltapine, a ainsi proposé récemment des variétés, Bollgard®, autorisées à la vente aux Etats-Unis depuis 1996.

Pour sa part le CIRAD privilégie une démarche qui consiste à introduire simultanément deux gènes possédant des modes d'action différents, un gène de *Bt* et un gène d'inhibiteur de protéase, afin de contrer plus efficacement la probable résistance développée par les insectes en présence d'un seul gène. Les inhibiteurs OCI et CII ont donné des résultats intéressants (LE TAN-DUMANOIS, 1994; PANNETIER *et al.*, 1996).

La transformation génétique trouve également d'autres domaines d'application. Elle a été employée pour conférer des résistances aux herbicides : au glyphosate (Monsanto), au bromoxynil (Calgene) — la variété BXN, résistante au bromoxynil, est en cours d'homologation aux Etats-Unis —, au 2-4,D (CSIRO, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, en Australie). Elle pourrait être utilisée pour modifier les qualités de la fibre grâce à un promoteur spécifique de la fibre. En l'utilisant, Calgene espère introduire le gène de l'indigo, mais aussi améliorer les propriétés de la cellulose du coton pour le rendre plus concurrentiel par rapport aux fibres synthétiques.

L'espérance de découverte de nouveaux gènes d'intérêt économique au cours des prochaines années fait de la transformation génétique une des voies de recherche les plus porteuses de progrès.

### La cartographie du génome

La carte génétique du cotonnier paraît difficile à établir (BRUBAKER et WENDEL, 1994). Compte tenu du faible polymorphisme existant entre les variétés, le nombre de sondes à tester est très élevé. En utilisant un croisement interspécifique *G. hirsutum* × *G. barbadense*, REINISH *et al.* (1994) sont toutefois parvenus à établir une carte RFLP qui identifie 41 groupes de liaison pour 52 chromosomes, à partir de 705 locus.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les travaux récents de sélection

L'amélioration du cotonnier a connu ces trente dernières années des succès remarquables, tant dans le domaine de la productivité et du rendement à l'égrenage que dans l'utilisation alimentaire de la graine.

#### L'AMÉLIORATION DE LA PRODUCTIVITÉ ET DU RENDEMENT À L'ÉGRENAGE

En Afrique, la création variétale réalisée par le CIRAD et par son prédécesseur l'IRCT (Institut de recherches du coton et des textiles exotiques) a abouti à la diffusion de nombreuses variétés. Parmi celles qui ont dépassé les 300 000 hectares cultivés par an, on peut citer A333-57, BJA592, L299-10, Irma 96+97, Isa 205, Stam F et GL7. En Asie et en Amérique, ces variétés ont connu aussi de beaux succès soit directement comme en Thaïlande (G115-7, resélectionné SSR2), au Vietnam (M456-10), au Salvador (Conal), au Nicaragua (H373) et au Paraguay (Reba B50, P279, P288), soit indirectement en tant que géniteurs dans de nombreux croisements, au Brésil, en Argentine et en Inde.

L'amélioration de la productivité, de la résistance aux maladies et aux insectes, du rendement à l'égrenage, de la technologie de la fibre et des qualités de la graine représente autant d'acquis de plus de quarante années de sélection (tableau 2). Alors que les superficies ont un peu plus que doublé ( $\times 2,3$ ), la

Tableau 2. Bilan de trente ans d'amélioration du cotonnier dans dix pays d'Afrique francophone.

	1961 1962	1971 1972	1981 1982	1991 1992	Evolution
Superficie (ha)	565 000	810 010	600 000	1 304 700	$\times 2,3$
Production de coton-graine (t)	112 000	401 231	549 000	1 271 912	$\times 11,4$
Production de fibre (t)	40 123	152 594	214 000	532 354	$\times 13,3$
Rendement à l'égrenage (%)	35,6	38,0	38,9	41,9	+ 6,3
Rendement en coton-graine (kg/ha)	198	495	915	975	$\times 4,9$
Rendement en fibre (kg/ha)	71	188	357	408	$\times 5,7$



production de fibre a été multipliée par 13 grâce à une productivité au champ qui a quintuplé et à un rendement à l'égrenage qui a augmenté de plus de 6 %. La productivité en fibre d'un hectare de cotonnier a ainsi été multipliée par 6 en trente ans (HAU, 1995).

L'amélioration de la production au champ est l'aboutissement d'un ensemble de progrès réalisés dans les domaines de l'agronomie, de la protection des cultures et de la création variétale. En revanche, l'augmentation du rendement en fibre à l'égrenage est principalement redevable à la génétique. C'est un critère de grand intérêt économique dans les pays où la récolte est manuelle et soignée. C'est un caractère très héritable mais sa sélection est délicate dans la mesure où il existe des corrélations négatives avec la taille de la graine et la longueur de fibre. Les travaux du CIRAD ont permis de briser partiellement ces corrélations en améliorant progressivement le rendement à l'égrenage et la longueur de fibre, sans trop diminuer le poids de 100 graines (*seed index*).

#### LES VARIÉTÉS *GLANDLESS* EN AFRIQUE

Le caractère *glandless* a été introduit au Tchad en 1960, peu de temps après sa découverte aux Etats-Unis. Les travaux de sélection conduits au Tchad ont abouti après une dizaine d'années à la création de deux variétés : Bulk A et Bulk B. En 1972, des surfaces de pré vulgarisation ont été installées au Tchad avec Bulk B et au Mali avec Bulk A. Dans les années 70 et 80, d'autres variétés ont été créées, comme F280 au Tchad et Isa BC2 en Côte d'Ivoire. Elles ont permis de confirmer le grand intérêt diététique et économique de cette source de protéines végétales peu coûteuse (BOURELY et HAU, 1991 ; planche X, 4).

La culture du cotonnier *glandless* a commencé véritablement en Afrique avec la création de la variété GL7, qui présente, par ailleurs, un rendement à l'égrenage supérieur à celui des variétés classiques. En Afrique de l'Ouest, 350 000 hectares de cette variété ont été semés en 1994-1995. C'est la surface la plus importante jamais réalisée en cotonnier *glandless* dans le monde.

Malgré ce succès agronomique, les 175 000 tonnes de graines produites n'ont pas été complètement valorisées. L'utilisation de la graine *glandless* est restée limitée, dans l'alimentation humaine, à quelques opérations expérimentales au Bénin. En Côte d'Ivoire, elle a fait l'objet de développements en alimentation animale pour la nutrition des volailles. L'exploitation industrielle la plus significative a pris place à Madagascar, où 10 000 hectares de cotonniers *glandless* ont été cultivés jusqu'en 1996. Le tourteau *glandless* y était intégralement consommé dans les élevages de crevettes.

Ce cas illustre parfaitement la difficulté rencontrée pour susciter de nouvelles habitudes alimentaires et la faiblesse des débouchés locaux dans les pays peu industrialisés. A l'exportation, les marchés se sont révélés peu réceptifs à ce produit nouveau. Le déterminisme génétique du caractère, sous le contrôle de deux gènes récessifs, rend par ailleurs difficile le maintien de la pureté varié-

tale. Celle-ci requiert des précautions à tous les niveaux de la production : distribution des semences, achat des récoltes, égrenage, acheminement et trituration des graines. Seule la délimitation géographique de zones homogènes et isolées, emblavées exclusivement en variétés *glandless* permet de garantir l'absence de gossypol. De plus, le poids économique de la protéine de la graine est faible par rapport à la valeur de l'huile et surtout de la fibre. La plus-value escomptable des variétés *glandless* ne justifie pas le surcroît de travail que nécessite l'organisation de leur multiplication. Cependant, le caractère *glandless* pourrait jouer un rôle social important, qui dépasse son poids économique, en contribuant à l'équilibre alimentaire des pays producteurs de coton.

#### LES VARIÉTÉS REBA AU PARAGUAY

L'histoire du coton paraguayen est, depuis près de trente ans, liée à la création variétale conduite par le PIEA (Proyecto de Investigación y Experimentación Algodonera) en collaboration avec le CIRAD (tableau 3).

A la fin des années 60, la production cotonnière du Paraguay reposait sur un mélange de variétés nord-américaines dont les caractéristiques étaient assez mauvaises : rendement à l'égrenage moyen, maturité insuffisante, faible micro-naire et surtout très forte sensibilité à la bactériose, maladie particulièrement grave dans ce pays. La fibre paraguayenne était mal classée et peu appréciée sur le marché international.

L'amélioration de la production passait donc avant tout par le choix d'une variété adaptée aux conditions locales et résistante à la bactériose. En 1967, la variété Reba B50 sélectionnée en Afrique a été choisie. Dix ans plus tard, sa culture couvrait l'ensemble du pays (CIRAD et PIEA, 1989).

Parallèlement, des lignées F<sub>3</sub> obtenues par le CIRAD ont été introduites. La variété P279 a été créée à partir de ces lignées : il s'agit de la descendance d'un hybride entre Reba B50, qui lui a donné sa résistance à la bactériose, et

Tableau 3. Bilan de vingt années d'amélioration au Paraguay (moyenne de cinq années).

	1962 1967	1988 1993	Evolution
Superficie (ha)	49 920	456 200	× 9,1
Production de coton-graine (t)	35 520	560 377	× 17,2
Production de fibre (t)	10 445	195 300	× 18,7
Rendement à l'égrenage (%)	32,3	34,9	+ 2,6
Rendement en coton-graine (kg/ha)	681	1 249	× 1,8
Rendement en fibre (kg/ha)	220	437	× 2,0

Deltapine SL (BENITEZ *et al.*, 1975). De 1982 à 1992, cette variété a été cultivée sur la totalité de la zone cotonnière. En vingt ans de recherche, la productivité au champ a doublé (tableau 3).

La sélection dans le cadre du PIEA s'est poursuivie à partir de premiers croisements réalisés en 1971. Une variété, P288, a été diffusée en 1992. Elle présentait par rapport à P279, une précocité accrue et de meilleures caractéristiques de fibre. Mais son port plus petit et son coton difficile à récolter l'ont rendue peu populaire, malgré ses qualités de résistance aux maladies locales. L'importation pendant deux ans de semences étrangères s'est soldée par la mise en péril de la rentabilité de la culture du cotonnier au Paraguay du fait de l'explosion de foyers endémiques de la maladie bleue. En 1994, la variété P279 est redevenue la plus cultivée au Paraguay.

L'équipe du CIRAD et du PIEA propose aujourd'hui une nouvelle variété, Bulk 38, issue d'un croisement entre P279, la variété argentine SP510 et la variété africaine Isa 205. Elle retrouve la précocité de P288, avec un rendement à l'égrenage identique et des qualités technologiques de fibre de bon niveau.

L'arrivée du charançon de la capsule, *Anthonomus grandis*, au Paraguay au début des années 90 a conduit à réorienter la création variétale. Aux critères habituels de sélection pour la productivité et les qualités technologiques de la fibre, il faut maintenant ajouter la précocité et envisager l'introduction de matériel transgénique. L'inhibiteur de protéase CII a manifesté, en bioessai, une action sur ce ravageur en ralentissant la croissance larvaire (LE TANDUMANOIS, 1994).

## La multiplication des variétés

Le système de multiplication des variétés est celui d'une plante autogame. Les semences de prébase sont produites sur la station à partir de plantes autofécondées. Elles sont directement issues du champ de sélection ou d'une parcelle de sélection conservatrice dans laquelle l'homogénéité de la descendance de souches choisies pour leur conformité au type est contrôlée.

Ces semences sont fournies aux circuits de multiplication qui ont en charge la production des semences de base. Celles-ci doivent être produites sur des parcelles isolées, n'ayant pas reçu une variété différente l'année précédente. Les normes d'isolement sont de 200 mètres au minimum entre parcelles de variétés différentes. La production de ces semences est contrôlée par le service de certification des semences.

Les semences commerciales certifiées, réalisées sous contrat avec des paysans semenciers, sont issues de champs semés avec les semences de base. A ce stade, les semences font l'objet d'un dernier contrôle par le service de certification des semences. Les normes d'isolement à respecter sont les

mêmes que pour les semences de base. Le coefficient de multiplication moyen est de 20 à ce stade : les plans semenciers sont établis en prévoyant que chaque parcelle fournira vingt fois plus de semences qu'elle n'en aura consommé.

La production des semences certifiées requiert des précautions particulières, non seulement sur la parcelle, mais également au moment de la collecte et de l'égrenage du coton-graine. L'usine d'égrenage doit notamment être entièrement nettoyée avant le passage du coton-graine.

Les semences sont ensuite préparées avec, quand cela est possible, l'élimination du linter par un traitement à l'acide et l'enrobage par des fongicides et des insecticides. Elles sont conditionnées en sacs, d'où des échantillons sont prélevés pour contrôler le taux de germination (normes minimales de 80 % pour la semence commerciale) et d'humidité (maximum 10 %).

## Références bibliographiques

ANO G., SCHWENDIMAN J., FERSING J., LACAPE J.M., 1982. Les cotonniers primitifs *G. hirsutum* race *yucatanense* de la pointe des Châteaux en Guadeloupe et l'origine possible des cotonniers tétraploïdes du Nouveau Monde. *Coton et fibres tropicales*, 37 : 327-332.

BACHELIER B., 1989. La lutte génétique contre la bactériose du cotonnier au Tchad. *In* : 1<sup>re</sup> conférence sur la recherche cotonnière en Afrique. Montpellier, France, CIRAD-IRCT, p. 41-52.

BELL A.A., STIPANOVIC R.D., 1977. The chemical composition, biological activity and genetics of pigment glands in cotton. *In* : Beltwide cotton conference. Memphis, Etats-Unis, National Cotton Council, p. 244-258.

BENITEZ R., CENTURION C., DEBRICON P., ROUX J.B., 1975. Amélioration variétale du cotonnier au Paraguay. *Coton et fibres tropicales*, 30 : 377-381.

BOURDON C., 1986. Polymorphisme enzymatique et organisation génétique des deux espèces cultivées tétraploïdes de cotonnier, *G. hirsutum* et *G. barbadense*. 1. Evolution et domestication des deux espèces. *Coton et fibres tropicales*, 41 : 191-210.

BOURELY J., HAU B., 1991. Le cotonnier sans gossypol. Montpellier, France, CIRAD-IRCT, *Coton et fibres tropicales*, série documents, études et synthèses n° 12, 70 p.

BRUBAKER C.L., WENDEL J.F., 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*G. hirsutum*) using nuclear restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Botany*, 81 : 1309-1326.

CADOU J., KAMMACHER P., 1952. Essai d'interprétation des résultats d'un essai comparatif de variétés de coton par l'influence combinée de deux parasites : *Lygus vosseleri* et *Empoasca* sp. *Coton et fibres tropicales*, 7 : 273-285.

CIRAD, PIEA, 1989. La recherche cotonnière au Paraguay. Montpellier, France, CIRAD-IRCT, *Coton et fibres tropicales*, série documents, études et synthèses n° 10, 75 p.

- DAVIS D.D., 1978. Hybrid cotton: specific problems and potentials. *Advances in Agronomy*, 30 : 129-157.
- DEMOL J., LOUANT B., MOREAU J.M., 1972. Sur l'utilisation de l'hybride trispécifique *hirsutum arboreum thurberi* (HAT) en amélioration cotonnière. 3. Succès rencontrés et perspectives d'avenir. *Bulletin des recherches agronomiques de Gembloux*, 7 : 41-58.
- ENDRIZZI J.E., TURCOTTE E.L., KOHEL R.J., 1985. Genetics, cytology and evolution of *Gossypium*. *Advances in Genetics*, 23 : 271-375.
- FRYXELL P.A., 1967. The interpretation of disjunct distributions. *Taxon*, 16 : 316-324.
- FRYXELL P.A., 1989. The natural history of the cotton tribe. College Station, Etats-Unis, Texas A and M University Press, 245 p.
- FRYXELL P.A., 1992. A revised taxonomic interpretation of *Gossypium* L. (Malvaceae). *Rheede*, 2 : 108-165.
- GOEBEL S., HAU B., SCHWENDIMAN J., 1979. L'amélioration du cotonnier en Côte d'Ivoire par sélection massale pedigree. *Coton et fibres tropicales*, 34 : 215-228.
- HARLAND S.C., 1949. Methods and results of selection experiments with Peruvian Tanguis cotton. *Empire Cotton Growing Review*, 26 : 163-174, 247-255.
- HAU B., 1995. Progress with varietal improvement at CIRAD. *In* : World cotton research conference I. Canberra, Australie, CSIRO, p. 381-384.
- HUTCHINSON J.B., 1945. The Sea Island cottons. *Empire Cotton Growing Review*, 13 : 80-92.
- HUTCHINSON J.B., 1950. A note on some geographical races of Asiatic cottons. *Empire Cotton Growing Review*, 27 : 123-127.
- HUTCHINSON J.B., 1962. Histoire et ascendance des cotons cultivés. *Endeavour*, 1 : 5-15.
- ICAR, 1990. Hybrid cotton in India. Nagpur, Inde, ICAR, 26 p.
- KAMMACHER P., 1965. Etude des relations génétiques et caryologiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 133 p.
- LAGIERE R., 1959. La bactériose du cotonnier dans le monde et en République centrafricaine. Paris, France, IRCT, 252 p.
- LANÇON J., GOZE E., GAWRYSIK G., HAU B., BACHELIER B., CHANSELME J.L., DESSAUW D., KLASSOU C., N'GUESSAN E., NGUYEN T.B., OUSMANE E., 1993. Etude multilocale d'un dialèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain. 5. Effets génétiques. *Coton et fibres tropicales*, 48 : 253-282.
- LEFORT P.L., 1970. Essai de mise au point d'une méthode de production à grande échelle d'hybrides de première génération *Gossypium hirsutum* × *G. barbadense*. *Coton et fibres tropicales*, 25 : 435-442.
- LE TAN-DUMANOIS V., 1994. Défense du cotonnier contre les insectes ravageurs : étude d'une stratégie basée sur l'expression conjointe d'inhibiteurs de protéases et de toxines de *Bacillus thuringiensis* dans la plante. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 94 p.

- LINCOLN C., 1971. Resistance of Frego type cotton to bollweevil and bollworm. *Journal of Economic Entomology*, 64 : 1326-1327.
- LUKEFAHR M.J., MARTIN D.F., 1966. Cotton plant pigments as a source of resistance to bollworm. *Journal of Economic Entomology*, 59 : 176-179.
- MACMICHAEL S.C., 1959. Hopi cotton: a source of cottonseed free of gossypol pigments. *Agronomy Journal*, 51 : 630.
- MENZEL M.Y., BROWN M.S., 1954. Polygenomic hybrids in *Gossypium*. *Genetics*, 39 : 546-557.
- PANNETIER C., GIBAND M., COUZI P., LE TAN V., MAZIER M., TOURNEUR J., HAU B., 1996. Introduction of new traits into cotton through genetic engineering: the example of insect resistance. *In* : Réunion sur les plantes tropicales. Montpellier, France, EUCARPIA-CIRAD, p. 207-210.
- PAULY G., VAISSAYRE M., 1980. Etat actuel des travaux de sélection sur les caractères de résistance aux chenilles de la capsule en Afrique centrale. *Coton et fibres tropicales*, 35 : 209-216.
- PERCY R.G., WENDEL J.F., 1990. Allozyme evidence for the origin and diversification of *Gossypium barbadense*. *Theoretical and Applied Genetics*, 79 : 529-542.
- PERLAK F.J., FUCHS R.L., DEAN D.A., MCPHERSON J.L., FISCHOFF D.A., 1991. Modification of the coding sequence enhances plant expression of insect control protein genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 88 : 3324-3328.
- PICKERSGILL B., BARRETT S., ANDRADE-LIMA D., 1975. Wild cotton in Northeast Brazil. *Biotropica*, 7 : 42-54.
- POISSON C., 1970. Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium* : transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde *G. hirsutum*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 76 p.
- REINISCH A.J., DONG J.M., BRUBAKER C.L., STELLY D.M., WENDEL J.F., PATTERSON A.H., 1994. A detailed RFLP map of cotton, *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense*: chromosome organization and evolution in a disomic polyploid genome. *Genetics*, 138 : 829-847.
- SANCHIS V., LERECLUS D., MENOU G., CHAUFaux J., GUO S., LECAD M.M., 1989. Nucleotide sequence and analysis of the N-terminal coding region of the *Spodoptera* active  $\delta$ -endotoxin gene of *Bacillus thuringiensis* Aizawai 7.29. *Molecular Microbiology*, 3 : 229-238.
- SCHWENDIMAN J., 1978. L'amélioration du cotonnier *Gossypium hirsutum* par hybridation interspécifique : utilisation des espèces *G. barbadense* et *G. stocksii*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 164 p.
- STEPHENS S.G., 1954. Geographical distribution of cultivated cotton relative to probable centers of domestication in the New World. *In* : *Genes, enzymes and populations*, M. Adrian éd., New York, Etats-Unis, Plenum Publishing.
- STEPHENS S.G., 1970. The botanical identification of archeological cotton. *American Antiquity*, 35 : 367-373.

STEWART J.MCD., 1991. Biotechnology of cotton: achievements and perspectives. Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, ICAC Review Articles on Cotton Production n° 3, 50 p.

STEWART J.MCD., 1995. Potential for crop improvement with exotic germplasm and genetic engineering. *In* : World cotton research conference I. Canberra, Australie, CSIRO, p. 313-327.

VALICEK P., 1979. Cotonniers sauvages et cultivés. Paris, France, IRCT, 76 p.

WANG C.L., DONG J.M., PATERSON A.H., 1995. The distribution of *Gossypium hirsutum* chromatin in *G. barbadense* germplasm: molecular analysis of introgressive plant breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 1153-1161.

WENDEL J.F., 1989. New World tetraploid cottons contain Old World cytoplasm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 86 : 4132-4136.

WENDEL J.F., ALBERT V.A., 1992. Phylogenetics of the cotton genus (*Gossypium*): character state weighted parsimony analysis of chloroplast DNA restriction site data and its systematic and biogeographic implications. *Systematic Botany*, 17 : 115-143.





# Les eucalyptus

---

Philippe Vigneron, Jean-Marc Bouvet

L'étendue des plantations d'eucalyptus dans le monde ne cesse de croître, mais les surfaces couvertes sont difficiles à chiffrer. Le manque de fiabilité des données fournies par certains pays et la multiplicité des petits peuplements, voire des alignements, rendent leur estimation délicate. Les dernières données disponibles concernent l'année 1990 ; elles sont résumées dans le tableau 1 (PANDEY, 1992). Actuellement, ce sont probablement 15 millions d'hectares qui sont consacrés à la culture de l'eucalyptus, ce qui en fait l'essence forestière feuillue la plus plantée au monde (planche XI, 1 et 2).

En raison de la grande variabilité des espèces qui composent le genre *Eucalyptus*, celui-ci est présent dans de nombreuses zones géographiques. Les plantations se situent, pour l'essentiel, en zone tropicale et subtropicale, mais s'étendent aussi de façon non négligeable dans les régions tempérées chaudes méditerranéennes.

Les plantations sont généralement réalisées avec 800 à 1 200 arbres par hectare. La durée de la rotation est fonction du diamètre moyen recherché : quatre à cinq ans pour le bois de chauffage, sept à dix ans pour la pâte à papier et les poteaux, quinze ans ou plus pour le bois d'œuvre. Après une première exploitation, le peuplement est conduit en taillis. L'ensouchement peut ainsi être conservé et supporter jusqu'à dix rotations, voire plus, sans dégénérescence significative.

Tableau 1. Plantations d'eucalyptus en zone tropicale et subtropicale en 1990 (surface en millions d'hectares et production potentielle en millions de mètres cubes par an).

		Surface	Production potentielle
Afrique	Afrique du Sud	0,54	8,4
	Autres pays	0,81	
Amérique	Brésil	3,60	76,9
	Autres pays	0,45	
Asie	Inde	4,80	31,5
	Autres pays sauf la Chine	0,45	
Total		10,65	116,8

La productivité des plantations est très variable. Elle dépend du matériel végétal mais aussi du degré d'intensification de la culture. Les grandes plantations industrielles du Brésil produisent en moyenne 18 à 20 mètres cubes de bois par hectare et par an sur plusieurs millions d'hectares, avec des records locaux approchant les 100 mètres cubes. Les cultures villageoises indiennes n'en fournissent que le tiers. Bien que la majeure partie de la production échappe au secteur formel et soit de ce fait difficilement quantifiable, le potentiel mondial se situe aux alentours de 150 millions de mètres cubes de bois par an.

La consommation domestique de bois de chauffage et de charbon de bois absorbe probablement 80 % de cette production. A titre d'exemple, la ville d'Antananarivo, à Madagascar, qui compte 1,5 million d'habitants, brûle chaque année près de 2 millions de tonnes de bois d'eucalyptus. Environ 15 % de la production est employée sous forme de bois d'industrie. La production mondiale annuelle de pâte d'eucalyptus s'élève à près de 4 millions de tonnes soit approximativement 20 millions de mètres cubes de bois (planche XI, 3). L'utilisation sous forme de bois ronds — perches et poteaux —, notamment pour la construction, représente une part non négligeable des débouchés (planche XI, 4). La valorisation sous forme de bois d'œuvre demeure encore très marginale, du fait des défauts dont souffre le bois : fentes en bout dues aux fortes contraintes de croissance, retraits au séchage, collapse. La mise au point de nouveaux procédés de séchage et de sciage devrait permettre de développer ce débouché à relativement court terme. Enfin, on peut mentionner de multiples usages non ligneux de l'eucalyptus, comme la production de miel et l'extraction d'huiles essentielles et de tanins (CHIPPENDALE, 1976).

Bien que plus de 550 espèces d'eucalyptus soient répertoriées, moins d'une trentaine sont exploitées de façon significative en plantation (ELDRIDGE *et al.*,

1993). *E. grandis*, *E. globulus*, *E. camaldulensis* et *E. tereticornis* occupent sans doute plus de la moitié des surfaces plantées.

L'amélioration de ces espèces, très récente, repose tout autant sur la prospection et l'utilisation de la variabilité génétique naturelle que sur la création de variétés originales. Les premiers progrès significatifs ont été obtenus par les instituts publics de recherche, qui se sont consacrés à des travaux d'intérêt général : diversité génétique, botanique, physiologie, conservation, biotechnologie... La très forte demande en graines d'origine connue a incité le FTB (Forestry and Timber Bureau), en Australie, à créer en 1962 un service spécialisé responsable de la coordination des collectes et de la distribution de petits lots de graines destinés à la recherche. Durant une vingtaine d'années, les organismes internationaux, dont la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), et nationaux, comme le CTFT (Centre technique forestier tropical) puis le CIRAD en Afrique, l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) au Brésil et le CSIR (Council for Scientific and Industrial Research) en Afrique du Sud, ont été, en collaboration avec le FTB, particulièrement actifs dans le domaine de la prospection et de l'évaluation des ressources génétiques. La mise au point d'une technique industrielle de bouturage herbacé au début des années 70 peut être considérée comme l'une des avancées les plus significatives de cette période (MARTIN et QUILLET, 1974). Depuis cette date, les industriels et les groupements d'industriels — en particulier au Brésil, en Australie, en Afrique du Sud, au Portugal et aux Philippines — prennent en charge une part croissante de l'effort de recherche, notamment en ce qui concerne la sortie variétale. La mise en œuvre de schémas de sélection et la création variétale restent essentiellement le fait des grandes sociétés qui approvisionnent l'industrie papetière.

## L'organisation évolutive

La prééminence du genre *Eucalyptus* sur le continent australien (BOLAND *et al.*, 1984) s'explique en partie par ses caractéristiques biologiques qui en font un groupe d'espèces à la fois pionnières et climaciques, frugales mais dans le même temps très hégémoniques sur leur environnement immédiat.

## La biologie et la mode de reproduction

Les eucalyptus ne forment pas de bourgeons dormants protégés. L'apex produit en continu de nouvelles paires de feuilles et la pousse est indéfinie. Lorsque l'apex est détruit, un bourgeon axillaire prend immédiatement le relais, la croissance ne se trouvant ainsi que temporairement ralentie. En cas de défaillance du bourgeon axillaire, le bourrelet de tissu méristématique qui se trouve à sa base est capable de développer de nouvelles pousses. Le remplacement des

axes est donc perpétuellement assuré, ce qui confère à l'individu de fortes potentialités de croissance. Les bourgeons adventifs non utilisés se trouvent rapidement englobés dans le tronc ou dans les branches. Le tissu méristématique se développe radialement vers l'extérieur, mais reste inhibé tant que la cime fonctionne normalement. Ces milliers de points végétatifs deviennent fonctionnels lorsque la cime, accidentellement ou non, disparaît. Cet énorme potentiel végétatif est mis à contribution après l'incendie, le gel ou l'exploitation. Il offre notamment la possibilité d'une conduite en taillis successifs, en assurant un renouvellement régulier et efficace de l'appareil aérien.

La fleur d'eucalyptus est adaptée à la pollinisation entomophile : elle possède de très nombreuses étamines, qui lui donnent sa couleur jaune crème, et des nectaires. Quelques espèces à filets staminaux rouges ou orange sont visitées par de petits oiseaux. Les insectes pollinisateurs sont très variés et non spécialisés : petits coléoptères, diptères, hyménoptères (abeilles, mélipones...). Ce mode de pollinisation et la protandrie bien marquée de la fleur favorisent l'allogamie sans pour autant exclure l'autofécondation. Différentes études du régime de reproduction ont montré que le taux d'autofécondation, mesuré immédiatement après la germination, se situe aux alentours de 25 % (BROWN, 1978, 1979). L'absence de spécialisation entre la fleur et l'agent pollinisateur permet d'assurer la reproduction dans des milieux biotiques très divers ; elle autorise notamment l'usage exotique des eucalyptus et favorise l'hybridation interspécifique.

Chez la plupart des espèces, les graines, produites en grande quantité, sont de taille très modeste — jusqu'à 14 000 graines viables par gramme pour *E. deglupta* — et donc presque dépourvues de substances de réserve (BOLAND *et al.*, 1980). Une fois au sol, elles germent dès que les conditions favorables de température et d'humidité sont réunies. Elles se conservent cependant en chambre froide plusieurs années sans baisse notable de leur pouvoir germinatif. Leur abondance et leur taille constituent de réels atouts pour la dissémination.

L'eucalyptus est donc une plante pérenne à fort potentiel végétatif, préférentiellement allogame, qui produit une grande quantité de graines. Le nombre chromosomique, identique chez toutes les espèces, est de  $2n = 22$ .

## La structuration de la variabilité génétique et l'adaptation écogéographique

L'aire naturelle du genre *Eucalyptus* s'étend sur près de 55° de latitude, des Philippines à la Tasmanie (figure 1). Le genre constitue l'élément majeur et caractéristique de la flore arborée du continent australien. Hormis les déserts centraux où il est remplacé par le genre *Acacia*, il occupe des habitats très variés, de la chaîne alpine du sud-est aux franges côtières, de l'intérieur sec aux forêts humides (CHIPPENDALE et WOLF, 1981). Sa grande plasticité lui a permis de coloniser des sols médiocres et des milieux contraignants. Les principaux facteurs qui limitent son extension sont d'ordre climatique ou biotique :

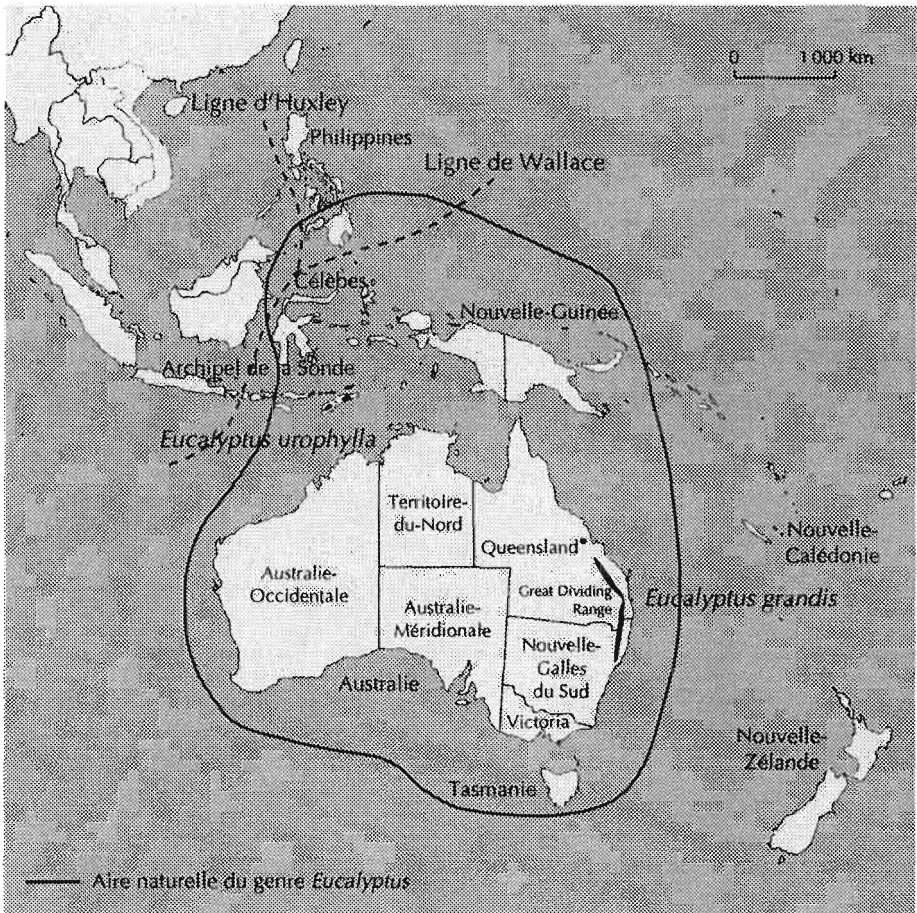


Figure 1. Aire naturelle du genre *Eucalyptus*, d'après PRYOR (1976). Les lignes de Wallace et d'Huxley ont été tracées au XIX<sup>e</sup> siècle.

gel en altitude, sécheresse extrême des déserts centraux et humidité saturante de la forêt tropicale, qui favorise le développement d'agents pathogènes.

La très grande diversité des milieux occupés s'accompagne d'une tout aussi grande variété de formes. La comparaison entre *E. oxymitra* et *E. regnans* est à cet égard très représentative. *E. oxymitra* se présente généralement sous la forme d'un petit arbre ou d'un buisson multicaule de 1 à 4 mètres de haut. On le trouve au centre de l'Australie sur des sols squelettiques et des champs dunaires. *E. regnans*, présent dans l'Etat du Victoria et en Tasmanie, est quant à lui le plus haut feuillu du monde, certains individus atteignant 100 mètres et plus. Son fût, droit et élagué, peut fournir exceptionnellement jusqu'à 180 mètres cubes de bois. Entre ces deux extrêmes, il existe toute une gamme d'espèces allant des buissons multicaules, les *mallees*, caractéristiques du sud sec, aux grands arbres

de 30 à 50 mètres de haut dominant les formations forestières des zones humides. L'aspect général, la forme du houppier adulte, la couleur et la légèreté du feuillage permettent cependant de repérer un eucalyptus de fort loin dans le paysage, quelle que soit sa taille.

Le genre *Eucalyptus* L'Hér. (1788) est l'un des 127 genres répertoriés dans la famille des myrtacées. Plus de 550 espèces — chiffre en constante évolution — sont regroupées en sous-séries, séries, sections et sous-genres d'inégale importance (PRYOR et JOHNSON, 1971, en cours de révision ; tableau 2).

Tableau 2. Classification sommaire des eucalyptus et principales espèces cultivées.

Sous-genre	Nombre d'espèces	Section	Nombre d'espèces	Espèces principales	Principales zones d'utilisation	
<i>Blakella</i>	8	<i>Lemuria</i>	8			
<i>Corymbia</i>	34	<i>Rufaria</i>	26	<i>E. citriodora</i>	tropicale, subtropicale, humide, sèche	
		<i>Ochraria</i>	8			
<i>Eudesmia</i>	17	<i>Quadraria</i>	11			
		<i>Apicaria</i>	6			
<i>Gaubea</i>	2	<i>Curtisaria</i>	2			
<i>Idiogenes</i>	1	<i>Gympiaria</i>	1	<i>E. cloeziana</i>	tropicale, subtropicale, humide	
<i>Monocalyptus</i>	120	<i>Hesperia</i>	17			
		<i>Renantheria</i>	103			
<i>Symphyomyrtus</i>	378	<i>Tingleria</i>	1	<i>E. grandis</i> <i>E. robusta</i>	subtropicale, humide tropicale, subtropicale, humide	
		<i>Transversaria</i>	19			
		<i>Bisectaria</i>	122	<i>E. urophylla</i>	tropicale, humide	
		<i>Dumaria</i>	38			
		<i>Exsertaria</i>	38	<i>E. camaldulensis</i>	tropicale, sèche	
		<i>Maidenaria</i>	75		<i>E. tereticornis</i>	tropicale, sèche
					<i>E. globulus</i>	subtropicale, tempérée, humide
					<i>E. dalrympleana</i>	tempérée
					<i>E. nitens</i>	subtropicale, tempérée, humide
					<i>Adnataria</i>	84
		<i>Sebaria</i>	1			
<i>Telocalyptus</i>	4	<i>Howitaria</i>	1	<i>E. deglupta</i>	tropicale, humide	
		<i>Equatoria</i>	3			

Le sous-genre *Symphyomyrtus*, qui comprend la plupart des espèces cultivées, constitue le groupe le plus important, tant du point de vue du nombre d'espèces (près de 380) que de la diversité des formes et de la variété des habitats occupés. Présent sur tout le continent australien, en Tasmanie, en Nouvelle-Guinée et dans l'archipel de la Sonde, il occupe aussi bien les zones les plus arides que les plus fraîches. Il comporte, selon la classification actuelle, huit sections d'importance inégale. Comme le montre le tableau 2, trois sections, *Maidenaria*, *Transversaria* et *Exsertaria*, fournissent l'essentiel des espèces cultivées.

La section *Maidenaria*, riche d'environ 75 espèces (en anglais, *gums*), est présente dans le sud-est du continent. Elle s'est développée parallèlement au sous-genre *Monocalyptus*. Comme lui, elle s'est adaptée aux climats humides et frais, voire montagneux, pour *E. rubida*, et manifeste un fort taux d'endémisme en Tasmanie. Cette section est constituée, dans une proportion assez élevée, d'espèces bien distinctes et très localisées. Ce sont en majorité de vrais arbres, parfois très grands, comme *E. viminalis* et *E. globulus*. C'est à cette section qu'appartiennent les espèces exploitées en zone tempérée ou méditerranéenne.

La section *Transversaria*, qui rassemble une vingtaine d'espèces et semble d'origine assez ancienne, témoigne d'une période au cours de laquelle une forte pluviométrie était propice à l'émergence de formes géantes. Cette section occupe des habitats humides, à pluies hivernales (*E. diversicolor*, *E. cosmophylla*), estivales ou régulièrement réparties dans l'année. Elle se rencontre principalement dans la bande côtière de l'est et les piémonts, de l'extrême est du Victoria jusqu'au nord du Queensland (*E. pellita*). Deux espèces s'écartent nettement de cette zone : *E. diversicolor* dans l'extrême sud-ouest du continent et, au nord, *E. urophylla*, endémique des îles de la Sonde. Cette section est surtout connue pour ses formes géantes : *E. diversicolor* — le karri, seule espèce de la série *Diversicolores* —, *E. deanii*, *E. saligna* et *E. grandis* de la série des *Salignae*, qui atteint 75 mètres de haut et détient le record de la production forestière puisqu'il produit en plantation jusqu'à 100 mètres cubes par hectare et par an sur de bons sols.

La section *Exsertaria* (*red gums*), qui est proche d'un point de vue taxonomique de la précédente, s'est développée en colonisant les sols les plus pauvres jusqu'à occuper l'aire de distribution la plus étendue du genre. La petite quarantaine d'espèces qui la compose est répartie en trois séries : *Albae*, *Tereticornes* et *Michaelianae*, qui est monospécifique. Bien que probablement originaire des zones humides, cette section a su s'adapter dans des zones soumises à de longues périodes sèches et chaudes. Elle a ainsi conquis les pentes ouest du Great Dividing Range, la côte sud et sud-ouest ainsi que le quart nord de l'Australie. Elle est présente çà et là dans les grands déserts centraux à la faveur des plaines d'inondation temporaire et le long des cours d'eau permanents ou saisonniers (*E. rudis*, *E. camaldulensis*). La série *Tereticornes* comprend deux espèces très importantes : *E. tereticornis*, qui est un grand arbre très plastique, largement utilisé en zone subtropicale, notamment en Inde, et *E. camaldulensis*, l'une des espèces les plus exploitées dans le monde pour la production de bois

de service. Il supporte d'assez longues périodes de sécheresse ; il est planté aussi bien en Israël qu'en Argentine. C'est l'espèce reine des zones sèches.

Il existe donc une spécialisation assez poussée des divers groupes taxonomiques quant à leur habitat. La frange sud-est du continent australien, fraîche et humide, est caractérisée par la prédominance du sous-genre *Monocalyptus* et, plus localement, par celle des *Symphyomyrtus* de la section *Maidenaria*. Le sous-genre *Blakella*, jamais prédominant sur de vastes superficies, est cantonné à la partie nord et nord-est soumise aux pluies d'été. Il est absent des zones très sèches. Sans être exclusifs les uns des autres, chacun des sous-genres présente donc un habitat de prédilection et une adaptation à des conditions écologiques particulières.

## L'organisation du complexe d'espèces et les flux de gènes

La présence d'hybrides naturels plus ou moins fertiles atteste l'existence de flux géniques interspécifiques. Ces morphotypes hybrides apparaissent soit sous la forme d'individus isolés ou de véritables populations dans les zones de recouvrement des aires naturelles de deux espèces, soit en un continuum de formes entre deux aires disjointes. L'analyse de l'occurrence des quelque 520 combinaisons hybrides naturelles répertoriées (GRIFFIN *et al.*, 1988) apporte de nombreux éléments de réflexion quant à la validité de la classification taxonomique et à l'importance des barrières génétiques. Elle témoigne surtout de la très grande diversité du pool génique dont peut disposer le sélectionneur. La fréquence des hybridations naturelles reflète assez bien la proximité systématique des différents taxons. Les huit sous-genres apparaissent strictement isolés, ce que confirme l'échec de toutes les tentatives de croisement artificiel. Les croisements entre les sections sont assez rares, excepté dans les sous-genres *Monocalyptus* et *Symphyomyrtus*. Le découpage en section n'a donc pas la même signification dans tous les sous-genres. Les hybridations interséries et intraséries sont les plus fréquentes. La compatibilité génétique entre les espèces parentales n'est bien sûr pas la seule condition nécessaire à l'apparition d'hybrides naturels : une étroite proximité spatiale, une coïncidence au moins partielle des périodes de floraison et un ou plusieurs agents pollinisateurs communs sont aussi indispensables. Ces restrictions expliquent, en partie, la relative rareté de certains types hybrides eu égard à la dizaine de milliers de combinaisons théoriquement possibles.

Le sous-genre *Symphyomyrtus* est celui pour lequel les flux géniques sont les mieux connus. Le confinement géographique des sections *Bisectaria* et *Dumaria* entraîne leur isolement génétique, bien que les échanges entre ces deux sections restent possibles dans l'extrême sud-ouest du continent. La section *Adnataria*, qui rassemble plus de 70 espèces et couvre l'aire géographique la plus étendue, s'hybride, à des degrés divers mais toujours très faiblement, avec quatre des autres sections : *Bisectaria*, *Dumaria*, *Exsertaria* et *Maidenaria*.



Elle apparaît donc relativement isolée du point de vue génétique. Le groupe au sein duquel les échanges sont les plus intenses est constitué des sections *Maidenaria*, *Transversaria* et *Exsertaria*, qui présentent des caractéristiques agronomiques complémentaires.

Les flux géniques intraséries comme interséries et intersections sont importants. Toutes les espèces n'y participent pas, mais il est probable que les barrières génétiques qui les isolent puissent être transgressées, au moins partiellement, par des manipulations simples. Ainsi, il est possible de construire de nouveaux génotypes à partir d'espèces présentant des caractères complémentaires, comme l'adaptation et les potentialités de croissance.

## La domestication et la dispersion

C'est à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et au début du XX<sup>e</sup> siècle qu'ont été réalisées les premières plantations d'envergure clairement destinées à la production de bois, en Afrique du Sud et au Brésil. Depuis cette époque, l'intérêt porté au genre n'a cessé de croître. En 1982, la FAO recensait plus de 90 pays utilisateurs, à des titres divers, du genre *Eucalyptus* (FAO, 1982). La zone d'introduction du genre est comprise entre 45° de latitude sud, en Nouvelle-Zélande, et 45° de latitude nord, en France. Les régions les plus marginales correspondent à la rive nord de la Méditerranée, à la frange sèche soudano-sahélienne et aux abords immédiats de la forêt tropicale humide.

La domestication d'une espèce sauvage s'accompagne généralement de tout un cortège de transformations, parfois radicales. Ce « syndrome de domestication » n'est pas encore sensible chez les eucalyptus ; les formes cultivées restant très proches des formes sauvages, voire identiques à celles-ci. Seules deux ou trois générations séparent le matériel « domestiqué » du matériel sauvage. Une part importante des plantations est encore aujourd'hui réalisée avec des graines récoltées dans les peuplements naturels.

## L'amélioration variétale

### Les objectifs de sélection

Compte tenu des destinations du bois d'eucalyptus — trituration, fourniture d'énergie ou construction —, la sélection s'intéresse en priorité au tronc.

Les eucalyptus étant essentiellement plantés en situation exotique, le premier critère de sélection est l'adaptabilité. Cette adaptabilité résulte de très nombreux caractères, indépendants ou non, et recouvre des réalités différentes selon les sélectionneurs. Une floraison abondante et régulière peut, par exemple, être considérée comme une condition nécessaire d'adaptation pour les uns et

comme indifférente pour les autres. Le froid, la sécheresse et la forte humidité équatoriale constituent les principaux obstacles climatiques à l'utilisation du genre.

Le deuxième critère auquel le sélectionneur s'intéresse est la vitesse de croissance qui conditionne la quantité de bois produite par unité de temps. Toutefois, cette productivité résulte de tout un faisceau de caractères dont les poids respectifs sont déterminés par le type de produit attendu. Pour le charbon de bois et le bois de chauffage, on privilégie la capacité à rejeter, la densité — la valeur calorifique par kilo de bois sec varie peu — et la production d'une faible quantité de cendres. Pour les poteaux, on tient compte de la rectitude, de l'élagage et de la proportion d'aubier — l'aubier, riche en amidon, est sujet aux attaques fongiques et responsable de la faible durabilité naturelle ; il s'imprègne cependant beaucoup plus aisément que le bois de cœur, c'est pourquoi il est recherché pour les poteaux destinés à l'imprégnation. Pour le bois d'œuvre, on s'intéresse à la rectitude, à l'élagage, à la fissilité et à la tension interne. Pour la pâte à papier, les caractères retenus sont la rectitude et l'élagage, pour la manutention, la capacité à rejeter de souche, la densité basale, le rendement papetier — poids de bois sec nécessaire pour produire une tonne de pâte —, les qualités de la fibre, le taux de lignine, la présence de tanins — qui impose un blanchiment — et les caractéristiques mécaniques de la pâte.

Enfin, la résistance aux ravageurs pourrait devenir un critère de sélection. Les peuplements exotiques d'eucalyptus sont longtemps restés sans altérations autres que celles qu'occasionnait leur faiblesse physiologique. En effet, leur ravageur spécifique, *Phoracantha semipunctata* (coléoptère, *Cerambycidae*), ne sévissait qu'en Australie (CHARARAS, 1968). L'introduction accidentelle de cet insecte, probablement par du bois d'importation, a provoqué par endroits des dégâts spectaculaires, mais ces attaques restent encore assez facilement contrôlables. Les plantations exotiques constituent un biotope nouveau ouvert à l'adaptation et à la colonisation par les pathogènes locaux. Les dommages dus aux insectes autochtones dans les régions d'introduction de l'eucalyptus sont demeurés jusqu'à présent sans grandes conséquences économiques (CADAHIA, 1986) : les dégradations restent circonscrites et la lutte contre les pathogènes ne constitue pas encore un problème majeur. Cependant, la pullulation récente de quelques insectes, comme *Helopeltis schoutedeni* (hétéroptère, *Miridae*), a conduit à prendre en compte la sensibilité aux ravageurs dans les schémas de sélection, en particulier au Congo (DIABANGOUAYA, 1994).

## Les types variétaux

Le genre *Eucalyptus* présente une forte sensibilité à la consanguinité (VAN WYK, 1983) : la dépression manifestée par des croisements entre pleins frères peut atteindre 50 %. Les variétés doivent donc être le moins consanguines possible et issues de croisements entre individus non apparentés.

Les eucalyptus sont généralement exploités dans des systèmes de culture peu sophistiqués, avec peu ou pas d'intrants, dans un milieu peu artificialisé. Dans ces conditions, la rusticité prime sur la productivité et les variétés sont de type variétés populations à base génétique plus ou moins étroite. Les premières introductions de matériel végétal, qui ont été réalisées avec une base génétique très restreinte, ont conduit à l'apparition de très nombreux écotypes particuliers, comme l'Eucalyptus 12ABL de Madagascar, l'Hybride de Mysore et *E. alba* du Brésil. Ces écotypes, souvent bien adaptés aux conditions locales, s'avèrent peu productifs. Aussi l'effort porte-t-il actuellement sur la reconstitution de populations de base, bien adaptées, génétiquement les plus larges possible et très proches du matériel sauvage. Ces populations pourraient être à l'origine de variétés populations plastiques, rustiques, d'un niveau de production satisfaisant et capables de fournir à la fois du bois de chauffage, des poteaux et du bois de construction.

Pour des systèmes de culture plus intensifs, des variétés plus complexes, plus homogènes et spécifiquement adaptées à un type de production ont été développées. Les premières variétés de ce type, très proches des variétés populations, sont obtenues par recombinaison, en pollinisation libre au sein de vergers à graines de familles ou de clones constitués de génotypes sélectionnés à cet effet. Les variétés produites sont équivalentes à des variétés synthétiques; c'est toujours la même génération, en général la première, qui est utilisée.

La maîtrise des techniques de pollinisation artificielle s'accompagne, quant à elle, d'un contrôle strict de la généalogie. Les familles de pleins frères obtenues présentent bien souvent une homogénéité compatible avec les besoins des plantations industrielles et leur utilisation comme variétés sont en cours d'examen. Leur multiplication par bouturage en vrac ou par pollinisation contrôlée industrielle en verger est envisagée.

La mise au point d'une technique fiable de bouturage herbacé (MARTIN et QUILLET, 1974) a favorisé le développement de variétés clonales à haut rendement. Les ortets, sélectionnés à l'origine dans des populations sauvages ou peu domestiquées, sont multipliés végétativement et plantés à grande échelle. Cette technique permet de tirer parti de la forte hétérogénéité interindividuelle et de valoriser l'ensemble des effets génétiques, additifs ou non, ce qui n'est pas le cas pour les variétés populations. Le bouturage a complètement bouleversé le paysage des plantations industrielles d'eucalyptus et les variétés clonales connaissent une expansion rapide.

La création d'hybrides interspécifiques par pollinisation contrôlée et la multiplication des plus beaux individus aboutissent à des variétés clonales hybrides, actuellement en plein essor. Ces hybrides interspécifiques permettent, en particulier dans les zones marginales, d'exploiter les potentialités d'espèces par ailleurs inadaptées. Ainsi, en zone tropicale humide de basse altitude, il est possible de tirer parti des énormes potentialités de croissance de *E. grandis* par le biais de ses hybrides avec des espèces adaptées comme *E. urophylla* (VIGNERON, 1991).

Les variétés clonales ou clonales hybrides vont certainement longtemps encore constituer les formes les plus abouties de la sélection. L'engouement pour ces variétés résulte de leur relative facilité de propagation et de la très forte hétérogénéité des populations de sélection dont elles sont issues.

## Les méthodes d'amélioration génétique

La mise en culture du genre *Eucalyptus*, comme d'ailleurs de la plupart des espèces forestières, n'en est qu'à ses débuts et le matériel végétal utilisé reste très proche de son état sauvage. Si l'on excepte les premières introductions, qui ont abouti aux « races locales » sous l'effet combiné de la dérive et de la pression de l'environnement local, l'effort de domestication, c'est-à-dire de sélection et de recombinaison raisonnées, est très récent. Il coïncide avec la création des premiers croisements contrôlés, qui autorisent l'analyse détaillée des différents effets génétiques. Les sélectionneurs d'eucalyptus disposent, dans le meilleur des cas, de matériel végétal issu de la deuxième génération. Les premiers résultats apparaissent et quelques rares schémas de sélection récurrente sont mis en place. Il est encore trop tôt pour voir se développer des variétés complexes. Cependant, à n'en pas douter, les progrès réalisés dans la connaissance des ressources génétiques naturelles, encore très insuffisamment valorisées, vont contribuer à l'émergence de nouveaux génotypes issus de combinaisons multiples entre les espèces.

Les méthodes d'amélioration génétique des eucalyptus sont celles qui sont employées d'ordinaire pour les arbres forestiers. Trois caractéristiques limitent et orientent leur choix : la longueur du cycle de reproduction (de sept à dix ans), le fort développement végétatif et la possibilité de conserver très longtemps, voire indéfiniment, un génotype particulier.

La très grande diversité du genre et la multiplicité des conditions de valorisation expliquent que l'évaluation des potentialités du matériel sauvage soit encore d'actualité. L'adaptabilité de nombreuses espèces potentiellement intéressantes dans des sites particuliers reste mal perçue ; de plus, l'existence de fortes interactions entre le génotype et l'environnement ne permet pas de prédire les performances d'une espèce, fût-elle bien connue, dans un site donné. Aussi la mise en place d'essais comparatifs multilocaux d'espèces constitue-t-elle généralement la première et incontournable étape des programmes d'amélioration.

L'étendue des aires d'origine des principales espèces et l'extrême variabilité des formes et de la productivité qui y est associée — pour une espèce donnée, il n'est pas rare d'observer, entre provenances, des niveaux de production variant de un à vingt — imposent quant à elles une évaluation précise des provenances.

Cette hétérogénéité se retrouve à des niveaux de structuration plus étroits. Ainsi, bien que les eucalyptus soient très préférentiellement allogames et que les flux de gènes puissent être intenses sur de grandes distances, la variabilité génétique entre familles de pleins frères est importante. La contre-sélection des

familles médiocres est l'un des objectifs des essais de descendance. Ces tests permettent par ailleurs de réunir la base génétique nécessaire aux futurs programmes d'amélioration. Les essais de provenances et de descendance sont bien souvent réalisés conjointement.

Ces tests durent une dizaine d'années en zone tropicale. Une fois ces étapes franchies, plusieurs options se présentent en fonction de la technicité des opérateurs et du type de variété recherché.

La méthode la plus communément employée pour la création de variétés issues de semis reste la mise en place de vergers à graines. Ces vergers sont plus ou moins élaborés selon la qualité du matériel mis en recombinaison : provenances, descendance sélectionnées (vergers à graines de familles), « arbres plus » multipliés par greffage ou par bouturage (vergers à graines de clones). Dans de nombreux schémas de sélection récurrente, la sélection d'arbres plus et la mise en place de vergers sont associées.

La maîtrise du bouturage herbacé et de la pollinisation contrôlée permettent de mettre en œuvre des schémas plus complexes, qui laissent espérer des gains génétiques plus importants. L'ensemble des outils de la génétique quantitative est alors mis à contribution pour étudier la part relative des diverses composantes de la variance génétique — à travers des plans de croisements factoriels ou diallèles —, les corrélations entre les stades juvénile et adulte, qui permettent d'optimiser les gains génétiques par unité de temps, et les interactions entre le génotype et l'environnement.

L'évaluation des flux de gènes entre les différents taxons élargit considérablement le champ d'investigation du sélectionneur. L'exploration de cette nouvelle source de variabilité n'en est encore qu'à ses débuts, mais des résultats très prometteurs sont déjà acquis. La pollinisation contrôlée offre la possibilité de réaliser des combinaisons complexes, comme les hybrides trois ou quatre voies, et laisse entrevoir de très nombreuses perspectives. L'obtention, au Congo, d'hybrides très performants, parmi lesquels *E. (urophylla × pellita) × E. grandis* et *E. (tereticornis × grandis) × E. urophylla*, va dans ce sens. Il est donc envisageable de construire des génotypes complexes en combinant au sein d'un même génome des éléments issus de plusieurs espèces, même éloignées d'un point de vue taxonomique. L'amélioration des techniques de pollinisation contrôlée — suppression des barrières à la pénétration du tube pollinique, levée de l'inhibition de la germination du pollen — et le développement des biotechnologies, comme le sauvetage d'embryons et la fusion de protoplastes, devraient s'accompagner d'une meilleure exploitation de la diversité du genre en levant, par exemple, l'incompatibilité entre les sous-genres.

Le développement des biotechnologies constitue actuellement l'un des thèmes majeurs de la recherche : multiplication végétative *in vitro* et régénération de protoplastes (LE ROUX et VAN STADEN, 1991), transfert de gènes de résistance à des herbicides ou de réduction du taux de lignine (TEULIERES *et al.*, 1994). Les résultats sont encore trop partiels pour être convenablement inté-

grés dans les schémas de sélection, mais la multiplicité des équipes, tant privées qu'universitaires, qui sont impliquées laisse entrevoir ces transferts à relativement court terme.

Comme pour de nombreuses plantes de grande culture, on envisage de pratiquer une sélection assistée par marqueurs (PLOMION *et al.*, 1996). Les techniques de cartographie ont déjà permis de réaliser la carte génétique de quelques espèces, comme *E. grandis*, *E. urophylla* et *E. globulus* (GRATTAPAGLIA et SEDEROFF, 1994 ; BYRNE *et al.*, 1995 ; SHEPHERD *et al.*, 1995 ; VERHAEGEN et PLOMION, 1996). Des QTL ont été mis en évidence pour de nombreux caractères, telles l'aptitude au bouturage, la croissance, la densité basale et la branchaison (GRATTAPAGLIA *et al.*, 1995 ; VAILLANCOURT *et al.*, 1995 ; GION, 1996 ; VERHAEGEN et PLOMION, 1996). A partir de ces caractères, la sélection assistée par marqueurs pourrait être fondée sur des index composites constitués à la fois de variables agronomiques continues et de variables « moléculaires » discontinues.

## Le progrès génétique et la diffusion de variétés

L'eucalyptus est planté au sein de systèmes de culture divers dont les objectifs sont multiples. Le type de variété utilisable et les schémas d'amélioration et de sélection qui y conduisent sont étroitement liés à la facilité de diffusion, au niveau de technicité acquis et au risque économique que peut accepter le planteur. Par exemple, la production de bois énergie et de service dans un milieu très hétérogène par de petits propriétaires forestiers est clairement distincte de celle de bois de trituration par de grandes sociétés industrielles. Les programmes d'amélioration conduits à Madagascar et au Congo illustrent bien cette diversité de situations.

### Les variétés améliorées destinées à la foresterie villageoise malgache

Dans la plupart des régions de Madagascar, les plantations d'essences exotiques fournissent l'essentiel du bois de chauffage, de construction et d'œuvre. Depuis plusieurs décennies, le genre *Eucalyptus* est le plus utilisé dans la Grande Ile, en raison de ses remarquables potentialités de croissance et d'adaptation. La production repose, pour une grande part, sur les petits reboisements paysans, qui couvrent une surface estimée à plus de 300 000 hectares. Dans les années à venir, la poussée démographique et la disparition des peuplements forestiers naturels vont accroître considérablement la pression, déjà forte, exercée sur les plantations. Il devient indispensable d'étendre les surfaces plantées et d'améliorer le matériel végétal pour répondre à une demande toujours croissante.

C'est dans ce contexte que le FOFIFA (Centre national de recherche agronomique appliquée au développement rural) et le CIRAD se sont associés pour mettre en œuvre un programme de recherche-développement, financé par le FED, Fonds européen de développement (LEBOT, 1996).

La remarquable diversité bioclimatique de l'île et la large palette des besoins à couvrir contraignent le sélectionneur à améliorer conjointement de nombreuses espèces dans des milieux très divers et fort éloignés les uns des autres. Les espèces ont été choisies en fonction de la demande et des résultats acquis en arboretums et au cours de nombreuses années d'expérimentation en station. Le tableau 3 présente les neuf espèces prioritaires pour les quatre zones bioclimatiques retenues.

Cette démarche multilocale et plurispécifique passe par des compromis qui visent à réduire les tâches et les coûts de mise en place et de suivi des parcelles et à organiser rationnellement les opérations. L'objectif est de produire des génotypes d'une grande plasticité, valorisables dans des milieux variés, qui minimisent le risque économique et le rend acceptable par le paysan. Ces variétés doivent aussi être rustiques, c'est-à-dire utilisables sans intrants, et

Tableau 3. Espèces prioritaires pour chaque zone bioclimatique, à Madagascar.

Zones	Altitude (m)	Température moyenne (°C)	Pluviométrie (mm)	Période sèche (mois)	Espèces
Orientale (cyclonique)	0-700	21-25	2 000-3 800	1-3	<i>E. citriodora</i> <i>E. cloeziana</i> <i>E. grandis</i> <i>E. maculata</i> <i>E. microcorys</i> <i>E. robusta</i> <i>E. tereticornis</i>
Centrale	800-1 800	16-22	1 000-1 600	4-6	<i>E. camaldulensis</i> <i>E. citriodora</i> <i>E. cloeziana</i> <i>E. grandis</i> <i>E. maculata</i> <i>E. microcorys</i> <i>E. resinifera</i> <i>E. robusta</i>
Occidentale	0-500	23-26	700-1 600	5-7	<i>E. camaldulensis</i> <i>E. citriodora</i> <i>E. tereticornis</i>
Méridionale	0-300	24-27	300-600	7-10	<i>E. camaldulensis</i>

vigoureuses dès le jeune âge, ce qui réduit l'entretien et garantit un revenu rapide. En outre, elles doivent répondre à une valorisation associée à des usages multiples tels que le bois énergie, les perches, les poteaux ou le bois d'œuvre. Leur plasticité et leurs performances de croissance sont donc les caractéristiques majeures. Enfin, ces variétés doivent être disponibles par voie sexuée : c'est une condition nécessaire à leur diffusion à grande échelle en milieu paysan. Les variétés synthétiques produites par pollinisation libre semblent les mieux adaptées à ces multiples contraintes.

La stratégie consiste à réintroduire des populations à forte variabilité génétique, pour toutes les espèces et dans les différents milieux. L'évaluation multilocale étant délicate, fastidieuse et surtout onéreuse, elle est associée à la mise en place de vergers à graines de provenances, qui constitue la phase suivante du programme. Ces vergers à graines permettent, à partir de récoltes effectuées sur les arbres plus, d'installer des vergers à graines de familles. Deux sites d'implantation ont été choisis dans chacune des quatre zones bioclimatiques. Ils sont destinés à dupliquer les populations de base pour parer aux risques divers (feux, cyclones...). La démarche s'apparente donc à un schéma d'amélioration en populations multiples apte à produire par sélection récurrente des génotypes localement bien adaptés et qui peuvent être recombinaisonnés. La figure 2 résume les grandes étapes de la sélection récurrente appliquée à une population. Ces vergers sont dits « d'amélioration ».

La disposition des vergers à graines doit créer des conditions de croisements proches de celles qui prévalent en situation de panmixie. Pour ce faire, elle suit une répartition spatiale des géniteurs qui réduit au minimum les risques de reproduction consanguine. Ces vergers comportent, par provenance ou par famille, un nombre égal de parcelles carrées. Leur densité initiale est déterminée en fonction de l'espace nécessaire au bon développement des houppiers et de l'intensité de sélection que l'on souhaite exercer. Les unités expérimentales sont constituées de 9 à 36 arbres plantés à des écartements variables selon l'espèce, le site et la disponibilité en plants. Le dispositif d'origine est transformé en verger par des éclaircies sélectives fondées sur un index multicaractère et conduites entre la première et la quatrième ou la cinquième année. Une forte densité initiale permet à la fois de pratiquer des taux de sélection importants — plus de 90 % des tiges sont éliminées — et de conserver un nombre suffisant de géniteurs en fin d'installation, soit environ 150 à 200 individus par hectare.

Le programme a conduit à l'introduction ou à la réintroduction d'un très large pool génique : plus de 120 provenances, toutes espèces confondues, chacune constituée du mélange de 10 à 20 familles de demi-frères. Avec des moyens réduits, de l'ordre de 2 000 francs français par hectare hors éclaircies, ce matériel a permis d'installer environ 40 hectares de vergers dans lesquels les éclaircies sélectives sont en cours. A brève échéance, ces vergers d'amélioration assureront la production annuelle de 150 kilos de graines. A raison d'environ 500 plants au gramme, ce sont plus de 50 000 hectares qui pourront être plantés chaque année.



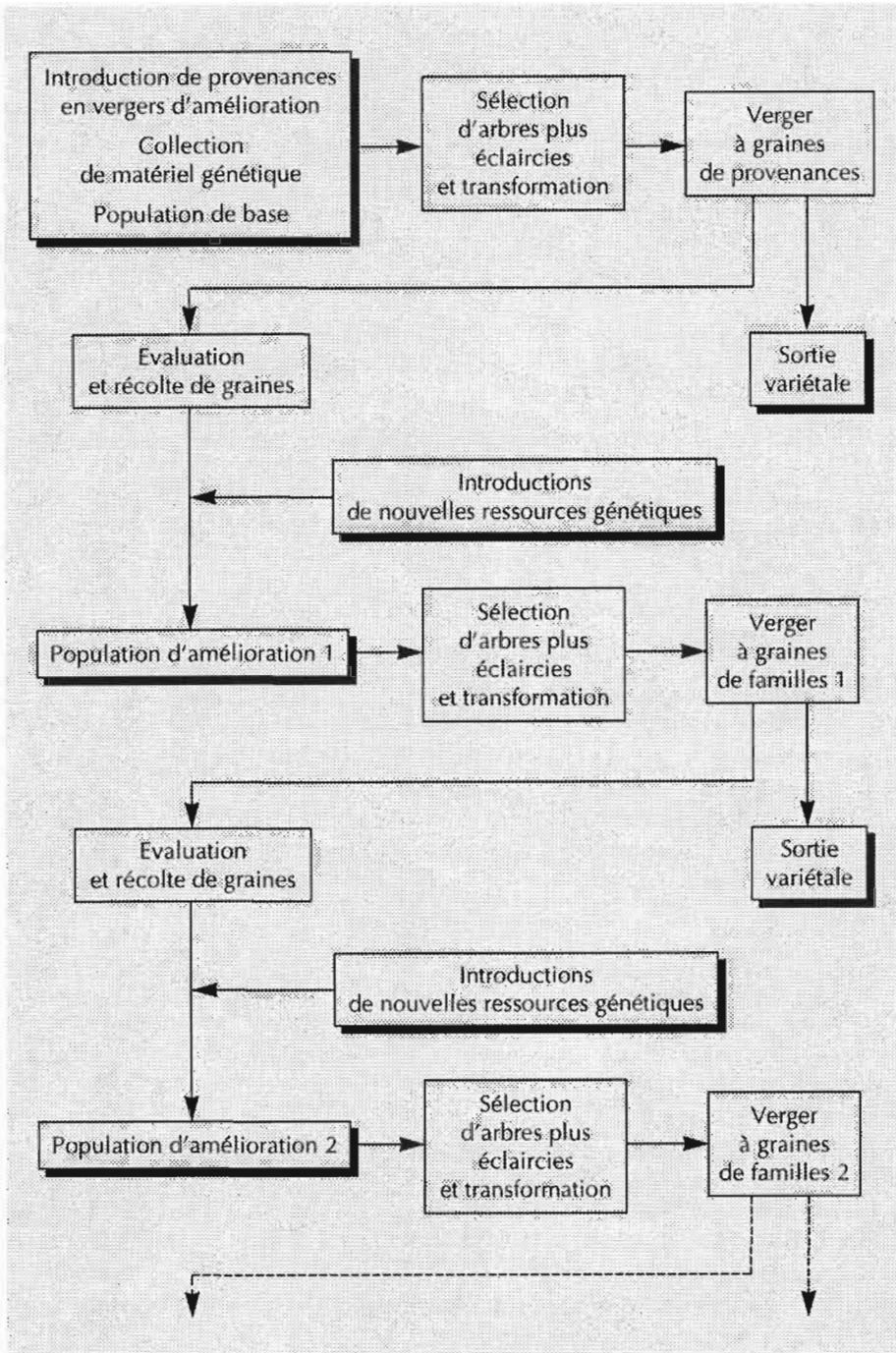


Figure 2. Amélioration d'espèces feuillues exotiques à l'aide de vergers à graines, à Madagascar.

Le programme d'amélioration, amorcé par la mise en place de ces vergers, se poursuivra par la création prochaine de vergers de descendances, qui s'inscrivent dans la logique des cycles de la sélection récurrente. Dès à présent, les résultats valident la démarche retenue pour obtenir à moindre coût des variétés adaptées au développement de la foresterie villageoise malgache (LEBOT, 1996).

## Les clones d'hybrides interspécifiques pour le reboisement industriel

Les plantations industrielles de la région de Pointe-Noire représentent la quasi-totalité des reboisements en eucalyptus au Congo. Elles couvrent 45 000 hectares, installés sur une savane herbacée sans grande valeur agricole, et sont constituées de clones. La productivité moyenne sur écorce à 6 ans est de 20 mètres cubes par hectare et par an et varie sur le massif entre 12 et 35 mètres cubes. Ces 45 000 hectares offrent un potentiel de production de 500 000 tonnes de bois par an. Actuellement, 23 000 hectares sont exploités et conduits en taillis en deuxième et troisième rotation, pour une production annuelle de 320 000 tonnes de bois écorcé (planche XI, 1). Le principal débouché est l'exportation sous forme de rondins vers les usines de pâte du Maghreb et d'Europe et vers l'industrie du panneau de particules. On note aussi la production de poteaux de lignes, de bois de construction et de charbon de bois.

Ces reboisements ont des répercussions importantes sur le plan économique : la mise en place, l'entretien et l'exploitation des peuplements ont engendré 5 000 emplois directs et indirects ; le secteur privé s'est trouvé dynamisé par la sous-traitance ; les exportations sont source de devises. Sur le plan écologique, les reboisements semblent avoir un effet bénéfique pour l'environnement, en diminuant les feux de savane et en réduisant la pression humaine sur les forêts naturelles.

Ces plantations se développent dans un contexte de forte intensification, qui a de nombreux points communs avec celui des plantes de grande culture dans les pays développés. Les variétés sont des clones issus d'un schéma d'amélioration. La sylviculture intègre la fertilisation, la taille de formation, les traitements phytosanitaires et le contrôle du recrû ligneux et herbacé. Ce système intensif est le fruit des recherches sur le reboisement industriel, menées au Congo par le CTFT puis par le CNRF (Centre national de la recherche forestière) et le CIRAD avec pour partenaire industriel l'UAIC (Unité d'afforestation industrielle du Congo). Ces moyens sont actuellement regroupés au sein de l'Unité de recherche sur la productivité des plantations industrielles. Des extensions sont prévues dans la région de Pointe-Noire, jusqu'à 70 000 hectares, et dans la région du Niari, avec pour perspectives 100 000 hectares supplémentaires.

Le travail de sélection qui a abouti aux clones d'hybrides interspécifiques actuels a débuté dans les années 50. Les premiers travaux ont été consacrés au

tri des espèces intéressantes : soixante-trois espèces ont été introduites, et certaines ont fait l'objet d'essais comprenant plus de dix provenances de l'aire d'origine. A la suite à ces introductions, deux hybrides naturels sont apparus dans les plantations au début des années soixante : *Eucalyptus* PF1 et *Eucalyptus* 12ABL  $\times$  *E. saligna*. Ils se caractérisent par une croissance et une adaptation nettement supérieures à celles des espèces parentales.

Dès l'apparition de ces hybrides naturels, on a cherché à les multiplier pour le reboisement selon deux techniques : la mise en place de vergers à graines bispécifiques et la multiplication végétative. La première voie a échoué, car il était très difficile de produire à grande échelle des graines d'hybrides, en particulier pour *Eucalyptus* PF1, et, en outre, délicat de trier les hybrides au stade du jeune plant. La seconde a connu, en revanche, un franc succès. La maîtrise du bouturage herbacé à partir de rejets de souche a permis la multiplication clonale à grande échelle des hybrides ; elle est à l'origine du massif actuel.

La forte croissance des hybrides et l'importance des ressources génétiques ont conduit à réorienter les recherches vers les croisements artificiels par pollinisation contrôlée. Une cinquantaine d'hybrides interspécifiques ont ainsi été créés. Certains se sont révélés très prometteurs, notamment *E. urophylla*  $\times$  *E. grandis* et *E. urophylla*  $\times$  *E. pellita*. Ils ont alors été développés par croisement en paire unique (*single pair mating*). Cependant, cette option s'est soldée par un faible gain génétique sur le moyen et long terme. Par ailleurs, les premiers plans de croisement factoriels ou diallèles ont montré la part importante de la variance additive dans la constitution de la valeur génétique des hybrides. Ce constat a conduit à adopter, dès 1989, une nouvelle stratégie d'amélioration : la sélection récurrente réciproque sur familles de pleins frères (VIGNERON, 1991).

Cette stratégie s'applique aux deux meilleurs hybrides artificiels *E. urophylla*  $\times$  *E. grandis* et *E. urophylla*  $\times$  *E. pellita*, bien que, pour ce dernier, les travaux soient moins avancés (figure 3). Elle convient parfaitement à la situation du Congo car elle permet de développer des clones hybrides interspécifiques comme variétés. On remarquera qu'elle s'adresse à des populations parentales très divergentes et fortement complémentaires — espèces différentes ayant évolué dans des milieux distincts sans flux géniques entre elles — et qu'elle concerne des espèces sauvages et des plantes pérennes, ce qui offre la possibilité de maintenir les géniteurs tout au long du cycle. Elle se réalise autour de deux dispositifs : les plans factoriels, qui permettent de sélectionner des têtes de clones pour la sortie variétale et des parents pour la phase de recombinaison intraspécifique, et le test clonal, au cours duquel on sélectionne les clones destinés au reboisement.

Les critères de sélection sont nombreux. Ils sont pris en compte lors des différentes phases du dispositif. Dans les plans de croisements, on mesure le volume, l'état sanitaire, la rectitude, la ramification, le pourcentage d'écorce et la densité du bois. Le test clonal confirme le choix sur ces critères. Il permet d'évaluer l'aptitude au bouturage, certains caractères liés à la production de la

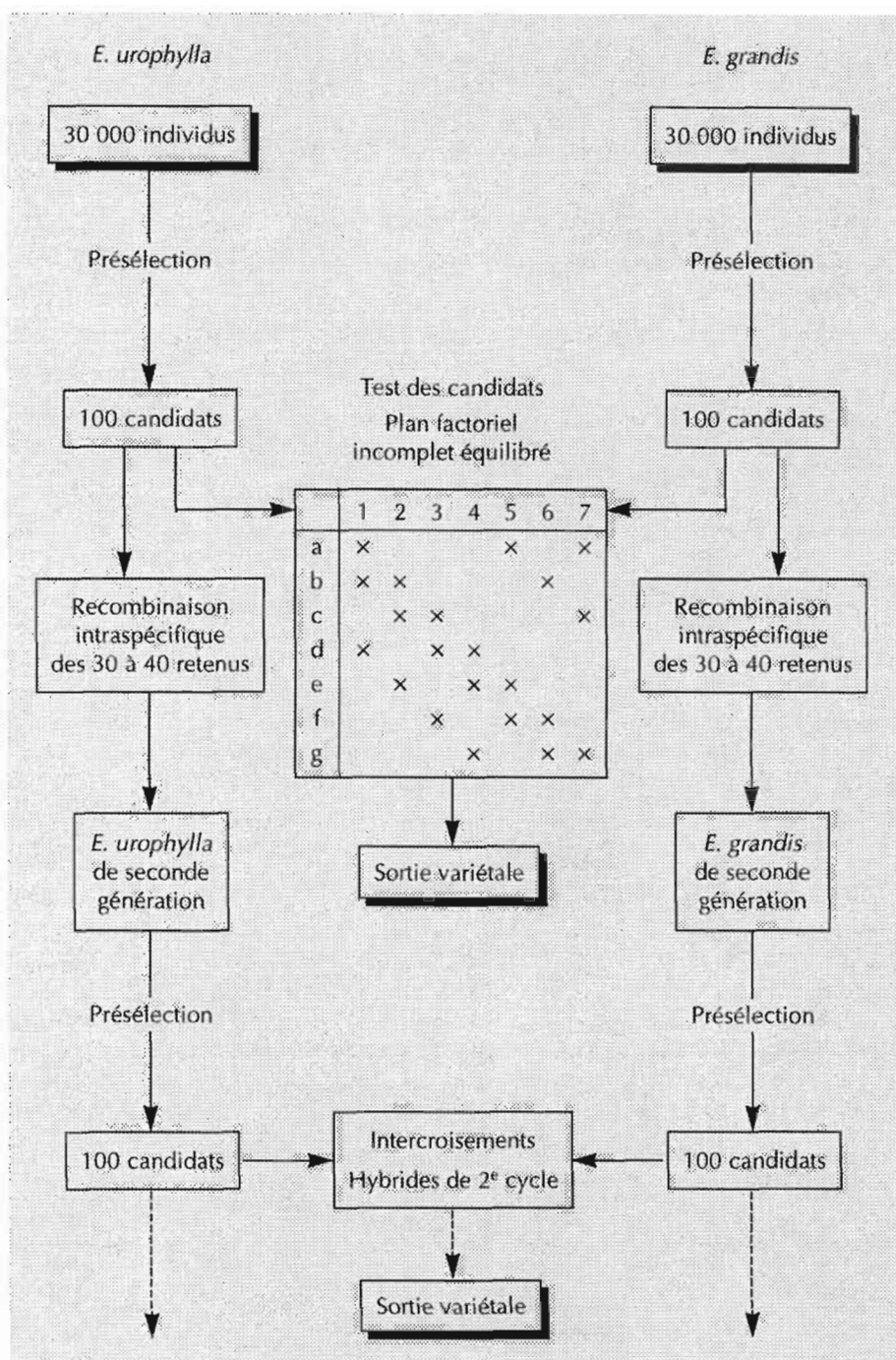


Figure 3. Schéma de sélection récurrente réciproque de *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* au Congo.

pâte (rendement papetier, longueur de rupture, taux de lignine...) et la résistance aux principaux parasites. La sélection définitive du clone s'opère au niveau industriel, où les critères de rusticité, de plasticité et d'aptitude à rejeter sont testés sur plusieurs rotations.

Parallèlement, des recherches ont porté sur l'expression de la variabilité dans les populations hybrides et parentales — prépondérance de la variance additive par rapport à la variance non additive (BOUVET et VIGNERON, 1995, 1996), liaisons entre les caractères soumis à la sélection —, sur l'optimisation des dispositifs de sélection — corrélations entre les stades juvénile et adulte et sélection précoce (BORRALHO *et al.*, 1992 ; BOUVET, 1995), sélection assistée par marqueurs (VERHAEGEN et PLOMION, 1996) —, sur la mobilisation des gènes et sur la gestion des parcs à hybridation. Les études concernant la structuration de la variabilité ont montré que la sélection récurrente réciproque permettait de tirer pleinement parti des effets des gènes dans les populations hybrides (BOUVET et VIGNERON, 1995, 1996). D'autres résultats relatifs à la sélection précoce et à la sélection multicaractère ont été mis en application dans le schéma d'amélioration pour limiter les coûts, augmenter le gain par unité de temps et affiner la sélection.

Aujourd'hui, la moitié de chacune des populations parentales a été testée. De nombreux clones d'*E. urophylla* × *E. grandis* sont au stade de l'évaluation, et certains, au stade du développement industriel. Les gains observés dans les tests clonaux sur les caractères de croissance par rapport aux meilleures variétés industrielles issues des hybrides naturels sont très encourageants. Les qualités technologiques des nouveaux clones sont satisfaisantes.

Le premier cycle de sélection récurrente réciproque se terminera dans cinq à sept ans. Une dizaine de clones devraient s'ajouter aux variétés plantées dans les conditions pédoclimatiques du sud du Congo.

## Les perspectives de l'amélioration

Bien qu'une grande partie des variétés demeurent très proches du matériel sauvage, les performances agronomiques des eucalyptus ont connu une progression tout à fait significative depuis une vingtaine d'années. La mise au point d'une technique « industrielle » de multiplication végétative a bouleversé le paysage des plantations industrielles et entraîné la mise en place de programmes d'amélioration plus élaborés. Les surfaces plantées sont en pleine extension et leur productivité a doublé. Le contrôle des recombinaisons permet de mettre en œuvre les méthodes de la génétique quantitative. On en attend d'importants gains génétiques au cours des prochains cycles d'amélioration, gains d'autant plus rapides que se développeront avec succès les travaux sur les corrélations entre les stades juvénile et adulte.

Ces progrès ne bénéficient cependant qu'à une part relativement modeste des plantations. Les biotechnologies — culture *in vitro*, transfert de gènes, sélection assistée par marqueurs... — restent coûteuses et débouchent sur des variétés dont la diffusion en milieu rural est malaisée.

Bien que le gain potentiel de croissance soit encore important, l'augmentation de la productivité commerciale doit maintenant passer par une amélioration des caractéristiques technologiques et agronomiques des arbres : tensions internes de croissance et cohésion des fibres pour le rendement au sciage, caractéristiques anatomiques, physiques et chimiques pour la pâte, multiplication végétative, adaptation aux contraintes de l'environnement.

La formidable diversité du genre et la connaissance des flux géniques ouvrent de nouvelles perspectives à l'amélioration. La suppression au moins partielle des barrières génétiques rendra possible la construction de génotypes nouveaux à partir d'espèces aux caractères complémentaires. Elle devrait aboutir à une nouvelle augmentation de la productivité et à la mise en valeur de niches écologiques encore marginales pour l'eucalyptus.

## Références bibliographiques

- BOLAND D.J., BROOKER M.I.H., CHIPPENDALE G.M., HALL N., 1984. *Forest trees of Australia* (4th ed.). Adélaïde, Australie, Nelson, 687 p.
- BOLAND D.J., BROOKER M.I.H., TURNBULL J.W., 1980. *Eucalyptus seeds*. Canberra, Australie, CSIRO, 191 p.
- BORRALHO M.G., KANOWSKI P.J., COTTERILL P.P., 1992. Genetic control of growth of *Eucalyptus globulus* in Portugal. 2. Efficiencies of early selection. *Silvae Genetica*, 41 : 70-77.
- BOUVET J.M., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvénile-adulte dans les populations d'*Eucalyptus*. Thèse de doctorat, INA, Paris-Grignon, France, 236 p.
- BOUVET J.M., VIGNERON P., 1995. Age trends in variances and heritabilities in *Eucalyptus* factorial mating designs. *Silvae Genetica*, 44 : 206-216.
- BOUVET J.M., VIGNERON P., 1996. Variance structure in *Eucalyptus* hybrid populations. *Silvae Genetica*, 45 : 171-177.
- BROWN A.H.D., 1978. Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. *Theoretical and Applied Genetics*, 52 : 145-157.
- BROWN A.H.D., 1979. Enzyme polymorphism in plant populations. *Theoretical Population Biology*, 15 : 1-42.
- BYRNE M., MURRELL J.C., ALLEN B., MORAN G.F., 1995. An integrated genetic linkage map for *Eucalyptus* using RFLP, RAPD and isozyme markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 869-875.
- CADAHIA D., 1986. Importance des insectes ravageurs de l'eucalyptus en région méditerranéenne. *Bulletin OEPP*, 16 : 265-283.

- CHARARAS C., 1968. Rôle de *Phoracantha semipunctata* F. (coléoptère *Cerambycidae* xylophage) dans le dépérissement des *Eucalyptus* en Tunisie et études des phases de vitalité des différentes espèces. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, 267 : 1293-1996.
- CHIPPENDALE G.M., 1976. *Eucalyptus* nomenclature. Australian Forest Research, 7 : 69-107.
- CHIPPENDALE G.M., WOLF L., 1981. The natural distribution of *Eucalyptus* in Australia. Canberra, Australie, Australian National Parks and Wildlife Service, 192 p.
- DIABANGOUAYA M., 1994. Entomofaune des plantations industrielles d'*Eucalyptus* des savanes côtières du Congo : cas d'*Helopeltis schoutedeni* Reuter (*Heteroptera*, *Miridae*) déprédateur des jeunes plantations. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 170 p.
- ELDRIDGE K., DAVIDSON J., HARDWOOD C., VAN WYK G., 1993. *Eucalypt* domestication and breeding. Oxford, Royaume-Uni, Oxford Science Publications, 288 p.
- FAO, 1982. Les eucalyptus dans les reboisements. Rome, Italie, FAO, collection FAO forêts n° 11, 753 p.
- GION J.M., 1996. Etude de l'architecture génétique des caractères quantitatifs chez l'eucalyptus. Mémoire de DEA, ENSAR, Rennes, France, 32 p.
- GRATTAPAGLIA D., BERTOLUCCI F.L., SEDEROFF R., 1995. Genetic mapping of QTLs controlling vegetative propagation in *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross mapping strategy and markers. Theoretical and Applied Genetics, 90 : 933-947.
- GRATTAPAGLIA D., SEDEROFF R., 1994. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *E. urophylla* using a pseudo-testcross mapping strategy and RAPD markers. Genetics, 137 : 1121-1137.
- GRIFFIN A.R., BURGESS I.P., WOLF L., 1988. Patterns of natural and manipulated hybridization in the genus *Eucalyptus* L'Hérit.: a review. Australian Journal of Botany, 36 : 41-66.
- LEBOT V., 1996. L'amélioration génétique des feuillus exotiques à Madagascar. Bois et forêts des tropiques, n° 247 : 21-34.
- LE ROUX J.J., VAN STADEN J., 1991. Micropropagation and tissue culture of *Eucalyptus*: a review. Tree Physiology, 9 : 435-477.
- MARTIN B., QUILLET G., 1974. Bouturage des arbres forestiers au Congo : résultats des essais effectués à Pointe-Noire de 1969 à 1973. Bois et forêts des tropiques, n° 154 : 41-57.
- PANDEY D., 1992. Assessment of tropical forest plantation resource. Umea, Suède, Institutionen för Skogstaxering, 141 p.
- PLOMION C., DUREL C.E., VERHAEGEN D., 1996. Utilisation des marqueurs moléculaires dans les programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers : exemple du pin maritime et de l'eucalyptus. Annales des sciences forestières, 53 : 819-848.
- PRYOR L.D., 1976. The biology of eucalyptus. Londres, Royaume-Uni, Arnold, 80 p.
- PRYOR L.D., JOHNSON L.A.S., 1971. A classification of the eucalyptus. Canberra, Australie, Australian National University, 102 p.

- SHEPHERD M., CHAPARRO J., DALE G., JEFFERSON L., DUONG H., VOGEL H., WALSH J., GIBBINGS M., TEASDALE R., 1995. Mapping insect resistance and essential oil traits in a tropical *Eucalyptus* hybrid. *In* : Eucalypt plantations: improving fibre yield and quality. Hobart, Australie, CRCTHF-IUFRO, p. 420-423.
- TEULIERES C., MARQUE C., BOUDET A.M., 1994. Genetic transformation of *Eucalyptus*. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: plant protoplasts and genetic engineering V, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 289-307.
- VAILLANCOURT R.E., POTTS B.M., MANSON A., ELDRIDGE T., REID J.B., 1995. Using RAPDs to detect QTLs in an interspecific F<sub>2</sub> hybrid of *Eucalyptus*. *In* : Eucalypt plantations: improving fibre yield and quality. Hobart, Australie, CRCTHF-IUFRO, p. 430-433.
- VERHAEGEN D., PLOMION C., 1996. Genetic mapping in *Eucalyptus urophylla* and *Eucalyptus grandis* using RAPD markers. *Genome*, 39 : 1051-1061.
- VIGNERON P., 1991. Création et amélioration de variétés hybrides d'eucalyptus au Congo. *In* : Intensive forestry: the role of eucalypts, A.P.G. Schönau éd., Prétoria, Afrique du Sud, South African Institute of Forestry, p. 345-360.
- VAN WYK G., 1983. Inbreeding effects on *Eucalyptus grandis* families with different degrees of relatedness. *In* : Genetic improvement and productivity of fast-growing tree species. Aguas de São Pedro, Brésil, IUFRO, p. 569-571.



# Les fruits de la passion

---

Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Sergio D. Segura,  
Elizabeth Hodson de Jaramillo, Gustavo A. Góngora

Le genre *Passiflora* (*Passifloraceae*) est le taxon le plus riche en espèces fruitières puisqu'il en compte une soixantaine. Plusieurs espèces offrent également un intérêt ornemental, du fait de la forme singulière et spectaculaire de leurs fleurs, et certaines sont exploitées pour leurs propriétés sédatives, antispasmodiques, antibactériennes ou anti-insectes (PERRY *et al.*, 1991 ; VANDERPLANK, 1991). Les principales espèces fruitières, qui font l'objet de ce chapitre, appartiennent aux sous-genres *Passiflora* et *Tacsonia* (planche XII, 1).

Dans le sous-genre *Passiflora*, *P. edulis* est l'espèce la plus connue. Elle se présente sous deux formes : le maracuja pourpre, *P. edulis*, et le maracuja jaune, *P. edulis* f. *flavicarpa*. Ces maracujas originaires du Brésil sont maintenant diffusés dans la plupart des pays tropicaux. Leurs fruits sont consommés en frais, en jus, en sorbets, en confitures ou en pâtisseries. La grenadille de montagne, *P. ligularis*, originaire des Andes et de l'Amérique centrale, possède elle aussi un potentiel intéressant, mais elle est moins connue que les maracujas. Elle est cultivée dans des régions moins chaudes et à des altitudes plus élevées, jusqu'à Hawaï, en Australie et en Afrique de l'Est. Son fruit, de même taille que celui du maracuja jaune, est moins acide, ce qui favorise sa consommation en frais plutôt que son utilisation pour les jus et les préparations. La barba-

dine, *P. quadrangularis*, originaire des pays andins, donne un gros fruit. La pulpe, utilisée en jus, et le mésocarpe, sous forme de fruit confit, sont relativement fades. Sa culture est répandue bien qu'elle n'intéresse que les marchés locaux. De même, la passiflore à tiges ailées, *P. alata*, originaire du plateau brésilien et de l'est de l'Amazonie, est une plante commune mais encore peu cultivée malgré l'excellent arôme de son fruit.

Le sous-genre *Tacsonia* compte environ 47 espèces, toutes originaires des Andes. La plupart ont une distribution restreinte, entre 1 800 et 4 200 mètres d'altitude. Leurs fruits, appelés curubas en Colombie, donnent des jus délicatement parfumés et colorés et entrent dans diverses préparations. L'espèce la plus exploitée, *P. mollissima*, est également cultivée à des altitudes moindres, sous des latitudes plus élevées, notamment au Kenya, à Hawaii, en Nouvelle-Zélande et en Australie, où elle est appelée *banana passion fruit*.

Les statistiques de production et d'échanges sont rares et incomplètes. Elles négligent généralement les marchés nationaux et la consommation locale, parfois importants, et les espèces autres que les maracujas. Le Brésil est le plus gros producteur avec près de 180 000 tonnes, essentiellement de maracuja jaune, qui sont transformées à plus de 50 % et surtout destinées au marché intérieur. Il est suivi de la Colombie, dont le marché intérieur porte sur 70 à 80 000 tonnes, puis de l'Equateur, qui produit environ 50 000 tonnes, transformées à plus de 70 %. Seuls les pays producteurs ont des marchés significatifs pour le fruit frais. Le commerce international, peu important, concerne principalement le jus de maracuja, dont les exportations varient entre 10 000 et 14 000 tonnes de concentré à 50 °Brix — il faut environ 10 tonnes de fruits pour produire 1 tonne de concentré. L'Europe est le principal importateur, avec 60 à 70 % des quantités exportées, contre 20 à 22 % pour les Etats-Unis.

C'est dans les régions développées où la culture commerciale de *P. edulis* a débuté, en Australie, à Hawaii et en Floride, qu'ont eu lieu les premiers travaux d'amélioration. Ils étaient fondés soit sur une hybridation entre les maracujas jaune et pourpre, suivie d'une sélection et d'une propagation clonales, soit sur l'hybridation interspécifique (PAYAN et MARTIN, 1975 ; WINKS *et al.*, 1988 ; VANDERPLANK, 1991 ; KNIGHT, 1992). En Colombie, les travaux sur *P. mollissima* ont porté sur la création de lignées et sur l'hybridation interspécifique (ESCOBAR, 1981 ; SCHOENIGER, 1986). Plus récemment, des laboratoires se sont engagés dans les biotechnologies (HODSON et CANCINO, 1992 ; CANCINO et HODSON, 1994 ; DORNELAS et VIEIRA, 1994 ; MANDERS *et al.*, 1994 ; OTONI *et al.*, 1995 ; OVALLE, 1995). Enfin, des institutions des pays andins, regroupées au sein d'un réseau animé par l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), se sont lancées dans l'exploration des ressources génétiques des passiflores andines.

# La reproduction et la diversité

## La biologie de la reproduction

Les fleurs de la passion se reconnaissent à leurs éléments caractéristiques (planche XII, 2). Les degrés d'expansion relatifs de la coupe florale et du tube floral, qui ensemble constituent l'hypanthium, varient fortement entre les sous-genres. Le tube floral est particulièrement long dans le sous-genre *Tacsonia*. Les sépales et les pétales sont au nombre de trois, cinq ou huit. L'ovaire et les cinq étamines naissent sur un androgynophore. L'ovaire uniloculaire, formé de trois carpelles soudés dont la placentation est pariétale, est surmonté de trois styles. Le fruit est une baie globuleuse ou ovale de taille très variable selon l'espèce. Les graines sont dures et entourées d'un arille, constitué d'une pulpe juteuse ou mucilagineuse.

Chez de nombreuses espèces, on observe un mouvement rapide des stigmates. Lorsque la fleur s'ouvre les styles sont droits, mais ils s'incurvent — ce qui a pour effet de rapprocher les surfaces stigmatiques des étamines et de permettre le contact avec le pollinisateur —, puis ils se redressent avant la fermeture de la fleur. Chez certaines fleurs, ce mécanisme ne fonctionne qu'incomplètement, voire pas du tout, ce qui empêche leur pollinisation naturelle (FOUQUE et FOUQUE, 1980 ; ESCOBAR, 1981 ; OLIVEIRA *et al.*, 1983 ; ESCOBAR, 1985 ; MAY et SPEARS, 1988 ; DA SILVA-VASCONCELLOS et CEREDA, 1992). La fertilité femelle de ces fleurs est plus ou moins réduite, certaines présentent même une dégénérescence du pistil, alors que leur fertilité mâle n'est pas affectée. La proportion de ces fleurs fonctionnellement mâles varie au cours de la floraison, apparemment en fonction des ressources que la plante a déjà investies dans la production de fruits (MAY et SPEARS, 1988). Cela contribuerait à expliquer les faibles taux de nouaison observés : 17 % pour *P. incarnata*, 20 à 37 % pour *P. edulis* et 31 % pour *P. maliformis* (RUBERTE-TORRES et MARTIN, 1974 ; HAMMER, 1987 ; MAY et SPEARS, 1988).

Chez les passiflores, le lien entre la forme, l'arôme, la couleur de la fleur et l'espèce de pollinisateur est particulièrement étroit. Les espèces du sous-genre *Passiflora* attirent de nombreux insectes, mais les seuls pollinisateurs efficaces sont ceux qui, comme *Xylocopa*, sont assez forts pour accéder au nectar en ouvrant l'opercule et, par conséquent, assez grands pour toucher les anthères et les stigmates. En revanche, les espèces du sous-genre *Tacsonia* sont particulièrement adaptées à une pollinisation par les colibris (ESCOBAR, 1992).

En général, les espèces du sous-genre *Tacsonia* sont autocompatibles (ESCOBAR, 1992) tandis que les espèces du sous-genre *Passiflora* possèdent un système d'auto-incompatibilité, dont l'expression peut être très variable, notamment chez *P. edulis* (RUBERTE-TORRES et MARTIN, 1974 ; HOWELL, 1976 ; FOUQUE et FOUQUE, 1980 ; OLIVEIRA *et al.*, 1983 ; MAY et SPEARS, 1988 ; GIRON, 1992 ; DA SILVA-VASCONCELLOS et CEREDA, 1992). Dans ces conditions, la combinaison

d'un haut degré de pseudo-autocompatibilité et de stigmates et d'anthers rapprochés faciliterait l'autopollinisation par les abeilles communes (KNIGHT, 1992). Cependant, même chez les clones autofertiles, les fruits issus d'allopollinisations sont plus lourds et plus fertiles. Ils ont un meilleur rendement en jus et celui-ci est plus riche en sucre (HAMMER, 1987). La pollinisation artificielle des boutons floraux permet de surmonter l'auto-incompatibilité (DA SILVA-VASCONCELLOS et CEREDA, 1992).

Les espèces des sous-genres *Passiflora* et *Tacsonia* possèdent 18 petits chromosomes (BEAL, 1973). Les observations cytologiques de CORRIVEAU et COLEMAN (1988) indiquent une hérédité biparentale de l'ADN plastidial chez *P. edulis*, ce que confirme l'étude de Do et al. (1992) sur l'ADN chloroplastique d'hybrides interspécifiques de *P. edulis* pourpre utilisé comme femelle. Chez *P. e. flavicarpa*, la transmission de l'ADN chloroplastique est maternelle lorsqu'il est utilisé comme femelle et paternelle lorsqu'il est utilisé comme mâle ; une interaction entre organelles des deux parents aboutissant au maintien exclusif du génome chloroplastique de *P. e. flavicarpa* pourrait expliquer ce phénomène.

## La propagation et le cycle de culture

La plupart des passiflores cultivées sont multipliées à partir de graines issues de fruits sélectionnés ou récupérées après l'extraction industrielle de la pulpe. Dans le cas du maracuja, la propagation par bouture ou par marcotte est aisée, mais la multiplication par semences garantit une pollinisation plus efficace du fait de l'auto-incompatibilité, au prix d'une certaine hétérogénéité. Les semences peuvent présenter une période de dormance de un à trois mois (SCHOENIGER, 1986). Les plantules sont produites en pépinière puis, après deux à quatre mois, elles sont repiquées au champ, où elles subissent une taille de formation. Pour *P. edulis* f. *flavicarpa*, la première floraison a lieu 6 mois après l'émergence et l'entrée en production 2 mois plus tard. Le cycle de culture dure de deux à quatre ans pour le maracuja et de quatre à dix ans pour la grenadille, la curuba et *P. alata*.

## Les espèces cultivées

### LES MARACUJAS

L'espèce *P. edulis* est une liane vigoureuse, dont les tiges atteignent 20 à 50, voire 80 mètres de long. Ses feuilles sont profondément trilobées au stade adulte ; la longueur du lobe central est de 5 à 18 centimètres, celle des lobes latéraux de 4 à 17 centimètres. Ses fleurs sont blanches, légèrement violacées avec une couronne en quatre ou cinq rangs de filaments, blancs dans la partie supérieure et violets à la base.

Le maracuja pourpre a de petits fruits globuleux à ovoïdes, de 4 à 9 centimètres de long pour 4 à 7 de diamètre, avec un péricarpe modérément résistant, parfois cassant, et une pulpe jaune foncé très parfumée, qui représente 35 à 50 % du poids du fruit. Il est généralement autofertile. Ses rendements sont relativement faibles, de 5 à 10 tonnes par hectare et par an. Originaire du sud du Brésil et du nord de l'Argentine et du Paraguay, il est adapté aux régions tropicales et subtropicales et supporte même de faibles gelées. C'est pourquoi cette forme est la plus cultivée sous des latitudes ou des altitudes élevées, comme en Australie et au Kenya.

Le maracuja jaune, *P. edulis* f. *flavicarpa*, est plus vigoureux que le maracuja pourpre. Ses feuilles et ses fleurs sont un peu plus grandes, ses vrilles sont anthocyanées et ses fleurs plus pigmentées. Ses fruits, ronds à ovales à la surface lisse et jaune, sont aussi plus attrayants que ceux du maracuja pourpre ; leur péricarpe est plus dur et leur taille supérieure — de 6 à 12 centimètres de long sur 4 à 7 de large, pour un poids de 60 à 150 grammes. Ils sont moins parfumés et légèrement plus acides. Les graines sont plus plates et allongées. L'autostérilité est fréquente (BEAL, 1975). En Australie et à Hawaii, la floraison du maracuja jaune survient dans l'après-midi alors que celle de la forme pourpre est matinale ; elle se produit également à une période différente, ce qui n'est pas le cas au Brésil (OLIVEIRA *et al.*, 1987). Le maracuja jaune demande de fortes températures, entre 20 et 34 °C, et se développe mieux à basse altitude. Ses rendements sont élevés : de 10 et 25 tonnes par hectare et par an et jusqu'à 55 tonnes dans certains cas, avec un rendement en jus de 30 à 46 %. Il est plus résistant à la fusariose et aux nématodes. Il est d'ailleurs parfois utilisé comme porte-greffe pour la forme pourpre. Certaines variétés de porte-greffe seraient résistantes au *passionfruit woodiness virus*, PWV (VANDERPLANK, 1991).

L'origine du maracuja jaune et sa position taxonomique ne sont pas établies avec certitude. Selon VANDERPLANK (1991), le matériel végétal actuellement cultivé provient de quelques fruits trouvés sur un marché londonien, dont les graines ont été envoyées en Argentine. Les descendances de ces graines ont transité en 1915 par l'USDA (United States Department of Agriculture) aux Etats-Unis, qui les a redistribuées en Australie et en Nouvelle-Zélande. L'amélioration du maracuja jaune a le plus souvent été fondée sur une sélection massale directe dans ce matériel à base génétique étroite ou sur son hybridation avec des génotypes pourpres, issus eux-mêmes d'un matériel exporté en Australie et à Hawaii il y a plus d'un siècle. Le maracuja jaune existerait toujours à l'état sauvage au Brésil.

Les formes pourpre et jaune ont été fréquemment croisées et des hybrides spontanés se rencontrent à Hawaii et en Australie. Le sens du croisement conditionne sa réussite : *P. e. flavicarpa* doit être utilisé comme mâle (BEAL, 1975). Les hybrides F<sub>1</sub> sont intermédiaires, normaux et vigoureux (NAKASONE *et al.*, 1967). La méiose est normale, avec la formation de neuf bivalents, mais la fréquence des chiasmas est moindre chez l'hybride que chez les parents, ce

qui suggère une homologie chromosomique légèrement réduite. Dans la  $F_2$ , on trouve 6 à 8 % de plantes anormales (BEAL, 1975). Ces données ainsi que les différences dans la phénologie et l'adaptation climatique des deux formes indiquent un début de différenciation, toutefois tempérée par le fait que des divergences tout aussi importantes peuvent s'observer au sein de la seule forme pourpre au Brésil (OLIVEIRA *et al.*, 1987).

La notion de variété est mal définie chez *P. edulis*. La plupart des travaux de phytotechnie se réfèrent à deux variétés, correspondant en fait aux deux formes, pourpre et jaune. Ainsi VANDERPLANK (1991) met-il ces deux formes botaniques sur le même plan que des cultivars issus de sélection. Les matériels sélectionnés dans les programmes australiens et surtout hawaïens se sont répandus rapidement. Les anciennes variétés clones hawaïennes et pedigrees décrites par ABEYSINGHE (1973) et par VANDERPLANK (1991) indiquent une base génétique très étroite. En Australie, la base génétique n'est guère plus large, et l'industrie dépend totalement des hybrides entre la forme pourpre et un seul génotype jaune, maintenant disparu (WINKS *et al.*, 1988). Le clone Possum Purple, cultivé en Floride, est également d'origine hybride (KNIGHT, 1992). Mentionnons encore les variétés pourpres, Maloya et Galea, créées à la Réunion à partir d'un hybride australien, pour la première, et d'une introduction de l'île Maurice, pour la seconde. Elles sont résistantes à *Phytophthora* spp. et à *Fusarium* spp. et tolérantes à *Alternaria alternata* (VUILLAUME, 1992).

L'étroitesse de la base génétique de ces variétés contraste avec la variabilité observée dans le matériel cultivé en Amérique du Sud, surtout au Brésil. L'étude de 10 accessions brésiliennes a mis en évidence une variabilité considérable pour l'ensemble des caractères et, plus particulièrement, pour le poids du fruit, qui va de 26 à 78 grammes pour la forme pourpre et de 17 à 93 grammes pour la forme jaune. Le rendement en jus varie de 15 à 33 % et le Brix de 15 à 16°, avec une valeur exceptionnelle de 18° (OLIVEIRA *et al.*, 1987). Certaines accessions brésiliennes de maracuja pourpre sont résistantes aux nématodes. La variabilité observée en Amérique du Sud est liée à la propagation par semis et à la pollinisation libre avec des pollinisateurs efficaces, qui laissent jouer pleinement l'allogamie naturelle de la plante, ainsi qu'à une sélection au champ, très douce, de type massal.

#### LA GRENADILLE DE MONTAGNE

La grenadille de montagne — grenadille douce, *granadilla* ou *sweet granadilla* —, *P. ligularis*, pousse encore à l'état sauvage du Mexique à la Bolivie et au Venezuela. C'est une liane vigoureuse, à feuilles simples et cordiformes. Son fruit est rond à ovoïde et mesure de 5 à 9 centimètres de long sur 4 à 7 de large. Il présente une pointe qui prolonge le pédoncule et un péricarpe peu épais, dur et cassant, brun clair à orangé, parfois violacé, avec de petites taches ou stries claires. Sa pulpe gris clair est aromatisée, légèrement acidulée, très appréciée en frais. Le fruit se conserve très bien.

Cette espèce est généralement cultivée entre 1 400 et 2 200 mètres d'altitude près de l'équateur, avec des extrêmes à 800 et 3 000 mètres. Elle pousse à des températures moyennes de 14 à 22 °C, avec une humidité relative de 70 %. Elle peut supporter de courtes et très légères gelées. Elle serait tolérante aux parasites et aux maladies des racines et du collet mais sensible au flétrissement dû à *Nectria haematococca* (anamorphe *Fusarium solani*) dans des sols mal drainés. La durée de vie d'une plantation est de quatre à huit ans. La grenadille de montagne commence à fleurir à partir du 9<sup>e</sup> mois et à produire 75 à 80 jours plus tard. Elle atteint un rendement de 10 à 15 tonnes par hectare et par an pour une densité de 400 plantes à l'hectare. Son rendement en jus est de 30 % (BERNAL, 1992).

Il n'existe pas de variétés commerciales de grenadille de montagne. Bien que certains types supérieurs puissent être propagés par bouturage ou par greffage, la multiplication se fait par semis et l'allogamie de la plante maintient une forte variabilité dans les cultures.

#### LA BARBADINE ET LA PASSIFLORE À TIGES AILÉES

La barbadine, *P. quadrangularis* — appelée aussi *badea* ou *giant granadilla* —, est cultivée dans les Antilles et dans le nord de l'Amérique du Sud, où elle pousse encore à l'état sauvage. C'est une liane très vigoureuse, aux fortes tiges sarmenteuses, qui peuvent atteindre 50 mètres de long. Ses feuilles sont simples, ovales ou ovales lancéolées, et mesurent de 10 à 25 centimètres de long sur 8 à 18 de large. Ses fleurs sont grandes, jusqu'à 12 centimètres; l'intérieur des sépales et les pétales sont blancs, rosés, rouges ou violets; la couronne atteint 6 centimètres de long. Son fruit est vert jaunâtre, parfois teinté de rose, ovoïde à oblong. D'une longueur de 20 à 30 centimètres et d'une largeur de 10 à 18 centimètres, il pèse en moyenne 2,8 kilos (HADDAD et FIGUEROA, 1972) et peut atteindre 4 kilos. Il se développe en 62 à 85 jours. Le mésocarpe du fruit est épais de 2 à 3 centimètres, mou et comestible mais insipide. La pulpe est claire, blanche à orange, sucrée et acidulée, de saveur variable mais toujours moins marquée que celle du maracuja. La pollinisation manuelle est souvent conseillée. Cette espèce est tolérante à *Alternaria passiflorae* (MACMILLAN et GRAVES, 1992) et résistante au flétrissement, mais particulièrement sensible aux nématodes et à *Xanthomonas* sp. (OLIVEIRA et FERREIRA, 1991; VANDERPLANK, 1991).

Il ne semble pas qu'elle ait fait l'objet de travaux d'amélioration. On en distingue cependant plusieurs types différant par la taille du fruit, l'épaisseur du mésocarpe et son goût. HOWELL (1976) décrit deux formes courantes, l'une, autofertile, qui donne des fruits petits — de 15 à 20 centimètres — mais nombreux, et l'autre, qu'il appelle *P. quadrangularis* var. *macrocarpa*, autostérile, dont les fruits atteignent 30 centimètres.

La passiflore à tiges ailées, *P. alata*, appelée aussi maracuja doux au Brésil, où elle est la seconde espèce en importance économique, est très proche de *P. quadrangularis*. C'est une liane très polymorphe, aux tiges épaisses, quadrangulaires et nettement ailées. Ses feuilles, ovales ou oblongues, de 10 à

15 centimètres de long sur 7 à 10 de large, sont utilisées pour l'extraction d'un sédatif, la passiflorine. Ses fleurs, très odorantes, sont semblables à celles de *P. quadrangularis*, mais plus petites — de 7 à 10 centimètres de large et jusqu'à 15 centimètres chez certains cultivars ornementaux. Son fruit est ovale, ovoïde ou pyriforme, jaune à orange vif et mesure de 8 à 15 centimètres de long sur 5 à 10 de large. La pulpe est acidulée et savoureuse, ce qui explique son succès sur le marché du fruit frais. Selon la description de cinq accessions brésiliennes, le poids du fruit varie de 90 à 300 grammes et la teneur en pulpe, de 17 à 26 %. Le jus, de 15 à 25 °Brix, représente de 14 à 21 % du fruit. On observe également une variabilité dans la sensibilité au flétrissement chez cette passiflore (OLIVEIRA *et al.*, 1982) et certaines accessions résistantes sont utilisées comme porte-greffe pour *P. edulis* (OLIVEIRA *et al.*, 1994). En revanche, cette espèce est sensible aux nématodes du genre *Meloidogyne* et à *Xanthomonas* spp. (OLIVEIRA et FERREIRA, 1991). Elle peut s'hybrider avec *P. edulis*, pourpre ou jaune, et avec *P. quadrangularis* (RUBERTE-TORRES et MARTIN, 1974 ; VANDERPLANK, 1991 ; OLIVEIRA *et al.*, 1994).

#### LES CURUBAS

Les curubas — *tacsos*, en Equateur, et *tumbos*, en Bolivie et au Pérou — sont des fruits longs, étroits, à peau molle, très communs dans les pays andins. La principale espèce cultivée, *P. mollissima*, est une liane ligneuse, à feuilles profondément trilobées, de 5 à 10 centimètres de long sur 6 à 12 de large. Sa fleur est pendante et sa corolle est de taille très variable et plus ou moins ouverte, avec des sépales et des pétales rose pâle à rouge vif, longs de 2,5 à 5,5 centimètres (planche XII, 3). La couronne est réduite à un verticille de tubercules blancs sur fond rouge. L'hypanthium est long de 6 à 11 centimètres, large de 1 à 1,5 centimètre. Le fruit est oblong, de 6 à 15 centimètres de long sur 3 à 5 de large, avec des extrémités plus ou moins arrondies ; il pèse de 50 à 150 grammes pour une moyenne de 80 grammes. Le péricarpe est jaune clair, plus rarement vert, plus ou moins pubescent, mince et souple mais coriace. Riche en pectine, il peut être incorporé dans le processus de transformation s'il est en parfait état, sans taches d'antracnose. La pulpe, qui constitue 60 % du poids du fruit, est rose saumon à orange sombre, peu acide, très agréablement parfumée mais le plus souvent astringente.

La plante pousse entre 2 000 et 3 000 mètres d'altitude, parfois jusqu'à 3 600 mètres, à des températures moyennes de 12 à 15 °C et des humidités relatives de 70 à 80 %. Elle ne s'adapte pas aux climats plus chauds mais elle est sensible aux gelées prolongées. Elle entre en production vers 18 mois. Sa culture commerciale a débuté dans les années 50. Son rendement varie de 7 tonnes par hectare et par an, en culture paysanne (CAMPOS, 1992), à 45 tonnes, dans les meilleures conditions. Les principaux problèmes phytosanitaires sont l'antracnose, qui déprécie les fruits, et les nématodes du genre *Meloidogyne*. C'est une espèce allogame ; son autofécondation répétée entraîne une forte perte de vigueur (SCHOENIGER, 1986).



L'espèce la plus proche de *P. mollissima* est *P. tripartita*, originaire de l'Equateur et du nord du Pérou, où elle est cultivée en plantations familiales, entre 1 800 et 3 500 mètres. Elle donne une curuba de 6 à 8 centimètres de long, légèrement effilée du côté du pédoncule, jaune foncé souvent teinté de rouge, avec une pulpe orange foncé semblable à celle de *P. mollissima* (ESCOBAR, 1981).

*P. cumbalensis* var. *goudotiana* — *curuba bogotana* ou *rosy passionfruit* —, originaire des Andes colombiennes, donne une curuba obovoïde, avec une peau rouge vif et une pulpe translucide légèrement orangée, peu abondante et douce. Elle peut être cultivée entre 1 800 et 3 000 mètres et consommée de la même façon que *P. mollissima*. Sa saveur se rapproche de celle de la grenadille de montagne. Elle est extrêmement variable et compte neuf variétés botaniques (HOLM-NIELSEN *et al.*, 1988). Elle est résistante aux maladies fongiques — oïdium, anthracnose et *Alternaria* (SAÑUDO et JURADO, 1990). Elle est allogame et peut manifester une dépression liée à la consanguinité (SCHOENIGER, 1986).

## La composition chimique

La composition chimique des différentes passiflores est présentée dans le tableau 1 (CHAN, 1980). La pulpe des passiflores possède une forte teneur en glucides et en phosphore. Le maracuja jaune contient une quantité importante d'amidon, de l'ordre de 2,4 %, qui augmente la viscosité du jus et gêne la transmission de la chaleur pendant la pasteurisation et la concentration, surtout quand la température de gélatinisation est dépassée (IDARRAGA, 1992). Les maracujas et la curuba ont des teneurs élevées à très élevées en provitamine A. Les maracujas et, surtout, la curuba sont d'excellentes sources de vitamine C. Les teneurs en riboflavine et en niacine sont également intéressantes.

## Le polymorphisme des marqueurs moléculaires

Do *et al.* (1992) ont étudié, grâce aux marqueurs RFLP, l'ADN chloroplastique de deux génotypes de *P. edulis*, l'un sauvage et l'autre cultivé, celui de *P. e. flavicarpa*, ainsi que ceux des espèces *P. ligularis*, *P. alata*, *P. caerulea*, *P. coccinea*, *P. suberosa*, *P. foetida* et d'hybrides intra et interspécifiques. La taille du génome chloroplastique du maracuja a été estimée à 110 000 paires de bases. Les formes pourpre et jaune se distinguent par trois fragments de restriction, contre seulement un pour les deux génotypes pourpres. Le génome chloroplastique de *P. alata* diffère de celui de *P. edulis* pour 41 % de ses séquences, alors que celui de *P. coccinea* ne s'en éloigne que pour 29 % de ses séquences. Le génome chloroplastique de *P. alata* a cependant une taille proche de celle de *P. edulis* : 113 000 paires de bases.

Dans le cadre des études sur les passiflores andines coordonnées par l'IPGRI, plusieurs techniques de marquage ont été mises en œuvre : isoenzymes, RFLP, RAPD et AFLP. Les tout premiers résultats des études par RFLP montrent un

Tableau 1. Composition de 100 grammes de pulpe pour les cinq espèces de passiflores les plus répandues, d'après BERNAL (1992), CHAN (1980) et VANDERPLANK (1991).

	Maracuja pourpre ( <i>P. edulis</i> )	Maracuja jaune ( <i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> )	Grenadille de montagne ( <i>P. ligularis</i> )	Barbadine ( <i>P. quadran- gularis</i> )	Curuba ( <i>P. mollissima</i> )
Eau (g)	75-85	80-87	79-86	78-88	92
Protéines (g)	0,4-2,2	0,7	0,47-1,1	0,3-0,9	0,6
Lipides (g)	0,1-0,7	0,2	0,1-1,5	0,2-1,2	0,1
Glucides (g)	13-21,2	13,7	12	10,1	6,3
Cendres (g)	0,3-0,8	0,5	0,9-1,3	0,8-0,9	0,7
Calcium (mg)	3,6-13	4	7-13,7	9-10	4
Phosphore (mg)	12,5-64	25	30-78	22-40	20
Fer (mg)	0,2-1,6	0,4	0,8-1,56	0,6-3	0,4
Vitamine A (UI)	700-1 310	2 410	0	70	1 700
Riboflavine (mg)	0,1-0,15	0,1	0,1-0,12	0,1	0,03
Niacine (mg)	1,5-1,7	2,2	1,8-2,1	2,7-15,3	2,5
Vitamine C (mg)	30	16-29	20-28	14-20	64-70
Energie (kCal)	51-90	53	46-80	41	25
Fibres (g)	0	0,2	0,3-5,6	0-3,6	0,3

important polymorphisme génétique pour les huit espèces étudiées à ce jour. Deux groupes ressortent clairement : le premier, avec deux sous-groupes, correspond aux deux principales espèces cultivées de la section *Tiliaefoliae* du sous-genre *Passiflora*, *P. ligularis* et *P. maliformis* ; le second est surtout constitué d'accessions du sous-genre *Tacsonia* (I. Sanchez, comm. pers.). Ces résultats sont un premier pas vers une meilleure compréhension de la structure du genre *Passiflora*.

## Les espèces apparentées

### L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Le problème de l'origine des passiflores cultivées ne se pose pas dans la mesure où elles existent toutes encore à l'état sauvage, parfois sous des formes directement cultivables. Elles se sont souvent naturalisées dans les pays où elles ont été introduites pour la culture. Mais nombre d'espèces sauvages disparaissent, parfois même avant d'avoir été identifiées, du fait de la dégradation rapide des milieux qui les abritent, notamment les vallées andines, dont l'isolement a favorisé l'apparition de nombreuses espèces endémiques.

Même les passiflores les plus cultivées semblent avoir été domestiquées récemment. En outre, bien que les fleurs et les fruits de la passion aient été abondamment décrits, en raison de leur symbolisme religieux, il est très difficile de savoir précisément à quelles espèces se réfèrent les documents anciens. Les noms actuels dérivent directement des noms amérindiens rapportés dès 1582 : *curubabi*, *badeas*, *chupas*...

#### LES ESPÈCES SAUVAGES ET ORNEMENTALES PROCHEs

##### Le sous-genre *Passiflora*

*P. incarnata*, espèce type du genre *Passiflora* et de la section *Incarinatae* à laquelle appartient *P. edulis*, est originaire des zones sèches du sud-est des Etats-Unis, où elle est appelée *maypop*. Son intérêt réside surtout dans sa proximité taxonomique avec *P. edulis* et dans la résistance de sa racine à *Fusarium* et au froid — jusqu'à  $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$  (VANDERPLANK, 1991). Elle présente de plus une résistance à certains potyvirus auxquels *P. e. flavicarpa* est sensible (WINKS *et al.*, 1988 ; BIN, 1992). Dans la même section, on trouve une autre espèce florale, *P. cincinnata*, dont les fruits sont parfois consommés.

*P. caerulea* — *blue passion flower* —, de la section *Lobatae*, est une des passiflores ornementales les mieux connues en région tempérée, où elle a été introduite dès 1699. Elle est réputée pour sa résistance au froid et repart de la racine après des hivers trop rudes. Elle donne une profusion de fruits jaunes à orange, de la taille d'un œuf de poule, dont la pulpe rouge est comestible mais insipide. En Afrique du Sud, elle est utilisée comme porte-greffe pour *P. edulis*, du fait de sa résistance au froid, à la pourriture du collet due à *Phytophthora* et à la fusariose et de sa forte tolérance aux nématodes et aux sols salins ou détrempés (TERBLANCHE *et al.*, 1986). Mais sa tendance à rejeter au pied pose un problème (WINKS *et al.*, 1988).

Parmi les espèces proches de *P. ligularis*, on trouve une espèce andine, *P. tiliaefolia*, et deux espèces de basse altitude, *P. triloba* et *P. palenquensis*. La distinction entre ces espèces est difficile et les trois premières sont fréquemment confondues. *P. platyloba* est une espèce peu connue, que l'on trouve en Amérique centrale, du Guatemala au Costa Rica. Son fruit est petit — 3 à 4 centimètres de long et 1 à 2 de diamètre — avec un péricarpe dur et une pulpe très acide (KILLIP, 1938). Elle serait cultivée en Floride (HOWELL, 1976).

##### Le sous-genre *Tacsonia*

*P. mixta*, ou *curubito de indio*, est l'espèce type du sous-genre *Tacsonia*. Très polymorphe, elle se rencontre de la Bolivie au Venezuela, où elle pousse entre 1 700 et 3 700 mètres d'altitude. Elle ressemble à *P. mollissima* et donne des fruits ovoïdes ou oblongs de 4 à 7 centimètres de long pour 2 à 4 centimètres de diamètre. Le péricarpe est vert à jaune plus ou moins coriace et l'arille gris, jaune ou orange clair. Le fruit est parfois vendu sur les marchés, mais peu cultivé. Cette espèce s'adapte facilement à des climats plus secs et plus chauds et à des alti-

tudes moins élevées. Elle est résistante à l'antracnose, à l'oïdium, à *Alternaria passiflorae* et probablement à *Meloidogyne* (ESCOBAR, 1981 ; SCHOENIGER, 1986 ; SAÑUDO et JURADO, 1990).

### Le sous-genre *Manicata*

Le sous-genre *Manicata* possède des caractéristiques morphologiques intermédiaires entre celles des sous-genres *Passiflora* et *Tacsonia*. L'espèce *P. manicata* donne un fruit globuleux à oblong, de 3 à 6 centimètres de long sur 3 à 4 de diamètre, dont le péricarpe, vert à maturité, est coriace et l'arille, gris ou orangé, peu succulent (planche XII, 4). Elle se distingue des espèces du sous-genre *Tacsonia* par son habitat naturel situé à plus basse altitude, entre 1 500 et 2 700 mètres sur les versants andins semi-arides, du Venezuela au nord du Pérou, et par sa floraison, qui se produit en période sèche. Elle s'adapte au climat subtropical de la Floride (HOWELL, 1976). Elle est très polymorphe, très rustique, et résistante aux nématodes et aux maladies fongiques — antracnose, oïdium et *Alternaria*. Elle peut servir de porte-greffe pour *P. mollissima* (SAÑUDO et JURADO, 1990 ; CAMPOS, 1992). Elle est autocompatible comme *P. mollissima*, et capable d'autopollinisation spontanée grâce au contact temporaire entre ses anthères et ses stigmates (ESCOBAR, 1985 ; GIRON, 1992).

### Les croisements interspécifiques

Dans le sous-genre *Passiflora*, malgré de fortes incompatibilités interspécifiques, de nombreux croisements ont permis d'obtenir des formes florales nouvelles. Ainsi, l'espèce *P. caerulea* a été croisée avec plusieurs espèces, dont *P. alata*, *P. quadrangularis*, *P. incarnata* et *P. amethystina* (VANDERPLANK, 1991). De même, RUBERTE-TORRES et MARTIN (1974) et PAYAN et MARTIN (1975) ont obtenu 12 hybrides différents à partir de 42 croisements impliquant 7 espèces.

Pour améliorer *P. edulis*, on fait appel le plus souvent à son croisement avec *P. incarnata*. Certains auteurs ont trouvé des hybrides F<sub>1</sub> fertiles (BEAL, 1972 ; ANDERSON, 1976 ; WINKS *et al.*, 1988), d'autres, en revanche, considèrent les hybrides comme stériles et ont dû recourir au doublement chromosomique pour restaurer partiellement leur fertilité (KNIGHT, 1991). Les deux formes de *P. edulis* ont également été croisées avec *P. cincinnata*. Selon HOWELL (1976), l'hybride ressemble au parent *P. edulis* mais ne fleurit pas. Les hybrides obtenus par RUBERTE-TORRES et MARTIN (1974) sont intermédiaires et fleurissent normalement. Leur fruit est comestible. Ces auteurs considèrent ce croisement fertile comme particulièrement intéressant.

Les barrières interspécifiques sont beaucoup plus faibles dans le sous-genre *Tacsonia*. On observe fréquemment des hybrides interspécifiques spontanés, impliquant des formes sauvages et cultivées, notamment entre *P. mollissima*, *P. tripartita*, *P. cumbalensis*, *P. mixta* et *P. pinnatistipula* (KILLIP, 1938 ; ESCOBAR, 1981). Les croisements expérimentaux avec *P. mollissima* comme parent

femelle et les hybrides  $F_1$  sont fertiles. Cependant, la fertilité baisse fortement dans les générations suivantes,  $F_2$  et rétrocroisement ( $R_1$ ), du fait d'une floraison ou d'une fructification réduite, qu'aggravent une mauvaise germination des graines et une mortalité élevée (SCHOENIGER, 1986).

L'espèce *P. manicata* peut s'hybrider avec *P. mollissima*, quel que soit le sens du croisement, et avec *P. edulis*, si cette espèce est utilisée comme parent mâle. Les descendants de ces croisements sont assez fertiles (ESCOBAR, 1985).

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

On observe plusieurs stades de sélection chez les passiflores, en relation avec la coexistence de toutes les étapes de la domestication. La plupart des espèces, peu cultivées, voire simplement cueillies, n'ont jamais subi de sélection. Pour les espèces cultivées dans les jardins familiaux, la mise en culture a abouti à la création de quelques types particuliers, comme la barbadine à grands fruits, *P. quadrangularis* var. *macrocarpa*, dont la taille du fruit est exceptionnelle. Dans le cas d'espèces commercialisées, comme le maracuja, la grenadille de montagne et les curubas, le producteur opère une sélection phénotypique, ou massale, douce lorsqu'il renouvelle sa plantation par semis : il prélève alors des graines dans un petit nombre de beaux fruits, récoltés sur une ou deux plantes qui lui ont semblé plus performantes. Du fait de la taille des parcelles, l'effectif de la population est peu important et l'intensité de la sélection est faible et ce, d'autant plus que le cycle de renouvellement de la culture est long. Cette pratique et les échanges de matériel entretiennent une forte variabilité dans les populations.

Dans des régions où les cultures de maracujas sont étendues et intensives, comme dans le Minas Gerais, au Brésil, des entreprises privées ont développé des populations synthétiques à partir de la sélection d'une, voire de plusieurs dizaines de clones parentaux maintenus végétativement pour former des blocs semenciers.

Dans les pays développés — où la production commerciale s'intéresse essentiellement au maracuja et s'effectue souvent en conditions climatiques suboptimales —, les programmes à court et à moyen termes visent à créer, à sélectionner et à cloner des hybrides entre les formes pourpre et jaune du maracuja ; l'autofertilité de ces hybrides devant assurer la fructification en culture monoclonale. Ces travaux sont actuellement réalisés à partir de bases génétiques beaucoup trop étroites pour déboucher sur des variétés vraiment nouvelles. Des programmes à plus long terme, fondés sur les hybridations interspécifiques et les introgressions dans le sous-genre *Passiflora*, pourraient

remédier à cet inconvénient en élargissant la variabilité disponible. Mais, là encore, l'insuffisance des collections de travail constitue un handicap pour l'identification des caractères intéressants et des génotypes donneurs. La résistance au froid, clairement identifiée chez *P. incarnata* et *P. caerulea*, et la résistance à la fusariose, trouvée chez *P. alata*, font toutefois l'objet d'intéressants programmes d'hybridations et de rétrocroisements, dont le plus avancé est le programme de sélection d'un matériel porte-greffe en Australie (WINKS *et al.*, 1988).

## Les objectifs de sélection

Les principaux objectifs de sélection sont résumés dans le tableau 2. Lorsque le greffage est pratiqué, ils peuvent être scindés en deux : les objectifs relatifs au porte-greffe — résistances aux parasites et aux maladies des racines et du collet — et ceux qui concernent la partie aérienne.

## Les techniques d'amélioration génétique

### LES MÉTHODES FONDÉES SUR LA REPRODUCTION SEXUÉE

Une première solution économique pour la sélection des passiflores peut être de rationaliser la sélection phénotypique du producteur et d'exploiter la variabilité présente dans les populations cultivées. La valeur propre des génotypes retenus dans différents vergers est confirmée dans des essais en conditions contrôlées, où ils sont cultivés ensemble à partir de boutures. Ainsi, l'étude de la variabilité génétique de 110 clones sélectionnés dans 9 vergers a mis en évidence des héritabilités élevées pour le rendement et la précocité. Le gain génétique attendu par la sélection et l'utilisation directe de 24 de ces clones était de 29 % pour le rendement et de 89 % pour la précocité (MALUF *et al.*, 1989). Cette première étape ouvre la voie à une sélection fondée sur l'évaluation de la valeur en croisement.

Dans un second temps, on procède à un test de descendances demi-frères ou pleins frères sur une demi-douzaine d'individus par descendance. Le clonage puis l'intercroisement des meilleurs parents peut déboucher sur la création de populations synthétiques. La sélection se poursuit en utilisant, pour le second cycle, les semences des meilleurs individus issus des meilleures familles (OLIVEIRA et FERREIRA, 1991). Cette sélection intra et interfamiliale est en cours au Brésil.

Ces méthodes sont bien adaptées à un objectif de développement régional : elles permettent d'augmenter progressivement la qualité et la productivité, dont le niveau actuel est généralement éloigné du potentiel des différentes espèces. Elles ne conviennent pas, en revanche, à l'amélioration de la résistance aux maladies.

Tableau 2. Objectifs de sélection.

Objectif	Critères de sélection
Productivité	Vigueur, précocité, productivité (floraison, nouaison) Autofertilité (variétés clones)
Qualité du fruit	Taille suffisante et homogène Rendement en pulpe et/ou en jus Rapport sucre/acidité adapté (frais ou transformation) et arôme de la pulpe Couleur de la pulpe attractive, jaune foncé pour les maracujas, orange à saumon pour les curubas et la barbadine Graines petites Péricarpe coloré, turgescence (lisse), durable et résistant au transport
Résistance aux maladies fongiques	<i>Alternaria alternata</i> , <i>A. passiflorae</i> et autres espèces, chez les maracujas et les curubas <i>Fusarium oxysporum</i> et <i>F. solani</i> chez le maracuja pourpre et la grenadille de montagne <i>Phytophthora nicotianae</i> et <i>P. cinnamomi</i> chez les maracujas <i>Septoria passiflorae</i> chez le maracuja pourpre <i>Oidium</i> sp. chez les curubas <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (anthracnose) et <i>Cladosporium herbarum</i> , surtout pour les curubas
Résistance aux maladies bactériennes	<i>Xanthomonas passiflorae</i> et <i>X. campestris</i> pv. <i>passiflorae</i> pour les maracujas, <i>P. alata</i> et la barbadine
Résistance aux maladies virales	Pötyvirus pour les maracujas (PWV et SMV) et pour la grenadille ( <i>ringspot</i> ) Tymovirus et clostérovirus pour les maracujas
Résistance aux nématodes	<i>Meloidogyne incognita</i> et <i>M. javanica</i> pour les maracujas, la barbadine, <i>P. alata</i> et les curubas <i>Rotylenchulus reniformis</i> pour le maracuja pourpre
Adaptation climatique	Résistance au froid pour les maracujas jaune et pourpre et aux gelées pour les curubas

Pour parvenir à des améliorations plus sensibles, et notamment pour introduire des caractères nouveaux tels que la résistance aux maladies, il faut explorer toute la variabilité disponible et identifier les sources de résistance. Jusqu'à

présent, les travaux ont essentiellement porté sur l'étude des possibilités offertes au niveau interspécifique, et rares sont ceux qui ont cherché à exploiter la variabilité intraspécifique, pourtant très large. Ce n'est que très récemment que les ressources génétiques des passiflores ont commencé d'être prospectées, échantillonnées et évaluées. La constitution de collections en champ se heurte encore à de nombreuses contraintes : l'important développement végétatif des lianes — chaque plante exige de 10 et 25 mètres carrés pour croître — ; la difficulté de leur individualisation, qui complique le relevé des données ; la durée de l'évaluation — plusieurs années de récolte sont parfois nécessaires pour estimer le potentiel de production d'un génotype.

La réalisation d'un schéma de croisements intraspécifiques ne pose pas de problèmes particuliers. Les croisements se font aisément, la morphologie et la physiologie florales se prêtant parfaitement aux manipulations — émasculature, pollinisation, étiquetage. Il faut néanmoins prendre en compte les situations d'incompatibilité, ainsi que le faible taux de nouaison lié à la production de fleurs partiellement ou totalement femelle-stériles. L'évaluation des familles et des individus subit les mêmes contraintes d'espace, de temps et de coût que l'évaluation du matériel de base.

Pour les croisements interspécifiques, il faut distinguer les sous-genres *Passiflora* et *Tacsonia*. Chez ce dernier, tous les auteurs s'accordent sur la facilité d'obtention des hybrides  $F_1$  et sur leur intérêt potentiel — transfert de résistances aux maladies fongiques —, mais les stérilités et les anomalies rencontrées par SCHOENIGER (1986) en  $F_2$  montrent que l'amélioration au niveau interspécifique reste un processus de longue haleine. Les croisements interspécifiques dans le sous-genre *Passiflora* requièrent souvent des techniques particulières comme l'hormonage, qui retarde l'abscission florale, ou la double pollinisation intra et interspécifique (PAYAN et MARTIN, 1975). La fertilité des croisements et des hybrides obtenus est bien moindre.

## LES BIOTECHNOLOGIES

### La multiplication *in vitro*

La culture de tissus avait pour objectif premier de pallier les problèmes liés à la multiplication végétative traditionnelle, notamment l'inefficacité du bouturage dans le sous-genre *Tacsonia*. Elle visait également à remédier aux viroses du maracuja.

Cette technique de micropropagation a tout d'abord été appliquée avec succès à du matériel juvénile, avec la formation fréquente de cals et le risque de variations somaclonales. Le matériel adulte s'est révélé, en revanche, récalcitrant, et ce n'est que récemment que des techniques satisfaisantes de multiplication de plantes adultes, évaluées et sélectionnées au champ, ont été mises au point. CANCINO et HODSON (1994) ont induit la multiplication et la croissance de bourgeons de *P. e. flavicarpa*, à partir de nœuds et de bourgeons cultivés sur un milieu de Murashige et Skoog (MS),



avec un antibiotique, la cefotaxime, et en l'absence de régulateurs de croissance. Ils ont ensuite obtenu l'enracinement sur un milieu MS de base.

La culture de tissus peut également apporter une réponse au problème de la conservation des ressources génétiques. Des protocoles sont établis afin de mettre en place des collections *in vitro* en conditions de croissance minimale pour plusieurs espèces : *P. e. flavicarpa*, *P. ligularis*, *P. maliformis*, *P. quadrangularis*, *P. mollissima*, *P. caerulea*, *P. erythrophylla* et *P. cuspidifolia*. La stabilité génétique du matériel conservé ou multiplié *in vitro* est vérifiée par des techniques moléculaires, qui font appel aux isoenzymes, à l'ADN chloroplastique, à la PCR et aux RFLP (GONGORA *et al.*, 1994).

Les techniques de régénération, qui sont actuellement mises au point, ouvrent la voie à la manipulation du génome, par transformation génétique ou par hybridation somatique. Ainsi, des plantes ont été régénérées par organogénèse directe à partir d'explants de feuilles, de cotylédons et d'hypocotyles chez *P. e. flavicarpa*, *P. amethystina*, *P. giberti*, *P. maliformis* et *P. mollissima* (CANCINO et HODSON, 1994 ; DORNELAS et VIEIRA, 1994 ; OVALLE, 1995). La régénération a également été obtenue à partir de protoplastes de mésophylle, pour *P. e. flavicarpa* (D'UTRA-VAZ *et al.*, 1993), et de cotylédons, pour *P. e. flavicarpa*, *P. amethystina* et *P. cincinnata*, avec, dans ce dernier cas, 40 % des plantes régénérées polyploïdes (DORNELAS et VIEIRA, 1993). Une technique d'isolement et de culture de protoplastes de pollen de *P. mollissima* vient d'être décrite (ESPINDOLA, 1995).

### Les techniques de manipulation du génome

On a pu réaliser l'hybridation somatique entre *P. e. flavicarpa* et *P. incarnata* par électrofusion de protoplastes. L'analyse de marqueurs morphologiques, feuilles et fleurs, et moléculaires, isoenzymes et RAPD, a confirmé la nature hybride des plantes régénérées (OTONI *et al.*, 1995). Leur viabilité pollinique est très réduite : environ 15 %, contre 81 à 86 % pour les parents. Le rétrocroisement avec *P. e. flavicarpa* est fertile, à l'inverse de son réciproque, et la plupart des semences produites n'ont pas avorté.

Des explants de feuilles et de tiges de *P. e. flavicarpa* ont été transformés au moyen d'une souche d'*Agrobacterium tumefaciens* porteuse du gène *nptII*. Trois plantes transgéniques ont été régénérées, puis enracinées et acclimatées (MANDERS *et al.*, 1994). L'unité de biologie végétale de l'université Javeriana, en Colombie, en collaboration avec le Plant Genetic Manipulation Group de l'université de Nottingham, au Royaume-Uni, et le Plant Pathology Department de l'université de Floride, aux Etats-Unis, a transféré à *P. e. flavicarpa* deux gènes de protéines de potyvirus, l'un du PWV et l'autre du SMV (*soybean mosaic virus*). La transformation génétique a été obtenue par l'infection de disques foliaires avec des souches d'*A. tumefaciens* porteuses de l'un ou l'autre de ces gènes ainsi que du gène marqueur *nptII*. La présence des gènes viraux, qui doivent conférer aux plantes régénérées une protection contre les potyvirus, et leur expression dans la plante sont actuellement testées par des techniques moléculaires.

## Le progrès génétique et la diffusion des variétés

La littérature fournit très peu d'information sur la création des premières sélections clonales de maracuja à Hawaii et en Australie. Certaines de ces variétés proviennent du clonage d'individus d'élite, qui étaient parfois des hybrides spontanés, repérés dans les parcelles de production, ce qui implique une autofertilité minimale ou la culture d'un mélange de clones.

Des hybrides ont ensuite été créés entre les formes pourpre et jaune, puis par croisements entre eux (ABEYSINGHE, 1973). La production australienne repose essentiellement sur les hybrides entre des maracujas pourpres et un seul clone de la forme jaune, obtenus à la fin des années 50. Leur avantage réside dans leur productivité, mais ils sont sensibles à *Alternaria alternata* et au PWV. Leur propagation par bouture transmet le virus. Le greffage de jeunes semenceaux de *P. edulis* sur de jeunes semenceaux de *P. e. flavicarpa* s'est avéré le seul moyen d'obtenir du matériel sain. Au niveau intraspécifique, ni l'autofécondation ni le croisement de retour sur *P. edulis* n'ont permis d'obtenir un matériel compétitif. Le programme de sélection de greffons est actuellement limité à l'intercroisement des hybrides à haut rendement, ou à leur croisement avec la variété résistante Tom's Special.

L'hybridation interspécifique entre *P. edulis* et *P. incarnata* a donné des plantes résistantes au froid et hautement tolérantes au virus. Ces hybrides sont fertiles et la sélection de ce matériel est en voie d'aboutir à des types commerciaux ayant conservé la résistance au froid et la tolérance au virus. Pour les porte-greffe, la production repose sur l'utilisation de sélections de semenceaux de *P. e. flavicarpa* résistants à la fusariose, à *Phytophthora* et aux nématodes mais sensibles au froid et au PWV. Un nouveau programme, fondé également sur les hybrides interspécifiques avec *P. incarnata*, a été entrepris. Au stade actuel, la meilleure sélection est la 3-19 issue de la  $F_3$ , qui manifeste une croissance vigoureuse et plus précoce que les porte-greffe de *P. e. flavicarpa*, mais avec encore une forte variabilité. Sa sensibilité à la fusariose est intermédiaire entre celle de *P. edulis* et celle de *P. e. flavicarpa*. D'autres accessions, de *P. incarnata* mais aussi de *P. caerulea*, sont testées pour l'hybridation avec *P. e. flavicarpa* (WINKS *et al.*, 1988).

En ce qui concerne la grenadille de montagne et la barbadine, aucun travail de sélection n'est décrit dans la littérature. Pour la curuba, SCHOENIGER (1986) décrit de manière détaillée les résultats de croisements entre *P. mollissima*, *P. mixta* et *P. cumbalensis*, visant l'introgression de gènes de résistance à l'oïdium et à l'antracnose. Les hybrides  $F_1$  résistants sont remarquables par leur vigueur, par la grande taille de leurs feuilles, de leurs stipules, de leurs bractées et de leurs fleurs et par leur viabilité pollinique égale ou supérieure à celle des espèces parentales (ESCOBAR, 1981). Cependant, la fertilité baisse

fortement dans les générations  $F_2$  et  $R_1$ , par manque de floraison ou de fructification, aggravée par une mauvaise germination et une mortalité élevée. La variabilité obtenue est considérable, entre autres pour les caractéristiques du fruit — production, taille, forme, succulence et saveur des arilles —, avec de nombreux cas de transgression dans les ségrégations et l'apparition de formes foliaires ou florales anormales. L'autofécondation des meilleures plantes de la  $F_2$  et de la  $R_1$  de *P. mollissima* et *P. cumbalensis* a donné une troisième génération, qui se caractérise également par une germination anormale, un manque de vigueur, une forte mortalité et une variabilité accrue, avec l'apparition de caractères nouveaux, inconnus chez les espèces parentales. En définitive, les résultats de SCHOENIGER (1986) indiquent de nombreuses divergences entre *P. mollissima* et les deux autres espèces, et montrent que, malgré leur ressemblance et leur compatibilité, l'amélioration par introgression interspécifique est une voie longue et difficile.

REMERCIEMENTS. Les auteurs remercient Catherine Mathuriau pour son aide dans l'édition du manuscrit.

## Références bibliographiques

- ABEYSINGHE A., 1973. Commercial passion fruit cultivation, processing and marketing. *Journal of the National Agricultural Society of Ceylon*, 9 : 88-111.
- ANDERSON E.R., 1976. A comparison of two species of *Passiflora*. *Dissertation Abstracts International*, 36 : 4267B.
- BEAL P.R., 1972. Two new interspecific hybrids in the genus *Passiflora*. *SABRAO Newsletter*, 4 : 113-115.
- BEAL P.R., 1973. Cytology of the native Australian and several exotic *Passiflora* species. 2. Chromosome morphology. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 30 : 17-18.
- BEAL P.R., 1975. Hybridization of *Passiflora edulis* Sims and *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Degener. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 32 : 101-111.
- BERNAL J.A., 1992. El cultivo de la granadilla, *Passiflora ligularis*. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 153-161.
- BIN Y., 1992. Diseases of golden passion fruit, *Passiflora edulis* var. *flavicarpa* in Malaysia. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 145-146.
- CAMPOS T.C., 1992. El cultivo de la curuba, *Passiflora mollissima* (H.B.K.) Bailey, en Colombia. *Acta Horticulturae*, n° 310 : 215-229.

- CANCINO O., HODSON E., 1994. Cultivo de tejidos y micropropagación en maracuyá, *Passiflora edulis* var. *flavicarpa* Degener. Tablero, Revista del Convenio Andrés Bello, 18 : 81-83.
- CHAN H.T., 1980. Passion fruit. In : Tropical and subtropical fruits: composition, properties and uses, S. Nagy et P. Shaw éd., Westport, Etats-Unis, AVI Publishing, p. 36-47.
- CORRIVEAU J.L., COLEMAN A.W., 1988. Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species. American Journal of Botany, 75 : 1443-1458.
- DO Y.Y., SHIH C.T., HUANG P.L., 1992. Restriction patterns and inheritance of chloroplast DNA in *Passiflora edulis* Sims and its related species: the impact of biological research on agricultural productivity. In : SABRAO international symposium. Taipei, Taiwan, SABRAO, p. 10-13.
- DORNELAS M.C., VIEIRA M.L., 1993. Plant regeneration from protoplast cultures of *Passiflora edulis* var. *flavicarpa* Deg., *P. amethystina* Mikan and *P. cincinnata* Mast. Plant Cell Reports, 113 : 23-27.
- DORNELAS M.C., VIEIRA M.L., 1994. Tissue culture studies on species of *Passiflora*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 36 : 211-217.
- ESCOBAR L.A., 1981. Experimentos preliminares en la hibridación de especies comestibles de *Passiflora*. Actualidades Biológicas, 10 : 103-111.
- ESCOBAR L.A., 1985. Biología reproductiva de *Passiflora manicata* e hibridación con la curuba, *Passiflora mollissima*. Actualidades Biológicas, 14 : 111-121.
- ESCOBAR L.A., 1992. La sistemática y evolución de las passifloras. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 51-54.
- ESPIÑOLA C., 1995. Aislamiento y cultivo de protoplastos de polen de *Passiflora mollissima* (H.B.K.) Bailey. Thèse de Maestría, Universidad Javeriana, Bogotá, Colombie, 70 p.
- FOUQUE A., FOUQUE R., 1980. Quelques notes sur la grenadille jaune, *Passiflora edulis* Sims. var. *flavicarpa*. Fruits, 35 : 309-312.
- GIRON M., 1992. Biología floral de dos especies de passifloras. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 89-93.
- GONGORA G.A., HODSON DE JARAMILLO E., CONSTANTINO S., 1994. Conservación genética *in vitro* de passifloras silvestres y cultivadas. In : Primer congreso nacional sobre biodiversidad. Cali, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 309-314.
- HADDAD G.O., FIGUEROA R.M., 1972. A study of flowering and fruiting of passion fruit (*Passiflora quadrangularis*). Agronomía Tropical, 22 : 483-496.
- HAMMER L.H., 1987. The pollinators of the yellow passionfruit, do they limit the success of *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* as a tropical crop? Proceedings of the Florida State Horticultural Society, 100 : 283-287.
- HODSON J.E., CANCINO E.G., 1992. Micropropagación de la curuba, *Passiflora mollissima* (H.B.K.) Bailey (Passifloraceae). Bogotá, Colombie, Universidad Javeriana, Cuadernos de Divulgación, 15 p.

- HOLM-NIELSEN L., JORGENSEN P.M., LAWESSON J.E., 1988. Flora de Ecuador. 31. Passifloraceae. Copenhague, Danemark, University of Copenhagen, 130 p.
- HOWELL C.W., 1976. Edible fruited *Passiflora* adapted to South Florida growing conditions. Proceedings of the Florida State Horticultural Society, 89 : 236-238.
- IDARRAGA H., 1992. Parámetros de rendimiento y calidad del maracuyá como materia prima industrial. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 207-218.
- KILLIP E.P., 1938. The American species of Passifloraceae. Chicago, Etats-Unis, Field Museum of Natural History, 613 p.
- KNIGHT R.J., 1991. Development of tetraploid hybrid passion fruit clones with potential for the north temperate zone. HortScience, 26 : 1541-1543.
- KNIGHT R.J., 1992. Characters needed for commercially successful passion fruit. Proceedings of the Florida State Horticultural Society, 105 : 280-282.
- MALUF W.R., SILVA J.R., GRATTAPAGLIA D., TOMA-BRAGHINI M., CORTE R.D., MACHADO M.A., CALDAS L.S., 1989. Genetic gains via clonal selection in passion fruit, *Passiflora edulis* Sims. Revista Brasileira de Genética, 12 : 833-841.
- MANDERS G., OTONI W.C., D'UTRA-VAZ F.B., BLACKHALL N.W., POWER J.B., DAVEY M.R., 1994. Transformation of passionfruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener) using *Agrobacterium tumefaciens*. Plant Cell Reports, 13 : 697-702.
- MAY P.G., SPEARS E.E., 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). American Journal of Botany, 75 : 1830-1841.
- MCMILLAN R.T., GRAVES W.R., 1992. Susceptibility of *Passiflora* spp. to *Alternaria passiflorae*. In : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 123-124.
- NAKASONE H.Y., HIRANO R., ITO P., 1967. Preliminary observations on the inheritance of several factors in the passion fruit (*Passiflora edulis* L. and forma *flavicarpa*). Report of the Hawaii Agricultural Experimental Station, nº 161 : 1-11.
- OLIVEIRA J.C., FERREIRA F.R., 1991. Melhoramento genético do maracujazeiro. In : A cultura do maracujá no Brasil, A.R. Sao José et al. éd., Jaboticabal, Brésil, FUNEP, p. 211-239.
- OLIVEIRA J.C., FERREIRA F.R., RUGGIERO C., NAKAMURA K., 1987. Caracterização e avaliação de germoplasma de *Passiflora edulis*. In : Congresso brasileiro de fruticultura. Campinas, Brésil, Universidade Estadual de Campinas, p. 591-596.
- OLIVEIRA J.C., NAKAMURA K., CENTURION M.A., RUGGIERO C., FERREIRA F.R., MAURO A.O., 1994. Hibridação entre *Passiflora alata* Ait vs *P. edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg. In : Congresso brasileiro de fruticultura. Campinas, Brésil, Universidade Estadual de Campinas, p. 825-826.
- OLIVEIRA J.C., PAVANI M., RUGGIERO C., CASTRO R.R., 1983. Caracterização morfológica e físico-química de *Passiflora maliformis* L. (maracujá-maçã) na região de Jaboticabal (SP). Científica, 11 : 205-209.
- OLIVEIRA J.C., RUGGIERO C.K., NAKAMURA C.K., FERREIRA F.R., 1982. Variações observadas em frutos de *Passiflora alata* Ait. Proceedings of the Tropical Region American Society for Horticultural Science, 25 : 343-345.

OTONI V.C., BLACKHALL N.W., D'UTRA-VAZ F.B., CASALI V.W., POWER J.B., DAVEY M.R., 1995. Somatic hybridization of the *Passiflora* species, *P. edulis* var. *flavicarpa* Degener and *P. incarnata* L. *Journal of Experimental Botany*, 46 : 777-785.

OVALLE R., 1995. Organogénesis *in vitro* de *Passiflora mollissima* (H.B.K.) y *P. ligularis* Juss. a partir de discos foliares. Thèse de Maestría, Universidad Javeriana, Bogotá, Colombie.

PAYAN F.R., MARTIN F.W., 1975. Barriers to the hybridization of *Passiflora* species. *Euphytica*, 24 : 709-716.

PERRY N.B., ALBERTSON G.D., BLUNT J.W., COLE A.L., MUNRO M.H., WALKER J.R., 1991. 4-hydroxy-2-cyclopentenone: an anti-*Pseudomonas* and cytotoxic component from *Passiflora tetrandra*. *Planta Medica*, 57 : 129-131.

RUBERTE-TORRES R., MARTIN F.W., 1974. First generation hybrids of edible passion fruit species. *Euphytica*, 23 : 61-70.

SAÑUDO S.B., JURADO D.J., 1990. Búsqueda de fuentes de resistencia a enfermedades fungosas de la curuba en Nariño. *ASCOLFI Informa*, 16 : 3.

SCHOENIGER G., 1986. La curuba: técnicas para el mejoramiento de su cultivo. Bogotá, Colombie, Editora Guadalupe, 255 p.

DA SILVA-VASCONCELLOS A., CEREDA E., 1992. Observaciones sobre incompatibilidad floral y de botones en fase de pre-antésis en el maracuyá dulce, *Passiflora alata* Dryand. *In* : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 95-97.

TERBLANCHE J.H., GRECO N., FREAN R., CRABBE F., JOUBERT A., 1986. Goeie nuus vir granadillabedryf. *Citrus and Subtropical Fruit Research Institute, Information Bulletin*, nº 164 : 1-2; 4-5.

D'UTRA-VAZ F.B., DOS SANTOS A.V.P., MANDERS G., COCKING E.C., DAVEY M.R., POWER J.B., 1993. Plant regeneration from leaf mesophyll protoplasts of the tropical woody plant, passionfruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener): the importance of the antibiotic cefotaxime in the culture medium. *Plants Cell Reports*, 12 : 220-225.

VANDERPLANK J., 1991. *Passion flowers and passion fruit*. Londres, Royaume-Uni, Cassel, 176 p.

VUILLAUME C., 1992. Principales resultados obtenidos y programa de investigación sobre las passifloras en la red internacional del IRFA-CIRAD. *In* : Primer simposio internacional de passifloras. Palmira, Colombie, Universidad Nacional de Colombia, p. 73-81.

WINKS C.W., MENZEL C.M., SIMPSON D.R., 1988. Passionfruit in Queensland. 2. Botany and cultivars. *Queensland Agricultural Journal*, 114 : 217-224.

# Les gombos

---

Serge Hamon, André Charrier

Les gombos, autrefois rattachés au genre *Hibiscus*, constituent aujourd'hui le genre *Abelmoschus*, au sein de la famille des malvacées. Parmi les dix espèces reconnues actuellement, deux sont cultivées pour leur fruit, qui est un légume très populaire dans la plupart des pays tropicaux et méditerranéens : *A. esculentus* et *A. caillei*. Deux autres espèces, de moindre importance, font l'objet d'une culture : *A. manihot*, pour ses feuilles, et *A. moschatus*, pour ses graines.

Aucune donnée statistique précise n'est disponible pour ces espèces auto-consommées ou destinées aux marchés locaux, mais on estime que la production mondiale de gombos est de l'ordre de 5 à 6 millions de tonnes par an, ce qui représente environ 1,5 % de la production de légumes. En Afrique de l'Ouest, les gombos occupent la deuxième place des productions légumières derrière les tomates.

Les jeunes fruits du gombo sont généralement commercialisés en frais et parfois en conserve (Etats-Unis, Grèce). Dans les régions arides, comme le Sahel, et en Inde, les fruits découpés en tranches sont séchés au soleil et conservés sur de très longues périodes. Ce légume fruit, apprécié dans de nombreux pays, est utilisé comme condiment ou comme liant dans les sauces. Il a une valeur nutritionnelle intéressante pour compléter une alimentation déséquilibrée.

Le fruit est en effet riche en glucides (7 à 8 % de la matière sèche), présents essentiellement sous forme de mucilage. Il est assez pauvre en fibres mais riche en protéines pour un légume fruit (1,8 % de la matière sèche), l'acide aspartique et l'arginine représentent 10 % des acides aminés. Il contient peu de calcium (90 milligrammes pour 100 grammes), de phosphore (56 milligrammes) et de magnésium (43 milligrammes), et très peu de potassium. Le gombo est assez pauvre en vitamines mais sa valeur nutritive est honorable, loin derrière la carotte mais devant la tomate. De plus, les graines sont une source de protéines (20 % de la matière sèche) et de lipides (14 %).

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

*A. esculentus* est une plante annuelle, multipliée par graines, des régions tropicales, subtropicales et méditerranéennes. Ses jeunes fruits sont récoltés immatures, 3 à 5 jours après la fécondation (planche XIII, 1). Il leur faut environ un mois pour atteindre la maturité complète.

Cette espèce est cultivée presque toute l'année en zone tropicale, mais elle se développe mieux pendant la saison chaude et humide. Elle demande des températures minimales de l'ordre de 20 °C et peut être semée sur une très large gamme de sols, mais de préférence bien drainés, bien préparés et dont le pH est compris entre 6 et 7. Bien que la fertilisation soit rarement pratiquée, il est recommandé d'appliquer un engrais organique (10 tonnes par hectare) avant le semis, puis de réaliser un apport d'urée (150 kilos par hectare) et de chlorure de potassium (150 kilos par hectare) en deux ou trois applications. Le semis s'effectue avec 7 à 10 kilos de semences à l'hectare, soit directement, à raison de 3 à 4 graines par poquet, soit sur billons, avec un écartement sur la ligne de 20 à 40 centimètres et un interligne de 50 à 60 centimètres. En culture industrielle, il faut prévoir un arrosage tous les deux jours : une plante adulte consomme l'équivalent de 8 millimètres d'eau par jour.

En Afrique de l'Ouest, *A. esculentus* est cultivé en association avec *A. caillei*. Ces deux espèces se distinguent notamment par les caractères floraux et le nombre chromosomique. *A. esculentus*, insensible à la photopériode, commence à fleurir 1 à 2 mois après le semis, qui a lieu au début de la grande saison des pluies, en mai. Il produit pendant cette saison, d'où son appellation « gombo de saison des pluies ». *A. caillei*, plus tardif et photosensible — sa floraison intervient entre 2 et 4 mois et son cycle peut durer un an —, est connu comme le « gombo de saison sèche », c'est-à-dire qui produit en saison sèche. *A. caillei* est également plus encombrant et nécessite un écartement intra et interligne de 75 centimètres.



Avec un minimum d'expérience, il est aisé de différencier ces deux espèces à leur aspect général — leur port — ou en observant le nombre et la largeur des segments du calicule. En revanche, il est difficile, à partir d'un fruit sec et isolé de la plante, de déterminer à quelle espèce il appartient. Quelques caractères sont cependant discriminants comme la coloration générale du fruit sec, la longueur et la forme du pédicelle, la striation des graines, la longueur et la largeur du fruit à maturité et sa pilosité (STEVENS, 1990; planche XIII, 2).

Ces deux espèces coexistent de la Guinée (HAMON *et al.*, 1986) au Cameroun (STEVENS, 1990), mais leur fréquence relative et le nombre de leurs variétés en culture sont très variables selon les zones géographiques et les ethnies. Hormis les fruits, les feuilles d'*A. caillei* sont parfois consommées, notamment dans le nord-ouest de la Côte d'Ivoire.

L'espèce *A. manihot*, dont les fruits sont trop épineux pour être consommés, est cultivée en Papouasie-Nouvelle-Guinée pour ses feuilles. Les plantes ont d'ailleurs parfois perdu leur capacité à fleurir et sont multipliées par bouturage. L'espèce *A. moschatus* n'a que des utilisations occasionnelles. Ses graines, à l'odeur musquée, sont connues sous le nom d'ambrette et entrent dans la préparation de parfums. Elle est également utilisée au cours des rites animistes dans le sud du Togo et du Bénin. Si l'on s'en tient à la traduction des noms vernaculaires, elle possède le statut de plante de substitution lorsque le totem, plante non autorisée à la consommation pour un individu, est précisément l'une des autres espèces de gombo. Différentes formes d'*A. moschatus* et d'*A. manihot* coexistent avec *A. esculentus* en Thaïlande, où *A. caillei* n'a pas été rencontré (HAMON *et al.*, 1987).

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Les gombos se caractérisent par une croissance indéterminée. Leur floraison est continue mais très dépendante des stress biotiques et abiotiques. En général, la plante porte sa première fleur 1 à 2 mois après le semis. Pour *A. esculentus*, il y a alors émission d'une fleur, uniquement sur l'axe orthotrope, tous les deux ou trois jours. Pour *A. moschatus*, *A. manihot* et *A. caillei*, le nombre de fleurs épanouies par jour, qui dépend du degré de ramification, peut être d'une quinzaine, mais les exigences photopériodiques de ces espèces sont encore mal connues. Le fruit est une capsule. Sa croissance est très rapide puisqu'il peut atteindre 5 centimètres de long 3 jours après la floraison, stade de récolte le plus fréquent pour la consommation en frais.

Les espèces du genre *Abelmoschus* ont toutes des fleurs hermaphrodites, dont les pétales, le plus souvent jaunes, attirent de nombreux insectes. Leur floraison est fugace : les fleurs s'épanouissent le matin, peu avant l'aube, et se flétrissent au milieu de l'après-midi ; leurs pétales prennent alors parfois une couleur rouge. Le style, long de 3 à 5 centimètres, est entouré d'une colonne staminale, qui peut porter plus d'une centaine d'anthers (planche XIII, 3). L'autopollen des anthers supérieures est mis en contact avec les stigmates par simple élon-

gation de la colonne staminale ou par l'intermédiaire des insectes. Ces derniers peuvent aussi véhiculer de l'allopollen. La germination de l'autopollen est toujours possible — il n'y a pas d'auto-incompatibilité —, sans que l'autogamie soit stricte pour autant. Des taux d'allogamie très variables, de 0 à 69 %, ont été observés pour *A. esculentus* (CHARRIER, 1984).

Les études menées par l'ORSTOM sur la biologie florale ont permis de préciser le mode de reproduction des gombos et le processus de leur fécondation. En se fondant sur la classification établie par CRUDEN (1976) sur la base de la part relative des fonctions mâle et femelle — mesurée par le logarithme du rapport, par fleur, entre le nombre de grains de pollen émis et le nombre d'ovules disponibles —, on a confirmé le mode de reproduction préférentiellement autogame des gombos. Les indices calculés sont de 2,0 pour *A. esculentus* et *A. caillei* et de 2,2 pour *A. manihot* et *A. moschatus*, ce qui correspond à une allocation de ressources reproductives caractéristique de ce mode de reproduction (HAMON et KOEHLIN, 1991a).

Pour ce qui concerne le processus de fécondation, on a montré, grâce à des marqueurs de coloration, que l'autofécondation progressait au cours de la matinée. En effet, en pollinisant des variétés vertes avec du pollen provenant de plantes rouges — couleur dominante en  $F_1$  —, on obtient des taux d'hybrides différents selon l'heure à laquelle l'allopollinisation a eu lieu : de nombreux hybrides si l'allopollinisation est pratiquée à 6 heures du matin et presque aucun si elle est réalisée à midi (HAMON et KOEHLIN, 1991b). La fleur du gombo assure donc par défaut son autofécondation.

En conditions naturelles, le niveau d'allogamie dépend des facteurs écologiques, de la structure florale de la variété, c'est-à-dire de la position relative des étamines sur la colonne staminale et de la vitesse de croissance de cette dernière. Il est également conditionné par les insectes transporteurs de pollen — leur nature, leur mobilité et leur affinité pour le nectar. La présence en début de matinée de nombreux insectes très mobiles peut favoriser l'allogamie. L'isolement des fleurs est nécessaire pour contrôler l'autofécondation et pour garantir la pureté des variétés hybrides produites.

#### LA DIVERSITÉ DES FORMES CULTIVÉES

Plusieurs prospections ont été réalisées en Afrique et en Asie. Elles ont permis de réunir des collections représentatives de la diversité des formes cultivées. Des collections sont actuellement conservées aux Etats-Unis par l'USDA (United States Department of Agriculture), au Nigeria par le NIHORT (National Horticultural Research Institute), en France par l'ORSTOM, en Côte d'Ivoire par l'IDESSA (Institut des savanes), en Inde par le NBPGR (National Bureau of Plant Genetic Resources) et aux Philippines par l'IPB (Institute of Plant Breeding). Grâce à l'action de l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources), un réseau d'échange de semences a été mis en place.

L'analyse des échantillons de l'espèce *A. esculentus* a mis en évidence une répartition géographique inégale de sa variabilité morphologique et phénologique. Les plantes originaires du bassin méditerranéen et de l'Inde présentes dans la collection de l'USDA sont peu polymorphes, même si quelques variétés, comme Pusa Sawani, sont incontestablement originales (MARTIN *et al.*, 1981). En revanche, les gombos d'Afrique de l'Ouest, cultivés de la Guinée au Cameroun, sont très diversifiés ; on rencontre dans cette région une multiplicité de formes variétales, qui diffèrent par la durée de leur cycle, leurs dimensions et la coloration de leurs organes, en particulier celle des fruits. Chacune est adaptée aux conditions locales de sa culture : formes naines et précoces pour les zones sahéliennes, comme dans la région d'Agadez au Niger ; variétés de grande taille associées au mil ; variétés à cycle court semées en contre-saison sur les buttes d'igname... Leurs fruits vont du blanc au violet en passant par différents verts et présentent des dimensions et des formes inconnues dans d'autres régions. Deux variétés, abondantes au Togo et au Bénin, ont des caractéristiques remarquables : Joue d'Agouti, dont le fruit vert atteint 6 centimètres de diamètre, et Corne d'Antilope, au fruit long de 45 centimètres à maturité.

La caractérisation de l'ensemble des échantillons montre que l'espèce *A. caillei* peut être considérée comme endémique de l'Afrique de l'Ouest et du Centre. Cette espèce côtoie *A. esculentus* sur trois degrés de latitude, de la zone forestière au sud du Sahel (HAMON et HAMON, 1992). Elle est absente du Soudan, qui représente la limite orientale de son extension. Elle est plus photopériodique et plus tardive qu'*A. esculentus*. Elle offre aux agriculteurs africains un bon moyen d'allonger la période de production.

Sa diversité porte principalement sur les caractéristiques du fruit — forme, aspect, position. On observe ainsi une fréquence non négligeable de variétés locales dont les fruits ont une position horizontale ou retombante par rapport à la tige, qui s'accompagne d'un pédicelle particulièrement long — seule l'espèce *A. moschatus* possède des pédicelles aussi longs. La surface du fruit, très rugueuse, est couverte de poils, qui peuvent se transformer en épines. Ce caractère est parfois associé surtout en Guinée centrale, à la présence d'un duvet roux sur les graines, qu'on ne retrouve que chez quelques introductions d'*A. manihot*. Les organes végétatifs ont souvent des dimensions supérieures à celles d'*A. esculentus* — hauteur en fin de cycle, diamètre de la tige, surface foliaire, longueur des pétioles, nombre de rameaux primaires fructifères.

Le potentiel de production des plantes adultes est largement supérieur à celui d'*A. esculentus* : le même jour on peut observer jusqu'à quinze fleurs par plante, donc quinze fruits consommables trois jours plus tard, ce qui correspond, dans les conditions africaines, à l'ensemble de la production moyenne d'une plante de la variété Clemson Spineless d'*A. esculentus*, par exemple. Il faut toutefois pondérer ce dernier point par une plus faible densité potentielle à l'hectare, due à l'encombrement des plantes.

## Le genre *Abelmoschus* et l'origine des gombos

### LA SYSTÉMATIQUE

La systématique des gombos (tableau 1) a subi plusieurs modifications d'envergure quant au nom du genre et au nombre d'espèces décrites (HOCHREUTINER, 1924; VAN BORSSUM-WAALKES, 1966).

Tableau 1. Évolution de la nomenclature des espèces du genre *Abelmoschus*.

Hochreutiner (1924)	van Borssum-Waalkes (1966)	Recommandée en 1997
<i>A. crinitus</i>	<i>A. crinitus</i>	<i>A. crinitus</i>
<i>A. ficulneus</i>	<i>A. ficulneus</i>	<i>A. ficulneus</i>
<i>A. angulosus</i>	<i>A. angulosus</i>	<i>A. angulosus</i>
<i>A. esculentus</i>	<i>A. esculentus</i>	<i>A. esculentus</i>
<i>A. haenkeanus</i>	<i>A. moschatus</i>	<i>A. tuberculatus</i>
<i>A. moschatus</i>		<i>A. moschatus</i>
var. <i>genuinus</i>	subsp. <i>moschatus</i>	<i>A. moschatus</i>
var. <i>multiformis</i>	var. <i>moschatus</i>	
var. <i>betulifolius</i>	var. <i>betulifolius</i>	<i>A. rugosus</i> ( <i>A. tuberosus</i> )
var. <i>rugosus</i>	subsp. <i>tuberosus</i>	
<i>A. todayensis</i>		
<i>A. rhodopetalus</i>		
<i>A. brevicapsulatus</i>		
<i>A. sharpei</i>	subsp. <i>biakensis</i>	<i>A. rugosus</i> ( <i>A. tuberosus</i> )
<i>A. biakensis</i>		
<i>A. ficulneoides</i>	<i>A. manihot</i>	<i>A. manihot</i>
<i>A. manihot</i>		
var. <i>genuinus</i>	subsp. <i>tetraphyllus</i> (sauvage)	<i>A. tetraphyllus</i>
var. <i>timorensis</i>		
var. <i>tetraphyllus</i>		
var. <i>luzoensis</i>		
var. <i>mindanaensis</i>	var. <i>tetraphyllus</i>	<i>A. tetraphyllus</i>
var. <i>pungens</i>	var. <i>pungens</i>	
var. <i>caillei</i> Chev. (1940)		<i>A. caillei</i> (Stevens, 1988)

L'étude taxonomique de VAN BORSSUM-WAALKES (1966) est à la base de la clé de détermination en vigueur (tableau 2). Elle retient six espèces parmi les treize proposées par HOCHREUTINER (1924). Pour trois espèces, *A. crinitus*,

Tableau 2. Clé taxonomique des gombos, d'après VAN BORSSUM-WAALKES (1966).

Epicalice				Capsule			Espèce
Nombre de segments	Longueur des segments (mm)	Forme des segments	Caducité	Taille relative	Longueur (cm)	Forme	
10-16	25-50	linéaire à filiforme	persistant	≤ calicule	3,5-6	ovoïde à globuleuse	<i>A. crinitus</i>
6-10*	5-20	lancéolée	± caduque	> calicule	15-25	longue, fusiforme, pédoncule long	<i>A. esculentus</i>
4-8	4-15	ovale	± caduque	≥ calicule	5-12	fusiforme à globuleuse, pédoncule pouvant être retombant	<i>A. caillei**</i>
7-10 et plus	8-20	linéaire à lancéolée	± caduque	> calicule	8	ovoïde, oblongue, long pédoncule duveteux	<i>A. moschatus***</i>
4-8	4-12	linéaire à lancéolée	caduque	-	3-3,5	ovoïde, pentagonale	<i>A. ficulneus</i>
4-8	20-35	ovale, adnée à la base	persistant	≥ calicule	3-5	ovoïde, oblongue	<i>A. angulosus</i>
4-8	10-30	ovale	persistant	> calicule	3,5-6	oblongue, ovoïde, pentagonale	<i>A. manihot</i>

\* Jusqu'à 15 (Siemonsma, 1982a, 1982b).

\*\* *A. caillei* espèce décrite par Stevels (1988).

\*\*\* *A. moschatus* subsp. *moschatus* var. *moschatus* : segments de l'épicalice linéaires (8-15 × 1-2 mm), tige très duveteuse ;  
*A. moschatus* subsp. *moschatus* var. *betulifolius* : segments de l'épicalice lancéolés (17-25 × 2,5-5 mm), tige glabre ;  
*A. moschatus* subsp. *biakensis* : segments de l'épicalice lancéolés (15-20 × 3,5-4 mm), capsule coriace avec pédoncule long ;  
*A. moschatus* subsp. *tuberosus* : racine tubéreuse, épicalice non enveloppant, fleurs blanches ou roses.

*A. ficulneus* et *A. angulosus*, qui n'ont jamais posé de problèmes d'identification, aucune modification n'a été apportée. Pour deux autres, *A. manihot* et *A. moschatus*, morphologiquement très polymorphes, des travaux complémentaires sont encore nécessaires. L'espèce *A. tuberculatus*, considérée par van Borssum-Waalkes comme une forme d'*A. esculentus*, est maintenant reconnue comme une espèce à part entière, vraisemblablement à l'origine d'*A. esculentus*. Une nouvelle espèce, *A. caillei*, découverte par CHEVALIER (1940) et décrite par STEVELS (1988), est actuellement identifiée ; elle a été largement étudiée par SIEMONSMA (1982a, 1982b). Si l'on souhaite utiliser une grille botanique classique, on peut consulter le tableau 2 ou STEVELS (1990).

#### LA CYTOGÉNÉTIQUE

Les études récentes sur la cytogénétique des gombos sont rares. Le nombre élevé de chromosomes des espèces cultivées les rendent particulièrement délicates. La plupart des travaux ont été réalisés sur l'espèce *A. esculentus*, pour laquelle on a identifié huit types chromosomiques (notés par les lettres A à H), avec des chromosomes courts, à constrictions médianes ou submédianes, et plus rarement secondaires. Des analyses par cytométrie en flux mettent en évidence la petite taille de son génome.

Les dénombrements réalisés sur les espèces d'*Abelmoschus* révèlent des variations considérables du nombre de chromosomes (tableau 3). Dans le cas d'*A. esculentus*, ces variations sont particulièrement fortes et trouvent probablement leur origine dans le fait que l'espèce peut supporter certaines situations d'aneuploïdie, à moins qu'il ne s'agisse d'erreurs de comptage, vu le nombre et la petite taille des chromosomes.

Le genre possède trois génomes de base : T pour *A. tuberculatus* ( $n = 29$ ), M pour *A. moschatus* ( $n = 36$ ) et F pour *A. ficulneus* ( $n = 36$ ). Il apparaît comme une série régulière de polyploïdes dont les nombres de chromosomes ( $2n$ ) varient de 38 à 198 (figure 1).

Deux séries polyploïdes principales sont signalées au sein des espèces *A. moschatus* et *A. manihot*. *A. moschatus* se structure en trois niveaux : *A. tuberosus* ( $n = 19$ ), *A. moschatus* ( $n = 36$ ) et *A. betulifolius* ( $n = 70$ ). Pour *A. manihot*, deux niveaux sont identifiés : *A. manihot* ( $n = 30-34$ ) et *A. tetraphyllus* ( $n = 65-66$ ).

*A. esculentus* serait un allopolyploïde entre *A. tuberculatus* et *A. ficulneus* (ou *A. moschatus*) et posséderait deux niveaux de ploïdie : le plus fréquent avec  $2n = 120-130$ , le plus rare avec  $2n = 60-70$ , mais cette dernière observation reste à confirmer.

*A. caillei*, avec  $2n = 185-198$ , possède le nombre le plus élevé de chromosomes et aurait une origine allopolyploïde entre *A. esculentus*,  $n = 62-65$ , et *A. manihot*,  $n = 30-34$  (SIEMONSMA, 1982b).



Tableau 3. Variation des nombres chromosomiques dans le genre *Abelmoschus*, d'après les synthèses de SIEMONSMA (1982a) et de CHARRIER (1984).

Espèces	Nombre de chromosomes (2n)	Auteurs	
<i>A. esculentus</i>	± 66	Ford (1938)	
	72	Teshima (1933); Ugale <i>et al.</i> (1976); Kamalova (1977)	
	108	Datta et Naug (1968)	
	118	Krenke ( <i>In</i> : Tischler, 1931)	
	120	Krenke ( <i>In</i> : Tischler, 1931); Purewal et Randhawa (1947); Datta et Naug (1968)	
	122	Krenke ( <i>In</i> : Tischler, 1931)	
	124	Kuwada (1961, 1966)	
	126-134	Chizaki (1934)	
	130	Skovsted (1935); Joshi et Hardas (1953); Gadwal <i>et al.</i> (1968)	
	131-143	Siemonsma (1981)	
	132	Medvedeva (1936); Roy et Jha (1958)	
	± 132	Breslavetz <i>et al.</i> (1934); Ford (1938)	
	144	Datta et Naug (1968)	
	<i>A. tuberculatus</i>	58	Joshi et Hardas (1953); Kuwada (1966, 1974); Gadwal <i>et al.</i> (1968); Joshi <i>et al.</i> (1974)
	<i>A. caillei</i>	185-198	Singh et Batnagar (1975); Siemonsma (1981)
<i>A. manihot</i>	60	Teshima (1933); Chizaki (1934)	
	66	Skovsted (1935); Kamalova (1977)	
	68	Kuwada (1966, 1974)	
<i>A. pungens</i>	138	Gadwal ( <i>In</i> : Joshi et Hardas, 1976)	
<i>A. tetraphyllus</i>	130	Ugale <i>et al.</i> (1976)	
	138	Gadwal ( <i>In</i> : Joshi et Hardas, 1976)	
<i>A. moschatus</i>	72	Skovsted (1935, 1941); Gadwal <i>et al.</i> (1968); Joshi <i>et al.</i> (1974)	
<i>A. coccineus</i>	38	Skovsted (1935)	
<i>A. ficulneus</i>	72	Gadwal <i>et al.</i> (1968); Joshi <i>et al.</i> (1974)	
	78	Skovsted (1935, 1941)	
<i>A. grandiflorus</i>	38	Skovsted (1941)	

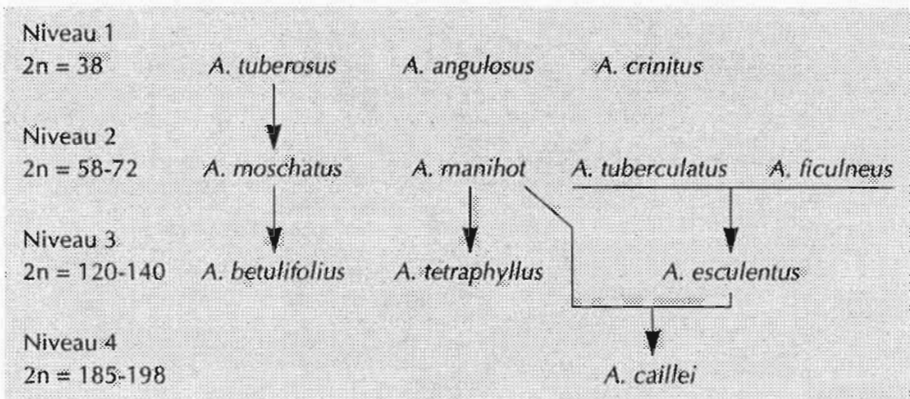


Figure 1. Relations cytogénétiques entre les espèces de gombos, d'après CHARRIER (1984).

#### L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Si le centre d'origine du genre *Abelmoschus* semble bien se situer en Asie du Sud-Est, où plusieurs espèces sont représentées, celui de l'espèce *A. esculentus* est encore incertain. Deux hypothèses s'affrontent, et aucun élément ne permet de trancher définitivement.

La première propose une origine indienne en se fondant sur l'aire de répartition d'*A. tuberculatus*, originaire de l'Uttar Pradesh au nord de l'Inde. Cependant, d'un point de vue linguistique, il n'existe pas de nom vernaculaire sanscrit pour cette espèce, qui n'est d'ailleurs pas décrite par les premiers botanistes indiens.

La seconde suggère une origine est-africaine — sud de l'Égypte ou Éthiopie. L'espèce *A. ficulneus* est en effet présente dans cette région et l'ancienneté de la culture d'*A. esculentus* y est attestée. Dès 1216, un voyageur arabe aurait clairement décrit ce gombo en haute Égypte sous le nom de « bamiah », terme à l'origine des noms vernaculaires égyptien mais aussi slave, allemand, grec, russe et turc du gombo. A partir de cette région, des formes primitives auraient émigré vers l'Afrique de l'Ouest puis vers l'Amérique du Sud. Dans les zones soudano-sahélienne et guinéenne, où le gombo s'est diversifié en une multitude de cultivars adaptés à des milieux et des usages variés, le nom « gombo » serait apparu par déformation de Gambie.

*A. caillei*, espèce endémique de l'Afrique de l'Ouest et du Centre, serait originaire de cette région. Elle possède le nombre de chromosomes le plus élevé et se distingue d'*A. esculentus* par ses fleurs dont les segments de l'épicalice sont plus larges et moins nombreux. SIEMONSMA (1982) propose pour cette espèce une origine amphiploïde entre les espèces *A. esculentus*, à laquelle elle ressemble pour de nombreux caractères de port et de production, et *A. manihot*, qui possède elle aussi des segments de l'épicalice larges et peu nombreux.



L'intervention d'*A. manihot*, qui est compatible avec le nombre de chromosomes de l'espèce, n'est cependant pas établie de manière formelle en l'absence de populations naturelles d'*A. manihot* en Afrique. Les échantillons d'herbiers de cette espèce que nous avons pu examiner sont en fait des spécimens d'*A. caillei* que des erreurs d'identification ont attribué à *A. manihot*. Il est cependant possible qu'il y ait eu des introductions ponctuelles de cette espèce en Afrique, comme il en existe pour *A. moschatus* au Bénin (HAMON et CHARRIER, 1983).

D'autre part, des tentatives d'hybridations interspécifiques ont été réalisées (HAMON et YAPO, 1985 ; FAKOTUN, 1987). Leurs résultats montrent qu'il est très difficile d'obtenir des hybrides entre *A. esculentus* et *A. manihot* ( $2n = 70$ ), mais que cela est relativement aisé avec *A. tetraphyllus* ( $2n = 138$ ). Des recherches complémentaires sont à l'évidence nécessaires pour préciser les relations phylogénétiques entre les espèces du genre *Abelmoschus*.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

La culture du gombo repose largement sur des variétés lignées améliorées de *A. esculentus*. Elles produisent des fruits sans épines dont la couleur va du blanc crémeux au rouge violacé en passant par le vert foncé (planche XIII, 1). La plupart des variétés ont les arêtes du fruit marquées. Les cultivateurs préfèrent les plantes précoces, de petite taille, suffisamment résistantes aux maladies et aux insectes. Les variétés sont classées selon la taille de la plante, la forme et la couleur du fruit.

Clemson Spineless est une variété sélectionnée aux Etats-Unis. Elle est très répandue en Afrique et dans le bassin méditerranéen. La plante est entièrement verte et atteint en fin de cycle un peu plus de 1,5 mètre. Ses feuilles sont assez découpées. Ses fruits mesurent environ 12 centimètres à maturité complète et présentent de 6 à 7 arêtes. Sa production commence environ 2 mois après le semis. C'est la seule variété largement diffusée par les sociétés de production de semences. Son inconvénient majeur, surtout en zone tropicale, réside dans sa très grande sensibilité aux virus et aux nématodes. En Afrique tropicale, son optimum de production se situe en contre-saison, où elle obtient un franc succès du fait des cours très élevés du gombo à cette période. Cette variété est très bien adaptée aux climats méditerranéen (Grèce, Turquie, Egypte) et tropical sec (Sénégal). Elle est plus chétive en climat tropical humide (Antilles, Côte d'Ivoire).

Pusa Sawani est une variété de renommée internationale. Elle est issue d'un croisement entre une variété du Bengale résistante à la mosaïque indienne et

la variété Pusa Makhamali réputée pour la qualité de son fruit. C'est une variété vert foncé aux fruits pentagonaux, qui atteignent 10 à 15 centimètres de long à la récolte. Elle est précoce et donne sa première récolte 50 jours après le semis. Le premier nœud fructifère se situe en position 4 à 6. Ses feuilles sont profondément laciniées et forment de 3 à 5 lobes. Pusa Sawani peut se semer en toutes saisons. Son rendement à l'hectare atteint 20 à 30 tonnes. Elle est tolérante à la mosaïque au cours des premières semaines de culture et présente peu de symptômes par la suite. C'est la variété la plus populaire en Inde.

Perkins Long Green est une variété de grande taille, très prolifique, recommandée pour les zones de collines. Ses fruits sont très longs, d'un beau vert, et possèdent environ 8 arêtes. Les feuilles, grandes, avec une surface rugueuse, présentent des lobes peu marqués et des nervures proéminentes.

Parbani Kranti est une variété résistante au *yellow vein mosaic virus* (YVMV), qui produit dès le 55<sup>e</sup> jour après le semis. Ses fruits sont vert foncé et très tendres. Elle serait issue, après huit générations d'autofécondation, d'un croisement entre Perkins Long Green et une forme d'*A. manihot*. Mais la description qu'en donnent MARKOSE et PETER (1990) et l'illustration de l'espèce *A. manihot* qu'ils présentent ne laissent aucun doute sur son origine hybride avec *A. caillei*.

La diversité des cultivars locaux traditionnels, notamment en Afrique subsaharienne, est en fait bien supérieure à celle des variétés améliorées et diffusées. Si d'un point de vue morphologique et phénologique les cultivars originaires du sud de l'Europe et d'Asie sont assez similaires, ceux d'Afrique sont en revanche très diversifiés (HAMON et VAN SLOTEN, 1989, 1995). Il est d'ailleurs difficile d'apprécier le sens que revêt la notion de variété dans le monde agricole traditionnel africain, où la sélection est opérée indépendamment dans chaque région par les paysans, sans l'intervention d'un organisme officiel de recherche ou d'enregistrement des variétés. La richesse des couleurs et des formes du gombo alliée à son autogamie aboutit alors à une multitude de variétés populations plus ou moins fixées, identifiées par les cultivateurs selon un système de reconnaissance dans lequel un nom peut être attribué à plusieurs variétés et plusieurs noms à une seule variété.

En Afrique de l'Ouest, cette richesse variétale n'est pas répartie de manière homogène (HAMON, 1988). Le nombre de variétés dont dispose chaque région dépend de l'importance que l'ethnie principale accorde aux gombos. Au sud de la Côte d'Ivoire, les Ebriés, qui sont surtout des pêcheurs, distinguent uniquement *A. esculentus*, le gombo de saison des pluies, et *A. caillei*, le gombo de saison sèche, tandis que, au sein d'un même village du nord-est du Bénin, les Baribas identifient jusqu'à quinze variétés cultivées, parfaitement reconnaissables à leur morphologie (HAMON et CHARRIER, 1983). Les paysans classent leurs variétés selon des critères que la traduction des noms vernaculaires a permis d'élucider. La dénomination est de type binominal : le premier terme du binôme, qui signifie précoce ou tardif, permet souvent de différencier les

deux espèces cultivées, le second fait référence, par ordre décroissant de fréquence, à l'aspect du fruit ou de la plante, aux interdits alimentaires — dans le cas d'*A. moschatus* — ou aux plantes associées (tableau 4).

Tableau 4. Critères d'identification variétale des gombos cultivés en Afrique de l'Ouest.

Critère cultural	Récolte précoce ou tardive, de saison sèche ( <i>A. caillei</i> ) ou de saison des pluies ( <i>A. esculentus</i> ) Date de semis Durée du cycle
Aspect du fruit	Forme, dimensions Couleur Surface lisse
Aspect de la plante	Hauteur Forme des feuilles Position des fruits par rapport à la tige Endroit conseillé pour le semis Productivité
Interdit alimentaire	<i>A. moschatus</i>
Plantes associées	Mil, igname
Particularités culinaires	Degré de viscosité
Origine de la variété	Récente (nom du donateur) Ancienne

## Les méthodes de création variétale

Les gombos présentent deux caractéristiques intéressantes pour la sélection : les plantes sont autofertiles et ne souffrent pas de dépression de consanguinité ; leur cycle de reproduction est court, de l'ordre de trois à cinq mois. Il est donc très facile de fixer des caractères intéressants.

La voie la plus classique de sélection de cette espèce autogame se déroule selon trois ou quatre étapes : introduction ou identification d'une variété population locale présentant des caractéristiques intéressantes ; réalisation d'une série d'autofécondations pour obtenir des lignées fixées ; croisements avec une forme présentant des caractères complémentaires (et vulgarisation directe d'hybrides  $F_1$ ) ; éventuellement, série de croisements en retour sur la variété récurrente (et diffusion de lignées améliorées).

La production d'hybrides contrôlés nécessite une castration (ou une stérilité mâle) et une pollinisation manuelle suivie d'un ensachage. L'opération

manuelle est rentable car une fleur produit de nombreuses graines : chaque capsule contient de 50 à 150 graines selon les variétés. Le rendement de l'hybridation est en général assez bon, sauf lorsque les variétés sont sensibles à l'émasculature, ce qui entraîne la chute des fleurs en quelques heures. Il faut environ 250 fleurs pollinisées pour produire un kilo de semences — le poids de 1 000 graines oscille entre 50 et 100 grammes —, ce qui correspond à une dizaine d'heures de travail. En Inde, grâce à des lignées mâle-stériles obtenues par mutagenèse, ce temps de travail a pu être réduit à deux heures (MARKOSE et PETER, 1990). Une technique de pollinisation sans émasculature a été proposée (HAMON et KOEHLIN, 1991b); elle assure une bonne production d'hybrides.

La génétique des principaux caractères quantitatifs et qualitatifs a fait l'objet d'une synthèse (MARKOSE et PETER, 1990), dont les principales informations sont reprises dans le tableau 5. Les caractères à hérédité simple sont rares : couleur des différents organes, morphologie du fruit. La couleur rouge du pétiole et de la base intérieure de la corolle et la coloration du fruit ont une hérédité simple et biallélique. La présence de duvet ou d'épines sur le fruit, la morphologie et le nombre de lobes foliaires (monogénique mais avec dominance incomplète) sont également monofactoriels. La forme anguleuse ou arrondie du fruit est digénique avec dominance de la première. L'apparente variabilité des formes et des couleurs ne met en jeu que quelques locus polymorphes.

De nombreux auteurs ont recherché une hétérosis en réalisant des hybridations entre formes éloignées. Les résultats sont très variables mais souvent décevants. Toutefois, des croisements entre des variétés originaires des Etats-Unis et de Malaisie manifestent une bonne vigueur hybride. Celle-ci s'exprime dans le pourcentage de germination, la précocité de floraison et les dimensions de la plante. Pour les variétés indiennes, une additivité stricte, avec quelquefois une légère dominance, a été mentionnée pour la hauteur de la plante, le nombre de fruits par plante, le délai de floraison et le nombre de ramifications. L'aptitude générale à la combinaison est dans la plupart des cas prédominante. Cependant, quelques combinaisons spécifiques peuvent se révéler intéressantes pour des caractères comme le nombre de rameaux fructifères, le nombre de graines par fruit ou le diamètre et la longueur des fruits.

## Les objectifs de sélection

La sélection des gombos a pour but de produire des plantes de petite taille, moyennement ramifiées, avec des fruits lisses, de forme et de couleur attractives, atteignant en quelques jours 5 à 8 centimètres de long, dimension la plus courante lors de la vente. D'autres caractéristiques ont également leur importance dans certaines régions : l'aspect gluant du fruit, son aptitude à la conservation — conservé à température ambiante, le fruit a tendance à noircir en trois ou quatre jours —, ses possibilités de déshydratation ou de congélation (aux Etats-Unis)... Enfin, la résistance aux maladies et aux insectes

Tableau 5. Génétique des caractères quantitatifs et qualitatifs d'*Abelmoschus esculentus*, d'après la synthèse de MARKOSE et PETER (1990).

Caractères quantitatifs	Nombre et mode d'action des gènes	Rapporté par
Hauteur de la plante	monogénique dominance de grand sur nain	Jasim (1967)
Hauteur de la plante	4 ou 5 groupes de gènes dominants	Kulkarni <i>et al.</i> (1976)
Hauteur de la plante et nombre de fruits par plante	gènes à effet additif	Rao et Kulkarni (1977)
Précocité et nombre de fruits	1 ou 3 groupes de gènes dominants, dominance et superdominance	Kulkarni <i>et al.</i> (1976)
Nombre de fruits (élevé)	gènes à effet additif et dominance complète	Kulkarni et Thimmappaich (1977)
Nombre de fruits (faible)	gènes à effet additif et non additif, dominance incomplète	Rao (1972)
Production par plante, nombre de branches et hauteur de la plante	gènes à effet additif	Reddy <i>et al.</i> (1985)
Délai de floraison, hauteur de la plante et nombre de fruits	gènes additifs à effet épistatique	Kulkarni <i>et al.</i> (1976)
Délai de floraison, production par plante et nombre de fruits	gènes à effet additif	Singh et Singh (1978)
Caractères qualitatifs	Nombre de gènes	Mode d'action des gènes
Forme de la feuille	monogénique	lacinié dominant sur lobé
Couleur du fruit non mûre	monogénique	blanc dominant sur vert
Forme du fruit	digénique	dentelé dominant avec effet épistatique
Epines sur le fruit	monogénique	épineux dominant sur lisse
Duvet sur le fruit	monogénique	duveteux complètement dominant
Couleur de la tige	monogénique	pourpre dominant sur vert

est prise en compte dans certains programmes, comme en Inde, où des formules interspécifiques ont été testées et, pour certaines, commercialisées.

Le gombo, comme toutes les malvacées, est en effet très sensible aux agressions biotiques : insectes, champignons (*Fusarium solani*, *Phytophthora parasitica* et *Pythium*, au cours de la phase d'émergence, *Cercospora malayensis* et *C. abelmoschi*, sur les feuilles, *Fusarium solani* et *Rhizoctonia solani*, sur les fleurs), nématodes (*Meloidogyne*), virus (*yellow vein mosaic virus* et *okra leaf curl virus*). Dans la plupart des cas, un traitement fréquent, bihebdomadaire, contre les insectes et les champignons non telluriques est efficace, mais il peut s'avérer nocif dans la mesure où les fruits sont récoltés de manière continue, de la floraison à la sénescence complète de la plante. La lutte contre les nématodes est plus difficile, et passe soit par un traitement chimique ou biologique du sol, soit par la culture en rotation avec *Panicum maximum*, qui permet de limiter la population de nématodes. Quant aux viroses, en l'absence d'un traitement efficace, il faut recourir à des pratiques agronomiques adaptées, et en particulier choisir la période de semis en fonction des pullulations de *Bemisia tabaci*, aleurode vecteur du virus de l'enroulement des feuilles (*okra leaf curl*). Une infection au stade jeune, avant la floraison, anéantit la production d'*A. esculentus* alors que *A. caillei* supporte mieux cette infection (MADHUSOODANAN et NAZEER, 1986). On peut également diminuer le taux d'infection en entourant des parcelles unitaires d'une dizaine de mètres carrés par des plantes de maïs. Les turbulences aériennes ainsi créées projettent les aleurodes au pied des maïs en épargnant les gombos (J. KOEHLIN, comm. pers.).

## Les potentialités de l'amélioration génétique

Les possibilités d'amélioration génétique reposent sur la diversité morphologique et phénologique des cultivars traditionnels des deux espèces cultivées en Afrique, qui représentent un continuum de formes complémentaires sur la base de leurs cycles de production.

### LA DÉFINITION ET LE CHOIX D'IDÉOTYPES

On peut définir les caractéristiques agronomiques d'un cultivar comme la résultante d'une fonction complexe intégrant quatre paramètres principaux : la précocité, la durée du phyllochrone, le nombre de rameaux et le taux de nouaison (HAMON *et al.*, 1991). La diversité des systèmes de culture rend illusoire la recherche d'une variété adaptée à toutes les situations. Il est donc préférable de choisir un certain nombre de morphotypes, ou idéotypes, bien intégrés dans les systèmes agricoles.

Pour *A. esculentus* on peut proposer, en Afrique tropicale, une base de trois variétés. La première, précoce, est destinée à produire au début de la saison des pluies ou dans la zone sahélienne. Elle doit avoir un bon rendement sur les deux premiers mois et bien résister à la sécheresse. Cet idéotype peut être

sélectionné en station pour la très grande précocité de floraison (30-50 jours) quelles que soient les conditions de culture. La deuxième est une variété maraîchère pour le marché urbain. L'idéotype en est une plante de petite taille fleurissant avant 60 jours et dont la production est concentrée sur un mois, afin de minimiser l'occupation du sol et le temps consacré à la récolte et de faciliter la commercialisation. Elle doit bien répondre aux engrais et fournir une productivité maximale, par unité de temps et de surface. La troisième variété doit pouvoir être cultivée en association avec la plante la plus importante de la région (mil, sorgho, igname). Pour le mil, cet idéotype est une plante de taille élevée dont le cycle est calqué sur celui de la céréale et qui se satisfait des conditions de culture de celle-ci.

Pour *A. caillei*, on ne peut appliquer le système précédent car la maîtrise du cycle des formes les plus tardives, dont la première floraison se situe vers 90-100 jours, est délicate et peut aboutir, dans certains cas, à l'absence de production. On peut, en revanche, faire porter la sélection sur des formes plus précoces, de type ORS520 ou ORS2415, fréquentes au voisinage de la frontière entre la Guinée et la Côte d'Ivoire. Leur port est semblable à celui d'*A. esculentus* et elles sont peu sensibles aux facteurs du milieu. Très productives, elles offrent la possibilité d'allonger la période de production tout en conservant une seule période de semis. On pourrait envisager pour *A. caillei* de constituer un composite de formes diversifiées susceptible de fournir une production de bon niveau, d'une saison des pluies à la suivante. Cela représenterait une bonne solution pour cette espèce généralement cultivée par les femmes autour de la case ou dans le jardin potager en association avec d'autres légumes (tomate, aubergine, poivron...) pour l'autoconsommation.

#### L'AMÉLIORATION INTRASPÉCIFIQUE

Les deux facteurs déterminant la production de fruits sont la quantité de fleurs émises et le taux de nouaison, tous deux très dépendants des conditions de milieu. Le paramètre le mieux contrôlable est l'émission de nœuds florifères, continue sur la tige principale. La production sur les rameaux peut être équivalente, voire largement supérieure à celle de la tige, comme dans le cas d'*A. caillei*, sans entraîner de compétition. Les caractères morphologiques et physiologiques liés au développement, tels que la précocité de floraison, le nombre de rameaux sur la tige et le diamètre de la tige, contribuent directement au rendement. Leur comportement en croisement est additif (tableau 5). Les croisements expriment peu de vigueur hybride. Les écarts entre la moyenne des parents et celle des descendants  $F_1$  sont souvent inférieurs à 10 %.

#### L'AMÉLIORATION INTERSPÉCIFIQUE

Des hybrides entre *A. esculentus* et *A. caillei* ont été produits. Il est aisé d'obtenir des plantules  $F_1$ , quel que soit le sens du croisement. Toutefois, ces plantes, bien que vigoureuses et florifères, sont fortement stériles, et il est diffi-

cile de produire les générations ultérieures et même de pratiquer les rétrocroisements. Cette voie, longue mais intéressante, a été suivie par les sélectionneurs indiens, pour créer la variété Parbani Kranti.

L'utilisation des espèces sauvages du genre est plus délicate. Il est parfois possible d'obtenir des hybrides de première génération, comme entre *A. esculentus* et *A. tetraphyllus*, mais le processus se bloque dès la deuxième génération (HAMON, 1988). Il est presque impossible d'obtenir des hybrides avec *A. moschatum* (HAMON et YAPO, 1985). Les autres espèces étant rares en collection, elles n'ont pour ainsi dire pas été testées.

## Les biotechnologies

Les biotechnologies ne sont pas encore intégrées à la sélection des gombos. Les isoenzymes, comme marqueurs de la diversité génétique, ont été peu utilisées. Cette situation est sans doute liée au fait que les espèces cultivées présentent un polymorphisme très restreint (HAMON, 1988). Cependant, trois systèmes enzymatiques permettent de distinguer aisément *A. esculentus* et *A. caillei* (HAMON et YAPO, 1985).

Aucune publication ne mentionne, à notre connaissance, l'usage des marqueurs moléculaires en sélection assistée ou dans l'étude des phylogénies et de la diversité génétique. La nature très visqueuse de tous les organes des gombos rend difficile l'extraction de l'ADN. Une méthode rapide et efficace permet cependant d'obtenir de l'ADN digérable par des enzymes de restriction à partir des cotylédons de plantules ayant germé à l'obscurité (DE KOCHKO et HAMON, 1990).

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

Les progrès génétiques obtenus pour les gombos sont très limités. Bien qu'il existe un fort potentiel génétique, aucune variété nouvelle n'a été sélectionnée depuis longtemps et les variétés diffusées à l'heure actuelle ont plus de 20 ans. On peut avancer quelques explications, économiques et biologiques, à la relative stagnation de l'amélioration des gombos.

D'une part, le marché des semences est peu développé. En Afrique et en Inde, excepté dans les zones de maraîchage périurbain, les paysans n'achètent pas de semences pour cette plante maraîchère destinée à l'autoconsommation ou à la vente sur le marché local et pour laquelle il n'existe pas de système de collecte centralisée ou de réseau de distribution. Seules quelques sociétés américaines et européennes commercialisent des semences de gombo, généralement de la variété Clemson Spineless.



Par ailleurs, les caractéristiques génétiques de l'espèce sont défavorables : haut niveau de ploïdie et faible diversité génétique de l'espèce la plus cultivée, *A. esculentus*. En fait, sauf à remanier fortement le pool génique, il n'y a pas grand chose à attendre de la diversité propre de cette espèce : toutes les combinaisons intraspécifiques possibles ont été testées. En outre, la culture du gombo en maraîchage intensif comporte un risque pathologique important. En conditions idéales, la culture peut s'avérer très lucrative, surtout en contre-saison, mais elle peut être catastrophique si des problèmes sanitaires surviennent.

## Les perspectives de l'amélioration

Un cycle biologique court, des fleurs de grande dimension et faciles à manipuler, un mode de reproduction autogame, une floraison précoce et étalée, une récolte des fruits trois jours après la floraison, une forte plus-value en contre-saison..., sont *a priori* des atouts pour l'amélioration du gombo.

Le gombo a été sélectionné il y a deux décennies aux Etats-Unis et en Inde. Quelques variétés ont été produites et se sont rapidement imposées. Aujourd'hui, seule la variété Clemson Spineless est largement commercialisée à l'échelle internationale. Cependant, la diversité en culture est considérable. En Afrique, des variétés locales, bien adaptées, voire très productives, ont été sélectionnées, mais elles ne sont pas connues au-delà de la zone très restreinte de leur culture. Dans certaines régions, les paysans ont sélectionné empiriquement des types très intéressants, adaptés à la culture associée avec le mil ou aux conditions écologiques extrêmes des régions subdésertiques. Certains ont même sélectionné au sein de leur communauté plus d'une dizaine de variétés distinctes, comme c'est le cas au nord-est du Bénin.

Les espèces cultivées, même si elles sont génétiquement peu variables, possèdent de fortes potentialités de différenciation écotypique, qu'il serait nécessaire de mieux valoriser sur le plan international. L'étude des espèces apparentées sauvages, en terme de phylogénie ou de possibilités d'introgression, encore peu développée, laisse aussi espérer de nouveaux progrès génétiques.

## Références bibliographiques

VAN BORSSUM-WAALKES J., 1966. Malaysian Malvaceae revised. *Blumea*, 14 : 1-251.

CHARRIER A., 1984. Genetic resources of the genus *Abelmoschus* Med. (okra). Rome, Italie, IBPCR, 61 p.

CHEVALIER A., 1940. L'origine, la culture et les usages de cinq *Hibiscus* de la section *Abelmoschus*. *Revue de Botanique Appliquée*, 20 : 319-328, 402-419.

CRUDEN R.W., 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31 : 32-46.

FAKOTUN C.A., 1987. Wide hybridization in okra. *Theoretical and Applied Genetics*, 74 : 483-486.

HAMON S., 1988. Organisation évolutive du genre *Abelmoschus* (gombo). Coadaptation et évolution de deux espèces de gombo cultivées en Afrique de l'Ouest, *A. esculentus* et *A. caillei*. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 46, 191 p.

HAMON S., CHARRIER A., 1983. Large variation of okra collected in Togo and Benin. *Plant Genetic Resources Newsletter*, n° 56 : 52-58.

HAMON S., CHARRIER A., KOECHLIN J., VAN SLOTEN D.H., 1991. Les apports potentiels à l'amélioration génétique des gombos (*Abelmoschus* spp.) par l'étude de leurs ressources génétiques. *Plant Genetic Resources Newsletter*, n° 86 : 9-15.

HAMON S., CHOMCHNALOW N., CHANTARAPRASONG C., CHOMSCHALOW S., 1987. Collecting *Abelmoschus* germplasm in Thailand. *IBPGR Newsletter Southeast Asia*, n° 11 : 2-6.

HAMON S., CLEMENT J.C., LEBLANC J.M., DE KOCHKO A., 1986. The cultivated okra in West Africa: collecting mission in Guinea. *Plant Genetic Resources Newsletter*, n° 65 : 34-37.

HAMON S., HAMON P., 1992. Future prospects of the genetic integrity of two cultivated species of okra (*A. esculentus* and *A. caillei*) cultivated in West Africa. *Euphytica*, 58 : 101-111.

HAMON S., KOECHLIN J., 1991a. The reproductive biology of okra. 1. Study of the breeding system in four *Abelmoschus* species. *Euphytica*, 53 : 41-48.

HAMON S., KOECHLIN J., 1991b. The reproductive biology of okra. 2. Self-fertilization kinetics in the cultivated okra (*Abelmoschus esculentus*), and consequences for breeding. *Euphytica*, 53 : 49-55.

HAMON S., VAN SLOTEN D.H., 1989. Characterization and evaluation of okra. *In* : The use of crop genetic resources, A.D.H. Brown et O. Frankel éd., Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press, p. 173-196.

HAMON S., VAN SLOTEN D.H., 1995. Okra. *In* : Evolution of crop plants (2nd ed.), J. Smartt et N.W. Simmonds éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 350-357.

HAMON S., YAPO A., 1985. Perturbations induced within the genus *Abelmoschus* by the discovery of a second edible okra species in West Africa. *Acta Horticulturae*, n° 182 : 133-144.

HOCHREUTINER B.P.G., 1924. Genres nouveaux et genres discutés de la famille des malvacées. *Candollea*, 2 : 79-90.

DE KOCHKO A., HAMON S., 1990. A rapid and efficient method for the isolation of restriction total DNA from plants of the genus *Abelmoschus*. *Plant Molecular Biology Reporter*, 8 : 3-7.

MADHUSOODANAN K.J., NAZEER M.A., 1986. Origin of 'guineen' type of okra (*Abelmoschus*) and its nature of resistance to yellow vein mosaic virus disease. *Cytologia*, 51 : 753-756.

MARKOSE B.L., PETER K.V., 1990. Review of research on vegetables and tuber crops. Mannuthy, Inde, Kerala Agricultural University, Technical Bulletin n° 16, 109 p.

MARTIN F.W., RHODES A.M., ORTIZ M., DIAZ F., 1981. Variation in okra. *Euphytica*, 30 : 697-705.

SIEMONSMA J.S., 1982a. La culture du gombo (*Abelmoschus* spp.), légume-fruit tropical, avec référence spéciale à la Côte d'Ivoire. Thèse, université de Wageningen, Wageningen, Pays-Bas, 297 p.

SIEMONSMA J.S., 1982b. West African okra: morphological and cytological indications for the existence of a natural amphiploid of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench and *A. manihot* (L.) Medikus. *Euphytica*, 31 : 241-252.

STEVENS J.M.C., 1988. Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik. (*Malvaceae*), un gombo d'Afrique de l'Ouest et Centrale. Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, section B, 10 : 137-144.

STEVENS J.M.C., 1990. Légumes traditionnels du Cameroun : une étude agrobotanique. Wageningen, Pays-Bas, Wageningen Agricultural University Papers n° 90.1, 262 p.



# L'herbe de Guinée

---

Michel Noirot

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

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

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

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

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

## L'organisation évolutive

### La structure et la diversité du complexe des *Maximae*

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

#### LES COMPARTIMENTS ET LES FLUX GÉNIQUES

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

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

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

#### LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE

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

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

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

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

#### LA DIVERSITÉ ENZYMATIQUE

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

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

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

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

#### LA DIVERSITÉ PHÉNOLOGIQUE

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

## Les modes de reproduction

#### L'APOMIXIE

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



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

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

#### L'AUTO-INCOMPATIBILITÉ

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

#### L'ANDROMONOÉCIE

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

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

## La biologie florale

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

#### DE L'INDUCTION FLORALE À L'ÉPIAISON

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

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

#### LA RAMIFICATION PANICULAIRE

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

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

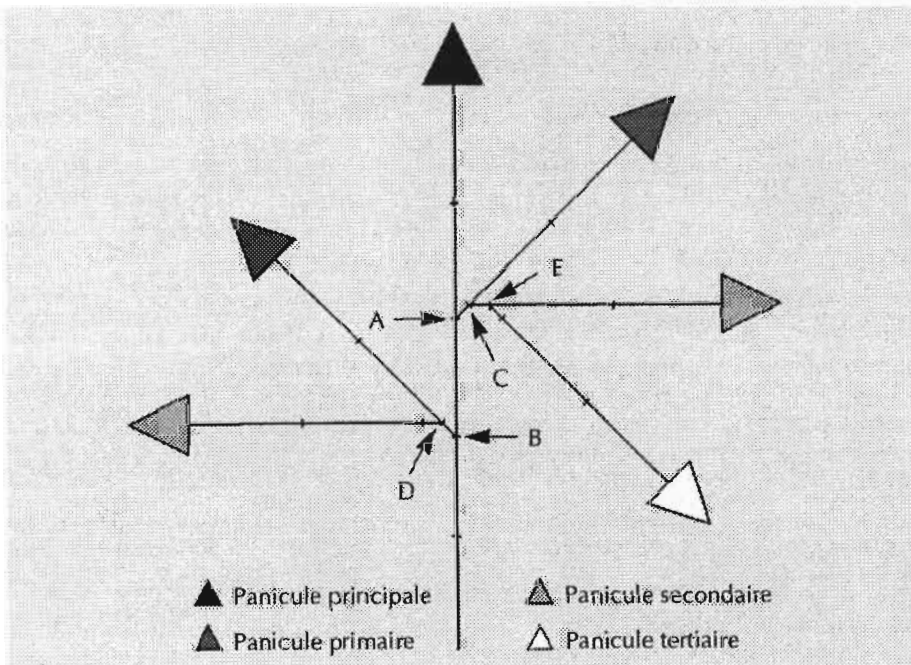


Figure 1. Représentation schématique du processus de ramification paniculaire chez la variété C1.

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

#### L'ÉPIAISON

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

#### LA FLORAISON DE LA PANICULE

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

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

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

#### DE LA FLORAISON À L'ÉGRENAGE

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

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

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

## L'amélioration variétale

### Les objectifs de l'amélioration

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

#### LES OBJECTIFS POUR LA PRODUCTION FOURRAGÈRE

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

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

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

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

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

#### LES OBJECTIFS POUR LA PRODUCTION SEMENCIÈRE

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

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

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

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

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

## Les bases de l'amélioration variétale

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

### LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES ET LEUR CONSERVATION

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

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

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

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

#### LA VARIABILITÉ NATURELLE UTILE

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

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

#### Les caractères fourragers

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

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

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

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

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

### Les composantes de la production semencière

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

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



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

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

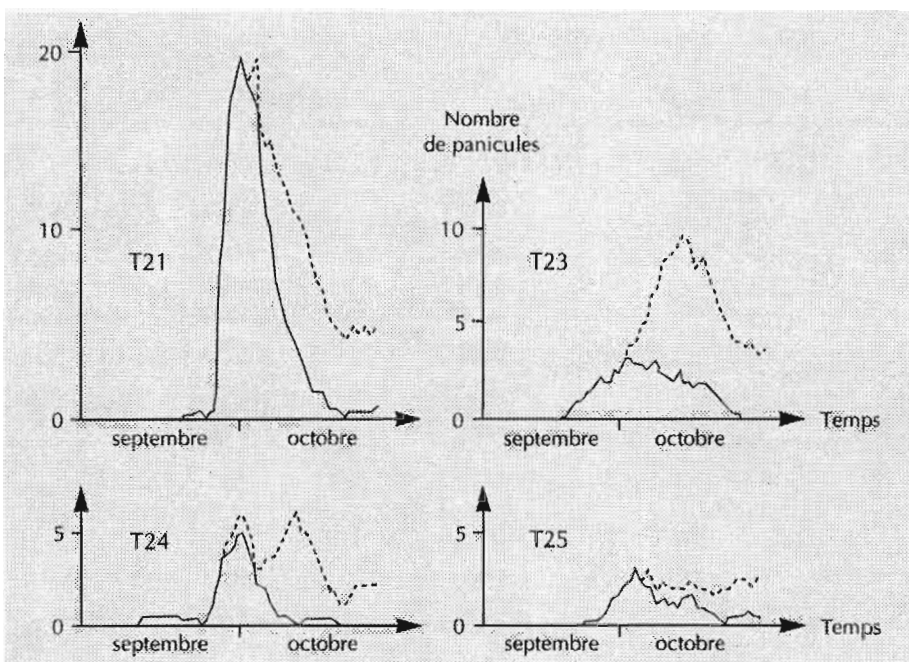


Figure 2. Diversité des profils d'épiaison de quatre clones. Pour chaque clone, la vague des panicules principales (—) et le profil général (----) sont représentés.

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

#### LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DES DESCENDANCES

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

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

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

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

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

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

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

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

#### LES HÉRITABILITÉS

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

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

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

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

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

## Les méthodes d'amélioration variétale

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

### LES SCHÉMAS DE SÉLECTION

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

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

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

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

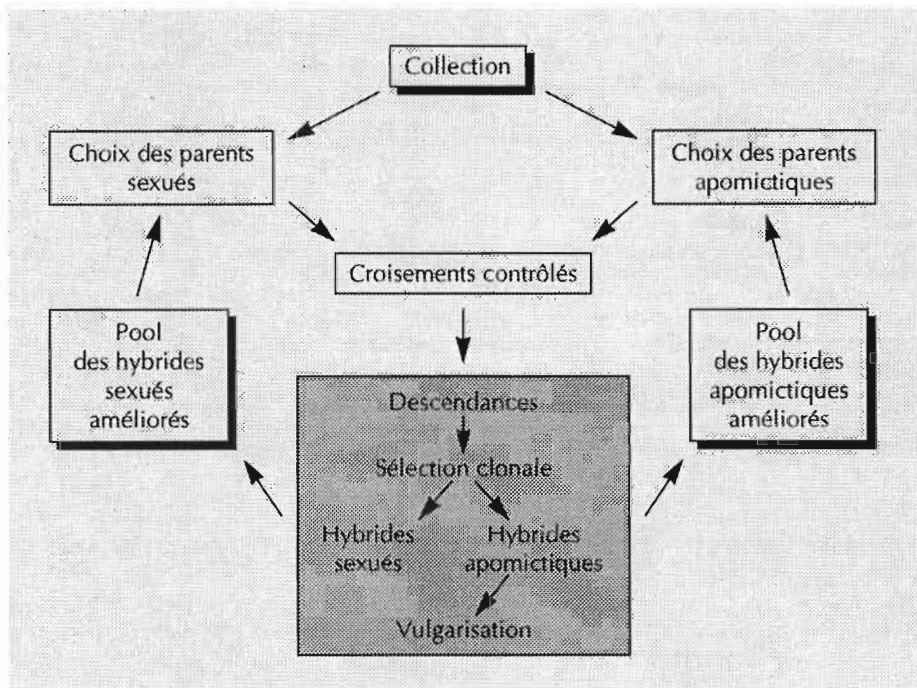


Figure 3. Cycles récurrents de sélection. La sélection clonale à court terme est incluse dans les cycles récurrents (en gris).

### L'OBTENTION DES HYBRIDES

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

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

### LA SÉLECTION DES HYBRIDES

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

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

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

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

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

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

## Les gains actuellement réalisés

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

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

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

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

## Références bibliographiques

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



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

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

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

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

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

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

# L'hévéa

---

André Clément-Demange, Hyacinthe Legnaté,  
Marc Seguin, Marc-Philippe Carron,  
Vincent Le Guen, Thierry Chapuset,  
Dominique Nicolas

L'hévéa est un arbre cultivé en région tropicale humide sur 7 à 8 millions d'hectares. Par une incision de l'écorce, qu'on appelle la saignée, on obtient l'écoulement d'un latex contenant des particules de caoutchouc. Les variétés d'hévéa sont des clones de greffe conservés et multipliés en jardins à bois de greffe (planche XV, 1 et 2). Les plants greffés, préparés en pépinière, sont plantés à une densité d'environ 500 arbres par hectare. La mise en saignée intervient entre 5 et 7 ans, lorsque les troncs atteignent, à 1 mètre du sol, une circonférence de 50 centimètres. La saignée est pratiquée 5 à 10 fois par mois pendant vingt à trente-cinq ans ; l'écoulement du latex est interrompu par un phénomène de coagulation, sa régénération est assurée par l'activité métabolique des cellules laticifères spécialisées (JACOB *et al.*, 1995a). La production peut être stimulée par des applications périodiques d'un produit générateur d'éthylène sur le panneau de saignée. Le latex est collecté en plantation et transporté vers les usines locales de séchage. Le caoutchouc est ensuite exporté vers les zones de transformation finale, proches des marchés de consommation.

La production mondiale de caoutchouc naturel atteint aujourd'hui 5,7 millions de tonnes, malgré la concurrence des caoutchoucs de synthèse. Un kilo de caoutchouc se vend en moyenne 1 dollar US. L'Asie produit plus de 90 % du caoutchouc naturel, avec en tête la Thaïlande, l'Indonésie et la Malaisie.

L'Afrique fournit environ 6 % de la production mondiale et l'Amérique latine, région d'origine de l'hévéa, seulement 2 % du fait des problèmes phytosanitaires rencontrés dans les plantations sur ce continent. Le caoutchouc naturel est utilisé pour les trois quarts dans l'industrie du pneumatique (automobile, camion, avion), où il représente près de 40 % du caoutchouc consommé. Son faible échauffement interne, sa grande élasticité, sa bonne capacité d'adhérence et sa durabilité le rendent indispensable dans de nombreuses applications.

La sélection de l'hévéa a débuté en Asie, dans les années 20. En Malaisie, le RRIM (Rubber Research Institute of Malaysia) sélectionne des clones depuis 1925, date de sa création. Certains d'entre eux sont aujourd'hui largement plantés dans le monde. La compagnie privée Prang Besar, du groupe Harrison et Crossfield, a produit des clones et des géniteurs de grande valeur. Le RRIL (Rubber Research Institute of India), en Inde, et le RRISL (Rubber Research Institute of Sri Lanka), au Sri Lanka, mènent également depuis de nombreuses années des programmes de sélection. Les instituts français ont conduit des recherches sur l'amélioration de l'hévéa, d'abord au Vietnam et au Cambodge, dans les années 30, puis à partir de 1954 en Côte d'Ivoire, où l'IRCA (Institut de recherches sur le caoutchouc en Afrique) a été fondé. Depuis les années 90, la création de clones se poursuit en Côte d'Ivoire, grâce à une collaboration entre l'IDEFOR (Institut des forêts) et le CIRAD. En Amérique du Sud, des compagnies privées, comme Ford et Firestone, et des instituts publics brésiliens, tels que l'IAN (Instituto Agrônomico do Norte), ont tenté sans grand succès d'obtenir des clones à la fois productifs et résistants à la maladie sud-américaine des feuilles. Cet objectif est actuellement repris dans les plantations Michelin du Brésil, en coopération avec le CIRAD.

Les instituts de recherche, fédérés à l'échelle internationale par l'IRRDB (International Rubber Research and Development Board), coordonnent leurs activités lors de réunions régulières.

## L'organisation évolutive

### L'espèce cultivée

Le genre *Hevea*, de la famille des euphorbiacées, est originaire d'Amazonie. Il compte dix espèces dont une seule est cultivée, *Hevea brasiliensis*. L'hévéa natif et non exploité mesure 1 à 2 mètres de circonférence et 25 à 30 mètres de hauteur, mais en plantation, l'arbre greffé, saigné précocement, n'atteint pas de telles dimensions.

Longtemps exploité à l'état naturel en Amazonie, l'hévéa n'a été mis en culture qu'à partir de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle en Asie, en réponse à une demande croissante de caoutchouc liée au développement de l'industrie du pneumatique. Ce

n'est en effet qu'après 1876 que s'établit une économie de plantation à partir de graines collectées par Wickham sur la rivière Tapajós, dans l'actuel Etat du Pará au Brésil (SERIER, 1993). Ces quelque 70 000 graines, dont 4 % seulement parviennent à germer dans le jardin botanique de Kew en Angleterre, et le millier de plantules récoltées par Cross dans la région de Belém sont à la base des plantations réalisées ensuite au Sri Lanka, en Malaisie et à Java. D'autres importations de graines à partir du Brésil seraient à l'origine de l'extension de la culture de l'hévéa en Indonésie, au Vietnam, au Cambodge et en Afrique centrale (DEAN, 1987).

A partir des années 50, des prospections sont organisées et aboutissent à de nouvelles importations de matériel depuis le Brésil. En Malaisie, le RRIM réalise des transferts en 1951-1952 puis en 1966 (ONG et TAN, 1987) et une prospection en 1995. En Côte d'Ivoire, l'IRCA importe des clones résultant de la sélection d'arbres natifs de la forêt lors d'une prospection franco-brésilienne effectuée en 1974 et y transfère, en 1985, une partie des collections constituées par Schultes en Colombie. Enfin, en 1981, l'IRRDB organise une prospection internationale au Brésil sur l'aire de répartition d'*H. brasiliensis*, qui comporte 60 localités réparties dans 15 districts et 3 Etats : l'Acre, le Rondônia et le Mato Grosso (figure 1).

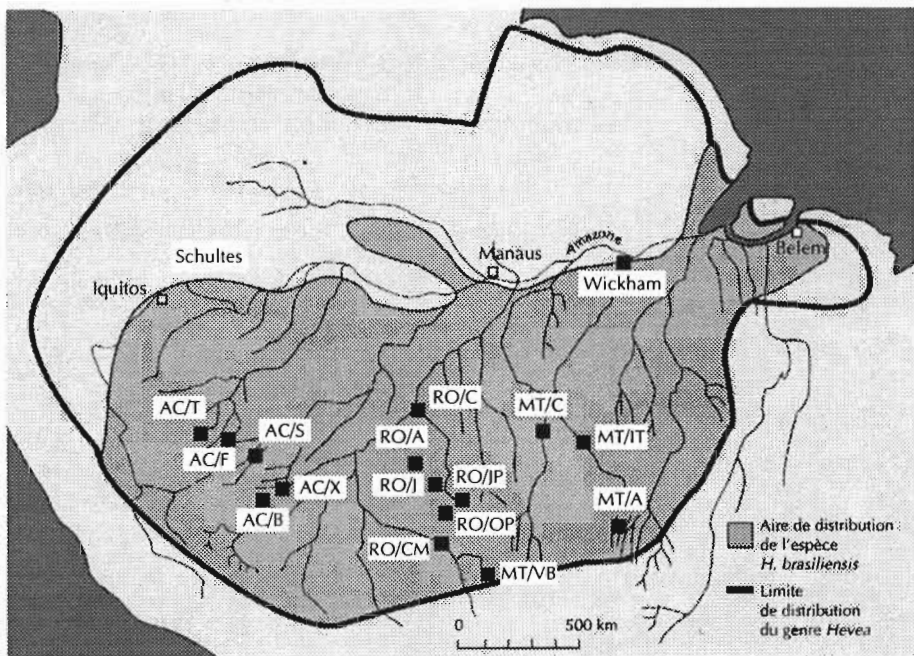


Figure 1. Origine géographique des clones d'hévéa collectés par Wickham, par Schultes et lors de la prospection de l'IRRDB.

AC : Acre ; RO : Rondônia ; MT : Mato Grosso.

## LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

L'hévéa est une plante monoïque, préférentiellement allogame. Sa fertilité femelle et son taux de nouaison sont très faibles, ce qui constitue un obstacle majeur pour la sélection fondée sur la recombinaison génétique.

Sa pollinisation et sa fécondation ont fait l'objet d'études histologiques et expérimentales (LECONTE, 1983). Le taux de nouaison varie considérablement selon les clones pollinisés, mais aussi selon les conditions d'environnement. Les gaméto-genèses mâle et femelle se déroulent normalement, à l'exception de celles de certains clones, comme GT1, pour lequel une stérilité mâle a été mise en évidence. Le pollen est peu abondant, relativement collant et donc peu mobile; il perd rapidement son pouvoir germinatif et ne se conserve pas. La pollinisation naturelle est entomophile. On observe une forte auto-incompatibilité, qui rend difficile la réalisation d'autofécondations contrôlées. On ignore si les obstacles à la nouaison sont de nature pré ou postzygotique.

Le fruit de l'hévéa contient généralement de 3 à 5 graines, qui mesurent de 1 à 5 centimètres et pèsent 2 à 5 grammes. Lors de la déhiscence du fruit, les graines sont projetées à une distance de 10 à 20 mètres. Les graines sont de type récalcitrant : leur pouvoir germinatif diminue rapidement et devient nul au bout de quelques semaines. En plantation, elles sont utilisées pour produire les porte-greffe.

## LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

La prospection de l'IRRDB offre, par le volume des accessions collectées et par la connaissance précise de leur origine géographique, la possibilité d'une analyse rigoureuse de la variabilité de l'hévéa. Elle se prête également à des études comparatives avec d'autres collections, en particulier le groupe cultivé Wickham, la collection réunie par Schultes et la prospection Madre de Dios-Firestone réalisée au Pérou.

### La diversité morphologique

Les descripteurs morphologiques — foliaires essentiellement —, très sensibles aux effets du milieu, permettent cependant de situer une grande part de la variabilité phénotypique (42 %) entre les accessions d'une même localité de prospection. Néanmoins, l'Acre se distingue des deux autres Etats, le Rondônia et le Mato Grosso (LESPRIT, 1986).

### La variabilité isoenzymatique

L'analyse isoenzymatique de la population IRRDB, qui porte sur 14 locus polymorphes, distingue nettement les provenances du Mato Grosso du reste de la prospection (CHEVALLIER, 1988). Les accessions du district Vila Bella du Mato Grosso (MT/VB) tendent à se rattacher à celles du Rondônia (figure 2).

L'analyse révèle une forte hétérozygotie dans les populations prospectées comme dans le groupe Wickham, quoique plus restreinte au sein de ce dernier.

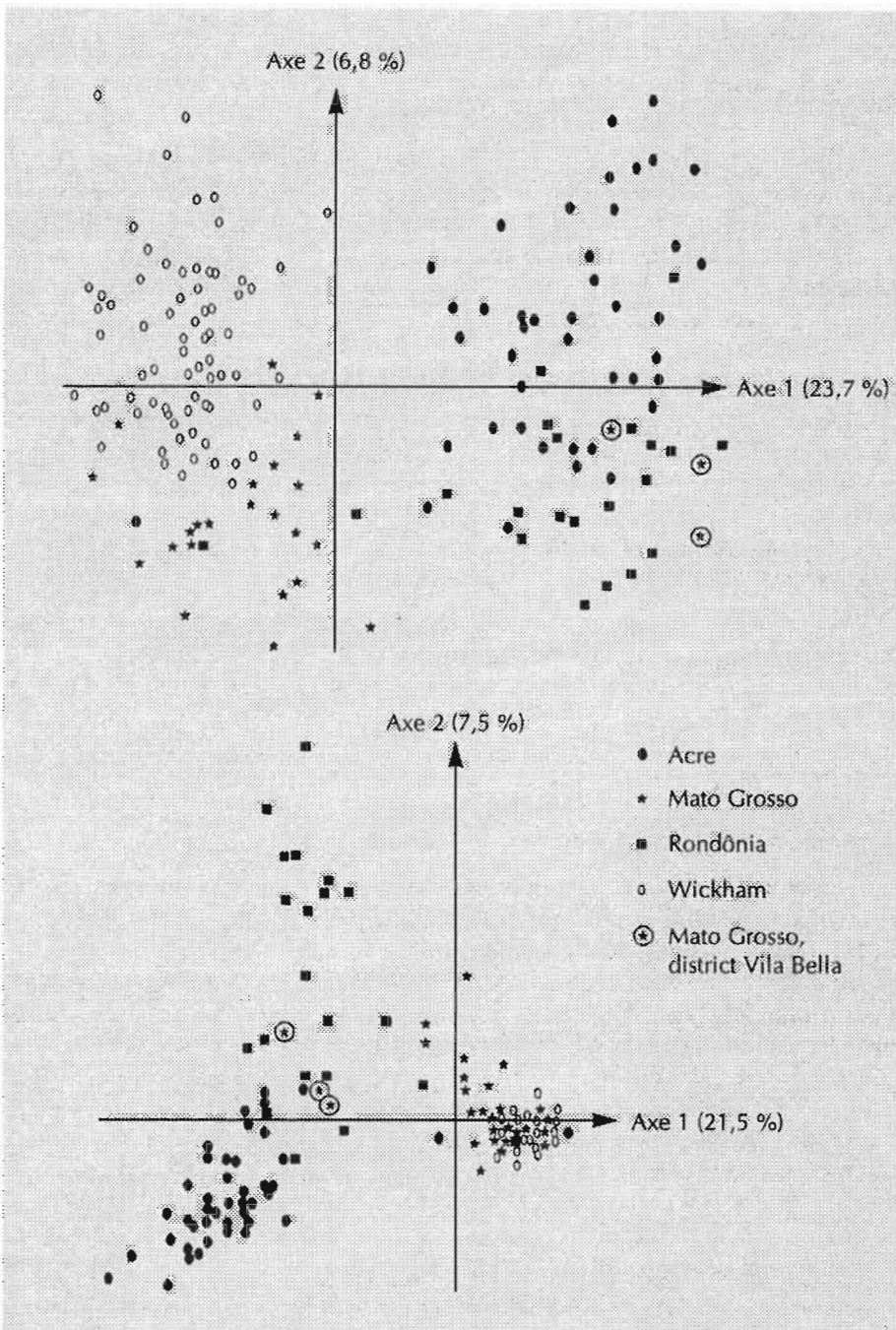


Figure 2. Représentation graphique du premier plan d'analyse factorielle des correspondances pour les clones d'hévéa cultivés Wickham et sauvages : en haut, variation des alloenzymes, en bas, variation des bandes RFLP, d'après BESSE et al. (1994).

On trouve 67 allèles pour 14 locus polymorphes dans la population IRRDB contre 35 pour 11 locus polymorphes dans le groupe Wickham. Aucun allèle n'est spécifique du groupe Wickham, ni de l'un ou l'autre des trois Etats de la prospection de l'IRRDB. Le groupe Wickham est relativement proche de la population du Mato Grosso (CHEVALLIER, 1988; SEGUIN *et al.*, 1995).

En revanche, la collection Schultes présente des allèles rares, spécifiques d'une autre espèce du genre *Hevea*, *H. benthamiana*. On y observe d'ailleurs des arbres de type *benthamiana*, ce qui n'est jamais le cas pour la population IRRDB. Les fréquences alléliques dans la population Schultes sont également assez différentes de celles de la population IRRDB (CHEVALLIER *et al.*, 1988).

### Le marquage du génome nucléaire

L'étude de diversité réalisée par RFLP confirme l'enrichissement génétique apporté par le matériel de prospection, la structuration de la diversité liée à l'origine géographique des accessions et la proximité entre le groupe Wickham et les accessions du Mato Grosso (figure 2). Elle met en évidence une différence beaucoup plus nette entre l'Acre et le reste de la prospection (BESSE, 1993; SEGUIN *et al.*, 1995).

La synthèse des informations issues de l'ensemble de ces études conduit à distinguer six groupes : le groupe Wickham, le groupe Schultes et les quatre groupes de la prospection IRRDB, Am1 (les districts ouest de l'Acre, AC/T et AC/F), Am2 (les districts est de l'Acre, AC/B, AC/S et AC/X), Am3 (les six districts du Rondônia et le district Vila Bella du Mato Grosso, MT/VB), Am4 (les autres districts du Mato Grosso, MT/A, MT/C et MT/IT).

### Le marquage du génome cytoplasmique

Les études conduites sur le génome chloroplastique de la population IRRDB révèlent un très faible polymorphisme. L'analyse de la diversité du génome mitochondrial, réalisée sur l'ensemble des collections par RFLP, a quant à elle abouti à la construction d'un arbre phylogénétique, qui présente une ressemblance partielle avec la structure obtenue d'après les études du génome nucléaire. Il est intéressant de noter que la seule différenciation observée au sein du groupe Wickham concerne le clone GT1, qui est mâle-stérile (LUO *et al.*, 1995). Cette structuration est analogue à celle qui a été obtenue en comparant les séquences d'un fragment d'ADN mitochondrial hautement polymorphe (LUO et BOUTRY, 1995).

## Les espèces sauvages du genre *Hevea*

Le genre *Hevea* comprend dix espèces : *H. benthamiana*, *H. brasiliensis*, *H. camargoana*, *H. camporum*, *H. guianensis*, *H. microphylla*, *H. nitida*, *H. pauciflora*, *H. rigidifolia* et *H. spruceana* (SCHULTES, 1990). Sept espèces se rencontrent dans la région du haut Rio Negro, considérée comme le



centre d'origine du genre. L'espèce *H. brasiliensis* se trouve en dehors de ce centre, sur le haut Rio Madeira, où cinq autres espèces sont représentées.

Toutes les espèces du genre *Hevea* sont de type diploïde et possèdent 36 chromosomes ( $2n = 2x = 36$ ). Selon diverses observations cytologiques, le genre serait amphidiploïde, avec un nombre de base égal à 9 (ONG, 1975). Cependant, l'analyse des ségrégations aux locus de marqueurs isoenzymatiques et moléculaires semble confirmer la structure diploïde du génome actuel de l'hévéa (SEGUIN *et al.*, 1995).

La taille d'un génome haploïde d'*H. brasiliensis* est importante : elle est estimée à  $1,9 \cdot 10^9$  paires de bases, selon les analyses réalisées par cytométrie en flux (SEGUIN *et al.*, 1995).

La différenciation du genre *Hevea* en espèces semble liée à l'évolution de la forêt amazonienne depuis cent mille ans. L'alternance de périodes humides et semi-arides, à l'origine de l'extension ou de la fragmentation de la forêt, a provoqué la formation d'îlots forestiers. Ceux-ci ont constitué des zones de refuge et de différenciation sous l'effet des pressions de sélection locales. D'autre part, la structuration en groupes génétiques mise en évidence dans la population d'*H. brasiliensis* issue de la prospection de l'IRRDB apparaît en relation avec le réseau hydrographique du sud de l'Amazone (figure 1), ce qui confirme le rôle des rivières et des zones inondables dans le transport des graines et la dissémination de l'espèce (BESSE, 1993).

Les essais de pollinisation manuelle prouvent qu'il est possible d'obtenir des hybrides entre les espèces *H. brasiliensis*, *H. benthamiana*, *H. pauciflora* et *H. spruceana*. Cette absence apparente de barrière à la recombinaison entre espèces devrait conduire à considérer le genre *Hevea* comme un complexe d'espèces.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Au début du siècle, l'amélioration commence par une sélection massale très sévère parmi les plantations, constituées à l'époque d'arbres issus de graines, ou « seedlings », qui produisent environ 0,4 tonne de caoutchouc sec par hectare.

Vers 1920, van Helten, en Indonésie, adapte la technique du greffage à l'hévéa, ce qui autorise la multiplication végétative de la partie aérienne des arbres d'élite. Deux voies de sélection sont alors suivies simultanément : la voie « générative » et la voie « végétative », qui conduisent à des plantations de seedlings ou de clones greffés (DIJKMAN, 1951).

Vers 1950, la multiplication de l'hévéa par clonage (greffage) s'impose en raison des performances des clones. La création de nouveaux clones est alors réalisée par sélection dans les descendances des meilleurs clones croisés entre eux. Grâce à cette sélection, la production annuelle atteint 2,5 tonnes par hectare.

## Les objectifs de sélection

Les principaux objectifs de production sont la productivité, la stabilité du peuplement et la résistance aux maladies des feuilles. Mais de nouveaux débouchés se développent, tant pour la culture que pour le produit, et des objectifs, aujourd'hui secondaires, pourraient connaître dans l'avenir un certain essor.

### LA PRODUCTIVITÉ DES ARBRES

La production de caoutchouc sec par arbre est bien sûr le principal critère de sélection. L'évolution de ce critère dans le temps dépend du type métabolique des clones défini par un diagnostic biochimique, le diagnostic latex (JACOB *et al.*, 1995b). La sélection doit porter conjointement sur la vitesse de montée en production et sur le maintien à long terme du niveau de cette production.

L'âge de mise en saignée, moment où le métabolisme primaire de l'arbre est réorienté vers la régénération du latex dans les laticifères, est déterminé par la vitesse de croissance en épaisseur du tronc. La croissance en cours de saignée est donc en relation avec le rythme de montée en production.

### LA STABILITÉ DU PEUPEMENT

En plantation, la densité du peuplement utile — nombre d'arbres saignés — tend à diminuer au cours du temps sous l'effet de trois facteurs. Le premier est lié à la pourriture blanche des racines due à un champignon du genre *Fomes*, pour lequel la sélection de porte-greffe clonaux résistants n'a pas encore abouti. Le deuxième a trait aux dommages dus au vent — déracinement ou casse de tronc. Ils résultent, d'une part, d'un déséquilibre entre les porte-greffe non sélectionnés et la partie aérienne clonale, soumise à une sélection intense pour la croissance, et, d'autre part, de la saignée, qui entraîne une réduction de la croissance en épaisseur du tronc (CLEMENT-DEMANGE *et al.*, 1995a). Le troisième facteur réside dans l'apparition progressive d'arbres qui ne produisent plus de latex, phénomène dit de « l'encoche sèche » (JACOB *et al.*, 1994).

La stabilité du peuplement revêt une importance particulière dans les plantations paysannes, qui représentent environ 85 % des surfaces plantées en hévéa dans le monde et sont soumises à de nombreuses contraintes agronomiques et socio-économiques. Certains critères de sélection, tels que la vitesse de couverture du sol par la canopée, contribuent à réduire les coûts d'entretien et le temps qui lui est consacré.

#### LA RÉSISTANCE AUX MALADIES FONGIQUES DES FEUILLES

La résistance aux maladies fongiques est un critère particulièrement important en Amérique du Sud, où sévit *Microcyclus ulei*. Ce champignon, parasite exclusif des feuilles de l'hévéa, entrave le développement de la culture dans cette région et représente une menace permanente pour le reste du monde. D'autres champignons sont également préjudiciables : *Corynespora cassiicola*, qui provoque une maladie également très dangereuse mais relativement peu répandue, *Colletotrichum gloeosporioides* et *Oidium heveae*, qui se développent dans de nombreuses régions avec une agressivité variable selon le contexte climatique.

#### LES AUTRES OBJECTIFS

Certains caractères technologiques du caoutchouc, comme la viscosité ou l'indice de rétention de plasticité, pourraient faire l'objet d'une sélection pour la qualité si l'avantage économique de cette amélioration s'imposait.

Depuis plusieurs années, la culture de l'hévéa s'étend à de nouvelles zones agroclimatiques autrefois considérées comme marginales. L'hévéaculture chinoise s'est remarquablement développée dans des régions marquées par l'altitude et le froid comme le Yunnan ; l'Inde réalise d'importantes plantations dans sa partie septentrionale ; le Brésil et le Vietnam plantent dans des zones de hauts plateaux soumises au froid et au vent sec. Les potentialités adaptatives de l'hévéa sont encore mal définies et la variabilité génétique disponible mérite d'être explorée au regard de ces situations de stress.

On voit par ailleurs apparaître de nouveaux débouchés pour la culture, liés à la valorisation du bois d'hévéa et à la restauration de zones agricoles dégradées, où l'hévéa est considéré comme une espèce de reboisement susceptible d'offrir de surcroît une production de caoutchouc. Ces débouchés pourraient introduire de nouveaux critères de sélection.

## Les méthodes d'amélioration

#### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Les collections de matériel génétique sont la première source de variabilité exploitable en amélioration. La recombinaison génétique permet quant à elle de créer de nouvelles combinaisons de caractères.

#### Les collections

Les collections établies en Asie et en Afrique ont d'abord été constituées par des clones du groupe Wickham : en Côte d'Ivoire, la collection Wickham comporte 200 clones sélectionnés dans plusieurs pays. Ces collections se sont également enrichies de clones d'Amérique du Sud, issus de croisements entre des clones Wickham et des clones sauvages prospectés en Amazonie (clones W × Am) et sélectionnés dans les centres de recherche du Brésil et du

Guatemala (clones GU, FDR, MDX, FX, IAN, CNSAM...). Elles ont enfin bénéficié des prospections d'accessions sauvages réalisées en forêt amazonienne. La collection ivoirienne s'est ainsi enrichie de 40 clones de l'Acre et du Rondônia grâce à la prospection franco-brésilienne de 1974, de 20 clones de la prospection Madre de Dios-Firestone au Pérou (MDF), de 24 clones CNSAM, ainsi que de 340 clones de la collection Schultes de Colombie.

Mais c'est la prospection de l'IRRDB qui a permis de constituer des collections véritablement représentatives de la diversité géographique et génétique d'*H. brasiliensis* : l'une, en Côte d'Ivoire, regroupe 2 500 génotypes ; l'autre, en Malaisie, 9 700 génotypes. Il convient de reconnaître que ces collections comptent très peu de représentants d'espèces autres qu'*H. brasiliensis*.

### La recombinaison génétique

La pollinisation manuelle, pratiquée depuis les premiers essais de MAAS (1919), permet d'obtenir des familles de pleins frères à partir de géniteurs hétérozygotes. Les taux de réussite, généralement faibles, sont étroitement liés au choix des clones utilisés comme géniteurs femelles. En conséquence, les plans de croisement sont difficiles à réaliser et doivent être programmés sur plusieurs années. Cette situation complique l'exploration des aptitudes en croisement des différents groupes et favorise des apparentements préjudiciables au maintien d'une forte hétérozygotie. Elle conduit en pratique à étudier, dans un premier temps, les potentiels d'un grand nombre de familles sur de petits effectifs (sélection familiale), puis à recréer les meilleures familles, selon des effectifs aussi grands que possible, pour y rechercher des individus d'élite à cloner.

La pollinisation manuelle est réalisée sur les fleurs femelles d'arbres ayant atteint 4 ou 5 ans, plantés à faible densité (100 à 300 arbres par hectare) dans un jardin conçu pour favoriser l'ensoleillement et la production de branches florifères basses (planche XV, 3). Des fleurs mâles peuvent être obtenues sur des arbres âgés de 2 ans seulement grâce aux méthodes d'induction d'une floraison précoce, comme le décorticage annulaire (LOFTY et PARANJOTHY, 1978) et l'application d'hormones de croissance (YEANG *et al.*, 1993).

Les possibilités de recombinaison génétique par pollinisation naturelle font actuellement l'objet d'une étude méthodologique en Côte d'Ivoire. Elles pourraient être exploitées pour l'amélioration génétique préliminaire des accessions sauvages. Des jardins de pollinisation naturelle, isolés de toute contamination pollinique extérieure, ont été mis en place. Si le brassage génétique réalisé au sein de ces jardins apparaît suffisamment proche du régime de panmixie, on pourra exploiter les descendances obtenues comme des familles de demi-frères : la valeur moyenne de ces familles est en effet en relation directe avec l'aptitude générale à la combinaison des parents maternels.

La technique d'électrophorèse isoenzymatique est utilisée, en pollinisation manuelle ou naturelle, pour contrôler la conformité et analyser la recombinaison génétique (LECONTE *et al.*, 1994).

## LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

L'hévéa est une plante pérenne, très hétérozygote, cultivée sous forme de variétés clonales greffées. Sa durée de vie économique est longue et son encombrement important. Sa sélection est donc orientée vers un repérage aussi précoce et précis que possible des génotypes d'élite, qui sont ensuite étudiés à grande échelle dans des tests clonaux de longue durée pour aboutir à des recommandations fiables.

## La gestion des ressources génétiques

Le groupe Wickham reste encore aujourd'hui le principal pourvoyeur d'une sortie clonale orientée vers la productivité. Un nombre relativement restreint de géniteurs ancestraux est à l'origine de la plupart des clones actuellement utilisés, du fait de leur bonne aptitude en combinaison et sans doute aussi, pour les géniteurs utilisés comme parents femelles, en raison de leur fertilité. Les clones issus de croisements entre les clones Wickham et les clones amazoniens récemment introduits d'Amérique du Sud apparaissent le plus souvent peu compétitifs par rapport aux clones Wickham. Les croisements entre des clones amazoniens non sélectionnés et des testeurs Wickham expriment une vigueur hybride pour la croissance avant la mise en saignée. Certains géniteurs amazoniens manifestent aussi une bonne aptitude à la combinaison avec des testeurs du groupe Wickham pour la production. Il semble cependant que la variance d'additivité prédomine pour la production dans ce type de croisement (figure 3).

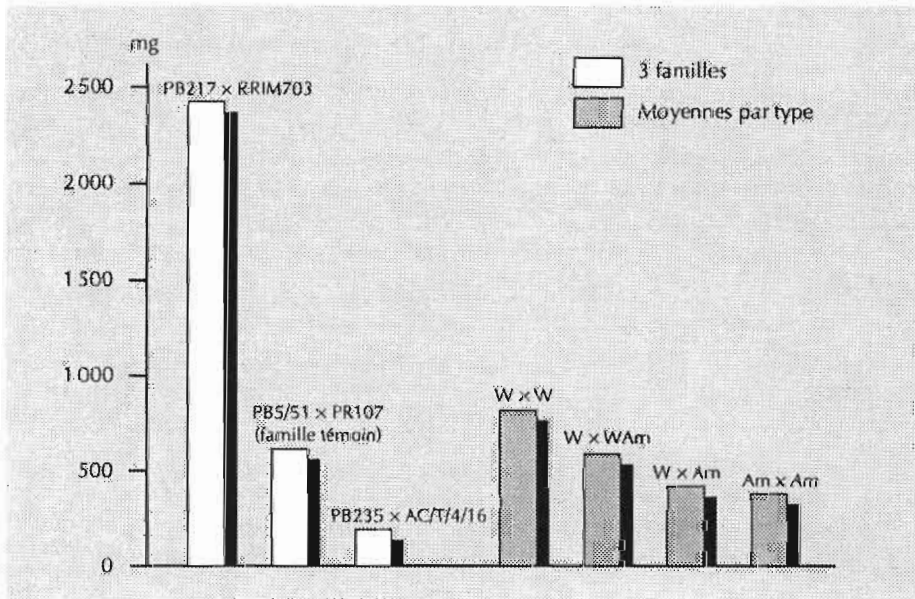


Figure 3. Production de caoutchouc sec, à 2 ans, de différents types de croisement en champ d'évaluation de seedlings (CES).

Parallèlement aux études de diversité génétique, le matériel amazonien issu des prospections récentes a fait l'objet d'une évaluation agronomique approfondie en Côte d'Ivoire (CLEMENT-DEMANGE *et al.*, 1996). La production moyenne de l'ensemble de la prospection de l'IRRDB est très faible puisqu'elle ne représente que 12 % de celle du clone témoin GT1 — l'un des clones les plus fiables et les plus plantés (CHAPUSET *et al.*, 1995). Ce matériel sauvage a d'ailleurs une faible activité métabolique, comme l'indique une étude physiologique (LAM *et al.*, 1995) ; il possède, en revanche, de bons niveaux de résistance aux maladies des feuilles, au Brésil, au Cameroun et en Côte d'Ivoire.

L'analyse des données vise actuellement à constituer une *core collection* d'environ 300 accessions, représentative de la plus grande part de la variabilité génétique du matériel sauvage de l'espèce *H. brasiliensis*. Cette collection fera l'objet d'une conservation multilocale et d'une évaluation multilocale et multicaractère de longue durée.

### Les croisements à l'intérieur du groupe Wickham

L'amélioration génétique du groupe Wickham a été réalisée en Asie pendant une cinquantaine d'années à partir de clones issus d'une sélection massale opérée en plantation. Deux cycles de sélection récurrente ont alors été effectués. Les géniteurs étaient choisis sur leur valeur propre et recombinaient entre eux. La sélection s'exerçait principalement sur la production et sur la croissance.

Pour la production, un progrès moindre et une incidence accrue du phénomène de l'encoche sèche au cours du second cycle ont laissé supposer que l'on approchait des limites de l'amélioration dans ce groupe et qu'on devait, en conséquence, accorder plus de soin au choix des géniteurs (FERWERDA, 1969).

Pour la croissance, la sélection a permis de créer des clones à croissance rapide et d'abaisser ainsi l'âge de mise en saignée de 7 ans à moins de 5 ans. Mais ces clones sont fréquemment déracinés par le vent et il semble là aussi qu'on ait atteint une limite. La solution réside probablement dans l'utilisation d'arbres non greffés, entièrement clonaux, dont les parties racinaire et aérienne sont génétiquement identiques, ou de porte-greffe clonaux vigoureux. Ces types d'arbre sont obtenus par culture *in vitro*.

Les études génétiques disponibles sur les croisements de type Wickham × Wickham concluent à une prépondérance de la variance d'additivité sur la variance de dominance pour la croissance et la production (TAN *et al.*, 1975 ; TAN, 1987 ; SIMMONDS, 1989).

Ces résultats sont confirmés par l'analyse d'un plan factoriel complet en cours d'évaluation en Côte d'Ivoire : sur 27 variables mesurées entre 2 et 4 ans (croissance, production, architecture, précocité de défoliation, paramètres biochimiques du diagnostic latex), le pourcentage d'additivité dans la variance génétique est toujours supérieur à 50 %, avec une valeur moyenne de 89 % (LEGNATE, 1997, à paraître). Les héritabilités au sens strict de ces variables sont comprises entre 0,09 et 0,71 avec une valeur moyenne de 0,38. En raison des

difficultés liées à la biologie de la reproduction de l'hévéa, qui ne permettent pas d'estimer de façon systématique et rigoureuse l'aptitude générale à la combinaison des géniteurs potentiels, il apparaît justifié de choisir les géniteurs d'abord sur leur valeur propre et de les croiser sur deux testeurs non apparentés, puis d'étendre l'utilisation des meilleurs d'entre eux d'après les résultats obtenus avec leurs descendance en croisement.

On ne dispose pas d'informations permettant de structurer le groupe Wickham. Pour mieux gérer la variabilité au sein de ce groupe, une structuration en deux ou trois sous-groupes de géniteurs pourrait être établie sur la base des apparentements existant entre les descendance déjà créées. L'impact de la consanguinité sur les performances agronomiques est mal connu et mérite d'être évalué.

Un certain nombre d'études restent à mener, en particulier sur les croisements entre les types physiologiques complémentaires, définis par un diagnostic latex, sur les mécanismes de la production et sur les corrélations entre les paramètres mesurés au jeune âge et le comportement de l'arbre adulte. Elles pourraient déboucher, entre autres, sur la définition de critères précoces de sélection, tant pour le comportement physiologique des clones à l'âge adulte — notamment leur sensibilité à l'encoche sèche à partir des paramètres du diagnostic latex mesurés précocement — que pour la résistance aux dommages dus au vent.

### Les autres types de croisement

De nouveaux types de croisement peuvent être envisagés : croisements entre groupe Wickham et groupes amazoniens ( $W \times Am$ ), ou croisements entre groupes amazoniens ( $Am \times Am$ ). Ils offrent la possibilité d'élargir la variabilité génétique de l'hévéa, mais la production qu'on en attend reste modeste compte tenu du faible niveau actuel de sélection des géniteurs (planche XV, 4).

Des croisements exploratoires de ces différentes combinaisons sont réalisés en Côte d'Ivoire. Bien qu'aucun effet d'hétérosis n'ait encore été identifié pour la production, les croisements  $W \times Am$  semblent susceptibles, par l'exploitation de la variance d'additivité, d'offrir à terme des clones aussi productifs que les clones traditionnels Wickham, voire des clones réalisant un compromis économiquement satisfaisant entre la productivité et la résistance à *M. ulei*. Ces croisements se prêtent à la mise en place d'un schéma de sélection réciproque entre les deux populations. Ils sont également le passage obligé vers une génération de rétrocroisements de type  $W \times (W \times Am)$ .

Des plans de croisement factoriels incomplets ont donc été mis en place afin d'estimer les paramètres génétiques de ces croisements  $W \times Am$  : deux sont installés en Côte d'Ivoire et un est en cours de constitution au Brésil, dans le cadre de la coopération entre le CIRAD et Michelin.

Le succès de cette politique de croisement suppose une amélioration de la valeur moyenne des géniteurs amazoniens par un travail de sélection récurrente au sein de chacun de ces groupes amazoniens.

## Les premières étapes de la sélection clonale

Les descendances issues des croisements sont soumises à trois étapes de sélection. La première étape débute nécessairement par l'évaluation d'une population d'individus structurée en familles (généralement de pleins frères) dont chaque descendant n'est représenté que par un seul arbre. Cette situation présente des inconvénients théoriques : les génotypes ne sont pas évalués sous la forme normale de diffusion des variétés (clones de greffe) ; en l'absence de répétition, il est difficile d'obtenir une estimation précise de la valeur génétique des génotypes. Pour ces raisons, le dispositif expérimental correspondant à ce premier stade, nommé champ d'évaluation de seedlings (CES), est limité en surface (densité forte) et en durée (évaluation très précoce), et on y pratique une sélection familiale. Les CES deviennent ensuite des conservatoires pour le matériel génétique créé, assimilables à des jardins à bois (planche XV, 2). Les mesures portent sur la croissance, la production — dont l'évaluation est réalisée par microsaignée —, l'architecture des arbres et le comportement du feuillage face aux maladies.

La deuxième étape de sélection se déroule en champ de clones à petite échelle (CCPE). Chaque génotype y est représenté, sous forme greffée, par deux ou trois parcelles de 3 à 10 arbres chacune selon le niveau de précision requis (planche XV, 4). Le bois de greffe nécessaire à la multiplication est prélevé dans les jardins à bois constitués des seedlings en CES. La densité de plantation est adaptée à la durée d'évaluation envisagée : évaluation précoce jusqu'à 4 ans, éventuellement prolongée jusqu'à 8 ans. Après cela, les phénomènes de compétition entre les arbres de parcelles moyennes imposent l'arrêt des essais.

Cette stratégie, qui implique une sélection familiale en CES et une structure familiale des CCPE, répond à une double finalité : l'étude de paramètres génétiques et la sélection clonale. Si on vise seulement la sélection clonale et si les critères de sélection sont validés, on peut envisager une sélection combinée, individuelle et familiale, dès le CES.

Il est très important de préserver une structure familiale en CCPE. La structure familiale idéale est un plan de croisement composé de familles issues des CES de plusieurs campagnes de pollinisation, qui offre la possibilité de réaliser une large gamme d'estimations relatives aux croisements et aux géniteurs. Mais généralement la structure familiale est représentée par les meilleures familles d'un CES donné, ce qui permet d'établir des comparaisons plus fines entre ces familles, d'apprécier la valeur des géniteurs utilisés et de réaliser de meilleures estimations de la valeur génétique combinant les valeurs familiales et individuelles (CLEMENT-DEMANGE *et al.*, 1994).

Les mesures réalisées en CCPE concernent la croissance en épaisseur des troncs, la production, le diagnostic latex (indicatif du type métabolique des clones, de leur comportement dans des conditions d'exploitation intensive, de leur sensibilité à l'encoche sèche), les notations d'architecture, de période de défoliation



annuelle et de réaction face aux maladies des feuilles. Les mesures relatives à l'anatomie de l'écorce sont apparues insuffisamment discriminantes pour la sélection précoce des clones issus de croisements  $W \times W$ , qui présentent dans leur ensemble un bon niveau de production. Elles sont par ailleurs difficiles à mettre en œuvre. Les plus simples d'entre elles — nombre de manteaux laticifères, par exemple — seraient cependant intéressantes pour la sélection des descendances de croisements  $W \times Am$  ou  $Am \times Am$ , dont le faible niveau de production peut être attribué, du moins en partie, à un mauvais équipement en laticifères (HENON *et al.*, 1984).

### L'étape finale de la sélection clonale

L'étude des clones à petite échelle n'offre pas la possibilité de juger précisément du comportement des clones dans les conditions réelles d'une parcelle de plantation. Elle ne permet notamment pas d'évaluer l'évolution de facteurs du peuplement tels que la résistance à l'encoche sèche ou aux dommages dus au vent : ces variables de valeur initiale nulle croissent d'abord très lentement puis de façon irrégulière et parfois brutalement. Une troisième étape est donc nécessaire pour étudier les clones sélectionnés en CCPE.

Les champs de clones à grande échelle (CCGE) répondent à ce besoin : ce sont des tests clonaux établis pour une durée de douze à vingt ans. Ils comportent entre 6 et 24 clones, dont 1 à 3 témoins, et 250 à 500 arbres par clone. Dans une région donnée, ces essais sont répartis au sein d'un réseau de manière à tester chaque clone sur au moins deux sites. Les CCGE donnent les productions annuelles et pluriannuelles cumulées par clone et par hectare et indiquent l'évolution du peuplement utile. Sur une longue période, ils permettent même de comparer, par un calcul d'actualisation financière, les rentabilités de clones ayant des courbes de production différentes — le caoutchouc produit au cours des premières années a une valeur économique supérieure à celui qui est obtenu par la suite. Les champs de clones à grande échelle sont un préalable indispensable à toute recommandation clonale.

## LES BIOTECHNOLOGIES

### L'identification variétale

Les variétés cultivées présentent peu de caractères morphologiques distinctifs. Cette situation engendre des erreurs de conformité clonale, en particulier dans les jardins à bois de greffe, où les souches sont peu différenciées, ce qui peut entraîner de lourdes pertes économiques. L'électrophorèse d'isoenzymes est devenue un outil efficace d'identification variétale, capable de distinguer presque tous les clones de plantation. Elle a été mise au point à partir d'extraits protéiques foliaires sur 13 systèmes enzymatiques révélés sur gel d'amidon (LECONTE *et al.*, 1994). Elle est désormais largement diffusée auprès des planteurs grâce à une unité mobile d'électrophorèse, ou laboratoire portable, utilisable sur le terrain (LECONTE *et al.*, 1994).

L'identification par RFLP a également été développée en laboratoire sur l'hévéa (BESSE, 1993). Une séquence minisatellite humaine (33,6) a révélé des profils RFLP complexes, qui constituent de véritables empreintes génétiques propres à chaque clone. Le pouvoir de discrimination de cette technique est particulièrement fort.

### La cartographie du génome

La cartographie du génome de l'hévéa a plusieurs objectifs : connaître l'organisation génétique de l'espèce, étudier sa diversité à l'aide de marqueurs bien répartis sur l'ensemble du génome, et, à plus long terme, développer la sélection assistée par marqueurs.

Le CIRAD a mis au point une stratégie de cartographie fondée sur deux populations en ségrégation, créées par pollinisation manuelle en Côte d'Ivoire : une descendance  $F_2$  issue de l'autofécondation d'un clone asiatique très productif, PB260, pour l'analyse génétique des composantes de la production et de la croissance ; une descendance  $F_1$  en ségrégation issue d'un croisement entre géniteurs hétérozygotes, impliquant ce même clone et un clone sauvage collecté dans l'Etat du Rondônia, RO38, résistant à la maladie sud-américaine des feuilles (LESPINASSE, 1993 ; SEGUIN *et al.*, 1996).

La première carte du génome de l'hévéa a été établie sur ces descendance à l'aide de marqueurs isoenzymatiques, RFLP, RAPD et microsattellites. A la fin de l'année 1995, l'analyse des liaisons génétiques, réalisée à l'aide du logiciel Mapmaker, a porté sur 180 marqueurs pour la population  $F_2$  et 135 pour la population  $F_1$ , principalement des RFLP, complétés par 9 locus enzymatiques, 35 RAPD et 13 microsattellites (SEGUIN *et al.*, 1995).

La validité de cette carte génétique est confirmée en comparant les résultats pour des groupes de marqueurs analysés simultanément dans les deux populations  $F_2$  et  $F_1$  en ségrégation. Dans la plupart des cas, on obtient les mêmes groupes de marqueurs, disposés dans le même ordre par l'analyse des liaisons. Le travail de cartographie doit se poursuivre avec de nouveaux marqueurs pour porter leur nombre à 300 au minimum (SEGUIN *et al.*, 1995 ; figure 4).

### La multiplication *in vitro*

Le bouturage de l'hévéa a été envisagé pour pallier l'hétérogénéité des premières plantations, établies avec des graines quelconques. Mais il s'est heurté au faible potentiel rhizogène du matériel sélectionné, puis à l'ancrage insuffisant des arbres qui en étaient issus. La capacité rhizogène de l'hévéa est, en effet, fugace et disparaît rapidement au cours du développement de l'arbre (MUSIK et CRUSADO, 1958).

La micropropagation *in vitro* d'arbres sur leurs propres racines est donc considérée comme une voie très prometteuse. Elle permet d'éliminer à la fois l'hétérogénéité liée aux porte-greffe francs de pied et la perte de vigueur due

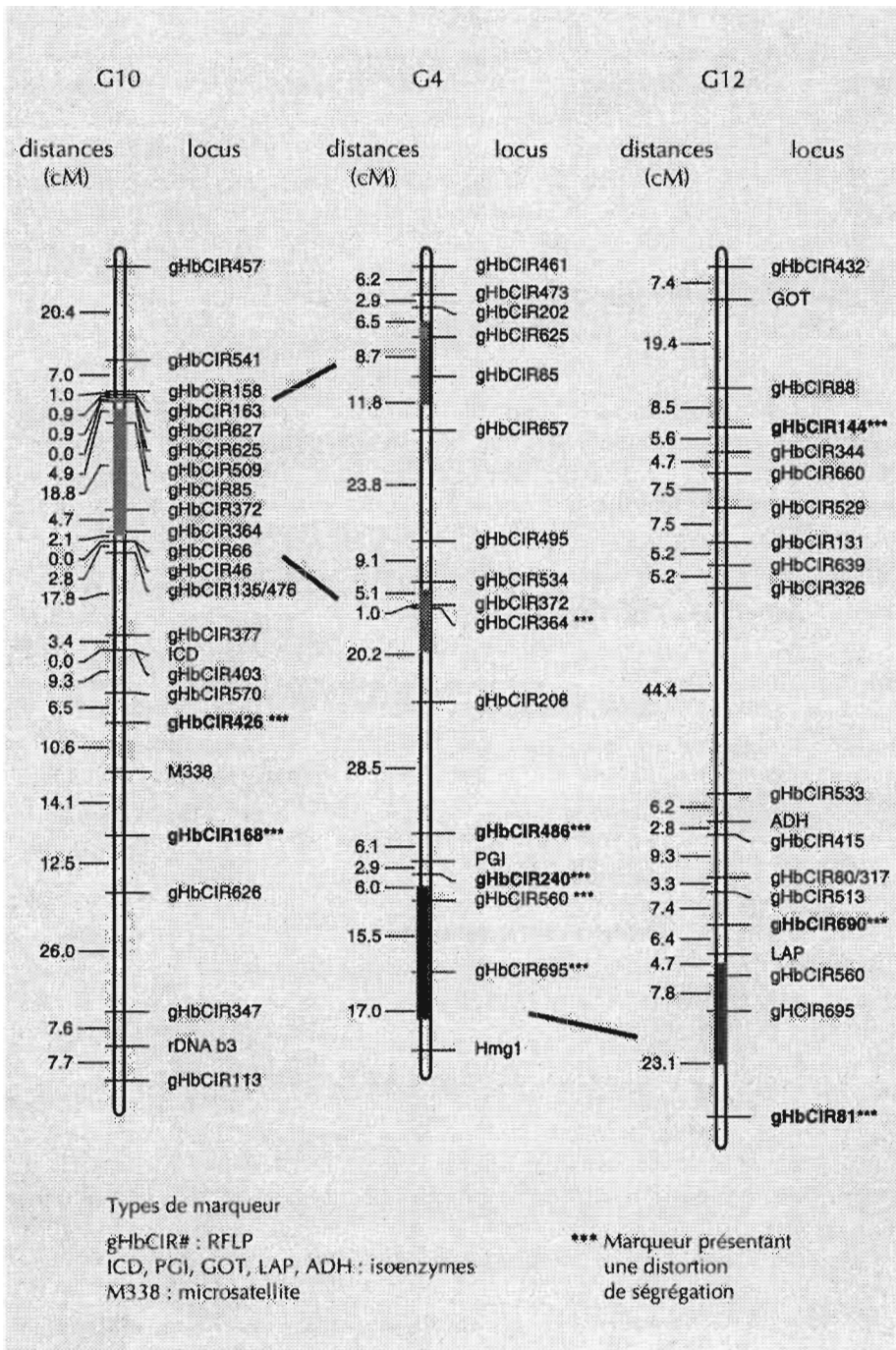


Figure 4. Carte génétique, réalisée à l'aide des marqueurs RFLP, indiquant les régions chromosomiques dupliquées dans le génome de l'hévéa.

au vieillissement des clones de greffe. On attend de ce nouveau matériel végétal une meilleure homogénéité intraclonale, une amélioration de la vigueur — précocité d'entrée en production et maintien de la croissance du tronc en période d'exploitation —, une meilleure production par arbre, une tolérance accrue aux maladies fongiques, une plus grande facilité de gestion et de manipulation du matériel destiné à la plantation. A plus long terme, on envisage d'utiliser, grâce à la micropropagation, des clones de porte-greffe sélectionnés pour leur vigueur (meilleure résistance au déracinement), pour leur tolérance aux maladies des racines ou pour leur adaptation à des conditions marginales de culture (sécheresse, salinité...).

### Le microbouturage

Pour les géotypes anciennement sélectionnés, il s'avère nécessaire de procéder à un « rajeunissement physiologique » du matériel végétal, qui permet sa dédifférenciation. L'obtention de nouveaux plants mères par microgreffage, voire par embryogenèse somatique, est la voie la plus efficace (PERRIN, 1994 ; CARRON *et al.*, 1995).

Une production pilote de 50 000 vitroplants a été réalisée entre 1991 et 1992, afin d'évaluer les performances du microbouturage : taux de multiplication en laboratoire et comportement en phase d'acclimatation et en champ. Pour le matériel sélectionné, il apparaît que le principal facteur limitant est le faible taux de survie au cours de la phase d'acclimatation, de l'ordre de 5 à 20 % selon les clones. Néanmoins, des essais au champ, qui comparent pour un même clone des arbres issus de microboutures et des arbres greffés selon la technique habituelle, ont été mis en place avec les clones IRCA18 et RRIM600. Ils ont déjà permis de vérifier le bon état des caractères architecturaux de base (conicité du tronc, système racinaire pivotant...). Les premiers résultats sur la croissance, à 18 mois, sont très encourageants puisqu'on note une amélioration d'environ 15 % par rapport aux arbres greffés.

### L'embryogenèse somatique

La mise au point de l'embryogenèse somatique s'est déroulée en plusieurs étapes. On a d'abord élaboré un procédé d'obtention de plants à partir d'un cal primaire issu du tégument interne de la graine. Puis, des études ont été menées sur la friabilité du cal (MONTORO *et al.*, 1993 ; CARRON *et al.*, 1995) afin de produire en masse des plants conformes au clone candidat à la multiplication. Pour quatre clones (PB260, PR107, RRIM600 et PB280), elles ont abouti à la production de souches embryogènes entretenues permettant de mettre en place des suspensions cellulaires de bonne qualité. Pour le clone PB260, le potentiel de régénération est important, de l'ordre de 100 embryons par gramme de cal. Comme pour la plupart des ligneux, les limites du procédé résident actuellement dans le développement et la maturation des embryons : une faible proportion des embryons arrive au stade mature et le taux de

conversion en plantules dépasse rarement 10 %. Des embryons somatiques ont déjà été obtenus pour six autres clones sélectionnés (PB235, IRCA111, IRCA109, PB280, PB217, GT1).

En 1992, une centaine de somaplants de trois clones (PB260, PR107 et RRIM600), acclimatés en serre à Montpellier, ont été transférés au champ en Côte d'Ivoire, où ils ont été comparés avec des plants greffés classiques de ces mêmes clones. Leur taux de survie est très élevé puisqu'il atteint 99 %. La reprise de croissance est excellente au cours de la première année, malgré la petite taille initiale de ce matériel par rapport à celle des plants greffés. La croissance est vigoureuse dès le départ et l'architecture des plants parfaitement normale. Ces champs d'essai vont être étendus à d'autres clones et à d'autres sites.

### La transformation génétique

Les travaux réalisés depuis de nombreuses années sur la physiologie de la production ont conduit à élaborer un modèle biologique du système laticifère (D'AUZAC *et al.*, 1989). A partir de ce modèle, des objectifs de transformation ont été fixés : allongement de la durée de l'écoulement et renforcement des mécanismes de détoxification intracellulaire. Les techniques de régénération, à partir de cals friables ou de suspensions cellulaires, actuellement disponibles devraient permettre d'atteindre ces objectifs. Des recherches en biologie moléculaire sont en cours dans le cadre d'un programme du CIRAD et de l'ORSTOM réalisé en collaboration avec l'université thaïlandaise de Mahidol.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les programmes d'amélioration

Les programmes d'amélioration de l'hévéa portent principalement sur l'augmentation de la productivité et la résistance aux maladies fongiques. Ils sont illustrés par l'exemple de la sélection clonale pratiquée en Côte d'Ivoire et par celui de la lutte génétique contre la maladie sud-américaine des feuilles réalisée au Brésil.

#### LA SÉLECTION CLONALE POUR LA PRODUCTION EN CÔTE D'IVOIRE

En Côte d'Ivoire, l'hévéaculture a débuté en 1954. Elle couvre aujourd'hui près de 80 000 hectares (45 000 en plantations industrielles et 35 000 en plantations villageoises), dont 60 000 hectares en saignée pour une production annuelle de 90 000 tonnes de caoutchouc sec. Elle s'est développée dans des conditions favorables à la production, sous un climat peu propice aux maladies des feuilles.

Le programme de création et de sélection clonale mis en place visait, tout d'abord, à satisfaire les besoins les plus urgents des plantations : introduction et développement de clones sélectionnés en Asie et mise en place d'un réseau de champs de clones à grande échelle. A partir de 1974, des campagnes de pollinisation ont été entreprises pour réaliser des croisements  $W \times W$ , puis mener les trois stades de sélection (CES, CCPE, CCGE). Du matériel amazonien sauvage a été introduit en 1974, en 1981 puis en 1987 et les travaux sur les ressources génétiques ont alors débuté : caractérisation des accessions, croisements  $W \times Am$  et  $Am \times Am$ .

Actuellement, le matériel génétique disponible comprend 3 500 accessions introduites et les descendances de 486 croisements (dont 145 croisements  $W \times W$ ) représentées par 35 000 génotypes. Les CES où ont été installés tous ces génotypes sont conservés pour constituer une collection en champ. Le schéma général du programme d'amélioration est présenté sur la figure 5.

Le réseau de champs de clones à grande échelle porte sur 90 clones. Il inclut 34 essais, répartis sur 6 sites, auxquels il convient d'ajouter 9 tests clonaux en milieu villageois (CHAPUSET *et al.*, 1996). Il a permis de passer progressivement d'une gamme de clones anciens à des clones nouveaux plus performants, sélectionnés en Asie (PB217, PB235, PB254, PB260, RRIC100, RRIM712) ou créés en Côte d'Ivoire (IRCA18, IRCA41, IRCA109, IRCA145, IRCA209, IRCA230, IRCA317, IRCA331). En une vingtaine d'années, un progrès génétique d'environ 20 % pour la production a été mis à la disposition des planteurs de Côte d'Ivoire (tableau 1).

Tableau 1. Résultats de deux champs de clones à grande échelle, en Côte d'Ivoire.

	Clones	Production cumulée (t/ha)	Peuplement utile (arbres/ha)	Indice de rentabilité* en mars 1996
CCGE1 planté en 1974	PB217	35,564	337	3,38
	GT1	30,313	327	3,03
	PB235	30,173	222	3,21
	RRIM600	29,172	368	2,91
	AVROS2037	25,835	346	2,64
CCGE2 planté en 1981	IRCA18	20,287	441	2,92
	IRCA41	20,184	478	2,82
	IRCA27	17,883	401	2,58
	IRCA19	17,629	462	2,48
	GT1	17,138	440	2,41
	IRCA37	12,995	436	1,89

\* L'indice de rentabilité est égal au rapport entre le revenu obtenu valorisé au taux d'intérêt de 8 % et celui d'un investissement équivalent placé au même taux ; lorsque l'indice atteint 1, le recouvrement de l'investissement est réalisé.

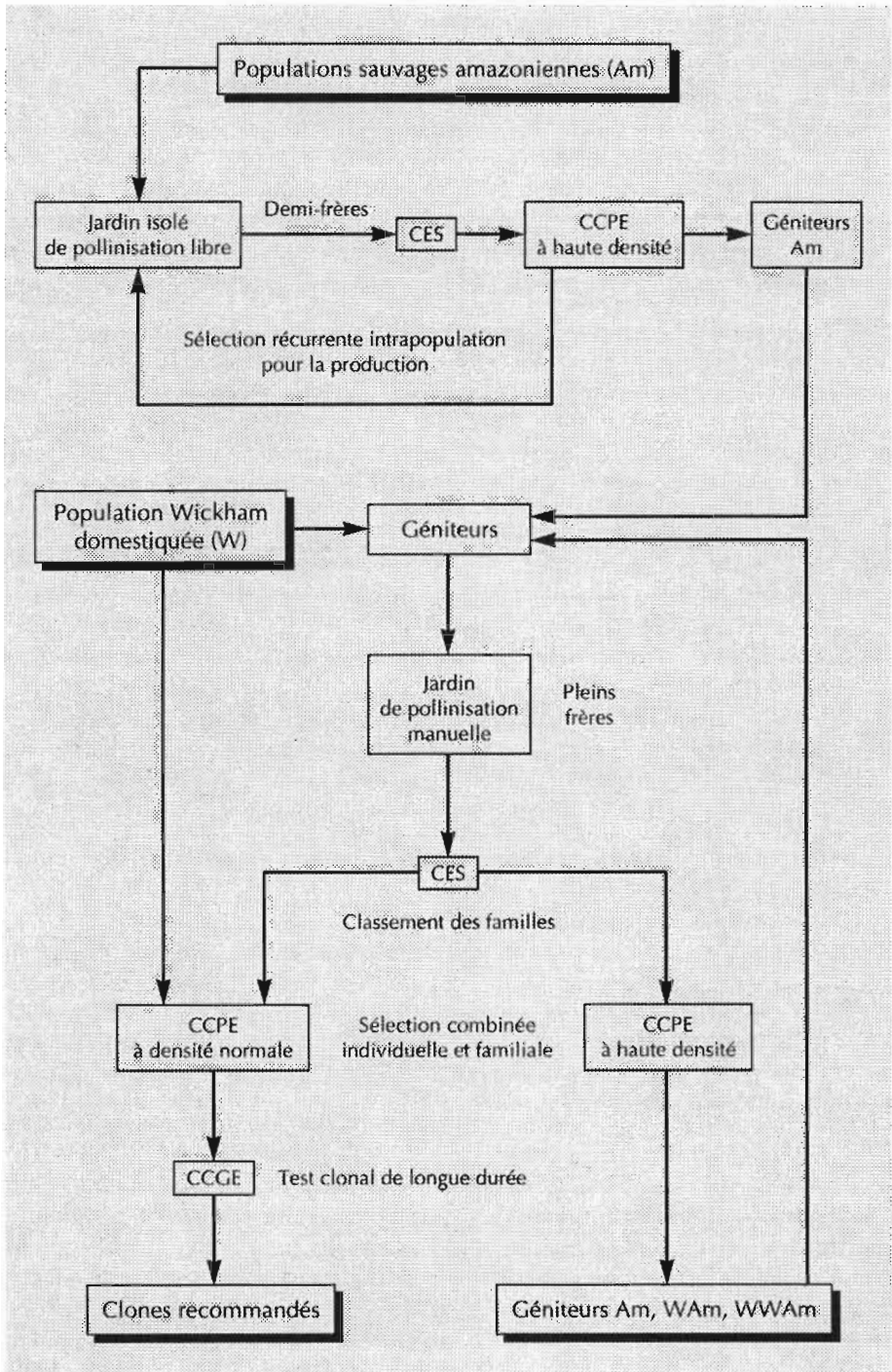


Figure 5. Schéma d'un programme d'amélioration de l'hévéa.



#### LA LUTTE GÉNÉTIQUE CONTRE LA MALADIE SUD-AMÉRICAINNE DES FEUILLES

La maladie sud-américaine des feuilles, due à *M. ulei*, est le principal facteur limitant de l'hévéaculture en Amérique du Sud et un danger potentiel pour l'Asie et l'Afrique, où elle n'est pas encore présente. Le matériel clonal de type Wickham y est en effet très sensible. Cette situation impose des règles de quarantaine très strictes pour tout transfert de matériel végétal à partir de l'Amérique du Sud. Différentes méthodes de protection phytosanitaire ont été envisagées, mais elles sont difficiles à mettre en œuvre et onéreuses. La lutte génétique représente donc la voie la plus prometteuse (SIMMONDS, 1982).

Les populations de *M. ulei* sont très hétérogènes et évoluent rapidement face à une plante hôte peu variable. Les clones amazoniens confrontés naturellement à ce parasite sont souvent dotés d'une résistance durable mais leur potentiel de production est très bas. Les méthodes de création variétale ont jusqu'à présent favorisé la sélection de clones possédant une résistance totale, facilement contournée.

Des travaux sur la variabilité du pouvoir pathogène du champignon menés au Brésil ont permis d'identifier plusieurs races, différant par les virulences qu'elles expriment lorsqu'elles sont inoculées sur une gamme différentielle de clones d'hévéa (CHEE, 1976 ; JUNQUEIRA, 1985). En Guyane, une collection d'environ 200 souches de *M. ulei* a été rassemblée à partir d'isolats prélevés dans les plantations expérimentales locales, au Brésil et au Guatemala. Plusieurs dizaines de races, dont une race avirulente, ont déjà été identifiées sur un échantillon de cette collection. Cette diversité explique l'évolution rapide du pathogène, qui est, par ailleurs, capable de reproduction sexuée.

Une méthode d'estimation de la résistance au champ en conditions de contamination naturelle a été mise au point en Guyane (RIVANO, 1992). Elle se fonde sur l'apparition d'une réaction d'hypersensibilité, caractéristique des clones à résistance totale, et sur des observations quantitatives — taux d'abscission et densité du feuillage, intensité de déformation des jeunes feuilles, pourcentage de surface foliaire nécrosée sur les feuilles adultes, intensité de sporulation —, qui permettent d'estimer la résistance partielle des clones. Ce dispositif offre la possibilité de caractériser rapidement un grand nombre de clones sur une surface relativement restreinte.

Les génotypes intéressants repérés par ce criblage font ensuite l'objet d'une évaluation précise de leur résistance partielle selon la méthode d'inoculation contrôlée. Cette évaluation prend en compte un certain nombre de paramètres qui influent sur l'évolution du parasite (JUNQUEIRA *et al.*, 1990) et dont les plus significatifs ont été déterminés par les premiers travaux réalisés en Guyane. Il s'agit de l'intensité de sporulation, de la durée d'incubation, de la période de latence infectieuse, du nombre et de la taille des lésions et du délai d'apparition des stromas, forme parfaite de conservation des spores issue du cycle sexué de reproduction du champignon.



On espère rassembler dans un même génotype plusieurs des caractéristiques qui concourent à une résistance durable. Pour ce faire, il convient d'étudier les caractéristiques des clones susceptibles de servir de parents dans un processus de croisements contrôlés, d'évaluer l'hérédité de ces caractéristiques (LE GUEN, 1995), puis, lorsque celle-ci sera connue, de choisir les familles de pleins frères au sein desquelles sera pratiquée la sélection clonale. Le CIRAD poursuit actuellement au Brésil, en coopération avec le groupe Michelin, un programme de création clonale ciblé sur cet objectif.

Cette démarche pourrait avoir des retombées méthodologiques intéressantes pour aborder la sélection de la résistance aux autres maladies fongiques des feuilles de l'hévéa, comme celles qui sont provoquées par *Corynespora cassiicola*, *Colletotrichum gloeosporioides* ou *Oidium heveae*.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

### LA MULTIPLICATION DES CLONES

Les clones sélectionnés dans les champs de clones à grande échelle entrent dans un processus de prédéveloppement, au cours duquel ils sont plantés en surfaces monoclonales de 5 à 50 hectares sur les plantations industrielles et en tests clonaux en milieu paysan. Ils sont, par ailleurs, soumis à différents essais qui visent à définir leur réponse aux principales techniques de culture et d'exploitation : intensité de stimulation croissante, systèmes d'exploitation variés, densité de plantation réduite (350 arbres par hectare), mise en saignée différée (norme de 65 centimètres de circonférence du tronc).

Les clones sont ensuite multipliés, avec en préalable la mise en place progressive de surfaces croissantes de jardins à bois de greffe : on passe ainsi du jardin à bois de collection comportant deux placettes de 5 souches installées sur deux sites différents, pour garantir leur conservation, à une parcelle de 100 souches permettant l'installation de CCGE. Un jardin à bois de 1 000 à 2 000 souches est ensuite créé pour approvisionner les planteurs et les expérimentateurs en bois de greffe.

Chaque pays dispose d'un système propre de recommandations (HO *et al.*, 1974 ; HOA *et al.*, 1995). En Côte d'Ivoire, un classement des meilleurs clones disponibles selon leurs performances est mis à jour tous les deux ans.

### LA DIFFUSION DES CLONES

Dans les plantations industrielles, les risques sont répartis en utilisant une gamme de clones. Lors du lancement d'un programme de plantation, il est indispensable de tenir compte du calendrier prévisionnel de plantation de ces clones — nature des clones, dates de plantation et surfaces prévues — pour planter les jardins à bois de greffe nécessaires. Mais l'installation d'une plantation s'étalant généralement sur cinq à dix ans, le programme est souvent réajusté de manière à intégrer les clones nouvellement disponibles.

Dans les plantations paysannes, la taille restreinte des parcelles, leur dispersion et les contraintes multiples auxquelles elles sont soumises posent des problèmes spécifiques touchant à la nature et au nombre des clones diffusés ainsi qu'au mode de production des plants greffés. D'une manière générale, il semble souhaitable de limiter le nombre de clones diffusés et de garder un contrôle aussi rigoureux que possible sur la gestion des jardins à bois de greffe destinés à fournir les pépinières de production de plants.

## Les perspectives de l'amélioration

L'amélioration génétique de l'hévéa a su s'adapter aux contraintes de l'espèce en mettant en œuvre des méthodes de sélection précoce, validées par une évaluation finale à grande échelle et de longue durée. Elle a su aussi tirer le meilleur parti des possibilités du clonage. La génétique quantitative, les méthodes statistiques et les moyens de calcul actuels, de mieux en mieux adaptés aux modèles incomplets, ainsi que l'évolution rapide des biotechnologies tendent à réduire les délais de la sélection et à améliorer sa précision. Bien qu'inscrite dans une perspective à long terme, l'amélioration génétique devrait donc contribuer efficacement à satisfaire les besoins croissants du marché mondial en caoutchouc naturel et à fournir aux paysans et aux planteurs des gains de productivité réguliers.

## Références bibliographiques

- D'AUZAC J., JACOB J.L., CRESTIN H., 1989. Physiology of rubber tree latex: the laticiferous cell and latex, a model of cytoplasm. Boca Raton, Etats-Unis, CRC Press, 470 p.
- BESSE P., 1993. Identification des clones cultivés et analyse de la diversité génétique chez *Hevea brasiliensis* par RFLP. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 114 p.
- BESSE P., SEGUIN M., LEBRUN P., CHEVALLIER M.H., NICOLAS D., LANAUD C., 1994. Genetic diversity among wild and cultivated populations of *Hevea brasiliensis* assessed by nuclear RFLP analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 88 : 199-207.
- CARRON M.P., ETIENNE H., LARDET L., CAMPAGNA S., PERRIN Y., LECONTE A., CHAINE C., 1995. Somatic embryogenesis in rubber (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). In : Somatic embryogenesis in woody plants: volume 2, S.M. Jain *et al.* éd., Dordrecht, Pays-Bas, Kluwer Academic Publishers, p. 117-136.
- CHAPUSET T., CLEMENT-DEMANGE A., LEGNATE H., GNAGNE M., 1996. Les champs de clones à grande échelle en Côte d'Ivoire : situation en 1995. Montpellier, France, CIRAD, 84 p. (document interne).
- CHAPUSET T., LEGNATE H., DOUMBIA A., CLEMENT-DEMANGE A., NICOLAS D., KELI J., 1995. Agronomical characterization of 1981 germplasm in Côte d'Ivoire: growth, production,

architecture and leaf diseases sensibility. *In* : IRRDB symposium on physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 112-126.

CHEE K.H., 1976. Assessing susceptibility of *Hevea* clones to *Microcyclus ulei*. *Annals of Applied Biology*, 84 : 135-145.

CHEVALLIER M.H., 1988. Genetic variability of *Hevea brasiliensis* germplasm using isozyme markers. *Journal of Natural Rubber Research*, 3 : 42-53.

CHEVALLIER M.H., LEBRUN P., NORMAND F., 1988. Approach of the genetic variability of germplasm using isozymatic markers. *In* : Colloque exploitation, physiologie et amélioration de l'hévéa, J.L. Jacob et J.C. Prévôt éd., Montpellier, France, CIRAD, p. 365-376.

CLEMENT-DEMANGE A., CHAPUSET T., LEGNATE H., COSTES E., DOUMBIA A., OBOUAYEBA S., NICOLAS D., 1995. Wind damage: the possibilities of an integrated research for improving the prevention of risks and the resistance of clones in rubber tree. *In* : IRRDB symposium on physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 182-199.

CLEMENT-DEMANGE A., LEGNATE H., SEGUIN M., BOUTRY M., LECONTE A., LUO H., CHAPUSET T., PINARD F., DOUMBIA A., GOBINA S., 1996. Etude et caractérisation de nouvelles ressources génétiques : leur utilisation en amélioration de l'hévéa. Montpellier, France, CIRAD, 64 p. (document interne).

CLEMENT-DEMANGE A., NICOLAS D., SAVY Y., GNAGNE M., LEGNATE H., 1994. Estimation de la valeur génétique appliquée à la sélection précoce chez *Hevea brasiliensis*. *In* : Traitements statistiques des essais de sélection : stratégies d'amélioration des plantes pérennes. Montpellier, France, CIRAD, collection Colloques, p. 201-214.

DEAN W., 1987. Brazil and the struggle for rubber: a study in environmental history. Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press, 234 p.

DIJKMAN M.J., 1951. *Hevea*: thirty years of research in the Far East. Coral Gables, Etats-Unis, University of Miami Press, 329 p.

FERWERDA F.P., 1969. Rubber, *Hevea brasiliensis* (Willd.) Müll. Arg. *In* : Outlines of perennial crop breeding in the tropics, F.P. Ferwerda et F. Wut éd., Wageningen, Pays-Bas, Veenman and Zonen, p. 427-458.

HENON J.M., NICOLAS D., NOUY B., ODIER F., 1984. Utilisation de facteurs physiologiques et anatomiques pour la sélection précoce de l'*Hevea brasiliensis*. *In* : Hévéa 84 : exploitation, physiologie, amélioration. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 501-518.

HO C.Y., CHAN H.Y., LIM T.M., 1974. Environmax planting recommendations: a new concept in choice of clones. *In* : Rubber Research Institute of Malaysia planters' conference. Kuala Lumpur, Malaisie, RRIM, p. 293-310.

HOA T.T.T., HA V.T.T., TUY L.M., 1995. Promising new clones of RRIV 1982-83 hand pollination programme. *In* : IRRDB symposium on physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 143-149.

JACOB J.L., D'AUZAC J., PREVOT J.C., SERIER J.B., 1995a. Une usine à caoutchouc naturel : l'hévéa. *La Recherche*, 26 : 538-545.

JACOB J.L., PREVOT J.C., LACROTTE R., 1994. Tapping panel dryness in *Hevea brasiliensis*. *Plantations, recherche, développement*, 1 : 15-24.

JACOB J.L., PREVOT J.C., LACROTTE R., ESCHBACH J.M., 1995b. Le diagnostic latex. Plantations, recherche, développement, 2 : 33-37.

JUNQUEIRA N.T.V., 1985. Variabilidade fisiológica de *Microcyclus ulei* (P. Henn.) v. Arx. Thèse, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brésil, 135 p.

JUNQUEIRA N.T.V., LIEBERE R., KALIL F.A.N., LIMA L.I.P.M., 1990. Components of partial resistance in *Hevea* clones to rubber tree leaf blight, caused by *Microcyclus ulei*. Fitopatologia Brasileira, 15 : 211-214.

LAM L.V., TAN H., SALEH G., HA V.T.T., 1995. Physiological characteristics of latex of the IRRDB 81 *Hevea* germplasm. In : IRRDB symposium on physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 211-216.

LECONTE A., 1983. La reproduction sexuée de *Hevea brasiliensis* : une approche histologique et expérimentale. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 96 p.

LECONTE A., LEBRUN P., NICOLAS D., SEGUIN M., 1994. Electrophorèse : application à l'identification clonale de l'hévéa. Plantations, recherche, développement, 1 : 28-36.

LEGNATE H., 1997. Amélioration génétique de l'hévéa en Côte d'Ivoire : étude génétique d'un plan de croisement factoriel complet composé de géniteurs d'origine Wickham (*Hevea brasiliensis*). Thèse de doctorat, université d'Abidjan, Abidjan, Côte d'Ivoire (à paraître).

LE GUEN V., 1995. Rapport annuel d'activité (août 1994-juillet 1995) : convention CIRAD-Michelin relative au programme d'amélioration génétique de l'hévéa au Brésil. Montpellier, France, CIRAD, 18 p. (rapport interne).

LESPINASSE D., 1993. Recherche de marqueurs en vue d'une cartographie génétique chez *Hevea brasiliensis*. Mémoire de DEA, ENGREF, Paris, France, 66 p.

LESPRIT E., 1986. Etude biométrique de la variabilité foliaire chez *Hevea brasiliensis* : évaluation génétique du germplasm. Mémoire de DEA, université Paris XI, Orsay, France, 21 p.

LOFTY N., PARANJOTHY K., 1978. Induction and control of flowering in *Hevea*. Journal of the Rubber Research Institute of Malaysia, 26 : 123-134.

LUO H., BOUTRY M., 1995. Phylogenetic relationships within *Hevea brasiliensis* as deduced from a polymorphic mitochondrial DNA region. Theoretical and Applied Genetics, 91 : 876-884.

LUO H., VAN COPENOLLE B., SEGUIN M., BOUTRY M., 1995. Mitochondrial DNA polymorphism and phylogenetic relationships in *Hevea brasiliensis*. Molecular Breeding, 1 : 51-63.

MAAS J.G.J.A., 1919. De bloemblogie van *Hevea brasiliensis*. Archief voor de Rubbercultuur, Rubber Serie n° 22, 7 : 288-312.

MONTORO P., ETIENNE H., MICHAUX-FERRIERE N., CARRON M.P., 1993. Callus friability and somatic embryogenesis in *Hevea brasiliensis*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 33 : 331-338.

MUSIK T.J., CRUSADO M.J., 1958. Transmission of juvenile rooting ability from seedling to adults of *Hevea brasiliensis*. Nature, 181 : 1288.

- ONG S.H., 1975. Chromosome morphology at the pachytene stage in *Hevea brasiliensis*, a preliminary report. *In* : International rubber conference 1975. Kuala Lumpur, Malaisie, RRIM, p. 3-12.
- ONG S.H., TAN H., 1987. Utilization of *Hevea* genetic resources in the RRIM. *Malaysian Applied Biology*, 16 : 145-155.
- PERRIN Y., 1994. Optimisation du rajeunissement de clones d'*Hevea brasiliensis* en vue de leur microbouturage *in vitro* : mise en œuvre de critères morphogénétiques et biochimiques. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 207 p.
- RIVANO F., 1992. La maladie sud-américaine des feuilles de l'hévéa : étude en conditions naturelles et contrôlées des composants de la résistance partielle à *Microcyclus ulei*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 260 p.
- SCHULTES R.E., 1990. A brief taxonomic view of the genus *Hevea*. Kuala Lumpur, Malaisie, MRRDB, MRRDB Monograph n° 14, 60 p.
- SEGUIN M., BESSE P., LESPINASSE D., LEBRUN P., RODIER-GOUD M., NICOLAS D., 1995. Characterization of genetic diversity and *Hevea* genome mapping by biochemical and molecular markers. *In* : IRRDB symposium on physiological and molecular aspects of the breeding of *Hevea brasiliensis*. Brickendonbury, Royaume-Uni, IRRDB, p. 19-30.
- SEGUIN M., LESPINASSE D., RODIER M., LEGNATE H., LECONTE A., CLEMENT-DEMANGE A., 1996. Building *Hevea* genetic map using two different progenies. *In* : Réunion sur les plantes tropicales. Montpellier, France, EUCARPIA-CIRAD, p. 271.
- SERIER J.B., 1993. Histoire du caoutchouc. Paris, France, Desjonquières, 273 p.
- SIMMONDS N.W., 1982. Some ideas on botanical research on rubber. *Tropical Agriculture*, 59 : 2-8.
- SIMMONDS N.W., 1989. Rubber breeding. *In* : Rubber, C.C. Webster et W.J. Baulkwill éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 85-124.
- TAN H., 1987. Strategies in rubber tree breeding. *In* : Improving vegetatively propagated crops, A.J. Abbott et R.K. Atkin éd., Londres, Royaume-Uni, Academic Press, p. 27-62.
- TAN H., MUKHERJEE T.K., SUBRAMANIAM S., 1975. Estimates of genetic parameters of certain characters in *Hevea brasiliensis*. *Theoretical and Applied Genetics*, 46 : 181-190.
- YEANG H.Y., NOOR A.G.M., SIVANADYAN K., CHOO C.L., 1993. Induction of precocious flowering in *Hevea brasiliensis* by the combined effects of girdling and paclobutrazol. *Journal of Natural Rubber Research*, 8 : 163-175.



# Les ignames

---

Perla Hamon, Roland Dumont, Jeanne Zoundjihékpon,  
N'goran Ahoussou, Bakary Tio-Touré

Les ignames sont des plantes herbacées volubiles à tubercules, plus rarement à rhizomes, produisant dans certains cas de petits tubercules aériens, les bulbilles (planche XVI, 1 et 2). Elles ont une aire de répartition très large, qui couvre tous les continents, et sont adaptées à des milieux écologiques très divers : régions tropicales savaniques ou forestières, zones d'altitude, milieux tempérés.

Les ignames appartiennent au genre *Dioscorea* de la famille des dioscoréacées, rattachée aux monocotylédones. Le genre *Dioscorea* compte plus de six cents espèces dans le monde, mais son inventaire n'est probablement pas terminé — deux espèces viennent d'être récemment décrites au Pérou (TELLEZ-VALDES, 1996). En Afrique, on dénombre une vingtaine d'espèces autochtones ou introduites, réparties dans sept sections botaniques (MIEGE et LYONGA, 1982; N'KOUNKOU *et al.*, 1993). La section *Enantiophyllum* rassemble plus de la moitié des espèces d'ignames sauvages d'origine africaine. La domestication de plusieurs d'entre elles a fourni des ignames cultivées, qui sont aujourd'hui regroupées dans le complexe *D. cayenensis-D. rotundata*.

Les espèces sauvages sont soit annuelles — parties aérienne et souterraine renouvelées annuellement —, soit semi-pérennes — partie aérienne ayant un cycle de douze à vingt-quatre mois et partie souterraine pérenne —, soit

pérennes — parties aérienne et souterraine visibles à tout moment de l'année. Les espèces cultivées sont, en règle générale, exploitées annuellement.

De nombreuses espèces sont comestibles ou le sont devenues à la suite de la domestication. Parmi elles, une dizaine d'espèces sont couramment cultivées. Plusieurs espèces sauvages sont utilisées dans la pharmacopée et quelques-unes sont employées dans l'industrie pharmaceutique.

La production mondiale d'ignames alimentaires atteignait 30 millions de tonnes en 1994 (FAO, 1995). L'Afrique de l'Ouest assure 94 % de cette production. Le Nigeria occupe le premier rang des pays producteurs avec 22 millions de tonnes, suivi par la Côte d'Ivoire (2,8 millions), le Bénin (1,3 million) et le Ghana (1 million).

Les ignames constituent une ressource vivrière essentielle pour de nombreux pays d'Afrique de l'Ouest (planche XVI, 3). La production est, pour une large part, directement utilisée par les agriculteurs, mais elle est aussi commercialisée pour approvisionner les marchés urbains. Les tubercules sont le plus souvent consommés sous la forme de purée compacte. Récemment, leur transformation artisanale en cossettes séchées s'est développée au Nigeria et au Bénin. Leur transformation industrielle a été mise au point au Nigeria et en Côte d'Ivoire, dans les années 80, par des opérateurs du secteur agroalimentaire international.

En Afrique de l'Ouest, l'essentiel de la production repose sur les ignames du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*. Cependant, d'autres espèces peuvent avoir localement une grande importance économique. C'est le cas de *D. alata*, d'origine asiatique, qui prédomine en pays baoulé, dans le centre de la Côte d'Ivoire, et de *D. dumetorum*, espèce autochtone en Afrique, très cultivée dans la partie occidentale du Cameroun.

Les ignames *D. cayenensis-D. rotundata* ont fait l'objet de nombreux travaux de recherche au cours des vingt dernières années. Ce chapitre se limite aux connaissances acquises sur ces ignames.

## L'organisation évolutive du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*

### La taxonomie

En Afrique de l'Ouest, on cultive des ignames originaires d'Asie du Sud-Est — *D. alata* à tige ailée et *D. esculenta*, qui forme une grappe de petits tubercules — et des ignames africaines — *D. bulbifera*, qui produit de nombreuses bulbilles, *D. dumetorum*, à feuilles trifoliées, et un ensemble d'ignames n'appartenant à aucune de ces espèces. Les ignames de ce dernier ensemble ont posé des problèmes quant à leur dénomination scientifique.



Deux espèces distinctes ont tout d'abord été décrites : *D. cayenensis* par Lamarck en 1792, à partir d'un spécimen de Guyane, et *D. rotundata* par Poirer en 1813, à partir d'un spécimen provenant de Porto Rico. L'origine africaine de ces ignames, établie par la suite, s'est accompagnée de doutes quant à leur indépendance sur le plan taxonomique.

Ainsi, dès 1918, Burkill a-t-il mis en cause la séparation des espèces *D. cayenensis* et *D. rotundata*. MARTIN et RHODES (1978) ont abouti à la même conclusion à partir d'une étude morphologique et agronomique réalisée sur 68 cultivars. Ceux-ci forment deux groupes principaux, toutefois reliés par de nombreuses formes intermédiaires. AKORODA et CHHEDA (1983) séparent aussi *D. cayenensis* de *D. rotundata*, tout en indiquant l'existence probable d'hybrides interspécifiques. En revanche, le classement de 22 cultivars sur la base de 76 caractères morphologiques effectué par ONYLAGHA et LOWE (1986) conduit à deux groupes mieux individualisés et assimilés aux espèces *D. cayenensis* et *D. rotundata*.

Les travaux récents montrent que quatre espèces au moins sont à l'origine des formes cultivées actuelles, classées *D. cayenensis* ou *D. rotundata* (HLADIK *et al.*, 1984 ; HAMON et TOURE, 1991 ; TERAUCHI *et al.*, 1992 ; DUMONT *et al.*, 1994). Ces ignames prises dans leur ensemble constituent donc un complexe botanique. La dénomination *D. cayenensis-D. rotundata*, recommandée à la suite du séminaire international sur les plantes à racines et à tubercules tenu au Cameroun en 1978, respecte l'origine plurispécifique de ces ignames tout en leur accordant des caractéristiques communes : ces ignames, d'origine ouest-africaine, sont toutes cultivées et possèdent des feuilles entières et des tiges non pubescentes, plus ou moins épineuses, non ailées, généralement non bulbifères.

## La diversité génétique

### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Les ignames *D. cayenensis-D. rotundata* sont des plantes hémicryptophytes, qui fonctionnent selon un rythme annuel. Leur cycle biologique voit alterner une période de végétation et une phase de repos. Celle-ci commence par la disparition des organes aériens en fin de saison pluvieuse et se poursuit par une phase de dormance du tubercule, qui dure de quelques semaines à quatre mois.

En culture traditionnelle, la reproduction s'effectue par voie végétative. La plante naît d'un fragment de tubercule — appelé bouture ou semenceau — mis en terre à la plantation. La période de végétation compte deux étapes distinctes. Dans un premier temps, la plante est entièrement dépendante des réserves énergétiques stockées dans la bouture. La tige s'allonge en produisant des cataphylles, ou feuilles réduites, tandis que le système racinaire se

met en place. Ensuite, les racines devenant fonctionnelles, l'appareil végétatif aérien se développe et la plante devient autonome. Le début de la tubérisation coïncide avec le ralentissement de la croissance végétative (TROUSLOT, 1982). La dynamique du développement végétatif et de la tubérisation se trouve influencée par la durée d'éclairement (OKEZIE *et al.*, 1993). Une longue durée d'éclairement favorise le développement de la masse foliaire et retarde la tubérisation. Une courte durée d'éclairement a un effet inverse. Cela explique pourquoi une plantation précoce, c'est-à-dire bien avant le solstice d'été, est essentielle pour assurer un fort rendement. Elle accroît la capacité de photosynthèse, qui conditionne le poids des tubercules.

De nombreux cultivars de *D. cayenensis*-*D. rotundata* ont conservé leur sexualité. Ces ignames sont généralement dioïques et donc nécessairement allogames. Des cas de monoécie ont été rapportés, mais le comportement sexuel de ces plantes n'est pas encore connu.

Les inflorescences sont des épis, qui naissent à l'aisselle des feuilles. En règle générale, les épis sont au nombre de 1 ou 2 chez les plantes femelles et de 2 à 8 chez les plantes mâles. La densité des fleurs mâles sur les épis est 3 à 4 fois plus importante que celle des fleurs femelles (3 à 8 par centimètre contre 1 ou 2). L'ouverture des fleurs est acropète (planche XVI, 2). La pollinisation, entomophile, est assurée par un thrips (PITKIN, 1973).

Les travaux sur la biologie florale effectués en Côte d'Ivoire ont précisé les observations réalisées au Nigeria (AKORODA, 1983) et à la Guadeloupe (BULLE-LEGRAND, 1983). Ils ont porté sur les groupes variétaux décrits par HAMON *et al.* (1986) et ont permis de caractériser les différentes phases de la floraison pour plusieurs variétés de chacun des sexes (ZOUNDJIHEKPON *et al.*, 1997).

Chez les plantes mâles, les premiers boutons floraux apparaissent entre 3 et 13 semaines après la levée, selon les groupes variétaux. Les premières ouvertures de fleur se produisent généralement 4 à 7 semaines plus tard. La quasi-totalité des fleurs d'une plante s'ouvre en quinze à vingt jours. Le nombre de fleurs ouvertes est maximal au cours de la matinée entre 10 et 14 heures, le pic se situant à la mi-journée. Chaque fleur mâle s'ouvre et se referme quotidiennement durant trois à quatre jours consécutifs.

Chez les plantes femelles, les premiers boutons floraux apparaissent entre 5 et 16 semaines après la levée, soit 2 à 3 semaines plus tard que chez les mâles. Les premières fleurs s'ouvrent 3 à 6 semaines après. La quasi-totalité des fleurs d'une plante est ouverte en trois à cinq jours avec un pic important pour le nombre de fleurs ouvertes se situant entre 9 et 13 heures quatre jours après le début de l'ouverture des fleurs. Ce pic coïncide avec le moment où la disponibilité en pollen est maximale et où l'activité des insectes pollinisateurs est forte en Côte d'Ivoire, si on se réfère aux observations réalisées sur le gombo (HAMON et KOEHLIN, 1991). Une fois ouverte, une fleur femelle ne se referme pas.

Ainsi, bien que les inflorescences mâles apparaissent plus tôt que les inflorescences femelles, il y a une assez bonne synchronisation intervariétale pour la plus grande partie du matériel végétal étudié si l'on considère l'ouverture du maximum de fleurs par plante.

#### LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE

Les formes cultivées de *D. cayenensis-D. rotundata* sont très diversifiées. Leur variabilité se manifeste surtout dans l'appareil végétatif aérien : architecture de la plante, coloration et aspect de la tige, taille, forme et couleur des feuilles. Pour l'appareil végétatif souterrain, cette diversité s'observe dans la forme, la taille et la coloration de la chair du tubercule ainsi que dans la durée de sa maturation, qui détermine l'aptitude à fournir une ou deux récoltes par cycle cultural annuel.

L'étude de la diversité morphologique de *D. cayenensis-D. rotundata* a été entreprise en Côte d'Ivoire dans les années 80. En partant de plus de 800 échantillons, pour la plupart collectés dans le pays, on a pu constituer 20 groupes variétaux, morphologiquement plus ou moins homogènes, tels que la variabilité morphologique intragroupe soit toujours inférieure à la variabilité existant entre les groupes (HAMON *et al.*, 1986 ; HAMON, 1988).

Ces groupes variétaux morphologiques se répartissent en deux classes (HAMON et TOURE, 1990b). La première comprend 2 groupes variétaux caractérisés par un cycle végétatif long (supérieur à dix mois), une très forte pigmentation, jaune ou violette, de la chair du tubercule et une inaptitude à produire deux récoltes par an. La seconde classe renferme les 18 autres groupes variétaux, qui présentent un cycle végétatif court (inférieur à dix mois), une chair incolore ou peu pigmentée et peuvent donner deux récoltes à chaque cycle cultural.

#### LA DIVERSITÉ ENZYMATIQUE

Le polymorphisme enzymatique du complexe *D. cayenensis-D. rotundata* a été étudié afin de préciser sa structure génétique (HAMON et TOURE, 1990a). Cinq systèmes enzymatiques ont été analysés par électrophorèse sur gel d'amidon sur environ 450 échantillons parmi les 800 représentatifs de la diversité morphologique et de la nomenclature vernaculaire. Il s'agit de l'isocitrate déshydrogénase (IDH), de la malate déshydrogénase (MDH), de la 6-phosphogluconate déshydrogénase (PGD), de la shikimate déshydrogénase (SDH) et de la phosphoglucose isomérase (PGI).

La diversité mise en évidence varie considérablement selon les groupes variétaux. Certains d'entre eux apparaissent génétiquement monomorphes et donc constitués d'un seul génotype au regard de ces marqueurs. D'autres, en revanche, sont très polymorphes puisqu'ils renferment 16 génotypes sur un total de 62 identifiés lors de l'étude. Pour trois systèmes enzymatiques (IDH, SDH, PGD), certains zymogrammes se caractérisent par la présence d'électromorphes de migration très lents.

La classification enzymatique montre, elle aussi, une structure en deux classes principales rassemblant respectivement 15 et 5 groupes variétaux. La première classe présente la diversité génétique la plus faible. La seconde est génétiquement hétérogène et se singularise par la présence des électromorphes de migration très lents.

La comparaison entre la classification morphologique et la classification enzymatique indique que la classe morphologique à cycle végétatif aérien long est incluse dans celle à électromorphes de migration très lents (tableau 1). Elle révèle également que la plus forte variabilité morphologique s'observe dans la classe possédant la diversité enzymatique la plus restreinte.

Tableau 1. Principales caractéristiques des ignames du complexe *D. cayenensis-D. rotundata* tel qu'il est représenté en Côte d'Ivoire, d'après HAMON *et al.* (1986) et HAMON (1988).

Groupe variétal	Classe morphologique*	Classe enzymatique**	Teneur en ADN (pg)	Niveau de ploïdie
Afoubessou	A	1	1,24	4x
Cocoassié				
Frou				
Gnan				
Kponan				
Krandoufou				
Krenglé				
Kroukroupa				
Lokpa				
Nandokaka				
Sopéré				
Soussou				
Vinvan				
Waraga				
Zrézrou				
Baniakpa	2	1,77	6x	
Kpókpòkpòkpò				
Sammancou				
Kangba	B		2,59	8x
Yaobadou				

\* A : cycle végétatif aérien inférieur à 10 mois, chair du tubercule jamais très pigmentée, aptitude à produire une ou deux récoltes par cycle cultural; B : cycle végétatif aérien supérieur à 10 mois, chair du tubercule le plus souvent très pigmentée, inaptitude à fournir deux récoltes par cycle cultural.

\*\* 1 : absence d'électromorphes lents pour l'IDH, la PGD et la SKDH; 2 : présence d'électromorphes lents pour l'IDH, la PGD ou la SKDH.

Une structure en deux classes principales prévaut également au sein du complexe *D. cayenensis-D. rotundata* existant au Cameroun (DUMONT *et al.*, 1994). De plus, il est intéressant de constater que les caractéristiques morphologiques et enzymatiques conduisant à la séparation en deux classes du matériel végétal sont similaires à celles qui ont été mises en évidence en Côte d'Ivoire.

#### LES NIVEAUX DE PLOÏDIE

Les ignames cultivées du complexe *D. cayenensis-D. rotundata* sont polyploïdes. Leur nombre chromosomique de base est égal à 10. Trois niveaux de ploïdie ont été mis en évidence à partir des dénombrements chromosomiques (BAQUAR, 1980; ZOUNDJIHEKPON *et al.*, 1990), puis confirmés par la détermination de la teneur en ADN par cytométrie en flux (HAMON *et al.*, 1992a). Seuls les 15 groupes variétaux de la classe enzymatique la moins diversifiée sont tétraploïdes ( $2n = 4x = 40$ ). La classe enzymatique la plus hétérogène comprend quatre groupes variétaux hexaploïdes ( $2n = 6x = 60$ ) et un octoploïde ( $2n = 8x = 80$ ).

### L'origine génétique du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*

#### LES ESPÈCES SAUVAGES APPARENTÉES

Cinq espèces sauvages — *D. burkilliana*, *D. minutiflora*, *D. abyssinica*, *D. praezensilis* et *D. mangenotiana* (HAMON *et al.*, 1995) — ont fait l'objet d'une étude de polymorphisme enzymatique analogue à l'analyse réalisée sur les ignames cultivées (HAMON, 1988). Ces ignames ont des biotopes variés et des caractéristiques biologiques différentes (tableau 2). Les espèces annuelles *D. abyssinica* et *D. praezensilis* apparaissent génétiquement proches. Les deux espèces pérennes *D. burkilliana* et *D. minutiflora* possèdent en commun des électromorphes de migration très lents pour les trois systèmes enzymatiques, IDH, SDH et PGD. Enfin, l'espèce semi-pérenne *D. mangenotiana* possède des caractères enzymatiques la situant en position intermédiaire entre les ignames annuelles et les ignames pérennes.

Les dénombrements chromosomiques effectués pour plusieurs espèces sauvages révèlent différents niveaux de ploïdie, qui vont de  $2n = 4x$  à  $2n = 12x$  (MIEGE, 1952, 1958; MARTIN et ORTIZ, 1963; LAUZER *et al.*, 1992; ZOUNDJIHEKPON, 1994; tableau 2). Le passage de l'état sauvage à l'état cultivé ne s'accompagne pas nécessairement d'une polyploïdisation.

L'étude des relations entre les ignames cultivées et les ignames sauvages permet de proposer une origine polyspécifique pour le complexe *D. cayenensis-D. rotundata* (HAMON, 1988; HAMON *et al.*, 1992b; figure 1). Les formes tétraploïdes ont pour origine les espèces annuelles *D. abyssinica* et/ou *D. praezensilis*. Les formes hexaploïdes et octoploïdes sont partielle-

Tableau 2. Caractéristiques des espèces sauvages étudiées par HAMON (1988).

Espèces	Cycle	Habitat	Nombre de chromosomes (références)
<i>D. abyssinica</i>	annuel	savane arborée, forêt claire	40 (MIEGE, 1952 ; MARTIN et ORTIZ, 1963 ; LAUZER et al., 1992)
<i>D. praehensilis</i>	annuel	forêt mésophile	40 (MIEGE, 1952)
<i>D. mangenotiana</i>	semi-pérenne	forêt mésophile et ombrophile	80 (MIEGE, 1952) 40 (LAUZER et al., 1992) 60 (ZOUNDIHEKPON, 1994)
<i>D. burkilliana</i>	pérenne	forêt mésophile et ombrophile	40 (MIEGE, 1958)
<i>D. minutiflora</i>	pérenne	forêt mésophile et ombrophile	120 (MIEGE, 1958)

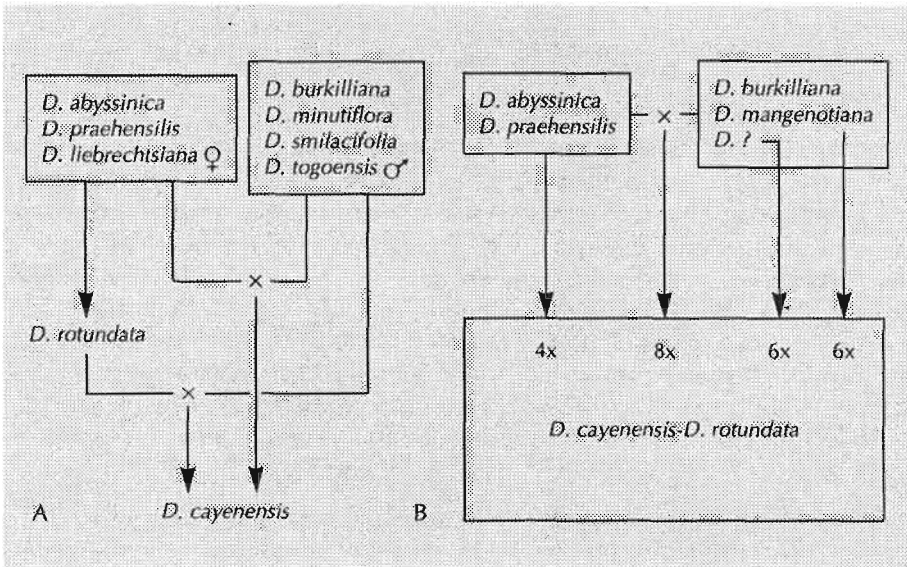


Figure 1. Schémas représentant l'origine polyspécifique du complexe *D. cayenensis*-*D. rotundata*, établis d'après les travaux de Terauchi (A) et de Hamon (B).

ment ou totalement apparentées à des espèces sauvages pérennes ou semi-pérennes. Le groupe variétal Sammanou (décrit in HAMON et al., 1986) provient de la domestication de *D. mangenotiana*, tandis que le groupe variétal Yaobadou (décrit in HAMON et al., 1986) présente les caractéristiques d'un

hybride interspécifique entre *D. praehensilis* et *D. burkilliana*. Cette origine polyspécifique a également été démontrée à partir de l'analyse par RFLP des ADN chloroplastiques et de l'ADN ribosomique nucléaire (TERAUCHI *et al.*, 1992). Cependant, ces auteurs maintiennent la distinction des deux espèces, *D. cayenensis* et *D. rotundata*, bien qu'ils considèrent que sept espèces sauvages, dont trois communes à l'étude de HAMON *et al.* (1992b), sont apparentées au complexe cultivé (figure 1).

#### LA DOMESTICATION DES IGNAMESES

La domestication des ignames consiste à multiplier végétativement en condition de culture le matériel sauvage. Elle se poursuit encore aujourd'hui dans une vaste région couvrant l'Afrique de l'Ouest et du Centre (HLADIK *et al.*, 1984; HAMON, 1988; DUMONT *et al.*, 1994). Dans cette région, des formes sauvages nouvellement mises en culture côtoient des formes cultivées plus anciennes. Les critères guidant les choix opérés dans le matériel sauvage ne sont toujours pas élucidés.

Les modifications morphologiques qui accompagnent la mise en culture de l'espèce sauvage *D. praehensilis*, dont le biotope est la forêt mésophile, ont été suivies pendant huit campagnes de culture successives (CHIKWENDU et OKEZIE, 1986). A l'intérieur du tubercule, la quantité de fibres décroît fortement alors que la proportion d'amidon augmente. Le nombre d'épines diminue sur la tige et sur les racines qui coiffent la tête du tubercule. La taille de l'appareil végétatif aérien décroît et la forme de la feuille s'éloigne de ses caractéristiques initiales. Le nombre de cataphylles portées par la tige principale chute de façon spectaculaire. Selon DUMONT (1977), la réduction du nombre de cataphylles serait provoquée par une germination plus tardive que dans les conditions naturelles ; elle dépendrait fortement de la date de mise en culture.

Compte tenu de la multiplication exclusivement végétative de l'igname par les cultivateurs, on peut penser que, si des flux de gènes se produisent au sein des formes cultivées, ils ne permettent pas un brassage exploitable à chaque génération de culture. Néanmoins, ces flux de gènes existent. En contrôlant la légitimité de descendance entre les formes cultivées tétraploïdes, obtenues par voie sexuée, ZOUNDJIHEKPON *et al.* (1994) démontrent à l'aide de marqueurs enzymatiques que ces flux de gènes interviennent aussi entre les formes cultivées et les formes sauvages apparentées.

Pour DUMONT (1982) et HAMON *et al.* (1992b), les brassages génétiques qui surviennent naturellement au sein des formes sauvages et des formes cultivées, mais aussi entre les unes et les autres, renouvellent régulièrement le réservoir de variabilité dans lequel puisent encore aujourd'hui les agriculteurs pour domestiquer les ignames. Ainsi dans son aire d'origine, le complexe *D. cayenensis-D. rotundata* et les espèces sauvages apparentées constituent un matériel génétique en constante évolution.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les variétés d'ignames sont des clones ou des ensembles de clones relativement homogènes. Le choix des variétés mises en culture est dicté, entre autres, par le souci d'étaler la production de tubercules, en jouant sur les périodes de récolte et les capacités de conservation, et par des critères qualitatifs propres aux préparations culinaires locales. La productivité devient une préoccupation majeure lorsque la production est commercialisée.

### Les objectifs de sélection

Les objectifs de la sélection sont de deux ordres : permettre la modernisation de la culture en diminuant la charge de travail manuel et produire des tubercules se prêtant aux exigences de la commercialisation et des consommateurs. Les principaux critères à considérer sont mentionnés dans le tableau 3.

Tableau 3. Critères à prendre en compte dans les programmes de sélection variétale pour les ignames du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*.

Modernisation de la culture	Indépendance envers le tuteurage Production spécifique de petits tubercules de poids homogène uniquement destinés à la plantation Production de tubercules ovoïdes, gros et courts permettant la mécanisation de la récolte
Qualité du tubercule	Aptitude à la conservation Résistance ou tolérance aux divers agents biotiques (nématodes, cochenilles, champignons, pourriture sèche) assurant un bon état sanitaire des tubercules Aptitude aux préparations culinaires ou aux transformations industrielles Bonnes qualités organoleptiques Bon aspect général (peau lisse, sans fissures ni radicelles)

### Les méthodes de sélection

#### LE CHOIX VARIÉTAL

En fonction de ses objectifs, l'agriculteur choisit parmi les nombreuses variétés traditionnelles du complexe *D. cayenensis-D. rotundata* ou d'autres espèces cultivées. Cette démarche a été largement utilisée par le cultivateur africain



au cours de ce dernier demi-siècle. Toutefois, la diversité variétale disponible à l'échelle ouest-africaine n'a pas été totalement exploitée.

Lorsqu'une variété s'avère hétérogène — c'est-à-dire qu'elle comporte des clones différant par le type de tubercule produit —, on peut pratiquer une sélection intravariétale afin d'homogénéiser la culture et la production.

#### LA SÉLECTION PAR VOIE SEXUÉE

Chez l'igname cultivée, *D. cayenensis*-*D. rotundata*, effectuer une sélection par voie sexuée signifie tout simplement qu'une sélection clonale est réalisée, non pas dans du matériel traditionnellement reproduit par voie végétative, mais dans des descendances issues de graines obtenues par fécondation libre ou dirigée. Cette méthode de sélection est encore peu utilisée et le contrôle de la légitimité des descendances n'a jamais été réalisé avant les travaux de ZOUNDJIHEKPON *et al.* (1994). Néanmoins, les possibilités d'utilisation de la voie sexuée pour améliorer ces ignames ont fait l'objet de premières investigations au Nigeria et en Côte d'Ivoire dans les années 50 (DEGRAS, 1986).

L'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) au Nigeria a également entrepris, à partir de 1971, une sélection par voie sexuée sur des descendances issues de pollinisations libres et de pollinisations supposées contrôlées. Les critères en étaient la productivité, la culture sans tuteur, la résistance à la mosaïque et aux nématodes, la forme et le volume du tubercule, l'aptitude à la conservation et la qualité culinaire. Au début des années 90, la sélection clonale appliquée à ces descendances a permis d'identifier 45 clones dont les caractéristiques, et en particulier la productivité, étaient équivalentes à celles des variétés parentales (de 13,5 à 18,7 tonnes par hectare pour un groupe de clones et de 4,9 à 13,1 tonnes par hectare pour l'autre groupe).

En Inde, la variété Sree Dhanya, qui produit 20 tonnes par hectare et présente une architecture aérienne buissonnante, a été créée à partir de descendances demi-frères réalisées par l'IITA (ABRAHAM *et al.*, 1989). De plus, une sélection clonale opérée sur les descendances obtenues par la fécondation libre des cultivars nigériens Iwo et Umudika a conduit aux variétés Sree Subhra et Sree Priya, encore plus productives (THANKAMMA *et al.*, 1993).

Les connaissances acquises ces dernières années sur la structure génétique des ignames et sur la biologie florale du complexe *D. cayenensis*-*D. rotundata*, avec, en conséquence, une meilleure maîtrise des croisements, ouvrent des perspectives nouvelles dans le domaine de la création variétale par voie sexuée.

Parallèlement à l'exploitation de croisements entre variétés cultivées génétiquement compatibles, on pourrait envisager des croisements impliquant des formes sauvages apparentées : les ignames cultivées et leurs parents sau-

vages ne sont pas séparés par une barrière à la reproduction (ZOUNDJIHEKPON *et al.*, 1994). Ces combinaisons assureraient aux descendance une fertilité élevée et permettraient de récupérer les caractères intéressants des formes sauvages, notamment la résistance à divers agents pathogènes et la vigueur végétative.

## LES APPORTS DES BIOTECHNOLOGIES

### La culture *in vitro*

Dans les années 70, les techniques de culture *in vitro* ont suscité de grands espoirs. Le microbouturage de tige *in vitro* a été appliqué à l'igname cultivée asiatique *D. alata*. Cette technique a servi à multiplier rapidement des génotypes et à produire de petits tubercules de calibre homogène, destinés uniquement à la plantation (AHOUSOU *et al.*, 1979). Bien que cette méthode présente des avantages techniques, elle n'a jamais été utilisée en Afrique pour des raisons pratiques et économiques.

S'agissant des ignames du complexe *D. cayenensis-D. rotundata*, la culture *in vitro* a aujourd'hui essentiellement pour objectif la conservation des ressources génétiques et l'assainissement du matériel végétal (MALAURIE *et al.*, 1993, 1995). La cryoconservation de méristèmes et les conditions de régénération sont actuellement mises au point afin de faciliter la conservation de ces ressources à plus long terme.

### La fusion somatique

La fusion somatique a été envisagée dans les années 80 pour opérer des transferts de gènes sans passer par la voie sexuée, réputée difficile à emprunter à l'époque (biologie florale non maîtrisée, décalage des floraisons mâles et femelles supposé rendre inefficace la reproduction sexuée, fleurs petites et difficilement manipulables). Aujourd'hui, on est parvenu à régénérer des plantes à partir de protoplastes chez le cultivar Oriental Lisbon de *D. alata* (KANDAMASAMY, 1996). D'autre part, on a observé la formation de microcals ou de colonies sur plusieurs cultivars de *D. alata* et de *D. cayenensis-D. rotundata* (TOR *et al.*, 1997).

### Les marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires de type RFLP ont été utilisés chez les ignames afin d'établir les relations phylogénétiques entre les ignames cultivées et sauvages d'Afrique de l'Ouest (TERAUCHI *et al.*, 1992). Le polymorphisme révélé par les microsatellites a permis d'analyser la diversité génétique au sein de populations naturelles d'une igname japonaise, *D. tokoro* (TERAUCHI et KONUMA, 1994). Récemment, les marqueurs RAPD ont permis d'étudier la variabilité génétique de l'espèce *D. bulbifera*, rencontrée en Afrique, en Asie et en Polynésie (RAMSER *et al.*, 1996), et d'identifier les variétés cultivées en Jamaïque (ASEMOTA *et al.*, 1996).

## La diffusion des variétés

Différentes méthodes de multiplication rapide permettent de diffuser les clones sélectionnés. La première de ces méthodes, celle des *minisets*, a été mise au point au Nigeria par le NRCRI (National Root Crops Research Institute) et l'IITA. Elle consiste à utiliser des minifragments de tubercules de 25 à 50 grammes pour produire des plantes fournissant de petits tubercules adaptés à la plantation. La seconde méthode passe par la production *in vitro* de microboutures et de microtubercules. Les microplantes, obtenues à partir de la portion nodale des tiges, sont soit directement transférées au champ après une période de sevrage, soit utilisées pour fournir des microtubercules. Ceux-ci peuvent donner naissance à des plantes, qui, après un cycle de culture en champ, conduiront aux tubercules semences.

La diffusion de variétés sélectionnées est une solution efficace pour améliorer la production de l'igname. Il convient toutefois de veiller à ce qu'elle ne provoque pas une érosion génétique trop brutale dans la zone d'accueil. Ainsi le clone Florido de l'espèce *D. alata*, qui a été introduit en Côte d'Ivoire à partir de Porto Rico à la fin des années 70, a-t-il entraîné une forte désaffection envers le patrimoine variétal local. Des phénomènes semblables ont été observés dans d'autres pays d'Afrique de l'Ouest, où les échanges de matériel végétal sont fortement favorisés par le développement des moyens de communication. On est aujourd'hui engagé dans une dynamique d'appauvrissement des ressources génétiques, qui risque fort de devenir irréversible si la conservation des variétés traditionnelles n'est pas rapidement organisée.

## Références bibliographiques

ABRAHAM K., NAIR S.G., SREEKUMARI M.T., 1989. White yam, *Dioscorea rotundata* Poir., dwarf type. *Tropical Agriculture*, 66 : 184-186.

AHOUSSOU N., PIQUEPAILLE P., TOURE B., 1979. Analyses biométriques concernant la variabilité potentielle, selon la nature de l'organe de multiplication végétative, chez *Dioscorea alata* L. (cv. Brazo Fuerte). 1. La variabilité interorigine. *Annales de l'université d'Abidjan*, n° 15 : 7-146.

AKORODA M.O., 1983. Floral biology in relation to hand pollination of white yam. *Euphytica*, 32 : 831-838.

AKORODA M.O., CHHEDA H.R., 1983. Agro-botanical and species relationships of Guinea yams. *Tropical Agriculture*, 60 : 242-248.

ASEMOTA H.N., RAMSER J., LOPEZ-PERALTA C., WEISING K., KAHL G., 1996. Genetic variation and cultivar identification of Jamaican yam germplasm by random amplified polymorphic DNA analysis. *Euphytica*, 92 : 341-351.

BAQUAR S.R., 1980. Chromosome behaviour in Nigerian yams (*Dioscorea*). *Genetica*, 54 : 1-9.

BULLE-LEGRAND M.H., 1983. Etude de la floraison de quatre espèces d'igname en vue d'une amélioration par la voie sexuée. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 158 p.

CHIKWENDU V.E., OKEZIE C.E.A., 1986. Factors responsible for the ennoblement of African yams: inferences from experiments in yam domestication. *In* : Foraging and farming of plant exploitation: world archaeological congress, R. Harris et C. Hillman éd., Southampton, Royaume-Uni.

DEGRAS L., 1986. L'igname : plante à tubercule tropicale. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 408 p.

DUMONT R., 1977. Etude morphobotanique des ignames *Dioscorea rotundata* et *Dioscorea cayenensis* cultivées au Nord-Bénin. *L'Agronomie tropicale*, 32 : 225-241.

DUMONT R., 1982. Ignames spontanées et cultivées au Bénin et en Haute-Volta. *In* : Yams - Ignames, J. Miège et S.N. Lyonga éd., Oxford, Royaume-Uni, Clarendon Press, p. 31-36.

DUMONT R., HAMON P., SEIGNOBOS C., 1994. Les ignames au Cameroun. Montpellier, France, CIRAD, collection Repères, 80 p.

FAO, 1995. Annuaire production : 1994. Rome, Italie, FAO, 243 p.

HAMON P., 1988. Structure, origine génétique des ignames cultivées du complexe *Dioscorea cayenensis-rotundata* et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 47, 223 p.

HAMON P., BRIZARD J.P., ZOUNDJIHEKPON J., DUPERAY C., BORGEL A., 1992a. Etude des index d'ADN de huit espèces d'ignames (*Dioscorea* sp.) par cytométrie en flux. *Canadian Journal of Botany*, 70 : 996-1000.

HAMON P., DUMONT R., ZOUNDJIHEKPON J., TIO-TOURE B., HAMON S., 1995. Les ignames sauvages d'Afrique de l'Ouest - Wild yams in West Africa. Paris, France, ORSTOM, collection Didactiques, 84 p.

HAMON P., HAMON S., TOURE B., 1986. Les ignames cultivées du complexe *Dioscorea cayenensis-rotundata* de Côte d'Ivoire : inventaire et description des cultivars traditionnels. Rome, Italie, IBPGR, 63 p.

HAMON P., TOURE B., 1990a. Characterization of traditional yam varieties belonging to the *Dioscorea cayenensis-rotundata* complex by their isozymic patterns. *Euphytica*, 46 : 101-107.

HAMON P., TOURE B., 1990b. The classification of the cultivated yams (*Dioscorea cayenensis-rotundata* complex) of West Africa. *Euphytica*, 47 : 179-187.

HAMON P., TOURE B., 1991. New trends for yam improvement in the *Dioscorea cayenensis-rotundata* complex. *In* : Crop genetic resources of Africa, N.Q. Ng *et al.* éd., Rome, Italie, IBPGR, p. 119-125.

HAMON P., ZOUNDJIHEKPON J., DUMONT R., TIO-TOURE B., 1992b. La domestication de l'igname (*Dioscorea* sp.) : conséquences pour la conservation des ressources génétiques. *In* : Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes. Paris, France, BRG, p. 176-184.

HAMON S., KOECHLIN J., 1991. The reproductive biology of okra. 2. Self-fertilization kinetics in the cultivated okra (*Abelmoschus esculentus*) and consequences for breeding. *Euphytica*, 53 : 49-55.

HLADIK A., BAHUCHET S., DUCATILLON C., HLADIK C.M., 1984. Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Revue d'écologie*, 39 : 249-290.

KANDAMASAMY K., 1996. Tissue culture studies on the interactions between the yam anthracnose pathogen and *Dioscorea alata* L. Thèse PhD, University of London, Londres, Royaume-Uni.

LAUZER D., LAUBLIN G., VINCENT G., CAPPADOCIA M., 1992. *In vitro* propagation and cytology of wild yams, *Dioscorea abyssinica* Hoch. and *D. mangelotiana* Miège. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 28 : 215-223.

MALAUURIE B., PUNGU O., DUMONT R., TROUSLOT M.F., 1993. The creation of an *in vitro* germplasm collection of yam (*Dioscorea* spp.) for genetic resources preservation. *Euphytica*, 65 : 113-122.

MALAUURIE B., PUNGU O., TROUSLOT M.F., 1995. Effect of growth regulators concentrations on morphological development of meristem-tips in *Dioscorea cayenensis-rotundata* complex and *D. praehensilis*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 41 : 229-235.

MARTIN F.W., ORTIZ S., 1963. Chromosome number behaviour in some species of *Dioscorea*. *Cytologia*, 28 : 96-101.

MARTIN F.W., RHODES A.M., 1978. The relationship of *Dioscorea cayenensis* and *D. rotundata*. *Tropical Agriculture*, 55 : 193-206.

MIEGE J., 1952. Contribution à l'étude systématique des *Dioscorea* d'Afrique occidentale. Thèse de doctorat, université de Paris, Paris, France, 266 p.

MIEGE J., 1958. Deux ignames nouvelles d'Afrique occidentale à tubercules vivaces. *Bulletin de l'IFAN*, 20 : 39-59.

MIEGE J., LYONGA S.N., 1982. Yams - Ignames. Oxford, Royaume-Uni, Clarendon Press, 412 p.

N'KOUNKOU J.S., LEJOLY J., GEERINCK D., 1993. Les dioscoréacées du Congo. *Fragmenta Floristica Geobotanica, Supplementum*, 2 : 139-182.

OKEZIE C.E.A., OKONKWO S.N.C., NWOKE F.I.S., 1993. The effect of daylength on growth and tuberization of *Dioscorea rotundata* propagated by seed. *Nigerian Journal of Botany*, 6 : 53-59.

ONYILAGHA J.C., LOWE J., 1986. Studies on the relationships of *Dioscorea cayenensis* and *Dioscorea rotundata* cultivars. *Euphytica*, 35 : 733-739.

PITKIN B.R., 1973. *Larothrips dentipes* (Thysanoptera, Thripidae), a new genus and species of thrips from yam flowers in Nigeria. *Bulletin of Entomological Research*, 62 : 415-418.

RAMSER J., LOPEZ-PERALTA C., WETZEL R., WEISING K., KAHL G., 1996. Genomic variation and relationships in aerial yam (*Dioscorea bulbifera* L.) detected by random amplified polymorphic DNA. *Genome*, 39 : 17-25.

TELLEZ-VALDES O., 1996. Two new species of *Dioscorea* from Peru. *Brittonia*, 48 : 100-103.

TERAUCHI R., CHIKALEKE V.A., THOTTAPPILLY G., HAHN S.K., 1992. Origin and phylogeny of guinea yam as revealed by RFLP analysis of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, 83 : 743-751.

TERAUCHI R., KONUMA A., 1994. Microsatellite polymorphism in *Dioscorea tokoro*, a wild yam species. *Genome*, 37 : 794-801.

THANKAMMA P.K., NAIR S.G., ABRAHAM K., RAJENDRAN P.G., 1993. Breeding successes in tuber crops. *Indian Horticulture*, 38 : 10-13.

TOR M., TWYFORD C.T., FUNES I., BOCCON-GIBOD J., AINSWORTH C.C., MANTELL S.H., 1997. Isolation and culture of protoplasts from immature leaves and embryogenic cell suspensions of *Dioscorea* yams: tool for transient gene expressions studies. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* (sous presse)

TROUSLOT M.F., 1982. Croissance et tubérisation chez quelques cultivars de *Dioscorea cayenensis* Lam. In : *Yams - Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga éd., Oxford, Royaume-Uni, Clarendon Press, p. 118-146.

ZOUNDJIHEKPON J., 1994. Biologie de la reproduction des ignames cultivées de l'Afrique de l'Ouest, *Dioscorea cayenensis-rotundata*. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 127, 344 p.

ZOUNDJIHEKPON J., ESSAD S., TOURE B., 1990. Dénombrement chromosomique dans dix groupes variétaux du complexe *Dioscorea cayenensis-rotundata*. *Cytologia*, 55 : 115-120.

ZOUNDJIHEKPON J., HAMON P., NOIROT M., TIO-TOURE B., HAMON S., 1997. Flowering Synchronisation between male and female West African cultivated yams (*Dioscorea cayenensis-rotundata* complex). *Euphytica*, 95 : 371-375.

ZOUNDJIHEKPON J., HAMON S., TIO-TOURE B., HAMON P., 1994. First controlled progenies checked by isozymic markers in cultivated yams, *Dioscorea cayenensis-rotundata*. *Theoretical and Applied Genetics*, 88 : 1011-1016.

# Le maïs

---

Jean-Leu Marchand, Julien Berthaud, Benoît Clerget,  
Jacques Dintinger, Bernard Reynaud, Jean-Luc Dzido

**L**e maïs est la céréale dont la zone de culture est la plus vaste. Elle s'étend sur 132 millions d'hectares de la latitude 40° sud, en Argentine et en Afrique du Sud, à la latitude 58° nord, au Canada. Dans les Andes, elle culmine à 4 000 mètres d'altitude.

C'est, après le blé et le riz, la culture la plus importante pour l'alimentation, directe ou indirecte, de l'homme. Sa production mondiale s'élève à environ 500 millions de tonnes par an. Avec plus de 45 % de cette production, les Etats-Unis se placent au premier rang des pays producteurs.

Si on note, sur les dix dernières années, une tendance à la stagnation de la production dans les pays industrialisés, les pays en développement, et en particulier ceux d'Asie, enregistrent une progression rapide de leur production. La Chine représente actuellement 20 % de la production mondiale et des pays comme l'Indonésie et les Philippines connaissent une croissance annuelle de leur production supérieure à 4 %. En Amérique latine (10 à 15 % de la production mondiale) et en Afrique subsaharienne (5 à 7 % de la production mondiale), la tendance est également à la croissance. Sur l'ensemble des pays en développement, l'augmentation de la production est due essentiellement à l'extension des surfaces cultivées, les gains de rendement restant très modestes. Le maïs se diffuse notamment dans des zones ou dans des

rotations nouvelles — en substitution du sorgho dans les savanes d'Afrique de l'Ouest, comme culture d'hivernage dans certaines régions de l'Inde.

Les échanges internationaux de maïs se situent entre 55 et 65 millions de tonnes. Après le retrait du marché de l'Union européenne, devenue quasi autosuffisante, et des pays de l'ex-URSS, confrontés à une pénurie de devises, ce sont désormais les pays asiatiques industrialisés (Japon, Corée, Taiwan) ou en voie de l'être (Malaisie, Indonésie) qui animent la demande par leurs besoins accrus d'aliments pour le bétail. Les Etats-Unis assurent 60 à 75 % des exportations mondiales.

Les utilisations du maïs sont nettement différenciées en fonction du niveau économique des pays. Dans les pays à faible revenu, le maïs est surtout réservé à la consommation humaine directe, sous forme d'épis immatures, de farine ou de semoules. En revanche, il constitue une matière première pour l'alimentation du bétail, l'industrie de la semoule et celle de l'amidon dans les pays développés. Cette dernière est en pleine expansion en Europe et aux Etats-Unis, où elle représente déjà près de 20 % des utilisations domestiques. Ses débouchés sont très diversifiés : produits alimentaires (isoglucose, pectines), chimiques (biocarburants, plastiques), pharmaceutiques, textiles, papetiers.

Le maïs est depuis longtemps l'objet d'une sélection active. Dans les pays tempérés, l'amélioration variétale, qui vise la création d'hybrides, est menée par des établissements publics, comme l'INRA en France, et de très nombreuses sociétés privées. Pioneer, Sandoz Seeds et Limagrain dominent le marché mondial des semences de maïs. Les deux premières interviennent également en milieu tropical, à côté de sociétés le plus souvent nationales comme au Brésil, en Afrique du Sud et dans les pays d'Afrique de l'Est.

A l'échelle internationale, le CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo), dont la vocation est mondiale, et l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture), dont les activités se limitent à l'Afrique de l'Ouest, conduisent d'importants travaux de création variétale, offrant à la fois des variétés à pollinisation libre et des hybrides.

Dans les pays tropicaux, les organismes de recherche agronomique se fixent le plus souvent des objectifs nationaux, ou régionaux dans le cadre de réseaux. Deux organismes français poursuivent des recherches sur les maïs tropicaux : l'ORSTOM et le CIRAD. Le premier travaille sur le transfert de l'apomixie, le second sur les résistances variétales et la qualité du grain.

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

Le maïs, *Zea mays*, est une céréale herbacée annuelle, à tallage faible à nul, de la famille des poacées (planche XVII, 1 et 3). Il est vraisemblablement originaire d'Amérique centrale. Comme la plupart des poacées tropicales, il présente



un métabolisme photosynthétique de type  $C_4$ , qui confère à la plante une efficacité supérieure à celle des poacées tempérées dans la conversion de l'énergie lumineuse (GALLAIS, 1984 ; GAY, 1984). C'est une plante de jours courts, dont les variétés tropicales sont souvent photopériodiques. Ce caractère, oligogénique, a pu être éliminé lors de l'adaptation de l'espèce aux latitudes tempérées.

Le maïs est une plante monoïque. Il porte deux types d'inflorescence : les fleurs mâles, groupées sur la panicule terminale ramifiée, et les fleurs femelles, associées sur un ou quelques épis insérés à l'aisselle des feuilles. Bien que le maïs soit autofertile, l'allogamie est prépondérante, et atteint 95 %. Elle résulte de la monoécie et de la protandrie de la plante.

La forte allogamie du maïs entraîne la présence d'un lourd fardeau génétique dans les populations non sélectionnées, à l'origine d'une importante dépression de consanguinité et d'une forte vigueur hybride corrélative. Les hybrides entre lignées homozygotes sont de 200 à 300 % supérieurs à leurs parents (HALLAUER et MIRANDA, 1981).

#### LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE

Le maïs présente une large diversité agromorphologique. Son cycle du semis à la maturité varie de deux à onze mois, le nombre de ses feuilles de 8 à 48, la hauteur de sa tige de 0,6 à 6 mètres. Certaines variétés produisent plus de quatorze talles par plante. L'épi, long de 2,5 à 30 centimètres, peut comporter huit à plus de vingt rangées de grains (planche XVII, 1). La couleur des grains va du blanc au noir, en passant par le jaune, l'orange, le rouge, le vert et le bleu. Les rendements moyens sont de l'ordre de 0,5 tonne par hectare dans les zones défavorables, mais atteignent plus de 12 tonnes par hectare dans les plaines du Middle West américain, le record mondial étant de 25 tonnes par hectare. Malgré cette diversité, toutes les variétés de maïs appartiennent à la même espèce et sont interfertiles.

Le maïs possède une plasticité adaptative remarquable, qui, associée à un potentiel de production supérieur à celui des autres céréales, explique son succès dans les pays développés. Après les Etats-Unis, il a conquis de vastes étendues en Europe, et progresse à présent fortement en Asie, où il contribue de plus en plus à l'alimentation animale.

#### LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Le maïs est l'espèce végétale dont la génétique est la mieux connue ; il est en effet aisé d'y réaliser des fécondations contrôlées. Il a fait l'objet d'études génétiques approfondies, qui se fondent sur les nombreux outils développés dans ce domaine.

Un millier de locus contrôlant des caractères qualitatifs y ont été analysés, dont 575 sont rigoureusement déterminés et cartographiés. Dans le domaine de la cytogénétique, on a étudié les nœuds chromatidiens, la présence d'un chromosome 10 anormal et celle de chromosomes B surnuméraires. Une cen-

taine de translocations entre les chromosomes A et B ainsi que plus d'un millier de translocations réciproques A-A ont été cartographiées. Les marqueurs moléculaires ont été largement utilisés. On a ainsi identifié plus de 70 marqueurs enzymatiques polymorphes et établi plusieurs cartes génomiques grâce aux RFLP. Avec environ 1 200 sondes pour un génome de 2 200 centimorgans, la carte du maïs est quasiment saturée et révèle un fort polymorphisme. D'autres marqueurs, tels les RAPD, les AFLP et les microsatellites, sont également abondamment employés. Ces études montrent que le maïs est vraisemblablement un allotétraploïde avec  $n = 2 \times 5$  (HELENTJARIS, 1995).

#### LA STRUCTURATION DE LA VARIABILITÉ

Les variétés tropicales sont très nombreuses. Elles sont conservées par le CIMMYT, dont la collection compte environ 15 000 accessions. Leur classification en races a fait l'objet d'une série de travaux depuis le début du siècle. GOODMAN et BIRD (1977), à partir de 12 000 accessions provenant d'Amérique latine, ont identifié, sur des critères essentiellement morphologiques, 250 races regroupées en 14 complexes raciaux. Ils ont établi que les races d'Amérique du Nord et des autres continents étaient toutes issues des maïs d'Amérique latine (figure 1), dont elles se sont différenciées du fait des nouvelles combinaisons et des sélections réalisées. Les races nord-américaines sont bien décrites et sont regroupées en 10 complexes raciaux. Pour les autres continents, ce travail reste à effectuer.

L'exploitation de la variabilité des maïs tropicaux n'a pas été aussi intense que pour les maïs tempérés. D'après GOODMAN et BROWN (1988), les sources variétales les plus intéressantes sont les dentés mexicains, les Tusón, les cornés tropicaux côtiers, les cornés cubains et Cateto, les Chandelle, les jaunes haïtiens, la variété ETO et les Suwan 1 et 2. Les données sur l'aptitude à la combinaison des races tropicales sont très partielles ; jusqu'à présent, les hybrides ETO  $\times$  Tuxpeño se sont révélés les meilleurs.

#### Les espèces sauvages apparentées

Le genre *Zea* renferme des espèces annuelles et pérennes originaires du Mexique et d'Amérique centrale. Il comprend des formes sauvages, les téosintes, et une forme cultivée, le maïs. Le genre *Tripsacum* comprend de nombreuses espèces sauvages dont le centre de diversité se situe au Mexique et au Guatemala. C'est un parent éloigné du maïs.

#### LES TÉOSINTES ET L'ORIGINE DU MAÏS

Les téosintes se rencontrent encore au Mexique et au Guatemala. Leur étude taxonomique la plus récente a été réalisée par ILTIS et DOEBLEY (1980) et par DOEBLEY (1990a, 1990b). Elle distingue, au sein du genre, quatre espèces, dont l'une, *Zea mays*, est elle-même divisée en quatre sous-espèces (figure 2).

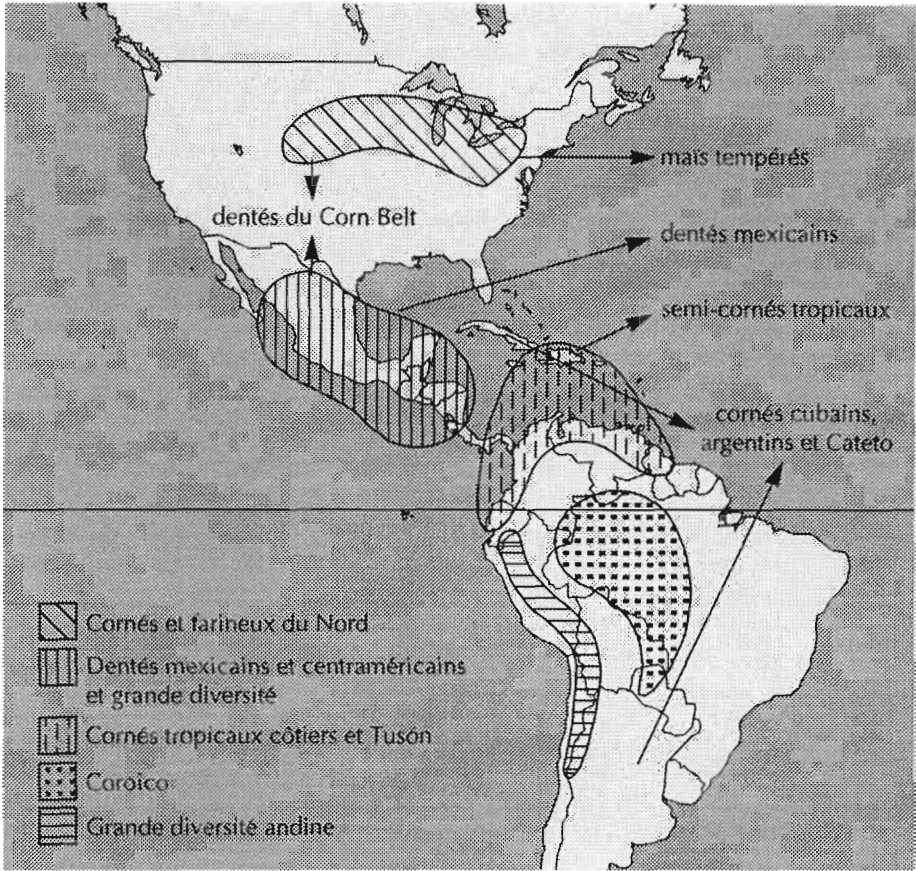


Figure 1. Groupes de races de maïs d'importance économique mondiale, d'après GOODMAN et BROWN (1988).

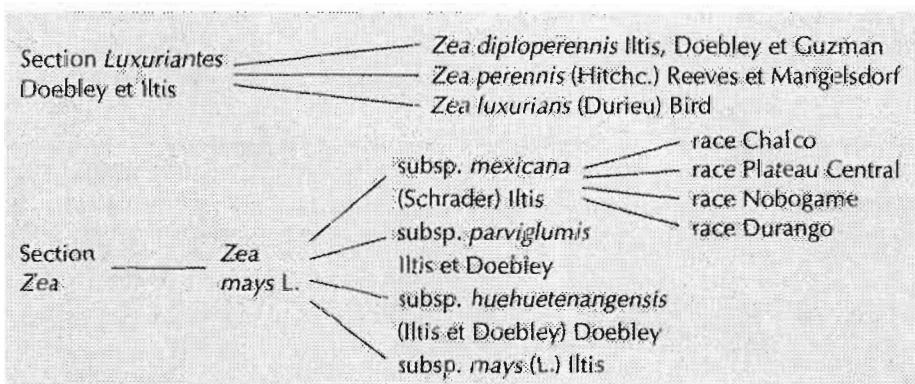


Figure 2. Taxonomie du genre Zea, d'après ILTIS et DOEBLEY (1980) et DOEBLEY (1990a, 1990b).

Parmi celles-ci, la sous-espèce annuelle *Z. mays* subsp. *parviglumis* est considérée comme l'ancêtre le plus probable du maïs, *Z. mays* subsp. *mays* (DOEBLEY *et al.*, 1987 ; DOEBLEY, 1990a). Un certain nombre de données plaide en faveur de cette hypothèse. Cette sous-espèce est, en effet, la plus proche génétiquement du maïs comme le montrent les analyses des isoenzymes et de l'ADN chloroplastique. De plus, elle se rencontre généralement dans des zones éloignées des champs de maïs, ce qui rend les hybridations rares entre ce téosinte et le maïs et discrédite la thèse d'une ressemblance due à des introgressions entre les deux sous-espèces.

Les autres sous-espèces et races de téosintes se rencontrent uniquement à l'intérieur des champs, où elles prolifèrent comme adventices — c'est le cas de la race Chalco — ou à la fois dans des zones cultivées et dans des zones non cultivées — comme la race Plateau Central.

Les hybridations entre le maïs et les téosintes sont fréquentes dans la région de Chalco au Mexique, où il est courant de trouver des hybrides  $F_1$  dans les champs de maïs où pousse le téosinte (WILKES, 1967). Cependant, les études isoenzymatiques réalisées par DOEBLEY *et al.* (1987) prouvent que, dans cette région, les deux plantes sont génétiquement bien individualisées. KATO (1984), à partir de l'observation des nœuds de chromatine, arrive à la même conclusion. Les conséquences de ces hybridations sur les relations génétiques entre le maïs et les téosintes restent à élucider.

La conservation des ressources génétiques que constituent les téosintes est actuellement assurée *ex situ*, au sein de banques de gènes, par l'INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias), au Pérou, et par le CIMMYT, au Mexique. Leur conservation *in situ* serait particulièrement intéressante ; la plupart des sites où poussent les téosintes sont déjà répertoriés (SANCHEZ *et al.*, 1995).

### LES *TRIPSACUM*

Le genre *Tripsacum* comprend des espèces diploïdes, qui se reproduisent par voie sexuée, et des espèces polyploïdes, qui se reproduisent par apomixie. Les analyses génétiques montrent qu'il existe des formes ancestrales bien différenciées, en général diploïdes (BARRE, 1995). Les formes polyploïdes sont souvent des hybrides, simples ou complexes, entre ces formes ancestrales. Chaque population de polyploïdes reproduits par apomixie est constituée de plusieurs clones — une vingtaine dans les populations les plus diversifiées. Dans le genre *Tripsacum*, l'apomixie contribue donc au maintien de la diversité génétique.

Les espèces de *Tripsacum* occupent des milieux très divers, généralement perturbés, mais bénéficiant d'un fort éclaircissement. On les trouve à l'état spontané sur le continent américain, de 42° de latitude nord à 24° de latitude sud, à des altitudes variant de 0 à 2 600 mètres. Leur répartition géographique n'est pas liée à leur niveau de ploïdie ; des formes diploïdes et des formes polyploïdes cohabitent fréquemment dans une même région. Bien que très répandus sur le

continent américain, les *Tripsacum* ne sont pas des plantes communes. Leurs populations sont de taille variable, et leurs capacités à coloniser le milieu relativement faibles. Ce sont, de plus, des plantes très sensibles au pâturage, qui risquent de disparaître de certaines régions avec l'introduction de nouvelles techniques d'élevage. Leur conservation *ex situ* a été entreprise, dans le cadre d'un projet du CIMMYT et de l'ORSTOM, au Mexique, où une collection de 150 populations mexicaines a été établie en champ.

Jusqu'à présent, l'utilisation des *Tripsacum* comme ressources génétiques pour l'amélioration du maïs a été extrêmement réduite. Avec la mise en place de cette collection et l'aide des marqueurs moléculaires, il devient possible de repérer systématiquement les caractères intéressants présents au sein de ce genre et d'organiser leur transfert vers le maïs.

## La domestication et la dispersion du maïs

Le maïs est cultivé depuis des millénaires en Amérique centrale, comme l'attestent les grains trouvés au Mexique. Il aurait été domestiqué dans la région centrale du Mexique à partir du téosinte local. Au sein des races d'Amérique latine, MANGELSDORF (1974) identifie six formes ancestrales de maïs survivantes (tableau 1). Le processus de domestication se serait donc produit plusieurs fois ou aurait rapidement divergé en différentes descendance, éventuellement sous l'effet de nouveaux croisements avec le téosinte.

A partir de ce centre d'origine, la culture du maïs s'est propagée sur l'ensemble du continent américain, des Andes au Canada, puis à partir du xvi<sup>e</sup> siècle sur tous les continents, en zone tropicale comme en zone tempérée. Sa présence est signalée au xvi<sup>e</sup> siècle en Méditerranée, en Asie et dans le golfe de Guinée, et au xvii<sup>e</sup> siècle dans la région soudanienne africaine. En Europe, la culture du maïs est restée limitée aux régions méridionales jusqu'en 1965 ; elle se développe alors vers le nord, principalement en France, grâce à la création d'hybrides précoces à haut rendement.

Tableau 1. Les six formes ancestrales survivantes à l'origine de toutes les formes de maïs, d'après MANGELSDORF (1974).

---

Palomero-Toluqueño, maïs pop mexicain à grain pointu
Complexe Chapalote-Nal-Tel du Mexique
Pira Naranja de Colombie, l'ancêtre du maïs corné à albumen orangé
Confite Morocho du Pérou, l'ancêtre des maïs à huit rangs
Chullpi du Pérou, l'ancêtre de tous les maïs sucrés et des formes à grains farineux et à épis globulaires
Kculli, maïs coloré péruvien, l'ancêtre de toutes les races associant la coloration du péricarpe et de l'aleurone

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

En zone tropicale, le maïs est cultivé dans des conditions écologiques et socio-économiques très diversifiées. Son utilisation alimentaire traditionnelle exige, de plus, que le produit corresponde aux préparations culinaires et aux goûts des différents consommateurs.

Pour répondre à cette diversité de situations, il est nécessaire de disposer d'une gamme de variétés. Celles-ci doivent être adaptées aux différents niveaux d'intensification pratiqués : culture extensive destinée à l'autoconsommation, culture intensive commerciale, culture semi-intensive. Elles doivent être capables de produire dans des milieux très variables — la stabilité du rendement prime souvent sur la productivité. Elles doivent, enfin, être appréciées des utilisateurs : le type et la couleur du grain, les qualités de mouture et de conservation sont des critères essentiels.

#### LES ÉCOTYPES

Le maïs, en raison de son mode de reproduction, a été soumis à une sélection massale dès les débuts de sa domestication. Les agriculteurs choisissaient à chaque saison les plus beaux épis pour ensemercer leur champ à la saison suivante. Cette pratique est encore aujourd'hui la plus courante en zone tropicale. Les écotypes en sont issus. Ils sont largement utilisés en agriculture traditionnelle extensive. Ils constituent la meilleure formule pour des rendements inférieurs à 2 tonnes par hectare.

#### LES HYBRIDES

Au début du xx<sup>e</sup> siècle, d'autres méthodes de sélection sont mises au point. La méthode d'autofécondation et d'hybridation voit le jour aux États-Unis : après plusieurs générations d'autofécondations aboutissant à la création de lignées pures, les meilleures de ces lignées sont croisées entre elles pour produire un hybride qui est ensuite diffusé. Les hybrides sont réservés à la culture intensive avec intrants, où ils peuvent le mieux exprimer leurs potentialités. Les pays développés et la Chine cultivent aujourd'hui uniquement des hybrides. Le Brésil et les pays d'Asie du Sud-Est et d'Afrique de l'Est y ont largement recours.

#### LES VARIÉTÉS AMÉLIORÉES À FÉCONDATION LIBRE

Entre la simple sélection massale et la création directe d'hybrides, la sélection récurrente se développe aux États-Unis à partir des années 60. Complétée par la technique de création de composites mise au point au Kenya, elle permet de rassembler une variabilité génétique importante et de sélectionner progressivement pour améliorer de nombreux caractères tout en conservant une bonne part de cette variabilité. Elle est considérée, dans les pays tempérés, comme un

moyen de créer de meilleures lignées entrant dans les formules hybrides. Dans les pays tropicaux, elle est actuellement largement employée sous l'impulsion du CIMMYT. Elle permet de créer des variétés améliorées à pollinisation libre, alliant des potentialités de rendement élevées (plus de 9 tonnes par hectare), des qualités agronomiques et la résistance aux contraintes biotiques et abiotiques, particulièrement importantes en zone tropicale. Les variétés issues de la sélection récurrente conviennent pour des systèmes à intensification moyenne, du type de ceux qui sont pratiqués en zone cotonnière africaine, où les rendements visés vont de 2 à 5 tonnes par hectare.

Ces trois types variétaux seront encore longtemps utilisés en milieu tropical, même si on observe une progression des variétés améliorées et des hybrides au détriment des écotypes.

## Les objectifs de sélection

Les objectifs de la sélection du maïs en zone tropicale sont de trois ordres : créer des potentialités de rendement adéquates, permettre leur expression dans des milieux variés et variables et produire des grains de qualité adaptés à leurs différents usages (tableau 2).

Tableau 2. Principaux objectifs de sélection des maïs tropicaux.

Objectifs de sélection	Critères
Création des potentialités de rendement nécessaires	
Expression de ces potentialités	<ul style="list-style-type: none"> <li>Durée du cycle adaptée</li> <li>Taille réduite</li> <li>Résistance à la verse et à la casse</li> <li>Stabilité du rendement et prolificité</li> <li>Résistances ou tolérances               <ul style="list-style-type: none"> <li>• aux maladies (champignons, bactéries, virus)</li> <li>• aux insectes des tiges et des épis</li> <li>• au striga</li> <li>• à la sécheresse</li> <li>• à l'acidité et à la toxicité aluminique</li> </ul> </li> <li>Meilleure utilisation de l'azote</li> </ul>
Qualité du grain	<ul style="list-style-type: none"> <li>Meilleur équilibre protéique (gène <i>opaque-2</i>)</li> <li>Adaptation aux demandes des utilisateurs (texture, dureté)</li> <li>Adaptation à des usages particuliers (maïs doux, pop)</li> <li>Résistance aux charançons</li> </ul>

## Les méthodes d'amélioration génétique

Le maïs est une plante naturellement allogame. Il y a donc, pour chaque plante, une forte hétérozygotie, et le génome du maïs s'est adapté à cet état. On peut facilement croiser le maïs, mais aussi l'autoféconder, avec cependant une forte dépression de consanguinité qui interdit l'utilisation directe de lignées homozygotes. Ces particularités permettent un large choix de méthodes d'amélioration, qui visent toutes à conserver ou à restaurer l'hétérozygotie. L'amélioration du maïs tropical se fonde sur une variabilité génétique préexistante, naturelle ou induite. Elle utilise trois méthodes, séparément, successivement ou conjointement : la sélection généalogique et l'hybridation, la sélection récurrente et le rétrocroisement. Elle bénéficie, enfin, des apports des biotechnologies, largement développées chez cette espèce.

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La création de variabilité est un préalable à l'amélioration des écotypes locaux tropicaux. Chacun d'eux recèle en effet une variabilité insuffisante, qui a voué à l'échec toutes les tentatives directes d'amélioration. Trois méthodes ont été utilisées pour accroître cette variabilité.

Le mélange mécanique de semences de différents écotypes a été testé. Il ne suffit pas à créer une nouvelle variabilité, du fait de forts déséquilibres de liaison.

Le croisement interspécifique a été tenté avec les téosintes et *Tripsacum*. Dans le premier cas, le croisement est aisé, mais peu utilisé jusqu'à présent. Dans le second cas, l'hybridation est plus difficile, mais en cours d'exploitation.

Le brassage des variétés a été mis au point au Kenya dans les années 60. Il vise à créer un composite. La technique consiste à semer une ou deux lignes de chaque variété devant entrer dans sa composition — lignes dont les plantes seront castrées — et de les faire alterner avec des lignes de mâles composées du mélange mécanique de toutes les variétés. Seules les lignes de femelles sont récoltées pour le brassage suivant. Après au minimum trois brassages suivis d'une génération de pollinisation libre, on obtient un composite qui n'est pas la simple addition des variétés constitutives. Cette technique permet, en effet, de briser les liaisons génétiques existant dans les variétés de départ, et favorise donc les recombinaisons originales. Elle a été, et est toujours, largement utilisée avec succès, par le CIMMYT, l'IITA, le CIRAD (MARCHAND, 1977) et la plupart des centres nationaux de recherche agronomique, pour créer la variabilité génétique nécessaire à tout travail de sélection, mais aussi pour conserver cette variabilité sous une forme plus maniable.

### LES MÉTHODES ACTUELLES D'AMÉLIORATION VARIÉTALE

#### La sélection récurrente

Les différentes techniques de sélection récurrente — de la plus simple, la sélection massale, à la plus complexe, la sélection récurrente réciproque —



ont toutes les mêmes caractéristiques fondamentales. Ce sont des techniques non généalogiques, car chaque cycle de sélection se termine par le brassage des génotypes retenus. Elles opèrent par cycles successifs de sélection, donc avec une accumulation de gènes favorables. Elles exploitent plutôt, mais pas seulement, les effets génétiques additifs, donc fixables. Elles débouchent sur des pools améliorés, source et moyen de gérer la variabilité génétique en pays tempérés, mais aussi, et surtout, source de variétés à pollinisation libre proposées au développement en pays tropicaux.

Les nombreuses techniques existantes, décrites par MARCHAND (1975) — sélection massale, sur  $S_1$ , demi-frère, plein frère, réciproque —, qui ont chacune leurs avantages et leurs inconvénients, peuvent être employées séparément, successivement ou conjointement.

La sélection récurrente est aujourd'hui très largement appliquée dans les pays tropicaux, en premier lieu par le CIMMYT, qui, depuis plus de vingt ans, en a fait la base de ses sélections. Le CIRAD et la plupart des centres nationaux de recherche agronomique y ont largement recours.

Ses avantages, par rapport à la méthode d'autofécondation et d'hybridation, sont nombreux. Du point de vue génétique, la sélection récurrente permet d'exploiter la variance additive, et n'empêche nullement, ensuite, de travailler les effets d'hétérosis. Elle donne des plus-values stables. Sur le plan pratique, elle est plus simple et demande moins de moyens que la création d'hybrides. De plus, à rendement final égal, elle aboutit plus vite à un matériel vulgari-sable que l'hybridation. Enfin, en termes économiques, la sélection récurrente permet de vulgariser un matériel végétal non hybride, utilisable en générations avancées. Elle permet aussi, et c'est un avantage précieux dans les pays où la recherche agronomique est encore peu développée, d'offrir régulièrement des variétés plus élaborées que celles du cycle précédent, alors qu'avec l'hybridation il faut attendre la fin du programme pour proposer un nouvel hybride.

Ces avantages la feront préférer dans les régions où la recherche doit rapidement fournir des variétés améliorées et dans les régions où la vulgarisation de semences hybrides est encore délicate. Ce sont des cas fréquents en zone tropicale.

### La sélection généalogique et l'hybridation

La création d'hybrides repose sur l'obtention de lignées homozygotes, par autofécondations successives et par sélection entre et à l'intérieur des familles, puis sur le croisement de ces lignées pour revenir à un niveau d'hétérozygotie élevé.

Les techniques utilisées ont été décrites pour la création d'hybrides en pays tempérés (DEMARLY, 1977; SPRAGUE et DUDLEY, 1988). Elles s'appliquent également aux hybrides tropicaux avec cependant quelques différences. La notion de groupe hétérotique est peu utilisée, ces groupes n'étant pas nettement

définis dans le matériel tropical. Contrairement aux pays tempérés, où la règle est actuellement de diffuser des hybrides simples, en milieu tropical, on propose divers types d'hybrides : hybrides classiques doubles ou trois-voies, hybrides entre lignées peu fixées ( $S_2$  ou  $S_3$ ) ce qui permet une vulgarisation plus rapide, hybrides complexes, résultant du croisement entre une variété adaptée, généralement locale, et une ou plusieurs lignées, souvent introduites (MARCHAND, 1983), et, même, hybrides intervariétaux, moins intéressants depuis que les variétés améliorées existent. L'utilisation d'hybrides en  $F_2$  a parfois été encouragée. Cette pratique est à proscrire, car elle s'accompagne d'une chute de rendement de 20 à 50 %, qui enlève tout intérêt à l'hybride.

L'hybridation et la sélection récurrente exploitent des effets génétiques différents et visent des objectifs distincts. Elles sont aussi efficaces l'une que l'autre dans leurs domaines respectifs. Elles sont, de plus, complémentaires, la sélection récurrente permettant, dans un premier temps, d'obtenir une amélioration stable des variétés travaillées, la sélection généalogique bénéficiant ensuite de ces géniteurs améliorés pour la création de lignées vigoureuses, prêtes à entrer dans un programme de création d'hybrides.

### Le rétrocroisement

Le rétrocroisement sert à transférer un caractère particulier dans une variété intéressante qui ne le possède pas. La descendance  $F_2$  entre la variété receveuse et la variété donnant le caractère est soumise à un criblage pour choisir les plantes possédant ce caractère. Celles-ci sont recroisées avec la variété receveuse : c'est le rétrocroisement ou croisement de retour. Après plusieurs rétrocroisements — leur nombre sera d'autant plus élevé que l'on veut se rapprocher de la forme de départ —, on tend vers la variété de départ enrichie du caractère recherché. Cette méthode peut être utilisée pour transférer des caractères monogéniques, oligogéniques ou même polygéniques pourvu qu'ils soient suffisamment héréditaires. Elle a été utilisée avec succès pour transférer des résistances (viroses), des gènes de qualité du grain (*opaque-2*, *sweet*, *pop...*) et des gènes d'intérêt agronomique (nanisme, précocité).

### L'APPORT DES BIOTECHNOLOGIES

Le maïs est sans doute une des plantes pour lesquelles les recherches dans le domaine des biotechnologies sont les plus avancées.

#### Les marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires, surtout RFLP, ont permis d'obtenir de nombreux résultats en matière de diversité génétique et de cartographie génomique. Ils ont aussi été employés pour la recherche de gènes dans l'analyse moléculaire de la domestication du maïs ou la mise en ordre des gènes de résistance au virus de la mosaïque nanisante du maïs. Ils ont également été utilisés pour rechercher des QTL : cinq QTL ont été mis en évidence dans la résistance du

maïs à *Puccinia sorghi* et six dans sa thermotolérance. Ils autorisent, enfin, la sélection assistée par marqueurs, qui commence d'être pratiquée. Une équipe de Ciba Geigy et de l'INRA a pu transférer, par trois rétrocroisements seulement, un gène d'une lignée transgénique — gène de *Bacillus thuringiensis* — à une autre lignée (RAGOT *et al.*, 1995).

### L'haplodiploïdisation

L'androgenèse *in vitro* n'est pas encore utilisable à grande échelle, du fait d'un faible rendement embryogène et des difficultés du doublement chromosomique. Cependant, des lignées haploïdes doublées ont été obtenues aux Etats-Unis et en France, et des hybrides entre lignées haploïdes doublées sont vulgarisés en Chine. L'aptitude à la culture d'anthères est sous contrôle génétique et facile à améliorer par croisement. Des travaux sont en cours pour localiser les gènes en jeu (MURIGNEUX *et al.*, 1994).

### Le transfert de gènes

La culture de cellules et de protoplastes, nécessaire à la production de plantes transformées, est aisée, mais la régénération de plantes fertiles reste délicate. Elle semble plus facile à partir des protoplastes issus de cals de microspores de pollen que de tissus somatiques. Les bases génétiques de ces différentes aptitudes sont en cours d'étude. Le transfert de gènes à partir de protoplastes a longtemps été freiné par les difficultés de régénération. Malgré quelques rares succès, cette technique semble abandonnée et les principaux laboratoires travaillant sur ce thème se sont tournés vers le transfert de gènes par canon à particules sur des embryons immatures qui produisent des cals de type I ou de type II impliquant la lignée A188, plus faciles à régénérer. Les gènes transférés sont surtout des gènes de résistance (herbicides, insectes, virus), mais aussi des gènes de stérilité mâle. Dans ce cadre, les laboratoires Monsanto et Ciba Geigy testent actuellement des lignées ayant reçu un gène de résistance à la pyrale de *B. thuringiensis* (KOZIEL *et al.*, 1993 ; ARMSTRONG *et al.*, 1995). Le transfert par *Agrobacterium* a également été réussi au Japon (ISHIDA *et al.*, 1996). Ces techniques restent encore délicates à manier, mais devraient, dans l'avenir, prendre une place importante dans l'amélioration des maïs tropicaux.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les travaux actuels de sélection

Le maïs est l'objet de très nombreux travaux de sélection dans le monde. Cinq domaines de recherche sont illustrés : la création de variabilité génétique, la

résistance aux agressions biotiques et aux contraintes abiotiques, la création d'hybrides et le transfert de l'apomixie.

#### LE COMPOSITE Y AFRICAIN

La création d'un composite permet d'élargir la base génétique du matériel végétal. La sélection récurrente offre ensuite la possibilité d'améliorer ce composite. Ces deux techniques sont d'usage courant pour l'amélioration des maïs tropicaux. Elles visent à obtenir une variété composite directement diffusable ou à constituer un réservoir de variabilité dans lequel la sélection peut ensuite puiser pour créer de nouvelles variétés.

Ces techniques ont été mises en œuvre, dès 1973, par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) et ses partenaires africains pour produire, à partir des écotypes de la zone de savane d'Afrique de l'Ouest, le composite Y. La décision de créer ce composite partait de deux constatations. Tout d'abord, la base génétique étroite des écotypes ouest-africains n'offrait que peu de possibilités d'amélioration — la plupart des tentatives effectuées dans ce sens au cours des années 60 s'étaient soldées par des échecs. Mais chacun de ces écotypes recélait une valeur intrinsèque considérable. Fruit de plus de trois cents générations de culture et de sélection massale par les paysans, chaque écotyle était très précisément adapté au milieu dans lequel il était cultivé. Il devenait nécessaire de sauvegarder cette richesse et de la conserver sous une forme manipulable par le sélectionneur.

Le composite Y a été brassé à l'IDESSA (Institut des savanes) de Bouaké, en Côte d'Ivoire, de 1974 à 1976 (MARCHAND, 1977). Il a ensuite été amélioré au cours d'une opération régionale coordonnée à laquelle participaient le Bénin, le Burkina, la Côte d'Ivoire, le Mali, le Niger et le Sénégal (SAUVAIRE, 1987).

#### La création du composite

A partir des collections de travail des différents pays, 94 entrées individualisées, dont certains composites, représentant au total 145 écotypes, ont été rassemblées pour être brassées. La contrainte était d'assurer à chaque écotyle une contribution équivalente dans le composite final. Il était donc indispensable que chaque constituant du parent mâle ait une chance égale de féconder chaque ligne de femelles. La condition en était la concordance des floraisons pour des écotypes dont la précocité variait de 40 à 66 jours.

Cette concordance a été obtenue grâce au semis décalé des 94 entrées femelles. Celles-ci ont été réparties en trois groupes de précocité semés avec un décalage de dix jours. On obtient ainsi la floraison simultanée des trois groupes. Le mélange mécanique des entrées, servant de parent mâle, est semé trois fois à l'intérieur de chacun de ces groupes.

A la fin de 1976, trois brassages avaient été réalisés. Afin d'avoir une idée de l'efficacité des brassages, on a calculé les écarts, pour la précocité, entre les

dix variétés les plus précoces et les dix variétés les plus tardives. Cet écart, qui était de 22 jours lors du premier brassage, n'était plus que de 13 jours lors du troisième brassage. Il y a donc une homogénéisation nette, bien qu'encore insuffisante.

Par ailleurs, une étude par électrophorèse du composite Y a conclu à la validité des brassages : toutes les bandes d'isoenzymes caractéristiques des écotypes, et celles-là seulement, se retrouvent dans le composite Y. Ce composite a été inscrit au catalogue sous le numéro IRAT293.

### L'amélioration du composite

L'amélioration d'IRAT293 pour ses caractéristiques générales s'est déroulée sur une base régionale (Burkina, Côte d'Ivoire, Mali, Sénégal) par une sélection récurrente douce pendant quatre cycles, d'abord par sélection  $S_0$  (500 familles testées sur quatre sites, 150 familles retenues dont les talons sont recombines et nouveau choix de 500 épis après deux brassages), puis par sélection demi-frère modifiée (500 familles testées sur quatre sites, 100 familles retenues et rebrassées avec choix de 5 épis sur 40 plantes par famille, les 500 épis retenus constituant les familles du cycle suivant). L'évaluation multilocale de la forme d'origine et des quatre cycles de sélection a été réalisée, en 1988, au Bénin, au Burkina, en Côte d'Ivoire, au Mali, au Sénégal et au Togo.

Les résultats de cette évaluation montrent clairement que l'amélioration du composite Y a été efficace pour les caractéristiques agronomiques (précocité, taille, résistance à la verse et à la casse), mais inopérante pour le comportement face au parasitisme — les pressions parasitaires généralement faibles dans la zone n'ont vraisemblablement pas permis d'identifier les familles les plus tolérantes — et les composantes du rendement, ce critère n'était pas pris en compte au cours des cycles de sélection.

Depuis cette évaluation, IRAT293 a été mis à la disposition des chercheurs. Son amélioration se poursuit actuellement avec le transfert de la résistance à la striure du maïs, en cours à la Réunion, et l'étude de sa variabilité interne.

### LA RÉSISTANCE AUX VIROSES À STRIES À LA RÉUNION

Les viroses à stries sont parmi les principales maladies du maïs à la Réunion (planche XVII, 4). Elles sont au nombre de trois : la striure due au *maize streak virus* (MSV), dont l'incidence est la plus forte, le stripe dû au *maize stripe virus* (MStpV) et la mosaïque causée par le *maize mosaic virus* (MMV). Les deux dernières, bien que moins préjudiciables, présentent cependant des niveaux d'infestation parmi les plus élevés observés dans le monde. Ces virus sévissent dans plusieurs autres régions tropicales : le MSV en Afrique, le MMV et le MStpV en Amérique latine et dans la zone caraïbe (MARCHAND *et al.*, 1994). Leur présence endémique et le risque d'épidémies brutales dans certaines zones rendent nécessaires la sélection et la diffusion de variétés résistantes.

L'existence de résistances à ces maladies dans les écotypes de maïs de la Réunion est à l'origine d'un important programme de sélection. Celui-ci a nécessité la mise au point d'un crible efficace — maîtrise de l'élevage de masse des insectes vecteurs et des techniques d'infestation artificielle (REYNAUD, 1988), notation symptomatologique fiable (RODIER, 1995) — et l'étude de la génétique des systèmes de résistance (BREWBAKER et AQUILIZAN, 1965; SAUGER, 1988; RODIER, 1995).

Les travaux de transfert de la résistance au MSV dans des cultivars ouest-africains sensibles ont commencé les premiers. Le composite réunionnais IRAT297, amélioré pour la résistance au MSV par trois cycles de sélection récurrente dont deux sous inoculation artificielle (HAINZELIN et MARCHAND, 1986), a servi de donneur de résistance. Le transfert de cette résistance dans les variétés sensibles fait appel à la méthode classique des rétrocroisements successifs avec, à chaque étape, le criblage des descendances  $F_1$  et  $F_2$  sous infestation artificielle (MARCHAND *et al.*, 1994). Après deux rétrocroisements, deux ou trois générations d'autofécondation permettent de récupérer les caractères de la variété sensible tout en concentrant la résistance au MSV. Les lignées résistantes ainsi obtenues sont ensuite brassées afin de retrouver la variété de départ et sa variabilité génétique.

Ce schéma de transfert est très efficace puisque les premières variétés issues de ce programme montrent un niveau de résistance au MSV quasi total et jusqu'à présent toujours supérieur à celui des variétés sélectionnées par d'autres organismes (figure 3), en conditions d'infestation artificielle comme en grandes parcelles de culture (DINTINGER *et al.*, 1994; MARCHAND *et al.*, 1994).

La durabilité d'une telle résistance, si elle ne peut être considérée comme acquise dans l'état actuel des connaissances, semble cependant probable. Un certain nombre d'éléments plaident en sa faveur. Tout d'abord, son niveau élevé, qui n'a jamais été démenti jusqu'à présent, et ce quels que soient le génotype receveur utilisé et l'isolat viral présent. Ensuite, sa nature, que les études sur la répartition du virus dans la plante laissent supposer particulièrement efficace, puisqu'il s'agirait d'une résistance cellulaire à la multiplication du virus (PETERSCHMITT, 1988; PETERSCHMITT *et al.*, 1992; BIGARRE, 1994). Enfin, l'étude de son déterminisme génétique a montré qu'elle était fortement héritable et se comportait comme un caractère quantitatif à dominance partielle positive impliquant trois facteurs génétiques au minimum. Ce système de résistance complète n'exclurait pas la présence de facteurs mineurs polygéniques pouvant conférer un certain niveau de résistance partielle (RODIER, 1995; RODIER *et al.*, 1995).

Si, actuellement, seules des variétés à pollinisation libre sont engagées dans ce programme de sélection, on envisage à moyen terme de créer des hybrides résistants. En effet, le processus de transfert de la résistance au MSV implique, dans sa phase d'autofécondations, la création d'un certain nombre de lignées résistantes, dont certaines le sont totalement (CLERGET *et al.*, 1996). Ce type de

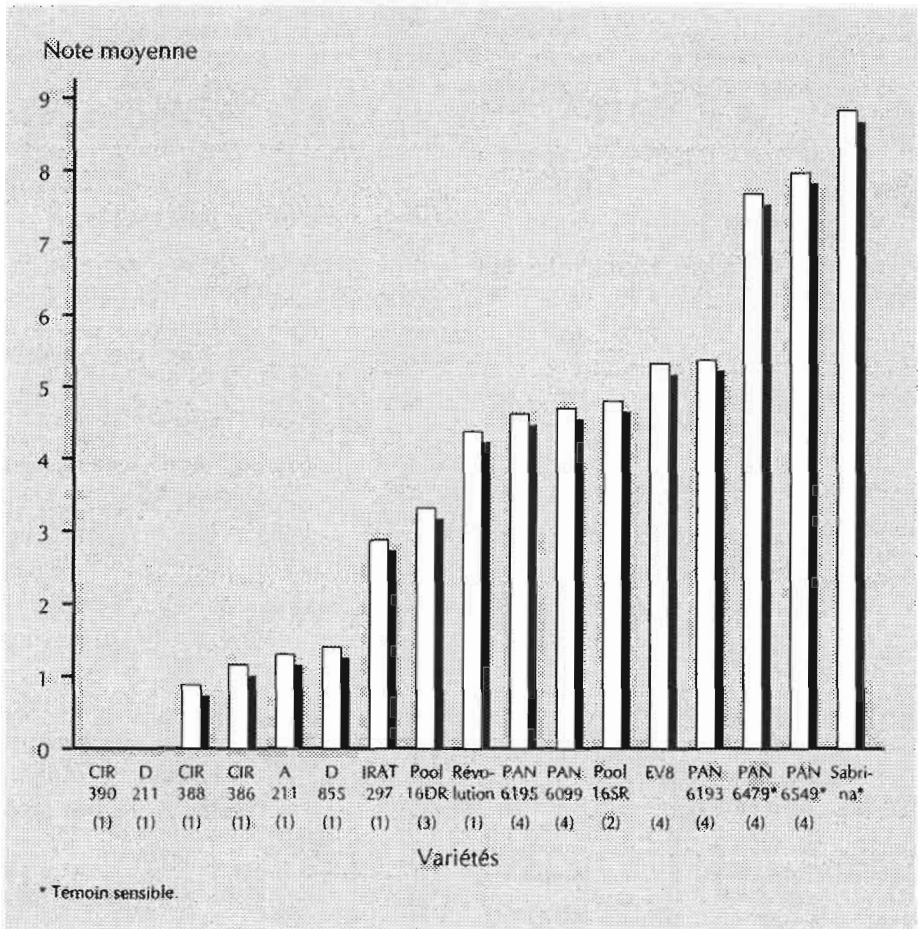


Figure 3. Test de variétés résistantes au MSV du CIRAD de la Réunion (1) et comparaison avec des variétés résistantes obtenues au Nigeria (2), au Togo (3) et en Afrique du Sud (4). La note moyenne visuelle est établie d'après une échelle symptomatologique de 0 à 9, qui prend en compte la surface foliaire chlorosée 60 jours après infestation.

matériel, ainsi que des lignées d'élite dans lesquelles la résistance au MSV est en cours de transfert, pourrait constituer le point de départ d'une formule hybride très résistante et bien adaptée aux conditions de culture de la Réunion.

Ce programme s'oriente également vers la création de variétés « multirésistantes ». Celle-ci s'appuie sur l'étude du contrôle génétique des résistances aux deux autres viroses, MMV et MStpV, et sur le marquage des gènes responsables, qui est achevé sur le MSV et le MMV. Ces travaux ouvrent la voie à une sélection assistée par marqueurs qui devrait permettre de transférer simultanément les gènes de résistance à ces trois viroses.

A plus long terme, l'association de ces résistances aux virus à des résistances aux insectes vecteurs pourrait offrir une garantie supplémentaire. Des travaux sur la résistance liée au comportement alimentaire de l'insecte sont en cours pour le vecteur du MMV (BUDUCA, 1995; BUDUCA *et al.*, 1995) et celui du MSV (POMES, 1994; LETT, 1995).

#### LA TOLÉRANCE AUX SOLS ACIDES

On estime à près de 20 millions d'hectares les surfaces cultivées en maïs sur sols acides (UEXKULL et MUTTERT, 1995). Les contraintes de ces sols sont multiples : toxicité de certaines formes ioniques libres de l'aluminium et du manganèse, déficiences minérales constitutives ou induites... Or les variétés actuelles de maïs sont relativement peu adaptées à ce type de sol, bien que l'espèce possède une variabilité certaine pour la tolérance aux sols acides. Plusieurs organismes de recherche ont mené à bien des programmes de création variétale sur ce thème, principalement en Amérique du Sud, où les sols acides couvrent 43 % des terres arables.

Jusqu'à très récemment, il était admis que le principal facteur limitant la croissance des végétaux sur les sols acides était la présence d'ions aluminium libres dans la solution du sol. Les tests de sélection portaient donc sur la tolérance à l'aluminium.

Les études sur la composition et les équilibres ioniques dans la solution du sol ainsi que l'observation des cultivars améliorés pour la tolérance à l'aluminium ont remis en cause cet axiome. La toxicité aluminique ne constitue, en effet, que l'un des facteurs limitants. Ainsi, la carence en phosphore est le principal facteur limitant dans les *cerrados* brésiliens, de même que la toxicité manganique dans des régions volcaniques, à la Guadeloupe ou au Cameroun.

La physiologie (TOTH *et al.*, 1984; MARSCHNER, 1991; HUE *et al.*, 1993) et l'hérédité (RHUE *et al.*, 1978; GEVERS, 1984; MIRANDA *et al.*, 1984; PANDEY *et al.*, 1994) de la tolérance aux sols acides sont encore mal connues pour le maïs. La sélection pour cette tolérance repose, en conséquence, sur des méthodes empiriques : la sélection au champ sur sols acides et la sélection *in vitro* sur solution nutritive contenant l'élément identifié comme limitant.

Les travaux les plus importants sur la sélection au champ ont été réalisés au Brésil (MAGNAVACA et BAHIA-FILHO, 1994) et en Colombie (GRANADOS *et al.*, 1993). La sélection s'effectue en station sur des sols naturellement acides. Chaque cultivar est semé à la fois sur une parcelle acide et sur une parcelle fertile. Les cultivars qui présentent le plus faible écart de croissance entre les deux parcelles sont considérés comme les plus tolérants aux sols acides. Les essais conduits sur une large gamme de variétés ont abouti à la constitution de populations regroupant les cultivars les plus tolérants. Ces populations ont été ensuite améliorées par sélection récurrente, demi-frère puis plein frère. C'est ainsi qu'ont été créés l'hybride BR201, au Brésil, et la variété ICA Sikuaní V110, en Colombie. Le premier représente aujourd'hui 14 % du marché des semences



au Brésil, et la seconde, en cours de développement, a une productivité égale à 150 % de celle du témoin local en conditions de sol acide.

La sélection avec test précoce en solution nutritive s'est surtout appuyée sur la mesure de la croissance, racinaire en général, de plantules en milieu nutritif contenant ou non l'ion aluminium. Cependant, si l'on observe bien une variabilité pour la tolérance à l'aluminium chez le maïs, la transposition des résultats obtenus *in vitro* au champ a souvent été décevante. Grâce à une meilleure connaissance de la composition des solutions du sol, la méthode a été affinée : les concentrations ioniques des solutions, jusqu'alors bien trop élevées, ont été ajustées précisément à celles trouvées dans les sols. Avec la maîtrise des techniques de culture *in vitro*, les mesures, elles-mêmes, ont changé d'objet : on teste actuellement, en présence d'aluminium, la croissance de tubes polliniques et la résistance de protoplastes. Enfin, on s'oriente vers l'utilisation d'autres éléments, comme le phosphore, dont on évalue la capacité d'absorption, en très faibles concentrations, par les cultivars.

Malgré l'empirisme des méthodes utilisées, les premiers résultats de la sélection pour la tolérance aux sols acides sont concluants. Les recherches menées dans les domaines de la chimie du sol, de la physiologie racinaire et de la génétique laissent espérer un nouveau saut quantitatif dans l'utilisation des sols acides, pour lequel la sélection jouera un rôle important (SANCHEZ, 1994).

#### LA CRÉATION D'HYBRIDES

La création d'hybrides de maïs destinés à une agriculture intensive est réalisée par le CIRAD en collaboration avec Rhône-Poulenc Agrochimie depuis 1985, dans le cadre d'un projet implanté au Brésil. Plusieurs schémas de sélection sont utilisés.

##### La sélection d'hybrides classiques

La sélection d'hybrides classiques — simples, doubles, trois-voies — a été menée à partir de lignées introduites et de lignées issues de populations améliorées, locales ou adaptées. Elle a permis d'obtenir un certain nombre de variétés performantes pour le Brésil, mais aussi pour l'ensemble de la zone tropicale. Après plusieurs campagnes d'essais au Brésil et en Afrique avec d'excellents résultats, un premier hybride, IR30, a été commercialisé au Brésil. Deux autres hybrides, RA100 et RA200, ont été lancés récemment, toujours au Brésil. D'autres hybrides sont en phase de précommercialisation ou à des stades avancés d'expérimentation.

##### La sélection d'hybrides complexes

L'hybride complexe est un hybride de première génération entre une population adaptée au milieu, d'origine locale ou non, et une lignée ou un ensemble de lignées. Ce schéma permet de disposer rapidement d'hybrides assez perfor-

mants et faciles à multiplier, qui sont théoriquement plus rustiques que les hybrides classiques et montrent une bonne stabilité.

Cette formule a fait l'objet de recherches déjà anciennes au Sénégal, en Côte d'Ivoire, au Burkina et à la Réunion. Plusieurs hybrides ont été vulgarisés : BDS et JDS, IRAT81, IRAT83 et IRAT143. Trois campagnes d'essais multilo-caux au Brésil ont confirmé la valeur de formules comme IR1315 qui ont une productivité équivalente à celle des meilleurs hybrides classiques sur certains sites.

### Le croisement de maïs tropicaux et de maïs tempérés

L'extraction de familles à partir de croisements entre hybrides simples locaux tropicaux et lignées tempérées doit permettre d'obtenir des lignées qui possèdent une bonne aptitude à la combinaison et d'améliorer les qualités agronomiques des hybrides locaux tout en conservant leurs caractéristiques d'adaptation. Le choix de lignées tempérées qui se combinent bien entre elles, comme B73 et Mo17, permet également d'augmenter l'effet hétérotique.

Quelques lignées satisfaisantes ont ainsi été sélectionnées, mais leurs combinaisons avec des hybrides locaux se sont révélées mal adaptées. Elles présentaient notamment une sensibilité à la pourriture des épis. Il aurait sans doute été préférable de partir de formes aux trois quarts tropicales.

### L'amélioration des lignées par rétrocroisements

On utilise le rétrocroisement pour améliorer une lignée d'élite présentant un défaut majeur. Cette méthode a été employée pour augmenter la résistance à *Fusarium moniliforme* d'une lignée sensible grâce à plusieurs lignées donneuses de résistance. La sélection des plantes résistantes a été réalisée par inoculation artificielle du champignon. On a ainsi obtenu plusieurs familles sœurs nettement plus résistantes que la lignée de départ.

### La sélection récurrente réciproque

La sélection récurrente réciproque est un schéma de sélection à long terme qui vise à fournir régulièrement des hybrides de plus en plus performants. On peut utiliser des familles incomplètement fixées ( $S_4$  ou  $S_5$ ) pour produire plus rapidement des hybrides « non conventionnels », mais de bonne qualité puisqu'on part d'un matériel déjà bien amélioré.

La méthode est classique, mais la composition des deux pools complémentaires est un peu particulière. Ils sont constitués, en effet, pour moitié de matériel local, pour un quart de lignées tropicales et pour un autre quart de lignées tempérées.

Les top-cross réalisés sur les toutes premières extractions ( $S_1$ ) ont été testés en 1993-1994. Leurs résultats sont prometteurs.

#### LE TRANSFERT DE L'APOMIXIE

En zone tropicale, les variétés apomictiques de maïs seraient particulièrement intéressantes car elles permettraient au paysan d'ensemencer son champ avec une partie de sa récolte. Elles éviteraient l'achat de semences, dont la distribution est souvent déficiente et le coût trop élevé pour le paysan.

L'apomixie est en effet un mode de reproduction végétative par graine, qui offre la possibilité de fixer les variétés. La pollinisation reste cependant nécessaire pour féconder les noyaux polaires et produire l'albumen, d'où sont issues les graines apomictiques. Ce mode de reproduction est connu chez certaines espèces du genre *Tripsacum*, parent éloigné du maïs, qui peut s'hybrider avec lui (SAVIDAN et BERTHAUD, 1994).

L'apomixie est facultative dans le genre *Tripsacum*, qui présente des taux de sexualité résiduelle variables selon les génotypes. Cette sexualité résiduelle, si elle doit être éliminée pour obtenir des variétés apomictiques commerciales, peut être considérée comme un avantage qui permet aux variétés d'évoluer par la création au champ de nouvelles combinaisons génétiques, susceptibles à leur tour d'être fixées par l'apomixie. Un tel fonctionnement de l'apomixie permettrait sa diffusion dans des variétés traditionnelles sans détruire leur capacité d'évolution.

Le déterminisme génétique de ce mécanisme a été élucidé chez plusieurs poacées tropicales, comme *Panicum*, *Brachiaria* et *Cenchrus*. Il fait intervenir un gène dominant, ce qui facilitera le transfert de ce caractère par rétrocroisements successifs. Cette méthode classique de transfert d'un caractère devrait aboutir, par étapes, à une plante possédant le génome complet du maïs enrichi du gène de l'apomixie de *Tripsacum*. Cependant, de nombreux problèmes subsistent. Il semble en particulier que l'apomixie s'exprime mal au niveau diploïde, ce qui conduirait à utiliser des maïs tétraploïdes.

### La multiplication et la diffusion des variétés

Lorsqu'une variété a été créée par le sélectionneur, son intérêt vérifié par des tests en milieu réel et la décision de la proposer aux paysans prise, il convient de la rendre disponible, donc de produire les semences.

Cette production semencière, dont les modalités varient en fonction de la formule variétale (variété à pollinisation libre ou hybride), utilise certaines techniques et respecte certaines règles (HAINZELIN, 1988).

#### LES CONTRAINTES DE LA PRODUCTION SEMENCIÈRE

Le maïs est une plante allogame dont le pollen peut être transporté par le vent sur d'assez grandes distances. Pour conserver la pureté variétale, il est donc impératif d'éviter tout apport de pollen étranger, en ayant recours soit à la fécondation manuelle soit à l'isolement. La fécondation manuelle, du fait du

travail nécessaire, est réservée au maintien de la variété ou des lignées et à la production du matériel de départ. L'isolement dans l'espace — absence de maïs à moins de 300 mètres — ou dans le temps — pour deux variétés à pollinisation libre de même précocité, un décalage des semis d'un mois est généralement suffisant — est utilisé en production semencière.

La castration du parent femelle est indispensable pour la production d'hybrides. L'utilisation de la stérilité mâle cytoplasmique n'est guère recommandée, depuis l'épidémie d'helminthosporiose survenue aux Etats-Unis sur des lignées portant le cytoplasme mâle stérile Texas. La castration chimique n'est pas encore réellement au point. On procédera donc par castration manuelle ou, pour des superficies importantes, mécanique.

#### LES ÉTAPES TECHNIQUES DE LA MULTIPLICATION

La multiplication des semences se déroule en trois étapes : la production du matériel de départ, la production des semences de base, la production des semences commerciales.

La production du matériel de départ relève d'organismes de recherche et se trouve sous leur entière responsabilité. Elle est en général réalisée en même temps que le maintien de la variété, ou de ses parents dans le cas d'un hybride, par le sélectionneur, soit par simple semis de la variété, en isolement ou avec pollinisation manuelle, soit, et c'est de beaucoup préférable, selon un schéma demi-frères pour une variété à fécondation libre : 500 épis demi-frères de la génération précédente, qui serviront de lignes femelles, sont semés en épi-ligne, en alternance avec un mélange de semences de ces 500 épis, qui servira de parent mâle et sera épuré. Avant la récolte, les lignes de femelles non conformes au standard de la variété sont éliminées et, dans les lignes conformes, on choisit 1 à 3 épis. Une partie des grains de ces épis est conservée pour la génération suivante ; le reste, éventuellement complété par d'autres épis en fonction de la quantité de semences nécessaire, constitue le matériel de départ. Le même schéma est appliqué au maintien de lignées, mais, bien évidemment, avec auto-fécondation, et non pollinisation par les lignes mâles (CIMMYT, 1986).

La production des semences de base est réalisée à partir du matériel de départ. Elle comprend parfois une ou plusieurs générations de prébase, si les quantités de semences de base à produire sont importantes. Elle est en général sous la responsabilité d'un organisme semencier et bénéficie de l'assistance du sélectionneur pour le maintien de la pureté variétale. Les semences de base sont produites en parcelle isolée. Les plantes hors type ou malades doivent être éliminées avant la floraison ; une seconde élimination peut intervenir à la récolte. C'est à ce stade que sont produits les hybrides simples parents des hybrides doubles ou trois-voies.

La production de semences commerciales est la dernière multiplication avant la culture par le paysan. Elle est également réalisée en parcelle isolée et soi-

gneusement épurée. C'est l'étape de fabrication des semences hybrides  $F_1$  destinées à la vente. Les techniques de production de ces semences hybrides ont été largement décrites (JUGENHEIMER, 1979).

#### LES QUANTITÉS ET LES SUPERFICIES

Pour déterminer les quantités de semences à produire aux différentes étapes, on part des besoins finaux, soit 20 kilos par hectare pour des densités de l'ordre de 50 000 plantes par hectare. Ainsi, pour ensemercer 200 000 hectares avec une variété à pollinisation libre, il faudra 4 000 tonnes de semences commerciales. Celles-ci seront produites sur 1 500 hectares (rendement attendu de 3 tonnes par hectare), qui nécessiteront 30 tonnes de semences de base. Ces semences de base (rendement attendu de 2 tonnes par hectare pour tenir compte d'une épuration plus sévère) demanderont 15 hectares (mais plutôt 20 à 30, pour disposer d'un stock de sécurité), soit 300 kilos de semences de départ. Compte tenu de la sévérité accrue de l'épuration et des semences nécessaires pour la génération suivante, le sélectionneur sèmera donc environ 0,5 hectare. Ce chiffre doit être majoré pour la fabrication d'hybrides, en fonction du ratio parent femelle/parent mâle et du rendement, en général nettement plus faible, des lignées.

Pour 200 000 hectares à semer, il n'est pas besoin d'une génération de prébase. De plus, entre la production du matériel de départ et la mise à disposition des semences commerciales, il n'y a que deux générations, soit deux ans. La production des semences d'une variété à pollinisation libre est donc très rapide.

#### LES NORMES DE QUALITÉ

Lorsqu'un service de certification des semences existe, il doit établir et faire respecter un certain nombre de normes concernant la production (isolement, épuration...) et la qualité des semences (humidité, pureté spécifique et variétale, pouvoir germinatif). Ces normes, très rigoureuses dans les pays développés, peuvent dans certains cas être appliquées avec moins de rigueur dans les pays tropicaux (VANDEVENNE, 1984).

#### LA DIFFUSION DES VARIÉTÉS

L'amélioration du maïs tropical a débuté dans de nombreux pays vers le milieu du siècle et a connu un réel essor, avec la collaboration des institutions de recherche à vocation internationale, depuis une trentaine d'années. Les nombreuses variétés sélectionnées dans ce cadre sont-elles réellement utilisées par les agriculteurs ?

Une vaste enquête, menée en 1990 par le CIMMYT (1992), sur l'impact de la recherche auprès des principaux pays producteurs de maïs en zone tropicale, a permis d'apprécier globalement les surfaces cultivées avec les variétés sélectionnées (tableau 3). D'après cette enquête, 50 % des surfaces cultivées en

maïs dans cette zone le sont avec des variétés améliorées ou des hybrides. Ce résultat est remarquable compte tenu des obstacles qui freinent la diffusion de ce type de variété dans les pays en développement.

Tableau 3. Surfaces cultivées avec des variétés améliorées ou des hybrides dans les zones tropicale et subtropicale, en 1990 (CIMMYT, 1992).

Région	Surface totale de maïs (millions d'hectares)	Surface cultivée avec des variétés sélectionnées	
		millions d'hectares	% de la surface totale
Afrique subsaharienne	14,4	6,8	47
Amérique latine	23,8	10,9	46
Asie du Sud-Est	19,0	10,8	57
Asie de l'Ouest et Afrique du Nord	1,2	0,7	57
Ensemble des régions	58,4	29,2	50

## Références bibliographiques

ARMSTRONG C.L., PARKER G.B., PERSHING J.C., 1995. Field evaluation of European corn borer control in progeny of 173 transgenic corn events expressing an insecticidal protein from *Bacillus thuringiensis*. *Crop Science*, 35 : 550-557.

BARRE M., 1995. Diversité génétique du genre *Tripsacum* et évolution des complexes agamiques. Thèse de doctorat, INA, Paris, France, 164 p.

BIGARRE L., 1994. Localisation *in situ* du *maize streak virus* (MSV) dans un hybride sensible et une lignée résistante. Mémoire de DEA, INA, Paris-Grignon, France, 21 p.

BREWBAKER J.L., AQUILIZAN F., 1965. Genetics of resistance in maize to a mosaic stripe virus transmitted by *Peregrinus maidis*. *Crop Science*, 5 : 412-415.

BUDUCA C., 1995. Etude du comportement alimentaire de *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (Homoptera) en relation avec la résistance du maïs à la mosaïque. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 92 p.

BUDUCA C., REYNAUD B., LAN-SAN-LUCK D., MOLINARO F., 1995. Electrical penetration graphs from *Peregrinus maidis* on a susceptible maize hybrid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79 : 131-139.

- CIMMYT, 1986. Création, maintien et multiplication de variétés de maïs à fécondation libre. Mexico, Mexique, CIMMYT, 11 p.
- CIMMYT, 1992. 1991-1992 CIMMYT world maize facts and trends: maize research and impact in developing countries. Mexico, Mexique, CIMMYT, 57 p.
- CLERGET B., DINTINGER J., REYNAUD B., 1996. Registration of maize inbred CIRAD390 parental line. *Crop Science*, 36 : 826.
- DEMARLY Y., 1977. Génétique et amélioration des plantes. Paris, France, Masson, 285 p.
- DINTINGER J., RODIER A., REYNAUD B., CLERGET B., MARCHAND J.L., 1994. Breeding maize for MSV resistance in Reunion island. *In* : XIth South African maize breeding symposium (sous presse).
- DOEBLEY J.F., 1990a. Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica*, 35 : 143-150.
- DOEBLEY J.F., 1990b. Molecular evidence and evolution of maize. *Economic Botany*, 44 (suppl.) : 6-27.
- DOEBLEY J.F., GOODMAN M.M., STUBER C.W., 1987. Patterns of variation between maize and Mexican annual teosinte. *Economic Botany*, 41 : 234-246.
- GALLAIS A., 1984. Physiologie du maïs. Paris, France, INRA, 574 p.
- GAY J.P., 1984. Fabuleux maïs. Pau, France, AGPM, 295 p.
- GEVERS H.O., 1984. Probable genetic basis of Al tolerance in maize. *In* : VIth South African maize breeding symposium, p. 84-86.
- GOODMAN M.M., BIRD R.M., 1977. The races of maize. 4. Tentative grouping of 219 Latin American races. *Economic Botany*, 31 : 204-221.
- GOODMAN M.M., BROWN W.L., 1988. Races of corn. *In* : Corn and corn improvement (3rd ed.), G.F. Sprague et J.W. Dudley éd., Madison, Etats-Unis, American Society of Agronomy, p. 39-79.
- GRANADOS G., PANDEY S., CEBALLOS H., 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in a tropical maize population. *Crop Science*, 33 : 936-940.
- HAINZELIN E., 1988. Manuel du producteur de semences de maïs en milieu tropical. Montpellier, France, CIRAD-IRAT, 136 p.
- HAINZELIN E., MARCHAND J.L., 1986. Registration of IRAT297 maize germplasm. *Crop Science*, 26 : 1090-1091.
- HALLAUER A.R., MIRANDA J.B., 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Ames, Etats-Unis, Iowa State University Press, 468 p.
- HELENTJARIS T., 1995. Duplication within the maize genome: evolutionary origin and implications for gene expression. *In* : Plant genome 3.
- HUE N.V., CRADDOCK G.R., ADAMS F., 1993. Effect of organic acids on aluminium toxicity in subsoils. *Soil Science Society of America Journal*, 50 : 28-34.
- ILTIS H.H., DOEBLEY J.F., 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). 2. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *American Journal of Botany*, 67 : 994-1004.

ISHIDA Y., SAITO H., OHTA S., HIEI Y., KOMARI T., KUMASHIRO T., 1996. High efficiency transformation of maize (*Zea mays* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Nature Biotechnology*, 14 : 745-750.

JUGENHEIMER R.W., 1979. La sélection de maïs hybrides et la production de semences. Rome, Italie, FAO, 630 p.

KATO T.A., 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evolutionary Biology*, 17 : 219-253.

KOZIEL M.G., BELAND G.L., BOWMAN C., 1993. Field performances of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology*, 11 : 194-200.

LETT J.M., 1995. Caractérisation du comportement alimentaire de *Cicadulina mbila* (Naudé, 1924) (*Hemiptera* : *Cicadellidae*) sur maïs (*Zea mays* subsp. *mays*) par électropénétrographie, corrélée à la localisation cellulaire des stylets. Mémoire de licence, université d'Avignon, Avignon, France, 27 p.

MAGNAVACA R., BAHIA-FILHO A.F.C., 1994. Success in maize acid soil tolerance. *In* : Workshop on adaptation of plants to soil stresses. Lincoln, Etats-Unis, Intersoil, p. 209-220.

MANGELSDORF P.C., 1974. Corn, its origin, evolution and improvement. Cambridge, Etats-Unis, Berkley Press of Harvard University, 262 p.

MARCHAND J.L., 1975. La sélection récurrente, objectifs et méthodes. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 217-230.

MARCHAND J.L., 1977. Note sur la création d'un composite de maïs africain. *L'Agronomie tropicale*, 32 : 158-162.

MARCHAND J.L., 1983. Création d'hybrides complexes de maïs en Côte d'Ivoire. *L'Agronomie tropicale*, 38 : 123-131.

MARCHAND J.L., PETERSCHMITT M., REYNAUD B., 1994. Les viroses de la striure, du stripe et de la mosaïque sur le maïs en région tropicale. *Agriculture et développement*, n° 4 : 1-16.

MARSCHNER H., 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *In* : *11th International symposium on plant-soil interactions at low pH*, R.J. Wright *et al.* éd., Dordrecht, Pays-Bas, Kluwer Academic Publishers, p. 683-702.

MIRANDA L.T., FURLANI P.R., MIRANDA L.E.C., SAWAZAKI E., 1984. Genetics of environmental resistance and supergenes: latente aluminium tolerance. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, n° 58 : 47-48.

MURIGNEUX A., BENTOLILA S., HARDY T., BAUD S., GUITTON C., JULLIEN H., BEN-TAHAR S., FREYSSINET G., BECKERT M., 1994. Genotypic variation of quantitative trait loci controlling *in vitro* androgenesis in maize. *Genome*, 37 : 970-976.

PANDEY S., CEBALLOS H., MAGNAVACA R., BAHIA-FILHO A.F.C., DUQUE-VARGAS J., VINASCO L.E., 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Science*, 34 : 1511-1514.

PETERSCHMITT M., 1988. Identification sérologique et dynamique du *maize streak virus* dans le maïs et dans le vecteur *Cicadulina mbila*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 179 p.



PETERSCHMITT M., QUIOT J.B., REYNAUD B., BAUDIN P., 1992. Detection of maize streak virus antigens overtime in different parts of maize plants of a sensitive and so-called tolerant cultivar by ELISA. *Annals of Applied Biology*, 121 : 641-653.

POMES J., 1994. Rôle du niveau d'infestation par *Cicadulina mbila* (Naudé) et des méthodes d'évaluation des symptômes pour la sélection de la résistance au *maize streak virus*. Mémoire de fin d'études, ISTOM, Cergy-Pontoise, France, 89 p.

RAGOT M., BIASIOLLI M., BELBUT M.F., 1995. Marker-assisted backcrossing: a practical example. *In* : Techniques et utilisations des marqueurs moléculaires, A. Berville e M. Tersac éd., Paris, France, INRA, Les Colloques de l'INRA n° 72, p. 45-56.

REYNAUD B., 1988. Transmission des virus de la striure, du stripe et de la mosaïque du maïs par les vecteurs *Cicadulina mbila* (Naudé, 1924) et *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (*Homoptera*) : approches biologique, génétique et épidémiologique de la relation vecteur-virus-plante. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 173 p.

RODIER A., 1995. Déterminisme génétique de la résistance du maïs (*Zea mays* L.) au *maize streak virus* (MSV). Thèse de doctorat, ENSA, Rennes, France, 172 p.

RODIER A., ASSIE J., MARCHAND J.L., HERVE Y., 1995. Breeding maize lines for complete and partial resistance to maize streak virus (MSV). *Euphytica*, 81 : 57-70.

RHUE R.D., GROGAN C.O., STOCKMEYER E.W., EVERETT H.L., 1978. Genetic control of aluminium tolerance in corn. *Crop Science*, 18 : 1063-1067.

SANCHEZ J.J., KATO T.A., AGUILAR M., HERNANDEZ J.M., LOPEZ A., 1995. Distribución y caracterización del teosinte. *In* : Systematic and ecogeographic studies on crop gene-pools. Mexico, Mexique, INIFAP (sous presse).

SANCHEZ P.A., 1994. Tropical soil fertility research: towards the second paradigm. *In* : XVth World Congress of Soil Science, p. 65-88.

SAUGER P., 1988. Le stripe du maïs (*Zea mays*) : génétique de la transmission par *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (*Homoptera* : *Delphacidae*) et de la résistance de la plante. Mémoire de DAA, ENSA, Rennes, France, 25 p.

SAUVAIRE D., 1987. L'opération régionale coordonnée 1975-1987. *In* : Réunion des sélectionneurs maïs de l'IRAT. Montpellier, France, CIRAD-IRAT, p. 293-305.

SAVIDAN Y., BERTHAUD J., 1994. Maize × *Tripsacum* hybridization and the potential of apomixis transfer for maize improvement. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: maize, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 69-83.

SPRAGUE G.F., DUDLEY J.W., 1988. Corn and corn improvement (3rd ed.). Madison, Etats-Unis, American Society of Agronomy, 986 p.

TOTH R., PAGE T., CASTLEBERRY R., 1984. Differences in mycorrhizal colonization of maize selections for high and low ear leaf phosphorus. *Crop Science*, 24 : 994-996.

UEXKULL H.R., MUTTERT E., 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil*, 171 : 1-15.

VANDEVENNE R., 1984. Production et contrôle des semences de maïs en zone tropicale. Nogent-sur-Marne, France, IRAT, Mémoires et travaux de l'IRAT n° 5, 545 p.

WILKES H.G., 1967. Teosinte, the closest relative of maize. Cambridge, Etats-Unis, Harvard University Press, 160 p.



# Le manioc

---

Jean-Pierre Raffailac, Gérard Second

Le manioc est une plante arbustive cultivée pour ses racines tubérisées, appelées tubercules. Il se classe au cinquième rang mondial des productions végétales alimentaires derrière le maïs, le riz, le blé et la pomme de terre (FAO, 1996). En 1995, la production de tubercules frais s'élevait à 164 millions de tonnes. Elle provient de 92 pays et se répartit entre l'Afrique (50 %), l'Asie (30 %) et l'Amérique latine (20 %), la part de l'Océanie étant négligeable. Cinq pays ont une production supérieure à 15 millions de tonnes : le Nigeria, le Brésil, la Thaïlande, le Zaïre et l'Indonésie (tableau 1).

Les régions productrices se situent dans les zones tropicales où la pluviométrie annuelle dépasse 600 millimètres et les températures moyennes, 13 °C (RAFFAILLAC, 1996). Le manioc préfère un sol léger, bien drainé et riche en potassium. L'azote favorise le développement des parties aériennes et la présence d'endomycorhizes facilite la nutrition phosphorée. Le manioc supporte une forte acidité des sols (HOWELER, 1991) et des saisons sèches prolongées (EL-SHARKAWY, 1993). Cela permet d'étendre sa culture dans des zones où la production des céréales régresse, comme dans le sud de l'Afrique.

Les systèmes de culture et de production à base de manioc sont très variés. La majeure partie de la production mondiale est assurée par des systèmes traditionnels, qui n'utilisent que peu ou pas d'intrants ; la pratique de la culture associée y

Tableau 1. Production totale et production par habitant, en 1995, pour les pays produisant plus de 1 million de tonnes de tubercules frais de manioc, d'après FAO (1996).

Pays	Production totale (millions de tonnes)	Production par habitant (kilos)
Nigeria	31,4	281
Brésil	25,4	157
Thaïlande	18,2	309
Zaïre	17,5	400
Indonésie	15,4	78
Ghana	6,9	395
Inde	6,0	6
Tanzanie	6,0	201
Mozambique	4,2	261
Chine	3,5	3
Ouganda	2,6	123
Paraguay	2,6	524
Vietnam	2,5	34
Madagascar	2,4	164
Philippines	1,9	28
Colombie	1,8	50
Angola	1,7	154
Côte d'Ivoire	1,6	110
Bénin	1,3	248
Cameroun	1,3	98
reste du monde (64 pays)	9,7	-
production mondiale	163,8	-

est fréquente. Les complexes agro-industriels sont rares ; des systèmes de culture plus ou moins encadrés se rencontrent en culture de rente. Le manioc peut produire une grande quantité de matière sèche : dans d'excellentes conditions, la biomasse totale à 12 mois atteint 45 tonnes à l'hectare au sud de la Côte d'Ivoire. Le rendement potentiel a été estimé à 30 tonnes de matière sèche par hectare et par an (COCK, 1985), et certaines variétés améliorées s'en approchent (RAFFAÏLLAC, 1996). Les producteurs cultivent souvent le manioc après d'autres cultures vivrières car il peut assurer une production quand d'autres plantes ne produisent plus rien. Au sud du Togo, sur un sol cultivé pendant dix-huit ans sans fertilisation, on a ainsi pu obtenir en dix mois un rendement en tubercules de 4 tonnes de matière sèche par hectare, alors que le maïs ou les légumineuses avaient, dans ces conditions, un rendement nul.

La production de manioc est surtout destinée à l'alimentation humaine. Seuls les pays asiatiques, comme la Thaïlande, l'Indonésie, la Chine et le Vietnam,

produisent majoritairement pour l'alimentation animale et l'industrie. Les échanges internationaux ne représentent que 11 % de la production mondiale — soit 17 millions de tonnes — commercialisés sous forme de cossettes, de granulés, d'amidon ou de farine. La Thaïlande assure 81 % de ces exportations, l'Indonésie, 10 % et la Chine, 6 %.

Pour la production nationale rapportée au nombre d'habitants, le Paraguay arrive en tête, avec 524 kilos de racines fraîches par habitant et par an, puis viennent le Zaïre, avec 400 kilos, et le Ghana, avec 395 kilos (tableau 1). Parmi les pays produisant moins d'un million de tonnes, certains dépassent 100 kilos par habitant : le Tonga (286 kilos par habitant), le Congo (243), le Gabon (159), le Liberia (148), la Guyane française (122), la République centrafricaine (121), la Guinée équatoriale (118) et le Togo (113).

Il existe des variétés dont la chair du tubercule est douce et d'autres qui ont une chair amère. L'amertume est liée à la libération, lors d'une blessure, d'acide cyanhydrique, composé produit par l'hydrolyse enzymatique de deux cyanoglucosides, la linamarine et la lotaustraline. On les trouve habituellement dans des proportions de 95 % pour la linamarine et de 5 % pour la lotaustraline (McMAHON *et al.*, 1995). Les conditions de culture modifient la teneur en acide cyanhydrique : l'apport d'azote et la sécheresse l'augmentent, l'apport de potasse la diminue. Lorsque cette teneur est élevée, diverses procédures, connues depuis l'Antiquité par les populations indiennes d'Amérique et transmises aux Africains, permettent d'assurer une détoxification poussée. Seules ou combinées, des opérations tels que le rouissage, le découpage, la fermentation, le râpage, le séchage et la cuisson à sec ou humide contribuent à éliminer l'acide cyanhydrique, qui est soluble et volatil. Cela conduit à des produits variés (tableau 2), qui sont consommés immédiatement ou stockés (HAHN, 1989). Des cas d'intoxication alimentaire, rares mais parfois mortels, ont été signalés au Vietnam, au Mozambique, en Angola et au Zaïre. Ils surviennent dans des populations qui se nourrissent exclusivement de manioc amer, en période de troubles civils ou de pénurie, et qui ignorent la nécessité de le transformer.

Le manioc fournit un amidon apprécié des nutritionnistes pour son excellente digestibilité. Il apporte 350 kilocalories pour 100 grammes de matière sèche, mais il est très pauvre en protéines. Les jeunes feuilles, riches en protéines, sont consommées dans certains pays de l'Afrique centrale. Des études récentes au Brésil visent à les intégrer sous forme de poudre dans l'alimentation infantile.

Les recherches sur le manioc sont peu nombreuses. Dans le domaine de la génétique, les premiers travaux ont été menés en Indonésie, au Zaïre, en Afrique de l'Est, à Madagascar, en Inde et au Brésil. A partir des années 70, avec la création du CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Colombie et de l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) au Nigeria, les recherches ont porté sur des aspects plus fondamentaux comme la classification et la variabilité du manioc. A la fin des années 80, l'ORSTOM a

Tableau 2. Quelques produits issus de la transformation du manioc.

Produit	Caractéristiques	Conservation	Zone de production	Destination
Manioc frais épluché	variétés douces		Afrique et Amérique	alimentation humaine
Gari	produit sec	plusieurs mois	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Attiké	produit humide	quelques jours	Côte d'Ivoire	alimentation humaine
<i>Chikwangue, myondo, mangbele</i>	produit humide	quelques jours	Afrique centrale	alimentation humaine
Foufou*	bouillie cuite, fermentée ou non	sans	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Foufou*	pâte	sans	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Foufou*	produit sec	plusieurs mois	Afrique centrale	alimentation humaine
<i>Farinha de mandioca</i>	produit sec	plusieurs mois	Brésil	alimentation humaine
Cassave	produit humide	quelques jours	Caraïbe	alimentation humaine
Tapioca	grains secs	longue	tous pays	alimentation humaine
<i>Lafun ou makopa</i>	farine de manioc fermenté	plusieurs mois	Nigeria, Tanzanie	alimentation humaine
Fécule et amidon	produits secs	longue	tous pays	industrie (colle, éthanol...) et alimentation
Cossettes et granulés	produits secs	longue	tous pays	alimentation humaine et animale
Feuilles	fraîches ou en poudre		Afrique, Brésil	alimentation humaine et animale

\* Le terme « foufou » (*fufu, fofofo...*) est employé pour des produits de différentes natures (humides ou secs) en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale.

réalisé, en Côte d'Ivoire, une évaluation du polymorphisme isoenzymatique du manioc et d'une espèce proche, résistante à la mosaïque virale africaine et à la bactériose (LEFEVRE, 1989). Plus récemment, des travaux ont été entrepris sur les marqueurs moléculaires au Royaume-Uni, au Brésil, en Colombie, aux Etats-Unis, en France, aux Pays-Bas et à Singapour. Un réseau sur les biotechnologies du manioc, le CBN (Cassava Biotechnology Network), a été créé pour faire le point sur les avancées dans ce domaine et dégager les priorités de recherche (CIAT, 1993, 1995a).

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

Le manioc cultivé est une euphorbiacée pluriannuelle du genre *Manihot*, dont la distribution à l'état sauvage est limitée au continent américain, du sud des Etats-Unis au nord de l'Argentine. Depuis les travaux de ROGERS et FLEMING (1973), le nom de l'espèce cultivée est *Manihot esculenta* Crantz ; les dénominations utilisées auparavant (*M. utilissima*, *M. dulcis*, *M. aipi*) sont considérées comme des synonymes de *M. esculenta*. Toutes les espèces du genre *Manihot* possèdent  $2n = 36$  chromosomes.

Le manioc mesure de 1 à 6 mètres de hauteur et présente plusieurs types architecturaux liés à ses modes de ramification. La tubérisation de ses racines se déroule sur des cycles de six mois à trois ans suivant la variété et le milieu. La plante est adaptée à des conditions écologiques et des modes de culture très diversifiés et manifeste une forte variabilité dans les caractères de reconnaissance variétale.

### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le manioc possède un appareil aérien à développement sympodial simple. On distingue deux types d'axes selon la terminologie de Hallé (MEDARD *et al.*, 1992). Les axes proleptiques, ou ramifications latérales, sont issus du développement de bourgeons axillaires par levée de la dominance apicale. Leur existence et leur nombre sont liés à la variété, au milieu et aux techniques culturales. Les axes sylleptiques tirent leur origine de la transformation des méristèmes végétatifs terminaux en méristèmes floraux. A chaque floraison, 2 ou 3 branches se développent simultanément, donnant un aspect di ou trichotomique.

Certaines variétés ne fleurissent pas au cours du cycle cultural, d'autres présentent jusqu'à 10 floraisons successives sur la tige au cours d'une seule année de culture. Entre ces deux extrêmes, il existe des formes intermédiaires. L'aptitude à la floraison est contrôlée par la température, la sécheresse et la photopériode (MATTHEWS et HUNT, 1994). En fin de cycle, le port de la partie

aérienne est donc variable (planche XVIII, 1 et 2). COURS (1951) a proposé un classement des variétés en fonction de l'orientation des pétioles et des limbes et de l'angle d'écartement entre les branches : variétés à port cylindrique ou érigé (sans floraison), à port dressé (1 ou 2 floraisons tardives), à port étalé, rampant ou encore en boule (floraisons précoces et nombreuses).

Le système racinaire, outre ses fonctions classiques d'ancrage du plant et d'absorption hydrique et minérale, intervient directement dans l'élaboration du rendement par la composante « nombre de tubercules ». Les racines tubérisées présentent typiquement une structure anatomique de racine, avec au centre les cellules surnuméraires d'un parenchyme de stockage des grains d'amidon très développé.

### La biologie florale

Le manioc est une plante monoïque et son mode de reproduction est allogame. Sa pollinisation est entomo-anémophile (DULONG, 1971). Généralement seules les inflorescences apparues au-delà du sixième mois deviennent fonctionnelles : ce sont des grappes de 20 à 60 fleurs unisexuées et monopérianthées. A la base, les fleurs femelles s'épanouissent 5 à 8 jours avant les fleurs mâles, qui sont près de dix fois plus nombreuses. La fleur femelle a un ovaire à 3 carpelles uni-ovulés avec 6 ailes correspondant aux points de suture ; le stigmate à 3 lobes est sessile. Un torus avec nectaires est situé entre le calice et le pistil. La fleur mâle possède 10 étamines en 2 verticilles, d'où le pollen est parfois absent (COURS, 1951). Les fruits, de 1 à 6 par inflorescence, sont des capsules, qui deviennent matures en trois à cinq mois. Ils éclatent pendant la période la plus sèche de la journée et projettent à plusieurs mètres trois graines au tégument marbré, marron à gris, avec une caroncule. L'albumen n'est pas toujours complet, ce qui permet une première sélection des graines viables par sédimentation dans l'eau. COURS (1951) donne une description détaillée des deux types de fleurs, des fruits et des graines pour les variétés malgaches disponibles avant 1950.

### Le mode de propagation

Le pouvoir germinatif de la graine est inférieur à 30 % et étalé sur plusieurs mois. Il peut être amélioré par des traitements chimiques ou thermiques (LEFEVRE, 1989). Par rapport au manioc provenant de boutures, la plante issue de graine présente plusieurs inconvénients : la phase d'installation de sa couverture aérienne dure plus longtemps et elle stocke une grande partie de l'amidon dans une racine-pivot séminale, très fibreuse et plus difficilement transformable pour la consommation. La reproduction par graines reste donc réservée à la sélection variétale, même si des semis spontanés sont parfois utilisés dans certains systèmes de culture.

En culture, le manioc est multiplié par bouturage de tiges : un fragment de 12 à 40 centimètres, prélevé sur la partie la plus lignifiée de la tige, assure un taux de reprise proche de 100 %. Dans les sols sableux, afin de réduire les risques



liés à la sécheresse, la bouture est plantée de manière oblique ou verticale et enfoncée aux deux tiers dans le sol ; dans les sols argileux, sa plantation est horizontale et superficielle pour limiter les risques liés à l'anoxie. Une ou plusieurs tiges se développent à partir des bourgeons dans les quinze jours qui suivent la plantation. L'enracinement débute 5 à 7 jours après la plantation, par la formation de racines nodales à partir de proméristèmes néoformés au niveau du renflement situé sous les cicatrices foliaires. Quelques jours plus tard, des racines basales issues d'un cal cicatriciel apparaissent à la base de la bouture. L'installation du système racinaire primaire est généralement terminée vers la cinquième semaine.

La coupe en biseau de la base de la bouture entraîne la sortie groupée des axes racinaires sur la pointe. Combinée à une plantation oblique ou horizontale, elle permet de localiser les racines basales dans un secteur du sol, et donc de regrouper les futurs tubercules. La plantation verticale de la bouture de tige sectionnée horizontalement provoque un enracinement primaire en rayons autour du plant.

Le greffage de *M. glaziovii*, espèce à fort développement végétatif et résistante à différentes contraintes phytosanitaires, est facile à réaliser sur un porte-greffe de *M. esculenta* choisi pour la qualité de ses tubercules : c'est le système *mukibat* pratiqué en Indonésie (DE BRUIJN et DHARMAPUTRA, 1974). Il permet de doubler voire de tripler le rendement, mais reste réservé à de petites surfaces de production.

## LA DIVERSITÉ DES FORMES CULTIVÉES

### La variation agromorphologique

La mise en place de la couverture aérienne (plants mono ou multicaules, vigueur) et l'enracinement (nombre, orientation et localisation des racines) dépendent à la fois du mode de plantation et de la qualité de la bouture : poids, nombre de nœuds, origine, mode de stockage, âge et état sanitaire de la tige mère (RAFFAILLAC, 1992). La réussite de cette première phase de l'élaboration du rendement, qui en comporte trois, est essentielle. Toutes les racines primaires constituent des sites possibles de stockage des réserves ; elles possèdent la même structure anatomique quelle que soit leur origine. Les potentialités d'enracinement sont fonction de la variété : dans des conditions idéales, au Togo, une variété dite traditionnelle émet 45 racines, alors qu'une variété améliorée en produit 80. Elles dépendent également des conditions de culture et de milieu ; les facteurs externes influent largement sur le nombre de racines émises, qui peut ne représenter que le dixième du potentiel. Dans le cas d'une plantation oblique, les racines basales constituent environ les deux tiers du système racinaire.

La deuxième phase débute avec la mise en place effective des sites de stockage. Sur un secteur des racines primaires proche de la bouture, la fonction du

cambium se modifie et s'oriente vers la formation de cellules parenchymateuses surnuméraires de réserve. Les glucides élaborés par la plante assurent en priorité la croissance des axes aériens (COCK, 1985), mais ils ont également un rôle positif dans l'expression de deux gènes impliqués dans la biosynthèse de l'amidon (SALEHUZZAMAN *et al.*, 1994). Le nombre de racines qui se transforment en tubercules est fonction de la variété, du milieu et des techniques culturales. Ainsi sur un total de 24 racines, les trois quarts tubérisent lorsque la densité de plantation est de 6 000 plants par hectare et seulement le quart si elle est de 15 000 plants par hectare. Les racines basales tubérisent mieux que les racines nodales, à la fois en proportion et en poids (RAFFAILLAC, 1997). Le nombre de tubercules est fixé entre le deuxième et le quatrième mois du cycle. Au-delà, de nouvelles racines primaires peuvent apparaître en cas de blessures ou de contact entre la base des tiges et le sol humide. Ces racines donnent des tubercules, en particulier si les premiers tubercules disparaissent, du fait d'une pourriture ou d'une récolte partielle sur le plant en place.

La troisième phase consiste en l'accumulation d'amidon, rythmée par les facteurs du milieu. Les tubercules constituent une réserve en amidon facilement mobilisable en cas de nécessité. Ainsi, la coupe des tiges provoque la mobilisation de ces réserves, qui contribuent au départ de nouveaux axes végétatifs ; le poids sec des tubercules diminue et leur teneur en eau augmente du fait de l'hydrolyse de l'amidon. Devenus fonctionnels, les nouveaux axes permettent de récupérer en quelques semaines le poids sec initial des tubercules. Ensuite, la tubérisation s'intensifie et aucune perte en quantité comme en qualité n'est observée. En cas de sécheresse sévère ou de problèmes phytosanitaires graves touchant les apex et les tiges, l'utilisation des réserves permet aux plants de survivre. La tolérance à ces contraintes est en partie liée à cette faculté de mobilisation. Les racines tubérisées servent uniquement à la survie du plant, au contraire d'autres plantes, comme la pomme de terre et l'igname, pour lesquelles l'organe tubérisé sert aussi à reproduire l'espèce.

La morphologie de la partie aérienne d'une variété n'est pas stable. La présence d'axes proleptiques dépend des conditions du milieu et des facteurs techniques : un sol pauvre, une plantation dense ou une culture associée limite leur nombre. La fertilité du sol intervient dans le déclenchement de la floraison : au Togo, une même variété présentait une ou deux ramifications sylleptiques sur un sol pauvre, alors que, sur un sol riche, elle n'avait pas fleuri pendant un an. La morphologie des tubercules est aussi affectée ; ils sont pédonculés sur sol pauvre et, à poids égal, plus fins et plus longs que sur sol riche (planche XVIII, 3).

Les feuilles, alternes, palmatipartites et caduques sont disposées selon une phyllotaxie 2/5 et présentent une grande diversité de formes et de dimensions (COURS, 1951 ; MEDARD, 1994). Elles sont hétéroblastiques — sur un même plant, le nombre de lobes évolue dans le temps. Chez certaines variétés, ce nombre peut passer de 3 à 11, puis diminuer pour aboutir à un lobe unique, au cours du cycle cultural. Les facteurs du milieu interviennent également dans l'hétéroblastie.

Cette plasticité engendre des difficultés dans la définition de caractères morphologiques, universels et fiables, permettant de comparer les variétés. Pour une même variété, des descripteurs essentiels comme le nombre de tiges et de ramifications ne sont pas constants selon que l'on se réfère à des prospections en milieu paysan ou que l'on s'adresse à des collections installées et gérées dans des conditions dissemblables. Pour une collection, gérée en un même lieu et avec les mêmes techniques, des différences dans la qualité des boutures — origine du plant, origine sur la tige, poids, nombre de nœuds — peuvent engendrer des divergences. Les critères morphologiques retenus par l'IBPGR, International Board for Plant Genetic Resources, pour les prospections sont insuffisants pour éviter l'entrée en collection de doublons (GULICK *et al.*, 1983). Les nouvelles techniques d'identification fondées sur les marqueurs biochimiques et moléculaires lèveront ces incertitudes quant à la diversité génétique du manioc (MARMEY *et al.*, 1994 ; SECOND *et al.*, 1997).

### La diversité morphophysologique

La description botanique de la diversité de *M. esculenta* a fait l'objet d'importants travaux (COURS, 1951 ; ROGERS et FLEMING, 1973). Les plus récents aboutissent à la distinction de 19 groupes de variétés sur la base d'une taxonomie numérique incluant 15 caractéristiques morphophysologiques. Les divisions s'établissent principalement sur l'aspect de l'épiderme des racines — rugueux ou lisse — et sur la forme des lobes foliaires. Par ailleurs, la teneur en acide cyanhydrique n'intervient pas comme critère d'identification des variétés. Des travaux plus récents de description de l'espèce tendent à relativiser la portée de cette classification.

Une analyse multivariée a été réalisée à partir des données recueillies sur une période de quatorze ans, pour 29 caractères qualitatifs et quantitatifs, chez 389 variétés traditionnelles présentes dans la collection du CNPMF (Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca e Fruticultura), au Brésil. Une représentation des distances entre les variétés prises deux à deux, sur les deux premiers axes d'une analyse multidimensionnelle, montre l'importance de certaines zones géographiques dans la différenciation des variétés (CORDEIRO *et al.*, 1995).

### La diversité géographique

On reconnaît trois régions de diversité primaire. La première se situe à l'est et au sud du Brésil et au Paraguay ; la deuxième couvre le sud du Venezuela, l'est de la Colombie et le nord du Brésil et se prolonge au Sud vers l'Amazone et au Nord vers l'Orénoque ; la troisième est centrée sur le Nicaragua et s'étend jusqu'au Panama et au Honduras.

Il existe des zones de diversité secondaire en Bolivie, dans le bassin amazonien, au nord-est du Brésil et au sud du Mexique. En Afrique, la diversité est maximale dans les régions humides ou à longue saison des pluies de l'Afrique du Centre et de l'Ouest (GULICK *et al.*, 1983). Une liste de descripteurs a été établie à l'échelle internationale et récemment révisée (CIAT, 1995b).

## La variabilité génétique

Les analyses réalisées à l'aide de marqueurs génétiques ont permis de préciser l'organisation de la diversité du manioc. Les isoenzymes ont été utilisées pour étudier la diversification secondaire du manioc en Côte d'Ivoire (LEFEVRE et CHARRIER, 1993b). Les marqueurs RFLP, RAPD et AFLP ont permis de détecter un polymorphisme important (BEECHING *et al.*, 1995). Il ressort de ces études que le manioc est une plante fortement hétérozygote (LEFEVRE, 1989) et que sa diversité moléculaire est peu structurée, sans sous-ensembles bien différenciés, mais plutôt organisée selon la région ou l'écosystème d'origine.

La diversité du manioc est très forte dans la région du Rio Negro à l'Ouest de l'Amazonie (COLOMBO, 1996). Des ethnobotanistes y ont répertorié jusqu'à 137 variétés dans une seule tribu indienne et 27 dans un seul champ (CHERNELA, 1987). Cette diversité se retrouve à l'échelle moléculaire (SECOND *et al.*, 1997).

Il semble bien qu'il y ait, dans la tradition indienne, une gestion dynamique de la diversité du manioc, avec le brassage des origines géographiques ; la reproduction par graines joue un rôle important, ce qui suggère la possibilité d'une conservation *in situ* (SECOND *et al.*, 1997). Une ethnovariété peut regrouper plusieurs génotypes apparentés.

La constitution de *core collections*, représentatives de la variabilité génétique de l'espèce, revêt une importance particulière pour le manioc, dont les variétés doivent être conservées par une multiplication végétative coûteuse. Au CIAT en Colombie, une *core collection* a été mise en place sur la base de quatre critères : l'origine géographique du matériel, la diversité des marqueurs morphologiques, la diversité des diagrammes électrophorétiques d'estérases et des caractéristiques d'intérêt spécifique prédéterminés (CIAT, 1992). Une importante *core collection* est également en cours d'installation au Brésil (CORDEIRO *et al.*, 1995).

## Les espèces sauvages apparentées

Les espèces du genre *Manihot* ont une répartition plutôt sporadique et ne deviennent jamais dominantes dans la végétation locale. La plupart d'entre elles se rencontrent dans les régions à longue saison sèche, certaines sont adaptées aux forêts humides. Elles sont toutes sensibles au froid et leur aire de distribution n'excède pas 2 000 mètres d'altitude, même si elles peuvent occuper des zones où le gel hivernal n'est pas rare.

On les trouve principalement sur les sols acides de l'ancien socle brésilien et, dans le cas des espèces nord-américaines, sur des sols dérivés de roches calcaires d'origine récente (ROGERS et APPAN, 1973). Leur aire de répartition peut s'étendre sur des milliers de kilomètres ou au contraire se limiter à quelques zones, selon les espèces. Les agents de dissémination des graines sur de longues distances ne sont pas connus. Quelques espèces sont en voie d'extinc-

tion au point que toutes les populations répertoriées ont disparu ; d'autres ne semblent pas menacées dans la mesure où elles s'adaptent bien aux milieux perturbés comme les bords de route.

#### L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Deux hypothèses sont avancées quant à l'origine du manioc. Selon ROGERS et APPAN (1973), *M. esculenta* serait issu d'hybridations introgressives entre de nombreuses espèces sauvages et n'aurait pas de correspondant sauvage direct, même si l'espèce méso-américaine, *M. aesculifolia*, en est morphologiquement très proche. ALLEM (1994), quant à lui, identifie une seule espèce sauvage sud-américaine et deux sous-espèces : *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* et subsp. *peruviana*.

Les données moléculaires récentes confortent l'hypothèse d'Allem en mettant en évidence une affinité plus grande entre le manioc et les espèces sud-américaines, en particulier *M. flabellifolia* et *M. peruviana*, tant au niveau de l'ADN chloroplastique et des gènes ribosomiques nucléaires (FREGENE *et al.*, 1994) que pour les marqueurs génomiques, RAPD et AFLP (COLOMBO, 1996 ; SECOND *et al.*, 1997).

Cependant, la diversité moléculaire des espèces *M. flabellifolia* et *M. peruviana* ne peut expliquer celle du manioc cultivé. D'autres espèces sauvages ont probablement aussi participé à la constitution génétique de l'espèce cultivée, en particulier *M. glaziovii*. Ses hybrides avec *M. esculenta* se rencontrent d'ailleurs fréquemment dans le nord-est brésilien, où ils sont connus sous le nom de manioc de sept ans, et en Afrique, où ils sont utilisés comme arbres d'ombrage et de clôture (SECOND *et al.*, 1997).

#### LA DOMESTICATION ET LA DISPERSION

Toutes les espèces du genre *Manihot* sont pérennes et reconstituent, si nécessaire, leurs parties aériennes à partir des réserves de leurs racines. Cela permet à certaines d'entre elles de reprendre leur croissance ou de fleurir avant la saison des pluies — à une période où les ressources alimentaires sont rares. Il est donc facile d'imaginer l'attrance de l'homme pour ces espèces, même si la plupart, sinon toutes, libèrent de l'acide cyanhydrique. Ce composé toxique confère à la plante une protection contre ses prédateurs ; les planteurs amazoniens et malgaches préservent d'ailleurs parfois leurs champs de manioc doux des attaques de rongeurs en les entourant avec des variétés amères.

L'utilisation de *M. esculenta* sur le continent américain est ancienne. On a découvert, sur la côte ouest du Pérou (UGENT *et al.*, 1986) et au Brésil (PROUS, 1991), des sites archéologiques vieux de 3 800 ans, qui contiennent des restes de tubercules.

La diffusion du manioc dans l'Ancien Monde a commencé au XVI<sup>e</sup> siècle. Les navigateurs portugais l'ont apporté dans les comptoirs des côtes africaines,

indiennes et philippines. Le manioc a ensuite gagné l'intérieur des terres à la faveur du commerce et des migrations (Carter et al., 1992). Il aurait été introduit en Floride par les Indiens avant la colonisation européenne. Le retour d'anciens esclaves sur le continent africain au XIX<sup>e</sup> siècle a favorisé la diffusion de cette culture peu exigeante et des procédés de transformation préalables à l'emploi du manioc amer dans l'alimentation. D'autres espèces du genre, comme *M. glaziovii*, ont également été introduites en Afrique pour la production de latex.

#### L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES

Dans l'état actuel des connaissances, le genre *Manihot* peut être considéré comme un complexe d'espèces, qui inclut l'espèce cultivée. Aucune barrière forte à l'hybridation n'est connue et de nombreux hybrides naturels et artificiels sont signalés. Une stérilité pollinique partielle des hybrides F<sub>1</sub> entre *M. esculenta* et *M. glaziovii* a cependant été rapportée (LEFEVRE, 1989). Deux centres de diversité apparaissent clairement : le centre et le nord-est brésiliens, de loin le plus important, et le centre-ouest mexicain (ROGERS et APPAN, 1973).

Si la limite du genre *Manihot* est bien définie, sa taxonomie sous-générique l'est beaucoup moins. La monographie du genre en vigueur reste celle de ROGERS et APPAN (1973). Les subdivisions y sont fondées sur l'analyse en taxonomie numérique de 44 caractères observés généralement sur herbier : type biologique, pubescence, rameaux, stipules, feuilles, inflorescences, fruits, etc. Dix-sept sections sont décrites : une section correspond à l'espèce cultivée ; deux sections, regroupant 17 espèces, sont présentes en Amérique centrale et en Amérique du Nord ; 14 sections, avec 80 espèces dont 77 au Brésil, se trouvent en Amérique du Sud. Les aires de répartition sont précisées pour chacune des espèces et pour certaines sous-espèces.

Pour le Brésil, une nouvelle monographie est en préparation selon une démarche plus classique, qui prend en compte les observations de terrain et d'herbier (A.C. Allem, comm. pers.). Parmi la quarantaine d'espèces retenues au Brésil, plusieurs sont nouvelles ou en voie de description. Les six groupes de similarité qui y ont été définis ne correspondent pas toujours aux sections de Rogers et Appan, et des espèces décrites dans différentes sections par Rogers et Appan peuvent être synonymes selon cette nouvelle classification (SECOND et al., 1997).

Une meilleure compréhension de la structure génétique du genre résultera très certainement des travaux en cours sur les marqueurs moléculaires, qui devraient également permettre d'élucider les relations phylogénétiques et le rôle des hybridations interspécifiques naturelles.

#### LES FLUX DE GÈNES

Bien que la multiplication végétative soit de règle pour les cultivars, elle est très rare chez les espèces sauvages. Quelques cas d'apomixie, probablement

par multiembryonie, ont été signalés (LEFEVRE, 1989 ; NASSAR, 1995). Il est hors de doute que la recombinaison génétique a joué un grand rôle dans la domestication. En Amérique du Sud, des pratiques traditionnelles favorisant cette recombinaison ont été décrites : multiplication de plantes issues de graines, mise en contact de cultivars d'origine géographique variée (CHERNELA, 1987). L'analyse grâce aux marqueurs moléculaires d'une collection de cultivars provenant d'un même champ amazonien vient confirmer ces observations (SECOND *et al.*, 1997).

Si aucune barrière génétique forte à l'hybridation n'a été mentionnée à ce jour, il existe cependant des barrières géographiques, en particulier entre les centres de diversité du Brésil et du Mexique, qui limitent les hybridations. L'existence d'hybrides spontanés fertiles, y compris entre les espèces morphologiquement les plus différenciées du Brésil, a été confirmée par des analyses isoenzymatiques et AFLP (SECOND *et al.*, 1997). Des hybrides spontanés entre *M. glaziovii* et *M. esculenta* s'observent dans le nord-est du Brésil (SECOND *et al.*, 1997) et en Afrique (LEFEVRE, 1989).

La domestication a probablement impliqué des hybridations intraspécifiques, entre plantes d'origines géographiques préalablement distinctes, et des hybridations interspécifiques. L'importance de ces hybridations dans l'évolution du genre et dans la domestication du manioc reste à préciser.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les premières sélections du manioc ont pu s'opérer aisément grâce au mode de reproduction sexuée de la plante, qui facilite la recombinaison de gènes, et à sa multiplication végétative, pour la culture clonale de génotypes intéressants. Par la suite, les travaux réalisés en station de recherche ont reposé sur l'hybridation naturelle et artificielle afin d'obtenir des types variétaux nouveaux.

A moyen terme, la création de types variétaux doit tenir compte du fait que la culture du manioc se pratique, et continuera de se pratiquer, dans des systèmes de culture traditionnels sans intrants ni encadrement. Dans ce contexte, l'économie des ressources naturelles du milieu — eau et éléments minéraux — reste une préoccupation majeure.

Outre l'amélioration de la productivité et de la qualité, la création variétale doit assurer la reproduction du système, c'est-à-dire produire des variétés qui fournissent en fin de cycle des boutures de qualité. Elle doit également fournir des plantes adaptées à la culture associée à une autre plante vivrière à cycle court, pratique très répandue pour le manioc, en veillant à limiter la concurrence entre les espèces en début de cycle. Enfin, elle doit produire des plantes

pouvant être cultivées dans des situations agroécologiques très diversifiées : des zones où le régime de pluies est monomodal avec une saison sèche de plusieurs mois, jusqu'aux régions tropicales humides à deux saisons pluvieuses où la pluviométrie annuelle est supérieure à 3 mètres. Le choix d'un type de plante doit donc concilier ces différents impératifs, parfois contradictoires. Ainsi, pour une culture sur des sols fragiles à forte pente, des plantes couvrant rapidement le sol permettent de limiter l'érosion : les types multicaules à floraisons précoces et multiples sont recommandés. A l'inverse, dans le cas d'une culture associée, les plantes monocauls à floraison tardive sont préférables car elles limitent l'ombrage en début de cycle.

Les débouchés de la production, en majorité pour l'alimentation humaine, varient d'un système de production à l'autre. L'approvisionnement d'un marché en tubercules frais n'a pas le même degré d'exigences qualitatives que l'autoconsommation. Il n'est pas envisageable de mettre au point un nombre réduit de variétés performantes en quantité comme en qualité. Ce sont les besoins et les contraintes locales qui orientent la sélection. A Madagascar par exemple, entre 1920 et 1970, l'existence d'un marché d'exportation à partir de féculeries locales a favorisé les travaux de sélection du manioc pour permettre sa culture dans des zones agroécologiques contrastées (COURS, 1951 ; DULONG, 1971). Ainsi, la durée du cycle devait être de dix mois dans certaines régions et de vingt-quatre mois dans d'autres. L'adaptation au froid, à la sécheresse, à une faible insolation ou encore à des vents forts constituait des contraintes, auxquelles correspondaient des caractères bien particuliers de la partie aérienne : durée de vie, morphologie et taille individuelle des limbes foliaires, hauteur et port des tiges. Une bonne tolérance au virus de la mosaïque africaine du manioc demeurait primordiale quelle que soit la zone. Les tubercules devaient être sessiles, assurer le rendement le plus élevé possible avec une forte teneur en matière sèche.

Dans les zones à forte pression démographique, où la saturation foncière impose des cultures en continu, le cycle cultural doit être le plus court possible. Des variétés dont le cycle n'excède pas sept mois sont déjà disponibles dans plusieurs pays. La prolongation de la culture augmente le rendement mais conduit aussi à une baisse de qualité, en particulier à une forte teneur en fibres, accompagnée parfois de pourritures.

## Les objectifs de sélection

Quel que soit le système de production du manioc, la sélection a pour objectifs premiers de créer des variétés au rendement élevé, qui fournissent des boutures de bonne qualité pour assurer une reprise à 100 % et des tubercules sessiles à forte teneur en matière sèche pour faciliter la transformation (tableau 3). La sélection doit donc concilier deux caractères entre lesquels la compétition est forte et permanente : la tubérisation des racines et le développement des tiges



Tableau 3. Principaux objectifs de sélection du manioc.

Objectifs	Caractères retenus
Assurer un taux de reprise de 100 %	Poids et nombre de nœuds des boutures
Limiter la concurrence interspécifique dans les premiers mois, en culture associée	Port érigé : floraison absente ou tardive, peu de tiges principales
Augmenter la vitesse de fermeture du couvert végétal pour lutter contre l'érosion et les adventices, en culture pure	Port étalé : floraison précoce et fréquente, ramifications latérales
Raccourcir le cycle (selon les milieux), allonger la période d'utilisation des tubercules autour de la date optimale de récolte	Précocité, tubérisation rapide, qualité stable
Augmenter le rendement par le poids individuel et/ou le nombre des tubercules (une des deux composantes peut être favorisée au détriment de l'autre : quelques gros tubercules ou de nombreux tubercules moyens)	Potentialité racinaire de la bouture
Améliorer la tolérance aux facteurs limitants locaux (sécheresse, vent...) et favoriser la fermeture du couvert aérien ou, au contraire, limiter l'ombrage pour une culture associée	Morphologie, durée de vie et orientation des feuilles; taille des pétioles et des limbes, en liaison avec le port
Lutter contre les maladies et les parasites	Résistance ou tolérance liées à la couleur et à la pilosité du feuillage, physiologie du stress (vitesse de récupération, transport des métabolites...)
Multiplier les jeunes pousses pour la consommation des feuilles	Port étalé : floraison précoce et fréquente, ramifications latérales, faible dominance apicale
Faciliter l'arrachage, éviter les détériorations et les pertes à la récolte	Absence de pédoncule et longueur limitée du tubercule
Faciliter l'usinage, limiter les pertes à la récolte et à l'épluchage, homogénéiser les poids	Distribution homogène de l'amidon entre les racines
Faciliter la transformation et améliorer la qualité du produit fini	Pourcentage élevé de matière sèche et de fibres, taille des grains d'amidon supérieure à 8 microns
Eviter les intoxications par l'acide cyanhydrique	Faible teneur en linamarine

(COCK, 1985). Les travaux qui se sont attachés à améliorer l'indice de récolte — rapport entre la biomasse utile et la biomasse totale — en augmentant le rendement au détriment de l'appareil végétatif ont abouti à un échec. Les types variétaux qui en étaient issus se sont révélés difficiles à reproduire en milieu traditionnel, où le paysan renouvelle sa plantation à chaque cycle grâce aux boutures prélevées dans sa parcelle : la qualité des boutures n'était pas suffisante pour assurer une bonne reprise. Des travaux récents, réalisés en Thaïlande, prouvent cependant qu'il est possible d'améliorer l'indice de récolte sans perte de poids pour les tiges, donc sans baisse de qualité pour les boutures (KAWANO *et al.*, 1990). La production de graines entre également en compétition avec la tubérisation et elle est prise en compte dans la construction d'un modèle de croissance (MATTHEWS et HUNT, 1994).

D'autres critères dépendent des conditions du milieu et du contexte de la production. La durée du cycle cultural est fonction des facteurs climatiques et édaphiques, mais aussi des systèmes de production — saturation foncière, pression démographique, accès aux marchés. Elle intègre les contraintes majeures de la culture (tableau 3).

Les problèmes phytosanitaires sont nombreux sur le manioc : mosaïque africaine du manioc due à un géminivirus transmis par *Bemisia tabaci*, bactériose vasculaire (*Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*), surtout en Afrique, ou des tiges (*Erwinia carotovora*) en Colombie, anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *manihotis*), superélongation (*Sphaceloma manihoticola*) en Amérique du Sud, cercosporioses (*Cercospora henningsii*, *C. caribaea*) en Inde, pourritures des tiges et des racines (*Sclerotium*, *Fusarium*, *Phytophthora*), cochenilles farineuses du manioc (*Phenacoccus manihoti*, pour l'Afrique, et *Phenacoccus herreni*, pour l'Amérique du Sud), acariens verts (*Mononychellus tanajoa* ou *M. progresivus*) en Afrique et en Amérique, mouches blanches (*Aleurotrachelus socialis*, *Trialetrodes variabilis*) en Colombie, criquets (*Zonocerus variegatus*) en Afrique. La lutte génétique contre ces maladies et ces parasites est déterminante en Afrique, en particulier depuis l'introduction accidentelle de la bactériose, de la cochenille farineuse et de l'acarien vert à partir de l'Amérique.

Dans le cas où la fertilisation minérale s'avère nécessaire, il est également indispensable de prendre en compte l'effet négatif de certains engrais, comme le potassium, qui diminue la teneur en matière sèche des tubercules (RAFFAILLAC, 1996).

Enfin, l'aptitude à la conservation du tubercule peut constituer un critère important dans les régions à forte pression démographique, où les calendriers culturaux très serrés empêchent l'immobilisation des champs. En effet, le meilleur moyen de conserver le tubercule est encore de ne pas le récolter : au-delà de la date optimale d'arrachage, il est possible de laisser la culture en place plusieurs semaines sans perte significative de qualité. Après l'arrachage, le tubercule subit des modifications physiologiques qui provoquent son dépérissement rapide. Il doit donc être transformé dans les trois jours qui suivent sa récolte (SYLVESTRE et ARRAUDEAU, 1983).

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La création de variabilité repose principalement sur la réalisation d'hybrides  $F_1$ , dont les meilleurs font ensuite l'objet d'une multiplication végétative. Les hybrides  $F_1$  sont très variables à l'inverse des plantes issues d'autofécondation, qui subissent une forte dépression de consanguinité.

L'ensemble des espèces sauvages représente une source de variabilité importante, mais encore peu exploitée. Les travaux les plus avancés dans ce domaine sont ceux qui ont été réalisés en Afrique sur le transfert de la résistance à la mosaïque virale africaine et à la bactériose de l'espèce *M. glaziovii* (HAHN *et al.*, 1990).

### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Le tableau 4 reproduit un schéma typique de sélection du manioc. Il s'agit d'obtenir, par croisements contrôlés, des hybrides  $F_1$  qui seront sélectionnés et testés durant plusieurs années, avant d'être diffusés.

Il existe également des programmes plus élaborés, qui recourent aux croisements diallèles, en particulier pour rationaliser la recherche d'une résistance à la bactériose (VALLE, 1990), ou qui s'appuient sur le croisement de variétés d'élite (IGLESIAS et CALLE, 1992).

L'exploitation des espèces sauvages peut s'effectuer au même niveau de ploïdie. Des triploïdes et des tétraploïdes spontanés, éventuellement apomictiques, ont été signalés dans des descendances hybrides entre *M. glaziovii* et *M. esculenta*. Ils pourraient avoir un intérêt pour la création de cultivars radicalement nouveaux (HAHN *et al.*, 1990).

### LES BIOTECHNOLOGIES

#### Les marqueurs moléculaires

Les techniques de marquage moléculaire sont mises en œuvre soit pour améliorer la connaissance et la conservation du matériel cultivé et sauvage, soit pour appuyer les programmes de sélection qui visent à intégrer des gènes de résistance ou d'adaptation dans les variétés cultivées.

Dans le premier cas, on peut employer des marqueurs, même non cartographiés, répartis au hasard sur le génome : RFLP (BEECHING *et al.*, 1995), RAPD (COLOMBO, 1996), AFLP (SECOND *et al.*, 1997). Les isoenzymes permettent également de distinguer les cultivars (LEFEVRE et CHARRIER, 1993a). Le nombre restreint de diagrammes observés constitue cependant une limite à leur utilisation efficace.

Dans le second cas, il est nécessaire de recourir aux marqueurs cartographiés. La première carte génétique du manioc a été réalisée à partir d'une population en ségrégation, issue du croisement entre deux cultivars améliorés, l'un créé par l'IITA et introgressé avec *M. glaziovii*, l'autre provenant du CIAT (FREGENE *et al.*, 1995). Ces cultivars se caractérisent, entre autres, par leur résistance à

Tableau 4. Etapes du programme de sélection du manioc en Thaïlande.

Type d'essais	Traitements et répétitions	Observations
Hybridation	200 à 250 croisements pour 15 à 20 000 semences de génération F <sub>1</sub>	Obtenus par pollinisation contrôlée ou autopolinisation
Essais de descendance	Test des 15 à 20 000 semences	Sélection selon la vigueur des tiges, l'impact des maladies et des parasites, l'indice de récolte et le rendement individuel
Essais clonaux en rang simple	1 500 à 2 500 clones 10 plants par rang avec pour témoin tous les 10 rangs la variété locale Rayong 1	Comportement agronomique et identification des clones en fonction des objectifs de production : industrie, alimentation...
Essais clonaux préliminaires	100 à 140 clones parcelles de 5 × 12 m 2 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux avancés	20 à 30 clones sur 2 ou 3 sites expérimentaux parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux régionaux	8 à 12 clones sur 8 sites expérimentaux parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux en milieu paysan	3 à 5 clones sur de nombreux sites parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Essais conduits et gérés par les paysans sur leurs parcelles mais sous la direction des sélectionneurs
Tests clonaux en milieu paysan	2 à 3 clones sur de nombreux sites parcelles de 1 600 m <sup>2</sup>	Évaluation du comportement en comparaison avec la variété habituelle pour une homologation par le ministère de l'agriculture
Production du matériel de plantation	Station de recherche parcelles de surface variable selon les besoins	Diffusion auprès des structures de développement rural pour démonstration, augmentation de la production de bois chez les paysans sélectionnés
Distribution du matériel	Station de recherche et paysans producteurs de tiges pour le bouturage	Par la suite, autonomie des paysans pour la reproduction de plantation du système

la mosaïque virale africaine et à la bactériose et par leur taux élevé de photosynthèse. Des marqueurs RFLP, RAPD et microsatellites ont été utilisés. Des synténies avec les cartes existantes sont recherchées, en particulier par la cartographie de gènes.

Le marquage de QTL est une voie intéressante puisque la plupart des caractères agronomiques sont de nature quantitative, mais les délais de constitution des populations adaptées à la recherche de QTL restent un handicap (CIAT, 1995a). De plus, la présence probable d'interactions géniques complexes dans les variétés traditionnelles, liée à la multiplication végétative, risque d'entraver leur mise en œuvre chez le manioc.

Par ailleurs, les marqueurs moléculaires ont servi à caractériser la variabilité de l'agent de la bactériose, *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*, en relation avec celle du manioc, afin de faciliter la sélection de variétés résistantes (VERDIER *et al.*, 1993).

### La multiplication *in vitro*

La multiplication *in vitro* et l'assainissement sont utilisés depuis douze ans pour maintenir les collections à l'abri des infections et garantir les échanges de matériel génétique sain. Elle se pratique aisément, à des températures de culture relativement basses, afin de limiter les coûts en diminuant la fréquence des repiquages (HENSHAW, 1995). La conservation de méristèmes dans l'azote liquide a donné des résultats encourageants (BENSON *et al.*, 1992). Ces techniques sont parfois employées pour multiplier rapidement des cultivars, réduire les coûts et assurer une conservation à très long terme (ESCOBAR *et al.*, 1995). Cependant, leur portée reste limitée, du fait des difficultés d'enracinement, malgré les nombreux travaux consacrés à la conservation *in vitro* des espèces sauvages de manioc.

### Le génie génétique

On fonde de grands espoirs sur le génie génétique, en particulier dans le domaine de la résistance aux contraintes abiotiques et aux agressions biotiques : maladies virales, bactériose, pourriture des racines. Malgré quelques difficultés, le CIAT a abouti récemment à des résultats dans la régénération somatique *in vitro* et la transformation du manioc (SARRIA *et al.*, 1995). Des plantes transgéniques ont été produites par l'ORSTOM à l'ILTAB, International Laboratory for Tropical Agriculture Biotechnology (SCHOPKE *et al.*, 1996). Les techniques de transformation doivent encore être adaptées à une gamme élargie de cultivars, afin d'être applicables dans la pratique de l'amélioration. Plusieurs laboratoires mettent au point des constructions géniques et recherchent des promoteurs constitutifs ou spécifiques, en particulier des racines (CIAT, 1995a ; VERDAGUER *et al.*, 1996).

On envisage également de manipuler par génie génétique les gènes de la biosynthèse de l'acide cyanhydrique (CIAT, 1995a). Toutes les variétés de manioc connues libèrent en effet cet acide en plus ou moins grande quantité. La fonction de l'acide cyanhydrique dans l'évolution des plantes est encore contro-

versée, mais la cyanogénèse pourrait constituer un mécanisme de défense envers certains parasites. Plusieurs équipes dans le monde étudient la biochimie de la cyanogénèse chez le manioc et les gènes de la biosynthèse de l'acide cyanhydrique (MCMAHON *et al.*, 1995).

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

A l'échelle mondiale, le rendement du manioc — entre 9 et 10 tonnes de matière fraîche à l'hectare — est resté stable entre 1970 et 1994, selon les données de la FAO. Seules l'Inde et la Tanzanie ont vu leurs rendements progresser au cours de cette période : de 15 à 22 tonnes pour la première et de 5 à 10 tonnes pour la seconde. Pourtant, dans le même temps, des variétés productives ont été créées, certaines atteignant des rendements de 80 tonnes de matière fraîche à l'hectare en expérimentation (RAFFAILLAC, 1996).

## Les programmes d'amélioration

### LE CAS DU BRÉSIL

Avec 15 % de la production mondiale, le Brésil est un des plus gros producteurs de manioc, mais les rendements y sont faibles, de l'ordre de 11 tonnes par hectare. Le Brésil est cependant un centre important de diversité du genre *Manihot* et probablement le principal centre d'origine du manioc. Il constitue assurément un environnement abiotique favorable à sa culture, qui s'étend du Nord au Sud dans des régions bien contrastées du point de vue climatique et socioculturel. La plus grande partie de la production est destinée à la consommation humaine, surtout sous forme de *farinha*. Le reste est utilisé dans l'alimentation animale ou transformé en amidon ou en fécule pour l'alimentation et l'industrie. Des plantations agro-industrielles ont été installées dès 1976 dans le Nord-Est pour approvisionner des usines de fabrication d'alcool carburant, dont la production à l'échelle industrielle se heurte encore à des coûts trop élevés.

Les principaux problèmes de la culture du manioc sont la faible fertilité des sols et l'irrégularité des pluies, en particulier dans le Nord-Est, où les variétés sont d'ailleurs considérées comme une source de matériel pour la sélection de variétés adaptées aux régions semi-arides tropicales. Les maladies constituent également des contraintes, entre autres, la bactériose, l'antracnose et la pourriture des racines, au même titre que les parasites — acariens, cochenilles, punaises (*Vatiga* spp.), chenilles (*Erimyis ello*). Parmi les facteurs socioculturels qui limitent la production et freinent la diffusion des variétés améliorées, on peut mentionner la faible technicité des agriculteurs, l'absence de marchés organisés et une politique agricole parfois défavorable. Il faut ajouter que les

variétés sélectionnées sont souvent inadaptées aux pratiques culturales traditionnelles — liées le plus souvent aux risques de la production — et aux goûts des consommateurs. Pour les besoins de l'industrie, la sélection s'est orientée vers des variétés de taille réduite produisant un grand nombre de racines régulières et riches en amidon (NORMANHA, 1972).

L'amélioration du manioc a débuté vers 1940 à l'Instituto Agrônômico de Campinas (IAC), dans l'Etat de São Paulo, qui reste l'un des pôles régionaux les plus actifs dans ce domaine avec l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), dont les activités se situent à l'échelle nationale. Au sein de l'EMBRAPA, les travaux sont coordonnés depuis 1976 par le CNPMF de l'Etat de Bahia, première région productrice du pays. Les échanges internationaux de matériel génétique sont contrôlés par le CENARGEN (Centro Nacional de Pesquisa de Recursos Genéticos e Biotecnologia) de l'EMBRAPA.

Les activités d'amélioration comprennent l'introduction et l'évaluation dans chaque écosystème de cultivars et de clones améliorés ; la sélection des meilleurs géniteurs, qui feront partie du programme national de croisements ; l'évaluation des génotypes recombinés, multipliés végétativement, dans les écosystèmes auxquels ils sont destinés. De nombreux cultivars améliorés ont ainsi été proposés à la vulgarisation, mais la majorité des cultivars locaux se maintiennent dans les régions traditionnelles de culture. L'impact de l'amélioration est surtout sensible chez les gros producteurs, en particulier dans le sud du pays (VALLE, 1990 ; RAMOS et MOTA, 1994).

#### LA SÉLECTION EN THAÏLANDE

En Thaïlande, la plus grande part de la production est destinée à l'exportation vers l'Union européenne, sous forme de cossettes pour l'alimentation animale. Cette production a longtemps reposé sur une seule variété, Rayong 1, retenue dès 1956 parmi la vingtaine de variétés présentes dans le pays. Une demande croissante et des exigences qualitatives accrues ont conduit à rechercher des variétés à haut rendement et à forte teneur en amidon. C'est ainsi que les variétés Rayong 3 et Rayong 60 ont été diffusées, cette dernière convenant mieux aux sols de fertilité moyenne (LIMSILA *et al.*, 1992). Une troisième variété, Rayong 2, réservée à la consommation humaine, a été mise au point, bien que ce type d'utilisation du manioc frais soit très marginal dans le pays.

Le programme de sélection, entrepris en 1975 en collaboration avec le CIAT, est fondé sur l'introduction progressive de plusieurs milliers de semences américaines. Il se poursuit actuellement selon un schéma comportant les dix étapes détaillées dans le tableau 4.

#### L'AMÉLIORATION AU NIGERIA

Au Nigeria, la présence de l'IITA et sa collaboration avec le NRCRI (National Root Crops Research Institute) ont permis à ce pays d'avancer plus rapidement que les autres pays africains dans le domaine de l'amélioration variétale du



manioc. L'un des premiers objectifs de l'amélioration est la lutte contre les problèmes phytosanitaires, qui revêt une importance particulière au Nigeria et dans l'ensemble de l'Afrique, où un certain nombre de maladies et de parasites sévissent de manière préoccupante.

Ainsi, la résistance à la mosaïque africaine du manioc est un objectif majeur de la sélection. Cette résistance a été obtenue en élargissant la base génétique des clones sélectionnés en Afrique grâce à leur croisement. D'autres problèmes phytosanitaires sont apparus, au début des années 70, lorsque l'importation mal contrôlée de matériel végétal en provenance d'Amérique a introduit des maladies, comme la bactériose, et des ravageurs, entre autres la cochenille farineuse et l'acararien vert. Face à des variétés locales très sensibles et à l'absence d'hyperparasites efficaces, ces ennemis ont connu un développement tel qu'il a constitué un frein, parfois temporaire mais localement important, pour la production dans certaines régions. Les schémas de sélection ont alors été réorientés, au Nigeria mais aussi dans l'ensemble de l'Afrique.

Des variétés productives ont également été créées. Elles présentaient des rendements nettement supérieurs à ceux des variétés traditionnelles en stations de recherche. Cependant, leur diffusion en milieu paysan s'est heurtée à des problèmes d'acceptabilité dans de nombreuses régions. La qualité des tubercules était généralement en cause : leurs teneurs en eau et en acide cyanhydrique étaient trop élevées et leur aspect n'était pas conforme aux variétés traditionnelles. De plus, l'augmentation de l'indice de récolte (supérieur à 0,60), obtenue chez ces variétés, s'accompagnait d'un faible développement des axes aériens, qui pouvait compromettre l'installation de nouveaux cycles culturaux. Un nouveau compromis a donc été recherché pour pallier ces inconvénients et des variétés, comme TMS30-572 et TMS30-001, sont maintenant largement cultivées (POLSON et SPENCER, 1991).

Récemment, cinq sites d'évaluation du matériel génétique américain importé de Colombie ont été choisis au Nigeria, dans le cadre d'une collaboration entre l'IITA et le CIAT (CIAT, 1994). La diversité génétique est étudiée dans diverses zones agroécologiques pour plusieurs critères agronomiques, morphologiques et de qualité. Pour les accessions prometteuses, on procède à une caractérisation plus poussée : mesure de la hauteur totale et de la première ramification par floraison, nombre de floraisons, part des feuilles dans le poids sec des axes aériens, constrictions éventuelles sur les tubercules, poids et nombre de racines tubérisées. La résistance aux maladies et aux parasites est également évaluée : mosaïque africaine du manioc, bactériose vasculaire, acararien vert, thrips et cochenille farineuse.

D'autre part, une étude coordonnée par l'IITA a été menée dans plusieurs pays africains pour déterminer les choix et les besoins des producteurs en matière de variétés. Il en ressort que les producteurs souhaitent disposer avant tout de variétés à cycle plus court, avec des rendements plus élevés (NWEKE *et al.*, 1994). Pour ce qui est de l'utilisation des variétés améliorées, l'étude établit qu'elles représentent, au Nigeria, 60 % des variétés cultivées dans la zone



humide, contre 40 % pour le reste du pays. Dans les autres pays étudiés, l'adoption des nouvelles variétés se heurte principalement au problème du débouché de la production. Enfin, 1 200 génotypes ont été collectés dans les villages et classés selon huit caractères morphologiques.

Dans le prolongement de cette étude, un schéma général d'amélioration variétale semblable à celui de la Thaïlande a été retenu. Les variétés triploïdes, issues de l'hybridation entre diploïdes et tétraploïdes induits par la colchicine, semblent une voie prometteuse pour obtenir des plantes à haut rendement ayant une forte teneur en amidon (SREEKUMARI *et al.*, 1995).

## La multiplication et la diffusion des cultivars

Les étapes du programme de sélection présentées dans le tableau 4 sont valables pour l'ensemble des structures de sélection, avec cependant des variantes quant aux modalités de diffusion des variétés, liées à l'organisation des services de développement rural de chaque pays. En Afrique, l'IITA apporte une assistance à plusieurs services nationaux de recherche. Le risque majeur du transfert des boutures réside dans la diffusion de maladies et de parasites : une surveillance phytosanitaire constante et rigoureuse reste indispensable.

S'il est aisé de mettre au point en station des variétés bien ciblées selon la vocation finale de la culture, il est plus difficile de les multiplier à grande échelle pour les diffuser rapidement. Dans le cas de variétés multicaules dont les parties aériennes sont bien développées et avec des boutures de 20 centimètres, il faut 1 hectare de parc à bois, planté à la densité de 10 000 plants par hectare, pour assurer 10 hectares de culture. Ce rapport de 1 à 10 peut passer à un rapport de 1 à 30 en augmentant la densité de plantation du parc à bois ou en réduisant la longueur de la bouture, ce qui peut affecter leur reprise. L'utilisation de microboutures à un ou deux nœuds permet d'accélérer la production de bois des nouvelles créations variétales : la sortie des tiges est réalisée en milieu humide, dans des sacs plastiques et avec des fongicides, avant la plantation en plein champ. La gestion des parcs à bois peut être améliorée grâce à une fertilisation azotée et à une irrigation de complément, mais les coûts de production des boutures sont alors dissuasifs.

## Références bibliographiques

ALLEM A.C., 1994. The origin of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 41 : 133-150.

BEECHING J.R., MARMEY P., HUGHES M.A., CHARRIER A., 1995. Evaluation of molecular approaches for determining genetic diversity in cassava germplasm. *In* : 11nd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 80-89.

- BENSON E., CHABRILLANGE N., ENGELMANN F., 1992. Mise au point de méthodes de cryoconservation de méristèmes pour la conservation à long terme des ressources génétiques du manioc (*Manihot* spp.). Montpellier, France, ORSTOM, 38 p.
- DE BRUIJN G.H., DHARMAPUTRA T.S., 1974. The Mukibat system, a high-yielding method of cassava production in Indonesia. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 22 : 89-100.
- CARTER S.E., FRESCO L.O., JONES P., 1992. An atlas of cassava in Africa: historical, agroecological and demographic aspects of crop distribution. Cali, Colombie, CIAT, 86 p.
- CHERNELA J., 1987. Os cultivares de mandioca na área do Uaupés. *In* : Suma etnológica brasileira. 1. Etnobiologia, B. Ribeiro éd., Petrópolis, Brésil, Vozes-FINEP, p. 159-171.
- CIAT, 1992. Cassava program 1987-1991. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 116, 473 p.
- CIAT, 1993. First international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 123, 496 p.
- CIAT, 1994. Cassava program 1993. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 146, 325 p.
- CIAT, 1995a. Second international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, 2 volumes, 870 p.
- CIAT, 1995b. Taller latinoamericano sobre recursos genéticos de la yuca. Cali, Colombie, CNPMF-CIAT, Working Document.
- COCK J.H., 1985. Cassava: new potential for a neglected crop. Boulder, Etats-Unis, Westview Press, IADS-CIAT-GTZ Series, 191 p.
- COLOMBO C., 1996. Etude de la diversité génétique de maniocs américains (*Manihot esculenta* Crantz) par les marqueurs moléculaires (RAPD et AFLP). Thèse de Doctorat, ENSAM, Montpellier, France, 144 p.
- CORDEIRO C.M.T., MORALES E.A.V., FERREIRA P., ROCHA D.M.S., COSTA I.R.S., VALOIS A.C.C., SILVA S., 1995. Towards a Brazilian core collection of cassava. *In* : Core collections of plant genetic resources, T. Hodgkin *et al.* éd., Chichester, Royaume-Uni, Wiley, p. 155-168.
- COURS G., 1951. Le manioc à Madagascar. Mémoire de l'Institut scientifique de Madagascar, série B, 3 : 203-400.
- DULONG R., 1971. Le manioc à Madagascar. *L'Agronomie tropicale*, 26 : 791-828.
- EL-SHARKAWY M.A., 1993. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia, and Latin America. *Bioscience*, 43 : 441-451.
- ESCOBAR R.H., MAFLA G., ROCA W.M., 1995. Cryopreservation for long-term conservation of cassava genetic resources. *In* : 11nd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 190-193.
- FAO, 1996. Annuaire production : 1995. Rome, Italie, FAO, 235 p.
- FREGENE M.A., ANGEL F., GOMEZ R., RODRIGUEZ F., MAYA M., BONIERBALE M., TOHME J., IGLESIAS C., ROCA W., 1995. A linkage map of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) based

- on RFPL and RAPD markers. *In* : IInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 49-61.
- FREGENE M.A., VARGAS J., IKEA J., ANGEL F., THOME J., ASIEDU R.A., AKORODA M.O., ROCA W.M., 1994. Variability of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and its wild relatives. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 719-727.
- GULICK P., HERSHLEY C., ESQUINAS-ALCAZAR J., 1983. Genetic resources of cassava and wild relatives. Rome, Italie, IBPGR, IBPGR Series n° 82/111, 56 p.
- HAHN S.K., 1989. An overview of African traditional cassava processing and utilization. *Outlook on Agriculture*, 18 : 110-118.
- HAHN S.K., BAI K.V., ASIEDU R., 1990. Tetraploids, triploids, and 2n pollen from diploid interspecific crosses with cassava. *Theoretical and Applied Genetics*, 79 : 433-439.
- HENSHAW G.G., 1995. Micropropagation and germplasm storage in cassava. *In* : IInd international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 177-182.
- HOWELER R.H., 1991. Long-term effect of cassava cultivation on soil productivity. *Field Crops Research*, 26 : 1-18.
- IGLESIAS C., CALLE F., 1992. Lanzamiento de variedades para los Llanos Orientales de Colombia. *In* : Participación de los productores en la selección de variedades de yuca, L.A. Hernández R. éd., Cali, Colombie, CIAT, p. 69-76.
- KAWANO K., SARAKARN S., LIMSILA A., TONGGLUM A., SUPARHAN D., 1990. Cassava cultivar evolution viewed through harvest index and biomass production. *In* : VIIIth Symposium of ISTRC, R.H. Howeler éd., Bangkok, Thaïlande, CIAT, p. 202-210.
- LEFEVRE F., 1989. Ressources génétiques et amélioration du manioc, *Manihot esculenta* Crantz, en Afrique. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 57, 175 p.
- LEFEVRE F., CHARRIER A., 1993a. Heredity of seventeen isoenzyme loci in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Euphytica*, 66 : 171-178.
- LEFEVRE F., CHARRIER A., 1993b. Isoenzyme diversity within African *Manihot* germplasm. *Euphytica*, 66 : 73-80.
- LIMSILA A., ROJANARIDPICHED C., TIRAPORN C., SINTHUPRAMA S., KAWANO K., 1992. Recent progress in cassava varietal improvement in Thailand. *In* : Cassava breeding, agronomy and utilization research in Asia, R.H. Howeler éd., Bangkok, Thaïlande, CIAT, p. 34-43.
- MARMEY P., BEECHING J., HAMON S., CHARRIER A., 1994. Evaluation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) germplasm collections using RAPD markers. *Euphytica*, 74 : 203-209.
- MATTHEWS R.B., HUNT L.A., 1994. Gumcas: a model describing the growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Field Crops Research*, 36 : 69-84.
- MCMAHON J.M., WHITE W.L.B., SAYRE R.T., 1995. Cyanogenesis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Journal of Experimental Botany*, 46 : 731-741.
- MEDARD R., 1994. Détermination de l'ébauche foliaire, du bourgeon axillaire et de l'entre-nœud chez le *Manihot esculenta* : étude microchirurgicale. *Canadian Journal of Botany*, 72 : 1329-1342.

- MEDARD R., SELL Y., BARNOLA P., 1992. Le développement du bourgeon axillaire du *Manihot esculenta*. *Canadian Journal of Botany*, 70 : 2041-2052.
- NASSAR N.M.A., 1995. Relationships between *Manihot* species: a review. *In* : II<sup>nd</sup> International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 90-100.
- NORMANHA E.S., 1972. Mandioca (*Manihot esculifolia* Crantz): melhoramento genético. *In* : VI Reunião da Comissão Nacional da Mandioca. Brasília, Brésil, Ministério da Agricultura, p. 35-43.
- NWEKE F.I., DIXON A.G.O., ASIEDU R., FOLOYAN S.A., 1994. Cassava varietal needs of farmers and the potential for production growth in Africa. Ibadan, Nigeria, IITA, COSCA Working Paper n° 10, 239 p.
- POLSON R.A., SPENCER D.S.C., 1991. The technology adoption process in subsistence agriculture: the case of cassava in southwestern Nigeria. *Agricultural Systems*, 36 : 65-78.
- PROUS A., 1991. Fouilles de l'abri du Boquete, Minas Gerais, Brésil. *J. S. A.*, 77 : 77-109.
- RAFFAILLAC J.P., 1992. Enracinement de la bouture de manioc (*Manihot esculenta* Crantz) au cours des premières semaines de croissance. *L'Agronomie tropicale*, 46 : 273-281.
- RAFFAILLAC J.P., 1996. La fertilité en zone tropicale humide et le manioc. *In* : Séminaire sur la fertilité du milieu et les stratégies paysannes sous les tropiques humides, J. Pichot *et al.* éd., Montpellier, France, CIRAD, p. 286-298.
- RAFFAILLAC J.P., 1997. Le rôle de la densité de plantation dans l'élaboration du rendement du manioc. *In* : Actes de la réunion des agronomes de l'ORSTOM. Montpellier, France, ORSTOM, collection Colloques et séminaires (sous presse).
- RAMOS E.M., MOTA M.C., 1994. Interfase entre los programas de mejoramiento, los campos de los agricultores y los mercados de la yuca en latinoamérica. *In* : III<sup>a</sup> Reunión panamericana de fitomejoradores de yuca, C. Iglesias éd., Cali, Colombie, CIAT, 279 p.
- ROGERS D.J., FLEMING H., 1973. A monograph of *Manihot esculenta* with an explanation of the taximetrics methods used. *Economic Botany*, 27 : 1-113.
- ROGERS D.J., APPAN M., 1973. *Manihot*, Manihotoïdes (Euphorbiaceae). New York, Etats-Unis, Hafner Press, Flora Neotropica Monograph n° 13, 274 p.
- SALEHUZZAMAN S.N.I.M., JACOBSEN E., VISSER R.G.E., 1994. Expression patterns of two starch biosynthetic genes in *in vitro* cultured cassava plants and their induction by sugars. *Plant Science*, 98 : 53-62.
- SARRIA R., TORRES E., BALCAZAR N., DESTEFANO-BELTRAN L., ROCA W.M., 1995. Progress in *Agrobacterium*-mediated transformation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *In* : II<sup>nd</sup> International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 241-244.
- SCHOPKE C., TAYLOR N., CERCAMO R., KONAN N.K., MARMAY P., HENSHAW G.G., BEACHY R.N., FAUQUET C., 1996. Regeneration of transgenic cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz) from microbombarded embryogenic suspension cultures. *Nature Biotechnology*, 14 : 731-735.
- SECOND G., ALLEM A.C., EMPERAIRE L., INGRAM C., COLOMBO C., MENDES R.A., CARVALHO L.J.C.B., 1997. AFLP based *Manihot* and cassava genetic structure analysis and nume-

rical taxonomy in progress: implications for dynamic conservation and genetic mapping. In : 11th International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. African Journal of Root and Tuber Crops (sous presse).

SREEKUMARI M.T., ABHRAHAM K., JOS J.S., 1995. The potential of triploids in cassava improvement. Cassava Newsletter, 19 : 6-7.

SYLVESTRE P., ARRAUDEAU M., 1983. Le manioc. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 262 p.

UGENT D., POZORSKI S., POZORSKI T., 1986. Archeological manioc (*Manihot*) from coastal Peru. Economic Botany, 40 : 78-102.

VALLE, 1990. Cruzamentos dialélicos em mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). Thèse, ESALQ, Piracicaba, Brésil.

VERDAGUER B., DE KOCHKO A., BEACHY R.N., FAUQUET C., 1996. Isolation and expression in transgenic plants of the cassava vein mosaic virus (CVMV) promoter. Plant Molecular Biology, 31 : 1129-1139.

VERDIER V., DONGO P., BOHER B., 1993. Assessment of genetic diversity among strains of *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*. Journal of General Microbiology, 139 : 2591-2601.



# Le mil

---

Gilles Bezançon, Jean-François Renno,  
K. Anand Kumar

Le mil, *Pennisetum glaucum*, est la céréale la plus tolérante à la sécheresse. Il est cultivé dans des régions où la pluviosité se situe entre 150 et 800 millimètres (figure 1). Sa culture couvrait plus de 30 millions d'hectares en 1994, qui se répartissent principalement dans les zones arides et semi-arides de l'Afrique — avec 20 millions d'hectares cultivés pour une production de 11,9 millions de tonnes — et de l'Inde, où la production de mil atteint 11 millions de tonnes sur une superficie de 13,7 millions d'hectares (FAO, 1996).

En Afrique, 70 % de la production provient de l'ouest du continent. Les principaux pays producteurs sont, par ordre d'importance décroissante : le Nigeria, le Niger, le Burkina, le Tchad, le Mali, la Mauritanie et le Sénégal. En Afrique de l'Est, le Soudan et l'Ouganda sont les plus gros producteurs, alors qu'en Afrique australe les cultures traditionnelles ont quasiment disparu. Le mil peut être intégré dans des systèmes de cultures associées, avec le niébé par exemple. Il est également bien adapté à la culture irriguée (HARINARAYANA, 1987). En Inde, où le mil arrive au quatrième rang des céréales, sa culture est importante dans les Etats du Rājasthān, du Gujérat et de l'Haryana. Comme en Afrique sahélienne, il joue un rôle majeur pour les populations locales dans les régions où les conditions climatiques ne permettent ni au sorgho, ni au maïs, ni au riz de se développer normalement.

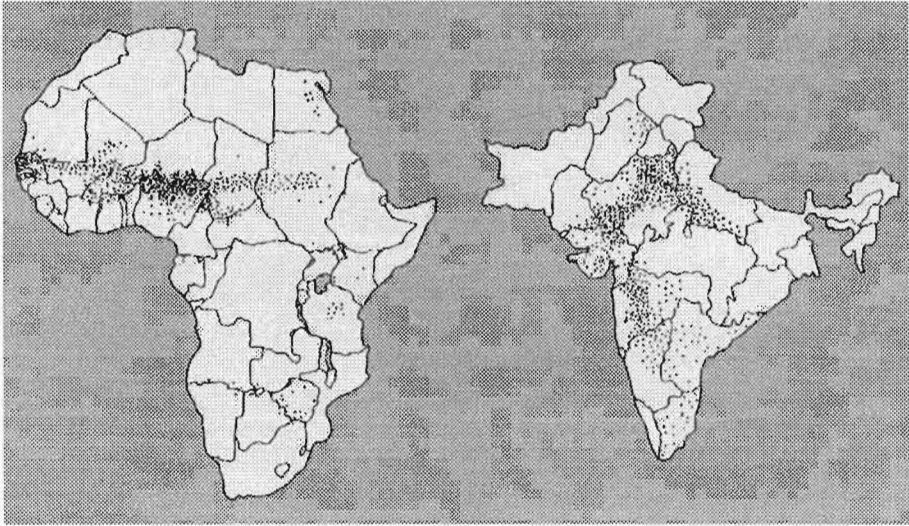


Figure 1. Zones de culture du mil, en Afrique et en Inde, d'après KUMAR (1989). Un point correspond à 20 000 hectares.

C'est le grain, d'une valeur nutritionnelle supérieure à celle du riz et du blé, qui constitue le principal produit de la culture (ANDREWS et KUMAR, 1992). Il représente souvent la base de l'alimentation et se consomme alors sous la forme de pâte, de bouillie, de couscous ou de galettes. Il peut également entrer dans la fabrication de boissons alcoolisées comme la bière de mil. Toutefois, les rendements obtenus tant en Afrique (environ 0,6 tonne par hectare) qu'en Inde (0,8 tonne par hectare) restent très faibles comparés à ceux que l'on observe, il est vrai dans des conditions de culture différentes, pour des céréales telles que le blé, le riz et le maïs (FAO, 1996). Dans certaines régions, la paille est utilisée comme fourrage ou pour la fabrication de toitures et de clôtures traditionnelles.

En Afrique, on cultive des variétés locales, précoces ou tardives, de haute taille, à fort tallage et peu productives. L'apport d'intrants est extrêmement réduit — fumure organique par la pratique du parage dans certaines régions — et le travail du sol inexistant. Les opérations culturales se limitent au semis, effectué en poquets régulièrement espacés à l'arrivée des premières pluies à raison de 2 à 4 kilos de semences par hectare, et à un ou deux sarclages. En Inde, la traction animale est généralement utilisée pour les labours alors que le semis en lignes est effectué manuellement ou à l'aide d'un semoir traditionnel, avec des doses identiques à celles de l'Afrique. Là encore l'utilisation d'intrants chimiques est rare (KUMAR, 1989). Qu'il s'agisse de monoculture ou de cultures associées, les variétés traditionnelles indiennes sont tardives, à paille courte, à faible tallage et peu productives. Aux Etats-Unis, le mil est cultivé sur plus de 150 000 hectares, à la fois pour la production de fourrage et pour la production de grains. Les rendements dépassent 1,2 tonne par hectare.



L'amélioration du mil en Inde a été longtemps le fait des instituts de recherche nationaux. Parallèlement, en Afrique de l'Ouest, des recherches ont été menées, dès 1931, dans le cadre du Centre de recherche agronomique de Bambey, au Sénégal, pour les pays francophones. Leur coordination a été assurée, à partir de 1961, par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières, actuellement intégré au CIRAD) en concertation avec les instituts nationaux. En Afrique, l'ORSTOM puis l'IRAT ont tenté d'obtenir, à partir des variétés populations locales, des variétés naines pouvant s'insérer dans des systèmes de culture intensive (BILQUEZ, 1975 ; LAMBERT, 1983). Mais, ni les introductions de variétés indiennes ni la création de nouvelles variétés par croisement n'ont été couronnées de succès.

Pour l'ensemble de la zone tropicale, l'ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics), créé en 1972, est mandaté pour effectuer des recherches sur le mil. Celles-ci visent une production améliorée et durable, ainsi qu'une meilleure gestion des ressources génétiques dans les régions arides et semi-arides tropicales. L'ICRISAT possède deux centres de recherche, l'un à Hyderabad, en Inde — où s'effectue la majorité des travaux sur la production grainière —, l'autre à Niamey, au Niger — dont les activités viennent maintenant renforcer celles du centre indien. C'est en Australie et aux Etats-Unis que les travaux sur la création de nouvelles variétés et d'hybrides fourragers sont les plus avancés (ANDREWS et KUMAR, 1992).

En amont de ces activités sur l'amélioration génétique du mil, des recherches ont pour objectif de mieux comprendre les relations évolutives entre les espèces du genre *Pennisetum* — formes cultivées et formes sauvages du pool primaire, formes sauvages des pools secondaire et tertiaire. Elles s'appuient sur l'étude de leurs caractéristiques morphologiques, génétiques et biologiques. Certaines espèces sauvages pourraient en effet être utilisées pour l'amélioration génétique du mil cultivé. La construction de la carte génétique du mil, grâce aux marqueurs moléculaires, doit également permettre d'exploiter et de valoriser plus efficacement la diversité génétique de l'espèce. La plupart de ces recherches sont réalisées par les équipes de l'USDA (United States Department of Agriculture), aux Etats-Unis, du John Innes Centre, au Royaume-Uni, de l'université Paris XI, en France, et de l'ORSTOM, au Niger.

## L'organisation évolutive

### La diversité des formes cultivées

Le mil pénicillaire, *P. glaucum*, est aussi appelé mil à chandelle ou petit mil. Pour les anglophones l'appellation la plus fréquente est *pearl millet*, mais l'on rencontre également *bulrush millet*, *cattail millet* et  *candle millet*. Les Indiens l'appellent *bajra* en langue hindi.

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le mil est une espèce annuelle, diploïde ( $x = 7$ ,  $2n = 2x = 14$ ), sexuée, hermaphrodite, préférentiellement allogame avec une protogynie fortement marquée. Sa pollinisation est anémophile. La longueur du cycle de culture — du semis à la récolte — peut varier de 60 jours, pour les variétés les plus précoces, à 180 jours, pour les plus tardives. Le comportement photopériodique des variétés détermine le choix de leur implantation. Les variétés semi-tardives et tardives restent les plus nombreuses dans la zone soudano-sahélienne ; les formes précoces prédominent dans la zone climatique typiquement sahélienne (CLEMENT *et al.*, 1993).

Le mil est adapté aux contraintes du milieu sahélien. Il se caractérise par une forte aptitude à mettre en place des mécanismes physiologiques qui lui permettent de tolérer la sécheresse : ralentissement des pertes en eau avec, au niveau des feuilles supérieures, maintien d'un niveau hydrique favorable au bon remplissage des grains (WINKEL et DO, 1992 ; WINKEL *et al.*, 1997).

#### LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE

Les variétés de mil peuvent être classées en deux grands groupes — précoce et tardif — selon la pluviosité des régions dans lesquelles elles sont cultivées. Les plus tardives se rencontrent dans les zones où les pluies sont les plus abondantes et les mieux réparties. Toutefois, les descripteurs et les méthodes de traitement des données peuvent varier selon les auteurs, ce qui aboutit à des structures différentes à l'intérieur de ces deux groupes. Sur la base de caractères botaniques, PORTERES (1950) distingue une quinzaine de groupes pour toute l'Afrique. BONO (1973), quant à lui, identifie deux groupes pour l'Afrique de l'Ouest à partir de l'observation de caractères morphologiques tels que la longueur (de 10 à 150 centimètres) et la forme de la chandelle, le nombre d'épillettes fertiles par involucre (supérieur ou inférieur à 2), le diamètre du rachis et l'ornementation des soies de la fleur. BRUNKEN (1977) définit quatre races africaines en se fondant sur le rapport entre la longueur et la largeur des graines. Plus récemment, MARCHAIS *et al.* (1993), à partir de quatorze caractères botaniques, concluent à l'existence de six groupes géographiques pour l'Afrique de l'Ouest, distincts du groupe de l'Afrique australe et du groupe de l'Inde. Selon OUENDEBA *et al.* (1995), les principaux caractères qui permettent de discriminer les cultivars traditionnels sont la date de floraison, la hauteur des plantes, le diamètre des tiges, la longueur du premier épi et la production d'épis et de grains. Selon ces critères, les mils du Niger se rapprochent de ceux du Nigeria et du Sénégal.

Les cultivars traditionnels correspondent cependant à une réalité paysanne et au choix délibéré d'un type plutôt que d'un autre. A titre d'illustration, on peut citer : pour le Sénégal et le Mali, les Sounas (variétés précoces), les Sanios (variétés tardives) et la variété Tiotandé spécifique de la vallée du fleuve Sénégal (mil de décrue) ; pour le Burkina, l'ensemble des Hainis (variétés pré-

coces du nord), l'ensemble des Kazouyas (variétés semi-tardives du centre) et l'ensemble des Doufouâs (variétés tardives de l'ouest) ; pour le Niger, les groupes Haïni Kiré, Guerguéra et Zongo (variétés précoces de l'ouest), les groupes Ba-Angouré, Ankoutess et Boudouma (variétés précoces de l'est), le groupe Maïwa (variétés tardives rencontrées dans l'ouest et le centre), auxquels il faut ajouter les mils d'oasis cultivés dans le massif de l'Air.

Les analyses statistiques de fréquences alléliques, réalisées pour huit systèmes enzymatiques, montrent que la structuration génétique de l'ensemble des mils cultivés est peu marquée. Elle fait néanmoins apparaître quatre grands groupes : les mils précoces d'Afrique de l'Ouest et du Centre ; les mils tardifs d'Afrique de l'Ouest ; les mils d'Afrique de l'Est et d'Afrique australe ; les mils d'Inde (TOSTAIN, 1994). L'analyse du polymorphisme de dix-neuf génotypes de mil, grâce aux marqueurs RFLP et avec 200 sondes d'ADN, a mis en évidence une très forte variabilité : une carte génétique a été obtenue à partir de la descendance  $F_2$  d'un croisement entre deux cultivars de *P. glaucum* (LIU *et al.*, 1994). Le développement des analyses du polymorphisme par accès direct aux ADN nucléaire et cytoplasmique devrait conduire à une meilleure compréhension de la structuration de l'espèce *P. glaucum*, nécessaire à son amélioration génétique.

## Les espèces sauvages apparentées

### LA TAXONOMIE

Le mil appartient au genre *Pennisetum* (famille des poacées, sous-famille des *Panicoideae*, tribu des *Paniceae*) dont la soixantaine d'espèces est répartie dans les régions tropicales et subtropicales. Ce genre est divisé en cinq sections. Le mil appartient à la section *Penicillaria*, qui se caractérise par la présence d'une touffe de poils sur l'apex des étamines. Dans l'espèce *P. glaucum*, VAN DER ZON (1992) reconnaît trois sous-espèces : *P. glaucum* subsp. *glaucum*, le mil cultivé (planche XIX, 1) ; *P. glaucum* subsp. *violaceum*, la forme sauvage largement présente en Afrique dans la zone sahéenne, de l'Atlantique à la mer Rouge, dans des situations écologiques très variées (planche XIX, 2 et 3) ; *P. glaucum* subsp. *sieberianum*, qui rassemble les formes intermédiaires issues d'hybridations naturelles entre formes cultivées et formes sauvages.

HARLAN et DE WETT (1971) ont structuré les complexes d'espèces en pools géniques, dans lesquels ils regroupent les espèces selon leur capacité décroissante à s'hybrider avec la forme cultivée. Dans le genre *Pennisetum*, le pool primaire est monospécifique (figure 2). Il rassemble les trois sous-espèces de *P. glaucum*, qui s'interfécondent naturellement en donnant des descendance fertiles. En dehors du pool primaire, l'appellation « mil » doit être évitée car elle est source de confusions avec des espèces sauvages parfois très différentes par leur biologie du « mil sauvage » *P. glaucum* subsp. *violaceum*. Les hybrides naturels entre les deux sous-espèces présentent un phénotype intermédiaire et

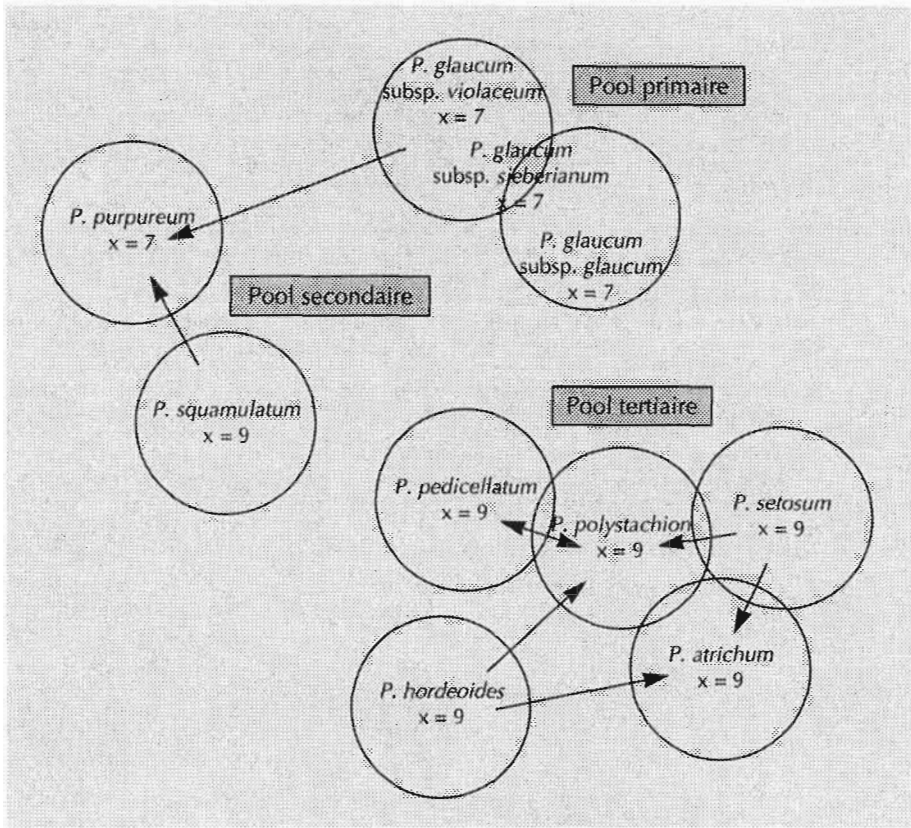


Figure 2. Pools géniques du mil. Seules les principales espèces étudiées sont mentionnées. Les échanges géniques anciens sont signalés par des flèches, les échanges actuels, par le chevauchement des cercles. Les échanges dans les pools secondaire et tertiaire sont hypothétiques.

sont contre-sélectionnés par les cultivateurs sahéliens au cours de la culture et au moment du choix des semences. Ils sont appelés *chibra* en langue haoussa au Niger et *n'doul* en ouolof au Sénégal. La distribution géographique de *P. glaucum* subsp. *violaceum* est discontinue dans la zone sahélienne et sub-désertique, entre les latitudes 12° N et 21° N, du Sénégal jusqu'au Soudan. Les populations de mil sauvage se rencontrent essentiellement sur les berges des oueds, cours d'eau temporaires. Elles sont très étendues dans les oueds élargis, où elles occupent les terrasses alluviales du lit majeur, et plus restreintes dans les oueds encaissés, au bord des mares ou en savane arborée. Les petites populations sporadiques, sous forme de touffes de plantes éparses, sont caractéristiques du massif de l'Aïr, dans le nord du Niger. La forme sauvage peut également se rencontrer en contact avec la forme cultivée, en bordure des champs ou près des villages.

Le pool secondaire est constitué des deux espèces, *P. purpureum* et *P. squamulatum*, qui peuvent s'hybrider facilement avec *P. glaucum* (HANNA, 1987). *P. purpureum* est une espèce pérenne, allotétraploïde ( $x = 7$  et  $2n = 4x = 28$ ), sexuée, allogame, qui s'étend de la zone tropicale humide d'Afrique de l'Ouest à l'ensemble de l'Afrique australe. *P. squamulatum* est une espèce pérenne, tétraploïde ( $x = 9$ ,  $2n = 4x = 36$ ), apomictique. Sa répartition géographique est limitée à l'Afrique de l'Est. Ces deux espèces sont utilisées dans les travaux d'amélioration du mil qui recourent à l'apomixie (HANNA, 1990).

Le pool tertiaire regroupe les autres espèces du genre, soit une soixantaine. Il comprend les espèces de la section *Brevivalvula* — *P. polystachion*, *P. pedicellatum*, *P. subangustum*, *P. atrichum*, *P. hordeoides* et *P. setosum* —, qui s'étendent sur une large partie de l'Afrique, ainsi qu'au Proche-Orient et en Inde (planche XIX, 4). En Afrique de l'Ouest, ces espèces sont très fréquentes. Elles sont annuelles ou pérennes et leurs systèmes de reproduction sont variés : reproduction sexuée, mode apomictique ou multiplication végétative. Les milieux écologiques qu'elles occupent sont très diversifiés, des zones arides aux zones tropicales humides. Elles sont utilisées comme fourrage et leur diversité biologique pourrait être exploitée pour l'amélioration du mil.

#### LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

##### Dans le pool primaire

Dans leur zone d'origine, mil sauvage et mil cultivé ne sont pas différenciables par des allèles diagnostiques (allèles fixés dans un groupe et absents de l'autre) aux locus étudiés par électrophorèse enzymatique, mais uniquement par leurs fréquences alléliques à ces locus. Lorsque les formes sauvages et les formes cultivées sont en situation sympatrique, leurs distances génétiques et morphologiques sont moindres que lorsqu'elles sont en situation allopatrique (TOSTAIN, 1992). Cela peut s'expliquer par le brassage génétique actuel au sein du pool primaire, qui s'oppose à une évolution divergente des formes sauvages et des formes cultivées du mil. Les populations de mil sauvage seraient génétiquement structurées en cinq groupes géographiques répartis de façon discontinue sur l'ensemble de la zone sahélienne. Ces groupes sont séparés par le delta intérieur du fleuve Niger et le désert de Taoudéni au Mali, le désert du Ténére et la région argileuse au centre du Tchad, le massif de l'Aïr au Niger constituant une zone refuge enclavée dans le Sahara. C'est le groupe central, de l'est du Mali et de l'ouest du Niger, qui manifeste la diversité la plus forte alors que le groupe de l'Aïr est le moins variable (TOSTAIN, 1994).

La comparaison de quelques échantillons de mil par l'analyse du polymorphisme des RFLP montre que l'ADN chloroplastique sondé est très peu polymorphe alors que l'ADN ribosomique l'est uniquement chez le mil sauvage (GEPTS et CLEGG, 1989). L'analyse par RFLP du polymorphisme de la région *Adh1* met en évidence

une variabilité génétique intra et interpopulation ainsi que la spécificité de certains profils de restriction des formes sauvages (PILATE-ANDRE *et al.*, 1993). Le séquençage d'allèles au même gène *Adh1*, pour ces échantillons, ne décèle aucune différence significative entre le mil sauvage et le mil cultivé (GAUT et CLEGG, 1993). Les résultats obtenus à l'aide des différents descripteurs du polymorphisme, qu'ils soient biochimiques (isoenzymes) ou moléculaires (RFLP, séquences), convergent quant aux difficultés à différencier le mil sauvage et le mil cultivé.

### Dans les pools secondaire et tertiaire

La structure du polymorphisme des ADN mitochondriaux (CHOWDHURY et SMITH, 1988) et des fragments d'ADN répété (INGHAM *et al.*, 1993) rend compte de la proximité phylogénétique qui existe entre *P. glaucum*, d'une part, et l'ensemble constitué par *P. purpureum* et *P. squamulatum*, d'autre part. Ce résultat est en accord avec les possibilités d'hybridation entre le mil et les deux espèces du pool secondaire. Ces possibilités peuvent être exploitées pour transférer l'apomixie de l'espèce *P. squamulatum* au mil cultivé *P. glaucum*, par l'intermédiaire de *P. purpureum* (HANNA, 1990).

Dans le pool tertiaire, les différents niveaux de ploïdie observés dans le complexe d'espèces agamiques de la section *Brevivalvula* ( $2n = 2x, 4x, 5x, 6x$ , avec  $x = 9$ ) sont structurés sur le plan biogéographique selon les grands écosystèmes et en relation avec le relief. Les populations diploïdes strictement sexuées sont limitées à une zone géographique très restreinte (RENNO *et al.*, 1995). L'analyse de la variabilité isoenzymatique de ces espèces indique une diversité génétique du même ordre de grandeur dans tous les taxons étudiés quels que soient leur niveau de ploïdie et leur système de reproduction (SCHMELZER et RENNO, 1996). L'apomixie n'apparaît donc pas comme une impasse évolutive, mais comme un moyen de dispersion de clones à partir de nouveaux génotypes créés grâce à la sexualité.

L'analyse par RAPD et par RFLP-STS de onze espèces apomictiques et huit espèces sexuées de *Pennisetum* a mis en évidence des marqueurs liés au(x) gène(s) de l'apomixie; le marqueur le plus proche n'étant toutefois pas associé aux espèces de la section *Brevivalvula* (LUBBERS *et al.*, 1994).

### Les flux de gènes

Lors des échanges de gènes qui ont conduit à la structuration actuelle du genre *Pennisetum*, l'espèce *P. purpureum* aurait intégré des gènes de deux autres espèces, *P. glaucum* et *P. squamulatum* (DUJARDIN et HANNA, 1984). Dans le complexe d'espèces de la section *Brevivalvula*, certains taxons auraient été engendrés par des hybridations interspécifiques anciennes, alors que d'autres seraient le fruit d'hybridations récentes. Chez *P. glaucum*, les deux sous-espèces *P. glaucum* subsp. *glaucum* (le mil cultivé) et *P. glaucum* subsp. *violaceum* (la forme sauvage actuelle) peuvent, en situation sympatrique, s'interféconder et donner naissance à des hybrides fertiles. Pourtant, un dimorphisme

très marqué subsiste entre le phénotype sauvage et le phénotype cultivé. Pour expliquer ce phénomène, on peut avancer deux hypothèses principales. La première met en jeu des barrières à la reproduction pré et postzygotiques : la compétition pollinique en faveur de « l'autopollen » (ROBERT *et al.*, 1991) et la baisse de la viabilité des graines produites dans certaines combinaisons hybrides (AMOUKOU et MARCHAIS, 1993) favorisent une sélection divergente. La seconde repose sur des isolements à la reproduction : les échanges de gènes ont été mesurés en conditions expérimentales ; ils peuvent être très intenses, le flux de gènes du mil sauvage vers le mil cultivé étant très supérieur à celui observé dans le sens inverse (RENNO *et al.*, 1997). Cette dissymétrie serait due aux différences marquées entre les deux formes quant à la durée de la floraison, à la densité du nuage pollinique et au nombre moyen de descendants produits par chaque type de plantes. De plus, on a pu observer que le mil sauvage se trouve en situation d'endogamie pendant une grande partie de son cycle, ce qui favorise son maintien (RENNO et WINKEL, 1996). D'autre part, les pressions de sélection différentielles exercées par l'homme et la nature contre-carrent les effets des brassages géniques en limitant la diffusion des formes intermédiaires.

#### LA DOMESTICATION

La distribution géographique du mil sauvage, limitée à l'Afrique sahélienne, laisse penser que c'est dans cette zone qu'il a été domestiqué pour donner la céréale que nous connaissons aujourd'hui. Les plus anciens vestiges de mil cultivé en contact avec du mil sauvage ont été trouvés en Mauritanie et auraient plus de 3 000 ans (AMBLARD et PERNES, 1989). Des empreintes de mil sauvage ont été découvertes sur des poteries datant d'environ 5 000 ans dans le centre du Soudan (STEMLER, 1990). Différentes analyses génétiques ont montré que le « syndrome de domestication » dépend d'un petit nombre de gènes liés dont les allèles à l'état récessif permettent l'expression du phénotype cultivé (PERNES *et al.*, 1984).

Dans le cas d'une espèce allogame, les brassages géniques importants et permanents entre formes cultivées et formes sauvages brouillent les traces d'une éventuelle structuration génétique issue directement de la domestication. Dans ces conditions, les calculs de distances génétiques à partir des données du polymorphisme enzymatique sont difficilement utilisables pour situer le centre de domestication d'une espèce cultivée. En effet, les différences de distances génétiques pourraient ne refléter que des variations dans l'efficacité des barrières à la reproduction entre formes sauvages et formes cultivées. L'hypothèse d'une domestication accompagnée du renforcement de ces barrières aux échanges géniques entre la forme ancestrale et la forme cultivée ne peut pas être écartée. Elle va alors à l'encontre de la démarche associant un centre de domestication à la distance génétique la plus faible entre populations de la forme sauvage actuelle et populations de la forme cultivée. C'est pourquoi, plutôt que de situer le centre de domestication du mil dans une

région délimitée par la Mauritanie, le Sénégal et l'ouest du Mali (TOSTAIN, 1992), il est préférable de conserver l'idée d'un non-centre au sens de HARLAN (1971).

Afin de préciser l'origine de la domestication du mil, des études complémentaires, fondées sur des descripteurs du polymorphisme génétique moins sensibles aux flux de gènes actuels que les isoenzymes, devraient être riches d'informations nouvelles. De plus, il serait souhaitable d'étendre l'échantillonnage à l'ensemble de l'aire de distribution du mil, jusqu'au Soudan et à l'Éthiopie. En effet, cette zone est extrêmement importante pour comprendre la domestication du mil puisqu'elle correspond au centre d'origine du niébé et du sorgho, qui, comme le mil, sont aussi cultivés en Inde, contrairement aux espèces dont la domestication est reconnue comme ayant eu lieu en Afrique de l'Ouest telles que le riz, *Oryza glaberrima*, ou les ignames du complexe *Dioscorea cayenensis-D. rotundata*.

## L'amélioration variétale

Le mil est cultivé pour la production de grains, essentiellement en Inde et en Afrique de l'Ouest, ce qui constitue de loin son utilisation la plus importante. Il est cultivé pour la production de fourrage, aux États-Unis, en Australie et en Afrique du Sud, et des hybrides fourragers entre *P. glaucum* et *P. purpureum*, l'herbe à éléphant, sont développés en Afrique australe, en Amérique centrale, au Brésil et en Inde.

Les faibles rendements grainiers observés sont dus aux conditions climatiques tropicales souvent difficiles — pluies insuffisantes et mal réparties — et aux mauvaises conditions édaphiques — sols souvent sableux et pauvres en matière organique et en éléments nutritifs. A cela s'ajoute le fait que le mil, adapté aux conditions sahéennes, présente un faible potentiel de production (NIANGADO et OUENDEBA, 1987). L'amélioration génétique des variétés de mil doit donc tenir compte de ces facteurs, mais aussi des pressions parasitaires et de l'environnement socio-économique dans lequel ces variétés sont diffusées : importance des traditions, coûts du développement de nouvelles techniques culturales et de la production de semences, écoulement de la production.

## Les types variétaux

### LES VARIÉTÉS POPULATIONS

Les variétés populations locales, ou écotype, sont constamment améliorées par les paysans, qui produisent leur propre semence. Ces variétés ont une base génétique très large mais ne possèdent pas un potentiel de production élevé.



Bien que très hétérogènes au départ, elles peuvent donner des variétés populations homogènes pour certaines caractéristiques particulières. C'est ainsi que les premiers travaux d'amélioration génétique ont visé à homogénéiser les populations locales pour un caractère donné, comme la hauteur de la plante, la longueur du cycle de culture, la couleur du grain ou les caractéristiques de la chandelle. Leur développement végétatif étant souvent exubérant, elles ont été soumises à une sélection pour améliorer le rapport entre le grain et la paille par le transfert d'un gène de nanisme (BILQUEZ, 1975). La sélection généalogique et la sélection massale ont été à la base de ces travaux.

Puis on a cherché à accroître la production de ces variétés populations en utilisant d'autres méthodes, en particulier la sélection récurrente avec test top-cross ou test sur descendance  $S_1$ . Les gains de rendements n'ont toutefois pas dépassé 12 à 15 % lors des tests réalisés sur plusieurs sites et pendant plusieurs années (LAMBERT, 1983).

#### LES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES

Les variétés synthétiques constitue un autre type de cultivars. Ce sont des populations artificielles résultant de la multiplication sexuée, sans sélection consciente, pendant un nombre déterminé de générations, de la descendance en fécondation libre du mélange de 4 à 10 lignées choisies sur des critères particuliers. Les variétés synthétiques ont en principe des caractéristiques agronomiques plus stables que les variétés populations et permettent d'exploiter le phénomène d'hétérosis, même quand le contrôle de l'hybridation à grande échelle est difficile. Des programmes d'amélioration ont été conduits dans cette direction au Sénégal et au Niger (NIANGADO et OUENDEBA, 1987).

#### LES VARIÉTÉS HYBRIDES

L'accent est mis actuellement sur la création de variétés hybrides. Elles utilisent au mieux les effets de l'hétérosis et laissent espérer une augmentation des rendements de l'ordre de 25 à 30 %. La difficulté de leur sélection réside dans le contrôle des hybridations sur une grande échelle, d'où la recherche de géniteurs mâle-stériles.

La base génétique la plus étroite est représentée dans le cas de l'hybride simple, ou hybride  $F_1$ , issu du croisement entre deux lignées homozygotes. Il existe également des hybrides trois-voies, issus du croisement d'un hybride simple avec une lignée, et des hybrides doubles, produits par le croisement entre deux hybrides simples. Avec ces types de variété, le paysan ne peut pas sélectionner sa propre semence, sous peine de voir chuter ses rendements d'environ 20 % dès la deuxième génération du fait de la consanguinité. Dans ce domaine, les travaux conduits en Inde sont plus avancés que ceux d'Afrique de l'Ouest, mais leur progression est fortement conditionnée par les facteurs socio-économiques.

## LES CHOIX SELON LES CONTEXTES AGROÉCONOMIQUES

Qu'il s'agisse de l'Inde ou de l'Afrique, l'environnement agroéconomique de la culture du mil n'est pas favorable à une progression notable de la production : le taux de croissance observé (0,7 %) en Afrique de l'Ouest entre 1965 et 1975 est le plus faible de toutes les cultures vivrières. Cette croissance est due essentiellement à l'extension des surfaces cultivées, ce qui signifie que les améliorations génétiques et techniques n'ont pas eu les effets escomptés sur la productivité (SPENCER et SIVAKUMAR, 1987).

Les principales contraintes de la culture du mil se répartissent en trois groupes. Le premier comprend les contraintes abiotiques : les sols sont peu fertiles, les pluies présentent un caractère très imprévisible à la fois dans leur intensité et dans leur répartition géographique et temporelle, les températures du sol et de l'atmosphère sont très élevées.

Le deuxième groupe est constitué par les contraintes biotiques : le potentiel de production des variétés traditionnelles est souvent peu élevé, les parasites sont nombreux — mildiou, charbon, foreurs de tiges, mineuses de l'épi, criquets et sauteriaux, striga, oiseaux granivores.

Dans le troisième groupe, on trouve les contraintes d'ordre socioculturel et économique. Les pratiques culturelles traditionnelles sont très limitées : pas de travail préparatoire du sol, très faible apport d'intrants organiques naturels, apport d'intrants chimiques inexistant, absence de rotation des cultures, qui entraîne l'épuisement des sols. Les systèmes de production de semences améliorées sont souvent déficients. Or, le type de la formule variétale est étroitement lié aux possibilités de multiplication et de distribution des semences à l'échelon national, et donc au rythme de renouvellement chez le paysan. Le coût des nouvelles formules variétales telles que les variétés hybrides est élevé. Le stockage des récoltes et l'écoulement de la production se heurtent à de nombreuses difficultés, et l'absence de valorisation industrielle et commerciale du produit n'encourage pas la production. En outre, les nouvelles variétés améliorées n'ont pas exprimé leur plein potentiel en milieu paysan. Elles sont, de ce fait, mal acceptées et ne sont diffusées qu'à petite échelle. L'ensemble de ces contraintes fait que le mil reste une céréale consommée localement dont les rendements stagnent.

## Les objectifs de sélection

### LA PRODUCTIVITÉ ET LA RÉGULARITÉ DES RENDEMENTS

La productivité et la régularité des rendements sont les critères de sélection les plus importants. Elles résultent des qualités agronomiques, qui sont appréciées par l'exploitation des données obtenues dans les essais pluriannuels et multilo-caux (LAMBERT, 1983).

#### LE REMPLISSAGE DES CHANDELLES

Le remplissage des chandelles dépend du génotype, de la présence de parasites, notamment la cécidomyie (*Geromyia penniseti*), et des conditions météorologiques (pluviosité).

#### L'AMÉLIORATION DU RAPPORT ENTRE LE GRAIN ET LA PAILLE

En Afrique de l'Ouest, le problème du rapport entre le grain et la paille s'est posé dès le début des travaux d'amélioration du fait de la taille des cultivars traditionnels — jusqu'à 3 mètres de hauteur — et de leur abondante production de paille. Bien qu'elle soit parfois utilisée à des fins de construction pour la couverture de cases et la fabrication de palissades, la paille représente le plus souvent une grande masse de matière sèche inutile. C'est pourquoi des recherches ont été menées pour intégrer dans les cultivars locaux un gène de nanisme — le gène  $d_2$  d'origine indienne — par des rétrocroisements successifs. Mais cette source de nanisme s'est révélée mal adaptée : elle conduit à des variétés trop précoces, sensibles aux insectes et au mildiou et dont le potentiel grainier est trop faible (NIANGADO et OUENDEBA, 1987). De plus, les objectifs pour lesquels les cultivars à paille courte avaient été recherchés — intensification de la culture, densité de semis élevée, mécanisation — ne convenaient pas à l'environnement de la culture du mil.

#### LA TOLÉRANCE AUX MALADIES

Les maladies les plus importantes quant aux dégâts qu'elles occasionnent sur le mil sont le mildiou duveteux (*Sclerospora graminicola*), le charbon (*Tolyposporium penicillariae*), l'ergot (*Claviceps fusiformis*) et la rouille (*Puccinia substriata* var. *indica*). Dans le cas du mildiou, les oospores qui se trouvent dans le sol constituent la principale source d'infection, mais les zoospores asexuées en suspension dans l'air peuvent également engendrer la maladie. Les premiers symptômes de l'infection s'observent sur les feuilles, qui deviennent chlorotiques et jaunâtres et se couvrent d'une abondante efflorescence duveteuse de couleur blanche (sporangiophores et sporanges du champignon) essentiellement sur leur face inférieure. Les feuilles qui se développent ensuite sont complètement décolorées. Les inflorescences des plantes infectées sont partiellement ou totalement difformes ; leurs fleurs étant transformées en organes foliacés d'aspect varié. L'agent pathogène est très variable.

#### LA TOLÉRANCE AUX INSECTES

Le problème se pose essentiellement en Afrique de l'Ouest, où les principaux insectes ravageurs du mil sont la foreuse de la tige (*Acigona ignefusalis*) et la mineuse de l'épi (*Raghava albipunctella*), auxquelles il faut ajouter les criquets (*Locusta migratoria*) et les sauteriaux (*Oedaleus senegalensis*). Les pertes peuvent atteindre 30 à 40 % des récoltes dans le cas de la mineuse de l'épi. Les traite-

ments chimiques sont inadaptés à l'environnement de l'agriculture ouest-africaine et la lutte biologique contre les parasites se révèle difficile dans le contexte climatique aléatoire de la zone tropicale. La résistance génétique de l'hôte apparaît comme le système de lutte le plus efficace (NWANZE et HARRIS, 1992). Néanmoins, les études sur la biologie des parasites montrent que ces insectes réalisent souvent plusieurs générations par saison. On recommande donc d'utiliser des variétés dont la longueur du cycle permet d'éviter les périodes de forte infestation.

#### LA TOLÉRANCE AU STRIGA

Le striga, *Striga hermonthica*, parasite à la fois le mil et le sorgho, ce qui rend le problème complexe car il existerait des souches spécifiques de l'un ou de l'autre hôte selon les régions (Hess, 1994). Ses graines, très petites, sont produites en grand nombre et peuvent rester viables dans le sol pendant une vingtaine d'années avant de germer grâce aux exsudats émis par les racines de la jeune plante hôte. Les racines du parasite pénètrent alors celles de l'hôte et les colonisent à l'aide de suçoirs. Avant l'émergence de la plante de striga — 1 à 2 mois après le semis —, l'aspect rabougri des pieds de mil est un indicateur visuel de l'attaque du parasite. Dans le cas d'attaques sévères aucun épi n'est produit.

#### LA TOLÉRANCE À LA SÉCHERESSE

La sécheresse compte parmi les facteurs limitants les plus importants de la culture du mil. C'est au moment de son installation — germination et développement de la plantule — et pendant la période qui précède la floraison que la plante est le plus sensible à un manque d'eau (WINKEL et DO, 1992). Les recherches concernent à la fois la compréhension du phénomène sur le plan physiologique et le criblage de variétés. Au Niger, l'ORSTOM et l'ICRISAT orientent actuellement leurs recherches vers l'exploitation des ressources génétiques des formes sauvages apparentées au mil cultivé pour créer des variétés tolérantes à la sécheresse.

#### LA QUALITÉ DU GRAIN ET SON UTILISATION

Dans la plupart des cas, on cherche à conserver la qualité du grain des variétés locales appréciées des consommateurs. Il existe peu de filières de transformation du mil, tant en Inde qu'en Afrique. Quelques projets de transformation semblent devoir se développer comme celui de Nestlé-Abidjan, en Côte d'Ivoire. La réalisation de tels projets peut apporter des solutions satisfaisantes à différents problèmes tels que le stockage, l'écoulement et le paiement des récoltes, la diffusion des produits loin de leur zone de production et l'amélioration des revenus des paysans. Il faudra cependant veiller à ce que les contraintes liées à la transformation n'aient pas une répercussion néfaste sur les caractéristiques organoleptiques des produits fournis.

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DISPONIBLE

Les sélectionneurs du mil ont actuellement à leur disposition une collection de près de 24 000 échantillons de mils cultivés, cultivars traditionnels et mils sélectionnés confondus, originaires de 46 pays, auxquels il faut ajouter 671 échantillons appartenant à 23 espèces sauvages du genre *Pennisetum* (RAI et KUMAR, 1994). Cette collection a été rassemblée grâce aux prospections réalisées par l'ICRISAT en collaboration avec la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources), l'ORSTOM et les instituts de recherche nationaux. Elle est conservée dans son intégralité par le centre indien de l'ICRISAT à Hyderabad : les collections de travail sont conservées à une température de 18 à 20 °C et entre 30 et 40 % d'humidité relative, alors que pour la conservation à long terme, sur plus de cinquante ans, la température est abaissée à - 20 °C et l'humidité relative presque nulle. Une partie de cette collection fait l'objet d'une conservation à moyen terme, sur vingt ans, à 4 °C et 20 % d'humidité relative, au centre sahélien de l'ICRISAT de Niamey, au Niger, et à l'ORSTOM de Montpellier, en France, essentiellement afin d'assurer les échanges de grains entre instituts. Les coûts de la maintenance et du renouvellement de collections d'une telle ampleur sont très élevés. Comme cela a été réalisé pour le maïs, les institutions qui ont la charge de ces collections pourraient constituer, à partir des populations de départ étudiées pour leur valeur propre et pour leur valeur en combinaison, un nombre limité de « pools », plus faciles à maintenir et permettant une utilisation raisonnée de la variabilité (GALLAIS *et al.*, 1992).

La forme actuelle de l'ancêtre présumé du mil, *P. glaucum* subsp. *violaceum*, que l'on rencontre dans toute l'Afrique sahélienne, et les espèces agamiques du genre *Pennisetum* constituent une autre source de diversité génétique, importante et utile pour le sélectionneur (HANNA, 1987).

### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

#### La sélection massale

Traditionnellement, les variétés sont des populations maintenues d'une génération à l'autre par simple sélection massale : le paysan choisit comme semences les grains produits par les individus qui correspondent le mieux au type qui l'intéresse.

La sélection massale est utilisée en vue d'établir une relation entre le rendement et tout un ensemble de caractères quantitatifs et qualitatifs. C'est ce qui a été réalisé au Sénégal avec la variété Souna PC28, qui présente un gain de productivité de 12 % par rapport à la population de départ et possède des épis plus gros et plus réguliers. Au Niger, la sélection menée sur un type Zongo a donné naissance à la variété P3 Kulu, qui, dans de bonnes conditions, peut produire jusqu'à 2,5 tonnes de grain par hectare avec un cycle de 90 à 95 jours (LAMBERT, 1983).

Le choix peut aussi porter sur des lignées, on parle alors de la sélection pedigree massale, qui est utilisée pour améliorer les caractères à forte valeur additive et donc de bonne héritabilité. Au Niger, ce type de sélection a été appliquée à l'écotype Haïni Kiré pour aboutir à une population précoce, Haïni Kiré Précoce (HKP), et à une population tardive, Haïni Kiré Normale (HKN).

La sélection massale est aujourd'hui plus ou moins abandonnée au profit des méthodes de sélection récurrente et de la création d'hybrides.

### La sélection récurrente

La sélection récurrente apparaît comme la méthode la plus rationnelle pour améliorer un caractère quantitatif, ou polygénique, dans les variétés. Les recombinaisons résultant des intercroisements à chaque cycle de sélection permettent un progrès génétique à long terme avec une sélection efficace sur plusieurs caractères. Il existe deux variantes de ce mode de sélection selon que l'on effectue un test top-cross ou un test sur descendances  $S_1$ .

Avec la sélection récurrente avec test top-cross, les plantes sélectionnées au sein de la population de départ sont pollinisées par l'ensemble de la population : il y a un top-cross avec la population. On obtient des familles dont les meilleures sont sélectionnées ; les plantes mères de ces familles étant intercroisées pour constituer la génération suivante. Cette méthode fondée sur une sélection sur la valeur additive est simple puisque la population elle-même est prise comme testeur, mais assez longue car un cycle de sélection comporte trois générations. Elle a été employée dès 1961 au Sénégal, puis au Niger, au Mali et au Burkina (NIANGADO et OUEDEBA, 1987). Parmi les nouvelles variétés ainsi créées, peu se sont montrées supérieures au témoin.

Dans la sélection récurrente avec test sur descendances  $S_1$ , les individus choisis pour leur phénotype dans la population de départ sont autofécondés. Ce sont leurs descendances  $S_1$  qui sont jugées sur leur valeur propre. Les meilleures familles sont croisées à la génération suivante pour donner la nouvelle population. La durée du cycle de sélection est là encore de trois générations. Cette méthode est très efficace pour les caractères additifs et permet également de sélectionner ou de contre-sélectionner les allèles récessifs masqués par l'état hétérozygote. Si, au Mali, les travaux conduits selon cette voie se sont révélés décevants, ils sont en revanche encourageants au Niger et au Burkina : les nouvelles variétés obtenues présentent un net gain de productivité (NIANGADO et OUEDEBA, 1987).

### L'utilisation de l'hétérosis

Des programmes de création d'hybrides entre lignées, d'hybrides entre populations et d'hybrides top-cross ont été entrepris pour améliorer le mil (LAMBERT, 1983). La création de variétés hybrides a conduit à rechercher des parents mâle-steriles. On dispose actuellement de différentes sources de cytoplasmes induisant une stérilité mâle, tels les cytoplasmes  $A_1$ ,  $A_2$  et  $A_3$  mis en évidence dans des croisements entre mil sauvage et mil cultivé (MARCHAIS et PERNES, 1985).

C'est en Inde et aux Etats-Unis que la vigueur hybride a été le plus exploitée. En Inde, 21 lignées mâle-stériles, avec des caractères morphologiques différents, sont prises en compte au AICPMIP, All India Coordinated Pearl Millet Improvement Project (RAI et KUMAR, 1994). Certaines variétés hybrides ont été largement acceptées par les paysans malgré de sérieuses attaques de mildiou. L'utilisation de formules variétales hybrides homogènes représente en effet un risque face aux pressions parasitaires. Des études ont également été réalisées en Afrique de l'Ouest. OUENDEBA *et al.* (1993) ont ainsi montré à partir de cinq populations locales que l'hétérosis pour la production de grains varie entre 25 % et 81 % pour les dix combinaisons testées. Mais il ressort des travaux de l'ICRISAT que, dans les conditions ouest-africaines, il serait souhaitable de recourir à une formule différente de type top-cross, en utilisant la protogynie ou un parent mâle-stérile sélectionné pour sa bonne aptitude à la combinaison.

### Les hybridations interspécifiques et le transfert de l'apomixie

Une autre voie d'amélioration des plantes cultivées consiste à incorporer dans leur génome des gènes nouveaux à partir des espèces des pools secondaire ou tertiaire. Chez le mil, comme c'est le cas pour beaucoup de plantes allogames, l'amélioration génétique conduit à la création de variétés sélectionnées de type hybride dont la reproduction demande un certain savoir-faire, ce qui rend l'agriculteur dépendant des producteurs de semences. L'apomixie présente alors un intérêt primordial : elle permet de fixer les variétés à l'état hétérozygote. Si son transfert à partir d'une des espèces du pool secondaire vers le type cultivé peut paraître difficile *a priori*, les résultats déjà obtenus sur le mil (HANNA, 1987 ; OZIAS-AKINS *et al.*, 1993) et sur d'autres espèces comme le maïs (SAVIDAN et DUJARDIN, 1992) sont prometteurs. Le transfert de l'apomixie dans le génome du mil rendrait possible une multiplication par grains sous forme clonale. L'équipe de Hanna travaille dans ce sens depuis une dizaine d'années en réalisant des croisements entre *P. squamulatum*, espèce apomictique, et *P. glaucum*, suivis de rétrocroisements. Les apports de la biologie moléculaire devraient permettre d'accélérer l'obtention d'un mil apomictique en facilitant le criblage de ce caractère dans les descendances.

En préalable à la diffusion d'une céréale transformée par l'apomixie, il faudra savoir coupler et contrôler les systèmes de reproduction sexuée et asexuée en s'inspirant du fonctionnement des complexes d'espèces agamiques qui évoluent dans la nature, afin de maintenir les possibilités de renouvellement de la variabilité.

## LES BIOTECHNOLOGIES

### La culture *in vitro*

Des plantules de mil ont été régénérées à partir de divers organes, mais ce sont les travaux réalisés à partir d'inflorescences immatures qui sont les plus nombreux (VASIL et VASIL, 1982 ; TALWAR et RACHID, 1990). Comme pour beaucoup

d'autres céréales, la régénération de plantules chez le mil s'effectue par embryogenèse somatique. Dans une étude réalisée sur dix génotypes différents, PINARD et CHANDRAPALAIA (1993) ont montré l'influence de l'âge de l'explant utilisé sur la régénération mais aussi la spécificité génotypique du phénomène.

L'embryogenèse somatique peut être utilisée comme source de diversité génétique liée à l'apparition de variants, en particulier dans le cas d'hybrides interspécifiques (OZIAS-AKINS *et al.*, 1989).

### Le marquage moléculaire

Une carte génétique du mil a été réalisée sur la base du polymorphisme des fragments de restriction (RFLP) d'une descendance  $F_2$  issue d'un croisement entre deux cultivars (LIU *et al.*, 1994). La carte résultant de croisements interspécifiques entre formes sauvages et formes cultivées est identique pour ce qui concerne l'ordre des marqueurs, mais elle est plus courte du fait des recombinaisons moins nombreuses (LIU *et al.*, 1994). Cette carte met à la disposition des sélectionneurs un grand nombre de marqueurs, qui peuvent servir à étiqueter différents gènes à effet quantitatif (QTL), mais aussi à réaliser une sélection assistée par marqueurs. Pour le mil, cette technique a déjà trouvé des applications, notamment dans le contrôle de la résistance au mildiou (JONES *et al.*, 1995) et de la tolérance à la chaleur (HOWARTH *et al.*, 1994).

## Le progrès génétique et la diffusion des variétés

### Les progrès réalisés

Nous donnons ici quelques exemples de méthodologie ainsi que les résultats obtenus dans le cadre de la stratégie d'amélioration génétique du mil pour l'Afrique de l'Ouest, développée actuellement par le centre sahélien de l'ICRISAT, au Niger.

#### LA RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE

En zone sahélienne, la pluviosité est très irrégulière et imprévisible. Une sécheresse intervenant juste avant la période de floraison est très courante, soit du fait de l'arrêt prématuré des pluies, soit à cause d'un déficit en eau du sol dû à des pluies insuffisantes en début de saison.

BIDINGER *et al.* (1987) ont mis au point un index de réponse à la sécheresse (DRI, *drought response index*). Une large gamme de génotypes a été testée dans des conditions hydriques différentes par FUSSEL *et al.* (1991), qui suggèrent la



sélection de génotypes à cycle court. BIELER (1992) a utilisé des méthodes expérimentales identiques pour étudier le développement des grains et recommande l'emploi de variétés à floraison précoce dont la vitesse de formation et de remplissage des grains est rapide afin d'échapper à la sécheresse.

La méthodologie présentée ci-dessus est appliquée dans certaines conditions : haut niveau d'intrants, densité de semis élevée, stress hydrique programmé dans le temps et en intensité. Selon PAYNE (1992), et du moins pour l'Afrique de l'Ouest, la sélection en station expérimentale sera d'autant plus efficace qu'elle s'effectuera dans des conditions proches de celles dans lesquelles les variétés seront diffusées, notamment pour la pluviosité, la fertilité du sol et la densité de plantation.

Pour augmenter les chances de réussite de la sélection de variétés tolérantes à la sécheresse, il sera nécessaire de s'assurer que la durée de la phase de maturation du grain est adaptée à la longueur de la saison de culture de façon à minimiser le risque d'un stress hydrique en fin de cycle. Il faudra également tenir compte des attaques d'insectes, qui sont en relation directe avec la précocité. La sélection visera à retenir des variétés de 90 à 100 jours.

#### LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

Il existe une littérature abondante sur la génétique de la résistance au mildiou (parfois spécifique à un pathotype particulier). D'importants progrès ont été réalisés dans le domaine de l'identification des sources de résistance, généralement d'origine ouest-africaine (SINGH *et al.*, 1987), et dans celui des techniques de criblage.

La résistance au mildiou est introduite dans les cultivars sélectionnés par les méthodes de sélection récurrente (WELTZIEN et KING, 1995). Elle peut être testée facilement grâce aux techniques de culture *in vitro* (PRABHU, 1985). Des recherches récentes ont mis en évidence des marqueurs moléculaires qui permettent de suivre la tolérance au mildiou au cours des générations d'un schéma d'amélioration (JONES *et al.*, 1995).

En Afrique de l'Ouest, on observe une forte variabilité du pathogène. La structure génétique des variétés populations, à haut niveau d'hétérogénéité, contribue à limiter la propagation de la maladie et les pertes de production. Dans ce domaine, des informations nouvelles ont été recueillies grâce à la mise au point des techniques de marquage moléculaire, dans le cadre d'une collaboration entre l'ICRISAT et le Cambridge Laboratory du Jones Innes Centre de Norwich, au Royaume-Uni (LIU *et al.*, 1994). Au Niger, l'ICRISAT élabore des méthodes de criblage au champ pour les périodes du maximum de pluies et de forte humidité. Une pépinière offre la possibilité de cribler plus de 600 entrées, parmi lesquelles on compte des variétés et des hybrides en essai, ainsi que des descendances de populations, tandis qu'une serre est disponible pour les études plus spécifiques. Le taux d'infection est exprimé en pourcentage du nombre de plantes atteintes par la maladie. La sélection

est poursuivie quand les variétés et les hybrides obtenus montrent de bons résultats dans les essais sur le terrain et présentent une attaque de mildiou inférieure à 10 %. La plupart du matériel retenu est d'origine ouest-africaine et manifeste une résistance satisfaisante.

Une attention toute particulière est portée au matériel mâle stérile ; les sources américaines et indiennes de stérilité mâle étant fortement sensibles à la maladie. La plupart des variétés avancées sont testées dans le cadre du programme multilocal conduit en Afrique de l'Ouest sur le mildiou et le charbon. Bon nombre d'entre elles sont résistantes dans les différents pays (GB8735, SOSAT-C88, ICMV-IS89305, ICMV-IS85333).

#### LA TOLÉRANCE AU STRIGA

A l'ICRISAT, le criblage n'a porté jusqu'alors que sur un nombre limité d'échantillons des formes cultivées et des formes sauvages de la collection et aucun niveau correct de résistance n'a été trouvé. Les variétés testées les plus précoces, dont le cycle complet est de 80 à 85 jours, semblent pouvoir échapper à l'infestation. La faible fertilité des sols ainsi que la pluviosité réduite favorisent les infestations de striga. Un système de contrôle du parasite devrait donc prévoir, outre l'utilisation de cultivars résistants au striga, l'apport d'intrants chimiques et de fumier, l'arrachage manuel du parasite avant la dispersion de ses semences et une rotation culturale ne faisant pas intervenir une autre céréale. La littérature ne mentionne rien sur l'hérédité de la résistance du mil au striga. KIM (1994) montre que, chez le maïs, la tolérance et la résistance sont polygéniques et signale, d'autre part, que cette tolérance est contrôlée par des gènes additifs alors que la résistance à l'émergence du striga est déterminée par des gènes non additifs.

La sélection du mil cultivé pour la résistance au striga n'a pas encore abouti à des résultats positifs. Actuellement, une variété avancée, ICMV-IS89305, dont le cycle du semis à la récolte est de cent jours est soumise à une sélection récurrente  $S_2$  sur une parcelle paysanne très infestée par le striga, sur la base des critères proposés par EJETA *et al.* (1991).

Une analyse du polymorphisme enzymatique a mis en évidence une différenciation génétique de *Striga hermonthica* entre les formes spécifiques du sorgho et celles du mil (FREITAG *et al.*, 1995).

## La multiplication et la diffusion des cultivars

#### LA MULTIPLICATION DES SEMENCES

La production de semences est une question complexe dans la mesure où la détection des hors-type est difficile. Les parcelles de multiplication doivent être parfaitement isolées afin d'éviter toute pollution due à du pollen étranger. En effet, le pollen de mil peut survivre à la dessiccation pendant près d'une

semaine et, par conséquent, peut être transporté sur de longues distances tout en conservant ses capacités à féconder (FRALEIGH, 1985). Une note technique réalisée par l'ICRISAT décrit la méthode de multiplication des variétés populations de mil (ANDREWS et HARINARAYANA, 1984). Les variétés populations améliorées sont de plus en plus diffusées, car elles sont bien adaptées aux pratiques culturales traditionnelles.

La multiplication des variétés populations se déroule selon quatre étapes : sélection, production des semences de base, certification, commercialisation. Les quantités de semences nécessaires pour emblaver des surfaces importantes peuvent être produites très rapidement pour être mises à la disposition des paysans. Le taux de multiplication du mil est très élevé puisque 3 ou 4 kilos de semences suffisent pour couvrir 1 hectare, qui produira 1 000 kilos de grains, même avec un faible apport d'intrants.

#### LES CONTRAINTES DE LA DIFFUSION D'UNE VARIÉTÉ AMÉLIORÉE

En Afrique de l'Ouest, il existe des exemples de variétés améliorées qui sont diffusées et acceptées par les paysans, mais à une échelle trop restreinte pour que cela ait des répercussions sur la production globale. Ce sont leur rendement élevé mais aussi leur précocité et la plus grande taille de leurs grains qui intéressent les paysans. On estime que seulement 2 à 10% des surfaces cultivées le sont avec des variétés améliorées. Ce faible taux trouve au moins trois explications : les variétés améliorées ne répondent pas toujours aux souhaits des paysans ; les techniques culturales traditionnelles ne permettent pas aux cultivars sélectionnés d'exprimer leur plein potentiel ; les services de multiplication et de diffusion des semences font défaut. Bien que la diffusion des variétés améliorées soit en augmentation, elle est freinée car elle n'est pas systématiquement accompagnée de la diffusion de l'information nécessaire auprès des paysans, qui d'ailleurs ne semblent pas toujours en exprimer la demande. Les autres facteurs qui limitent cette diffusion sont le coût élevé des semences et le manque d'expertises, d'études statistiques et de méthodes standardisées d'évaluation, ainsi que le manque de personnels qualifiés.

Il est très important que les paysans puissent participer à l'évaluation des nouvelles variétés dans les programmes d'amélioration. En effet, bien souvent, des caractéristiques importantes à leurs yeux, comme la production fourragère, échappent au sélectionneur de variétés pour la production de grains. Une enquête a été réalisée par un économiste de l'ICRISAT sur les préférences des paysans en Afrique de l'Ouest. Elle révèle que ceux-ci souhaitent disposer de variétés d'environ 2,5 mètres de hauteur, qui donnent de nombreuses talles productives et de longues chandelles avec des gros grains, sur un cycle inférieur ou égal à cent jours. Mais les préférences des paysans varient d'une région à l'autre, d'où l'intérêt d'une évaluation multilocale des variétés. Dans le cadre du réseau ouest et centre-africain de recherche sur le mil, un projet a été lancé en 1994 afin de prendre en compte les conditions socio-économiques dans

lesquelles sont mis en œuvre les systèmes de culture à base de mil. Ce projet concerne également l'évaluation économique des techniques, l'étude de la pérennité de certains systèmes de culture à base de mil, l'amélioration de la productivité et la formation des paysans. L'exécution de ce projet est essentiellement fondée sur la réalisation d'enquêtes et d'expérimentations en stations et en milieu paysan.

## Références bibliographiques

AMBLARD S., PERNES J., 1989. The identification of cultivated pearl millet (*Pennisetum*) amongst plant impressions on pottery from Oued Chebbi (Dhar Oualata, Mauritania). *African Archeological Review*, 7 : 117-126.

AMOUKOU I., MARCHAIS L., 1993. Evidence of a partial reproductive barrier between wild and cultivated pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Euphytica*, 67 : 19-26.

ANDREWS D.J., HARINARAYANA G., 1984. Procedure for the seed production of pearl millet varieties. Patancheru, Inde, ICRISAT, Information Bulletin n° 16.

ANDREWS D.J., KUMAR K.A., 1992. Pearl millet for food, feed and forage. *Advances in Agronomy*, 48 : 89-139.

BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., RAO G.D.P., 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet. 2. Estimation of genotypes response to stress. *Australian Journal of Agricultural Research*, 38 : 49-59.

BIELER P., 1992. Agronomic and physiological aspects of postflowering drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the Sahel. Thèse, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Suisse, 105 p.

BILQUEZ A.F., 1975. Amélioration des mils au Sénégal : synthèse des résultats obtenus au cours des quatre premières années de travail et conclusions générales. Bambey, Sénégal, ISRA, 57 p.

BONO M., 1973. Contribution à la morphosystématique des *Pennisetum* annuels cultivés pour leur grain en Afrique occidentale francophone. *L'Agronomie tropicale*, 28 : 229-356.

BRUNKEN J.N., 1977. A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Gramineae). *American Journal of Botany*, 64 : 161-176.

CHOWDHURY M.K.U., SMITH R.L., 1988. Mitochondrial DNA variation in pearl millet and related species. *Theoretical and Applied Genetics*, 76 : 25-32.

CLEMENT J.C., BEZANÇON G., BILLARD G., 1993. Prospections des mils cultivés et des mils sauvages de l'Afrique de l'Ouest. In : *Le mil en Afrique*, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 9-20.

DUJARDIN M., HANNA W.W., 1984. Cytogenetics of double cross hybrids between *Pennisetum americanum* × *P. purpureum* amphidiploids and *P. americanum* × *P. squamulatum* interspecific hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, 69 : 97-100.

- EJETA G., BUTLER L.G., HESS D., VOGLER R.K., 1991. Genetic and breeding strategies for striga resistance in sorghum. *In* : Vth International symposium on parasitic weeds, J.K. Ranson *et al.* éd., Nairobi, Kenya, p. 539-544
- FAO, 1996. Annuaire production : 1995. Rome, Italie, FAO, 235 p.
- FRALEIGH B., 1985. Contribution à l'étude de la fertilité du pollen de mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf. et Hubb.). Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 159 p.
- FREITAG J., RENNO J.F., HESS D.E., WELZ H.E., GEIGER H.H., 1995. Isozyme variations within and among *Striga hermonthica* populations collected from pearl millet and sorghum in Niger. Communication à la réunion de LARS, Bristol, Royaume-Uni.
- FUSSEL L.K., BIDINGER F.R., BIELER P., 1991. Crop physiology and breeding for drought tolerance: research and development. *Field Crops Research*, 27 : 183-199.
- GALLAIS A., DUVAL H., GARNIER P., CHARCOSSET A., 1992. Un exemple de gestion des ressources génétiques en vue de la sélection. *In* : Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes. Paris, France, BRG, p. 477-490.
- GAUT B.S., CLEGG M.T., 1993. Nucleotide polymorphism in the *Adh1* locus of pearl millet (*Pennisetum glaucum*, Poaceae). *Genetics*, 135 : 1091-1097.
- GEPTS P., CLEGG M.T., 1989. Genetic diversity in pearl millet, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., at the DNA sequence level. *Journal of Heredity*, 80 : 203-208.
- HANNA W.W., 1987. Utilization of wild relatives of pearl millet. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 33-42.
- HANNA W.W., 1990. Transfer of germplasm from the secondary to the primary gene pool in *Pennisetum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80 : 303-208.
- HARINARAYANA G., 1987. Pearl millet in Indian agriculture. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 5-17.
- HARLAN J.R., 1971. Agricultural origins: centers and non-centers. *Science*, 14 : 468-474.
- HARLAN J.R., DE WETT J.M.J., 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, 20 : 509-517.
- HESS D.E., 1994. Crop specific strains of *Striga hermonthica* in Niger. *Phytopathology*, 84 : 101-151.
- HOWARTH C.J., CAVAN G.P., SKOT K.P., LAYTON R.W.H., HASH C.T., WITCOMBE J.R., 1994. Mapping QTLs for heat tolerance in pearl millet. *In* : Use of molecular markers in sorghum and pearl millet breeding for developing countries, J.R. Witcombe et R.R. Duncan éd., Londres, Royaume-Uni, ODA, p. 80-85.
- INGHAM L.D., HANNA W.W., BAIER J.W., HANNAH L.C., 1993. Origin of the main class of repetitive DNA within selected *Pennisetum* species. *Molecular and General Genetics*, 238 : 350-356.
- JONES E.S., LIU C.J., GALE M.D., HASH C.T., WITCOMBE J.R., 1995. Mapping quantitative trait loci for downy mildew resistance in pearl millet. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 448-456.
- KIM S.K., 1994. Genetics of maize tolerance to *Striga hermonthica*. *Crop Science*, 34 : 900-907.

KUMAR K.A., 1989. Pearl millet: current status and future potential. *Outlook on Agriculture*, 18 : 46-53.

LAMBERT C., 1983. L'IRAT et l'amélioration du mil : présentation des travaux. *L'Agro-nomie tropicale*, 38 : 78-88.

LIU C., WITCOMBE J.R., HASH C.T., BUSO C.S., PITTAWAY T.S., NASH M., GALE M.D., 1994. Construction and application of RFLP-based genetic maps in pearl millet. *In* : Use of molecular markers in sorghum and pearl millet breeding for developing countries, J.R. Witcombe et R.R. Duncan éd., Norwich, Royaume-Uni, ODA, p. 57-64.

LUBBERS E.L., ARTHUR L., HANNA W.W., OZIAS-AKINS P., 1994. Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 636-642.

MARCHAIS L., PERNES J., 1985. Genetic divergence between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum typhoides*). 1. Male sterility. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 95 : 103-112.

MARCHAIS L., TOSTAIN S., AMOUKOU I., 1993. Signification taxonomique et évolutive de la structure génétique des mils pénicillaires. *In* : Le mil en Afrique, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 119-128.

NIANGADO O., OUEDEBA B., 1987. Amélioration variétale du mil en Afrique. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 83-94.

NWANZE K.F., HARRIS K.M., 1992. Insect pest of pearl millet in West Africa. *Review of Agricultural Entomology*, 80 : 1133-1155.

OUEDEBA B., EJETA G., HANNA W.W., KUMAR K.A., 1995. Diversity among African pearl millet landrace populations. *Crop Science*, 35 : 919-924.

OUEDEBA B., EJETA G., NYQUIST W.E., HANNA W.W., KUMAR K.A., 1993. Heterosis and combining ability among African pearl millet landraces. *Crop Science*, 33 : 735-739.

OZIAS-AKINS P., DUJARDIN M., HANNA W.W., VASIL I.K., 1989. Quantitative variation recovered from tissue cultures of an apomictic, interspecific *Pennisetum* hybrid. *Maydica*, 34 : 123-132.

OZIAS-AKINS P., LUBBERS E.L., HANNA W.W., MCNAY J.W., 1993. Transmission of the apomictic mode of reproduction in *Pennisetum*: co-inheritance of the trait and molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 85 : 632-638.

PAYNE W.A., 1992. Past research and future plans in millet physiology. Niamey, Niger, ICRISAT, 22 p.

PERNES J., COMBES D., LEBLANC J.M., 1984. Le mil. *In* : Gestion des ressources génétiques des plantes. 1. Monographies, J. Pernès éd., Paris, France, ACCT, p. 159-210.

PILATE-ANDRE S., LAMY F., SARR A., 1993. Diversité génétique des mils détectable par RFLP au niveau de la région du gène *Adh1*. *In* : Le mil en Afrique, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 67-75.

PINARD F., CHANDRAPALAI A., 1993. Pearl millet regeneration from immature inflorescences: influence of explant age, *in vitro* growth conditions and plant genotype on the regeneration potential. *In* : Le mil en Afrique, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 95-102.

- PORTERES R., 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale : centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux de l'agriculture antérieurs au XVI<sup>e</sup> siècle. *L'Agronomie tropicale*, 5 : 489-507.
- PRABHU M.S.C., 1985. Studies on the *in vitro* cultures of downy mildew pathogens of bajra and sorghum. Thèse, University of Mysore, Mysore, Inde.
- RAI K.N., KUMAR K.A., 1994. Pearl millet improvement at ICRISAT: an update. *International Sorghum and Millets Newsletter*, 35 : 1-29.
- RENNO J.F., SCHMELZER G.H., DE JONG J.H., 1995. Variation and geographical distribution of ploidy levels in *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) in Burkina Faso, Benin and southern Niger. *Plant Systematics and Evolution*, 198 : 89-100.
- RENNO J.F., WINKEL T., 1996. Phenology and reproductive effort of cultivated and wild forms of *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. under experimental conditions in the Sahel: implications for the maintenance of polymorphism in the species. *Canadian Journal of Botany*, 74 : 959-964.
- RENNO J.F., WINKEL T., BONNEFOUS F., BEZANÇON G., 1997. Experimental study of gene flow between wild and cultivated *Pennisetum glaucum*. *Canadian Journal of Botany*, 75 : 925-931.
- ROBERT T., LESPINASSE R., PERNES J., SARR A., 1991. Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome*, 34 : 195-200.
- SAVIDAN Y., DUJARDIN M., 1992. Apomixie : la prochaine révolution verte ? *La Recherche*, 23 : 236-334.
- SCHMELZER G.H., RENNO J.F., 1996. Genetic variability in the agamic species complex of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) originating from West Africa: observations of ploidy level and isozyme polymorphism. *In* : Réunion sur les plantes tropicales. Montpellier, France, EUCARPIA-CIRAD, p. 31-38.
- SINGH S.D., BALL S., THAKUR D.P., 1987. Problems and strategies in the control of downy mildew. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 161-172.
- SPENCER D.S.C., SIVAKUMAR M.V.K., 1987. Pearl millet in African agriculture. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 19-31.
- STEMLER A., 1990. A scanning electron microscopic analysis of plant impressions in pottery from the sites of Kadero, El Zakiab, Um Direiwa and El Kadada. *Archéologie du Nil moyen*, 4 : 87-105.
- TALWAR M., RACHID A., 1990. Factors affecting formation of somatic embryos and embryogenic callus from unemerged inflorescences of a gramineous crop, *Pennisetum*. *Annals of Botany*, 66 : 17-21.
- TOSTAIN S., 1992. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). 3. Wild millet. *Theoretical and Applied Genetics*, 83 : 733-742.
- TOSTAIN S., 1994. Evaluation de la diversité génétique des mils pénicillaires diploïdes, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., au moyen de marqueurs enzymatiques : étude des relations entre formes sauvages et cultivées. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 124, 331 p.

VASIL V., VASIL I.K., 1982. The ontogeny of somatic embryos of *Pennisetum americanum* (L.) K. Schum. 1. In cultured immature embryos. Botanical Gazette, 143 : 454-465.

WELTZIEN E., KING S.B., 1995. Recurrent selection for downy mildew resistance in pearl millet. Plant Breeding, 114 : 308-312.

WINKEL T., DO F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., à la sécheresse. L'Agronomie tropicale, 46 : 339-351.

WINKEL T., RENNO J.F., PAYNE W., 1997. Effect of the timing of water deficit on growth, phenology and yield of pearl millet, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., grown in Sahelian conditions. Journal of Experimental Botany, 48 : 1001-1009.

VAN DER ZON A.P.M., 1992. Graminées du Cameroun. 2. Flore. Wageningen, Pays-Bas, Wageningen Agricultural University Papers n° 92-1, 557 p.



# Le niébé

---

Rémy S. Pasquet, Jean-Pierre Baudoïn

Le niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp., est une des principales légumineuses alimentaires mondiales. Il est cultivé sur plus de 9 millions d'hectares, dans toutes les zones tropicales et dans le bassin méditerranéen. La production de graines dépasse 2,5 millions de tonnes et provient pour les deux tiers d'Afrique. Dans certains pays tropicaux, le niébé fournit plus de la moitié des protéines consommées et joue un rôle clé dans l'alimentation. Seuls parmi les pays développés, les Etats-Unis en produisent des quantités substantielles. Les variétés cultivées sont classées en « cultigrupes » ou groupes de cultivars.

En Afrique, on cultive le niébé avant tout pour ses graines sèches, cuisinées sous les formes les plus diverses. Mais, dans de nombreuses régions, on consomme aussi ses jeunes feuilles, fraîches ou séchées, et ses gousses immatures. Dans les régions sahéliennes de l'ouest et dans la région des Grands Lacs, on le cultive comme fourrage. Pour un usage textile, on utilisait dans le passé des niébés à longs pédoncules floraux — cultigruppe Textilis —, dont les graines n'étaient en général pas consommées. Ce cultigruppe, présent au début du siècle du delta intérieur du Niger au bassin du lac Tchad (CHEVALIER, 1944), est aujourd'hui en voie de disparition.

En Asie, le niébé est également cultivé pour ses graines, dans les régions les plus sèches, mais aussi pour son potentiel fourrager, en Inde. Dans les zones plus

humides de l'Asie du Sud-Est et du sud de la Chine, les gousses du haricot-kilomètre, qui appartient au cultigr groupe *Sesquipedalis*, sont consommées vertes.

Aux Etats-Unis, les graines sèches sont récoltées en Californie et dans l'ouest du Texas, alors que les pois verts sont produits, pour la conserverie ou la congélation, de l'est du Texas à la Floride et aux Carolines.

En dehors des Etats-Unis, où les recherches sur le niébé sont assez anciennes, les travaux d'amélioration variétale ont commencé dans les années 50 et 60 dans les instituts nationaux de recherche : au Nigeria, avec le développement de la variété *Ife Brown*, en Ouganda, en Tanzanie (SINGH et NTARE, 1985) et au Sénégal (TARDIEU et SENE, 1966 ; SENE et N'DIAYE, 1971, 1974). Ces travaux étaient fondés sur le tri des variétés collectées localement et sur l'hybridation entre des variétés autochtones et des variétés améliorées.

Au Sénégal, l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) a réalisé dans les années 50 des travaux d'amélioration variétale à partir, entre autres, de matériel provenant de prospections effectuées en Afrique de l'Ouest — au Niger et au Burkina notamment. Ces travaux ont abouti à des variétés performantes et sont aujourd'hui poursuivis par l'ISRA (Institut sénégalais de recherches agricoles).

A partir de 1970, l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) a organisé des travaux de collectes, d'évaluation, de sélection et de diffusion variétale pour toute l'Afrique, mais aussi pour les autres continents, en particulier pour le Brésil et la Caraïbe. Les progrès obtenus alors reposent essentiellement sur la disponibilité d'une large collection de base — plus de 15 000 introductions de formes sauvages et cultivées traditionnelles —, sur la mise au point de techniques rapides et simples de croisement, sur la découverte de plusieurs sources de stérilité mâle génique et sur une infrastructure décentralisée pour cribler les lignées hybrides dans des régions agroécologiques différentes, sous climats guinéens humides et subhumides, soudaniens et sahéliens (IITA, 1992).

## L'organisation évolutive

### La diversité des formes cultivées

Le genre *Vigna* (fabacées, *Papilionoideae*) appartient à la tribu des *Phaseoleae*, qui comprend aussi le pois d'Angole et le soja. Au sein des *Phaseoleae*, les genres *Vigna* et *Phaseolus* incluent nombre d'espèces cultivées : *V. unguiculata* et *V. subterranea* en Afrique ; *V. mungo*, *V. radiata*, *V. aconitifolia*, *V. angularis* et *V. umbellata* en Asie ; *P. vulgaris*, *P. lunatus* et *P. acutifolius* en Amérique.

La taxonomie actuelle du genre *Vigna* (MARECHAL *et al.*, 1978) est en contradiction avec les données biosystématiques récentes (VAILLANCOURT *et al.*, 1993b ; DELGADO-SALINAS *et al.*, 1993). Celles-ci distinguent un groupe d'espèces à

fleurs bleues ou jaunes, le sous-genre *Vigna*, un groupe d'espèces à fleurs roses, le sous-genre *Plectotropis*, un sous-genre asiatique, *Ceratotropis*, et un sous-genre primitif, *Haydonia*. Les espèces américaines devraient être exclues du genre *Vigna*.

Le niébé, qui est mentionné dès l'Antiquité par Dioscoride, a été décrit par Linné à partir d'une forme cultivée provenant des Antilles, sous le nom de *Dolichos unguiculatus*, qui deviendra *Vigna unguiculata*. *V. unguiculata* inclut les formes cultivées du niébé, *V. unguiculata* subsp. *unguiculata* var. *unguiculata*, des formes spontanées annuelles, *V. unguiculata* subsp. *unguiculata* var. *spontanea*, et des formes pérennes, réparties entre dix sous-espèces (PASQUET, 1996a). Le niébé est une espèce diploïde, avec  $2n = 22$  chromosomes de petite taille, comme chez la plupart des espèces de *Phaseolinae* (MARECHAL *et al.*, 1978).

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le niébé est une légumineuse herbacée tropicale. Le gel lui est fatal et une température d'au moins 8 à 11 °C est nécessaire à tous les stades de son développement; la température optimale se situe autour de 28 °C (CRAUFURD *et al.*, 1997).

La germination du niébé est épigée. Les réserves contenues dans les cotylédons — qui vont perdre tout leur poids avant de tomber — assurent une croissance vigoureuse à la plantule. La racine pivotante est en général bien développée, ce qui permet au niébé de suivre la descente des nappes d'eau en culture de décrue. Les racines portent des nodules qui renferment des bactéries fixatrices d'azote. La fixation de l'azote atmosphérique est considérée comme satisfaisante (MULONGOY, 1985).

Les deux premières feuilles sont opposées, sessiles et entières. Les feuilles sont ensuite alternes, pétiolées et trifoliolées. Outre une feuille, chaque nœud de la tige porte deux stipules prolongées sous l'insertion — ce qui caractérise *V. unguiculata* — et trois bourgeons axillaires capables de donner une tige latérale ou une inflorescence, même si un seul se développe, en général.

L'architecture de la plante est très variable selon le génotype et les conditions de température et de photopériode : depuis les formes érigées avec quelques courtes branches latérales jusqu'aux formes rampantes ou volubiles portant des tiges de cinquième ordre et plus, dont les branches de premier et de deuxième ordre peuvent dépasser 5 mètres de long.

L'inflorescence, toujours axillaire, est formée d'un pédoncule mesurant 10 à 30 centimètres, au bout duquel se trouve le rachis dont chaque nœud porte une paire de fleurs et un bourrelet de nectaires extrafloraux. Les fleurs papilionacées sont de grande taille. Les croisements sont faciles à réaliser (FERY, 1985).

Le niébé est une plante annuelle autogame (FERY, 1985). Chez les formes cultivées, les fleurs s'ouvrent en général à la fin de la nuit pour se fermer en fin de matinée. Mais la déhiscence des anthères se produit plusieurs

heures avant que la fleur ne s'ouvre alors que le stigmate est réceptif depuis deux jours (LADEINDE et BLISS, 1977).

Certaines formes spontanées pérennes sont considérées comme allogames. Cette allogamie ne résulte pas d'une incompatibilité, assez rare chez les *Phaseolinae*. Ces formes se caractérisent par un syndrome floral allogame — fleurs plus grandes, plus claires, à fort arôme, susceptibles de s'ouvrir deux jours consécutifs — et par une disposition particulière des anthères et du stigmate, qui empêche la remontée du pollen vers le stigmate, ce qui n'est pas le cas chez les fleurs autogames (LUSH, 1979). Pour les fleurs allogames, le taux de nouaison est faible et varie de 0 à 40 % — contre 70 à 100 % chez les formes autogames. Cette faible nouaison peut être compensée par une fécondation manuelle. Les formes allogames se caractérisent enfin par un nombre de grains de pollen par anthère plus élevé, de 600 à 1 200 contre 200 à 700 pour les formes autogames, même si l'indice de Cruden est peu modifié : 2,41 à 2,90 pour les formes allogames contre 2,38 à 2,64 pour les formes autogames (PASQUET, 1996a).

Un premier mutant mâle-stérile a été décrit chez le cultivar Poona. Les parties florales de ce mutant sont de taille plus petite et ses anthères avortent. Les anthères présentent un tissu sporogénique réduit et la méiose ne va pas au-delà du stade de la diakinèse. Un seul gène récessif (*ms*) contrôle ce caractère. Il existe un autre gène récessif mâle-stérile (*ms-2*) et une mutation morphologique responsable d'une stérilité mâle. Ce mutant présente des pétales de taille réduite qui enferment les étamines mais laissent émerger le style et le stigmate à un stade précoce de développement. Ce caractère est contrôlé par un seul gène récessif (*cp* pour *constricted petal*), qui paraît toutefois moins utile pour la sélection dans la mesure où le développement ultérieur des fleurs fécondées est très limité (FERY, 1985).

#### LES VARIATIONS AGROMORPHOLOGIQUES

Les formes cultivées se distinguent des formes sauvages par des gousses non déhiscents, par des graines et des gousses de taille plus importante et par des graines non dormantes (LUSH et EVANS, 1981).

Outre ces caractères liés à la domestication et quelques caractères mineurs — forme des feuilles (rhomboïde ou hastée) et pigmentation anthocyanique des entre-nœuds —, la longueur du pédoncule floral, la photosensibilité et la morphologie des graines et des gousses sont les principaux facteurs de variabilité chez les formes cultivées.

#### La longueur du pédoncule floral

La longueur du pédoncule permet de distinguer le cultigroupe *Textilis*, caractérisé par de longs pédoncules (planche XX, 3). Ce caractère pouvant être obtenu par l'action de mutagènes (JONES, 1965), son déterminisme pourrait être monogénique.

## La photosensibilité

La sensibilité à la photopériode est sans aucun doute le facteur de diversité le plus important. Ce caractère a été largement étudié, en particulier par STEELE (1972) et SUMMERFIELD *et al.* (1985). On distingue trois groupes.

Le premier groupe, photo-indépendant tardif, comprend des génotypes indifférents à la photopériode, d'habitus indéterminé, dont la croissance et le port, quelquefois érigé mais le plus souvent volubile, sont influencés par le thermopériodisme. Ces génotypes sont généralement tardifs et ont une floraison échelonnée au cours de la saison culturale, à partir de nœuds éloignés. On trouve ces cultivars dans les zones les plus proches de l'équateur comme les savanes guinéennes humides d'Afrique, où ils sont cultivés surtout en première saison humide.

Le deuxième groupe, photo-indépendant précoce, est constitué de génotypes également indifférents à la photopériode, mais d'habitus pseudo-déterminé, dont le port est érigé avec un nombre très limité de ramifications latérales. Ces génotypes fleurissent précocement à partir des premiers nœuds de la tige principale et donnent une production groupée, souvent récoltable au bout de deux mois. Ces variétés sont cultivées dans les zones de latitude élevée, en Inde, dans le bassin méditerranéen et aux Etats-Unis.

Le troisième groupe, photosensible, regroupe des génotypes sensibles à la photopériode et d'habitus indéterminé. Le port est généralement rampant et nettement moins volubile que chez les cultivars du premier groupe. Ce groupe englobe la plupart des cultivars traditionnels de l'Afrique soudano-sahélienne cultivés en association avec le sorgho et le mil. Leur photopériodisme de jours courts — leur floraison se produit quand la longueur du jour décroît au-dessous d'un certain seuil — leur confère une adaptabilité locale très marquée. Pour une localité donnée, tous les cultivars traditionnels commencent à fleurir de manière synchrone à la fin des pluies. Ainsi la nouaison et la phase de remplissage des gousses se situent-elles dans des conditions écologiques favorables : humidité résiduelle du sol suffisante, bonne interception lumineuse du fait de la sénescence foliaire des céréales associées, atmosphère plus sèche, spécialement pour les graines à tégument fin du cultigroupe *Melanophthalmus*. SUMMERFIELD *et al.* (1985) sont arrivés à une bonne modélisation du démarrage de la floraison en fonction de la température et de la photopériode.

Les deux derniers groupes — photo-indépendant précoce et photosensible — sont assez proches. Cultivés en jours très courts, ils sont indiscernables et les cultivars photosensibles présentent alors un port érigé et fleurissent dès les premiers nœuds. En revanche, les deux premiers groupes — photo-indépendant tardif et photo-indépendant précoce — sont bien distincts. Cultivés en jours longs, ils sont tardifs mais leurs ports, rampant pour l'un et volubile pour l'autre, apparaissent très différents. De plus, le groupe photo-indépendant précoce et le groupe photosensible ont relativement peu d'ovules par rapport au

groupe photo-indépendant tardif. Ainsi, ce n'est pas le photopériodisme qui permet de séparer les cultivars de niébé en deux grands groupes physiologiques comme le supposait STEELE (1972), mais l'aptitude à fleurir rapidement dès les premiers nœuds de la tige principale dans des conditions très inductives de jours courts.

La photosensibilité serait contrôlée par un seul gène et la photo-indépendance des cultivars précoces serait récessive (SENE, 1967). Le déterminisme génétique de la photo-indépendance des cultivars tardifs n'a pas été étudié.

### La morphologie des graines et des gousses

Les caractéristiques des graines et des gousses sont très diversifiées chez les formes cultivées. Elles sont largement utilisées pour décrire les cultivars (PIPER, 1912 ; PASQUET et FOTSO, 1994) et identifier les cultigrupes (PASQUET, 1996b).

La distribution des pigments anthocyaniques dans la gousse est très variable. La gousse peut être entièrement pourpre, pigmentée sur les valves, sur les sutures ou à son extrémité, marbrée ou dépourvue de pigments. Plusieurs gènes conditionnent ces différents phénotypes (FERY, 1985).

Les gousses des formes sauvages sont déhiscentes. Sèches, elles s'ouvrent de manière explosive et dispersent les graines. L'endocarpe des gousses déhiscentes présente près de la surface extérieure une couche de fibres spiralées. Cette couche est fortement réduite chez les formes cultivées. Sa disparition complète conduit chez quelques cultivars à une gousse sèche aux valves minces comme du papier. La déhiscence est contrôlée par un seul gène. Le caractère déhiscent est dominant (LUSH et EVANS, 1981).

Le cultigrupe *Sesquipedalis* se caractérise par une gousse très longue, charnue (au péricarpe fripé chez la gousse sèche) et des graines espacées dans la gousse. Ces caractères sont mono ou bigéniques. Le phénotype de ce cultigrupe est récessif. La forme réniforme de ses graines est aussi un caractère monogénique, mais dominant (FERY, 1985).

La couleur de la graine est déterminée par le gène *C*, *general color factor*, associé aux gènes contrôlant les types de pigments — anthocyanine acide, anthocyanine basique et mélanine — dans les différentes couches du tégument. En présence du gène *C*, la graine est colorée et la fleur est mauve, comme celle des formes sauvages. En son absence, la graine est partiellement blanche, ainsi que la fleur. Le gène *C* est dominant (FERY, 1985). Les phénotypes sauvages *Mottled* (marbrures marron correspondant au cultivar américain *Whippoorwill*), *Grey* (fines taches noires donnant un aspect général gris, correspondant aux cultivars américains *Taylor* et *New Era*) et *Speckled* (taches quadrangulaires noires qui peuvent couvrir uniformément la graine) seraient déterminés par trois gènes dont le mode d'expression n'est pas clairement établi (planche XX, 1). Plusieurs autres gènes déterminent les différentes couleurs (FERY, 1985). Mais la couleur n'est pas répartie uniformément sur la

graine ; elle concerne la zone de l'œil qui entoure le hile. La forme de l'œil est contrôlée par plusieurs gènes, qui sont à l'origine des phénotypes Self, Watson, Holstein, Small Eye, Very Small Eye ou Hilum Ring et qui déterminent aussi la répartition de la pigmentation mauve sur la fleur (FERY, 1985 ; DRABO *et al.*, 1988 ; planche XX, 1).

La nature du tégument est également une caractéristique importante de la graine. On trouve, en effet, deux types de tégument, l'un épais, lisse et plus ou moins brillant et l'autre mince, ridé et mat. Ces deux types semblent déterminés par au moins deux gènes et le phénotype à tégument lisse est dominant (FERY, 1985).

En revanche, le déterminisme génétique des caractères quantitatifs — taille des graines et des gousses, nombre d'ovules — n'est pas clairement élucidé (DRABO *et al.*, 1984 ; DRABO *et al.*, 1985 ; FERY, 1985).

#### LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Trois études isoenzymatiques ont été conduites sur les formes cultivées : la première portait sur 34 échantillons (PANELLA et GEPTS, 1992), la deuxième sur 112 échantillons (VAILLANCOURT *et al.*, 1993a), la dernière sur 191 échantillons (PASQUET, 1996b). Leurs résultats sont assez comparables : de 4 à 36 % des locus étudiés se sont révélés polymorphes, mais 4 à 11 % seulement au seuil de 0,95 %. On observe en moyenne 1,04 à 1,41 allèle par locus. La diversité génétique — de 0,018 à 0,054 — est très faible, même pour une plante autogame.

La séparation entre les cultigrupes est loin d'être nette. Dans l'étude de PASQUET (1996b), un tiers des échantillons, qui comprenaient des spécimens de chacun des cultigrupes, présentent le même profil. Par ailleurs, l'allèle le plus fréquent est le même pour tous les cultigrupes.

#### LA STRUCTURATION DE LA DIVERSITÉ

L'étude morphologique portant sur les dimensions des différents organes (feuilles, fleurs, gousses et graines), toutes plus ou moins corrélées, opposent les cultigrupes évolués, Unguiculata, Sesquipedalis et Melanophthalmus, aux cultigrupes plus primitifs, Biflora et Textilis (PASQUET, 1996b ; figure 1). Une relative déhiscence de la gousse est absente chez les cultivars évolués mais présente chez quelques cultivars primitifs.

Le nombre d'ovules fait apparaître deux ensembles : Unguiculata et Sesquipedalis, avec 17 à 24 ovules par gousse, d'une part, et Biflora et Melanophthalmus, avec 10 à 17 ovules par gousse, d'autre part. Le cultigruppe Textilis comprend à la fois des cultivars dont le nombre d'ovules est élevé et des cultivars dont le nombre d'ovules est faible. Le nombre d'ovules apparaît bien corrélé avec la photosensibilité — en fait l'aptitude à fleurir rapidement à partir des premiers nœuds de la tige principale dans des conditions très inductives de jours courts.

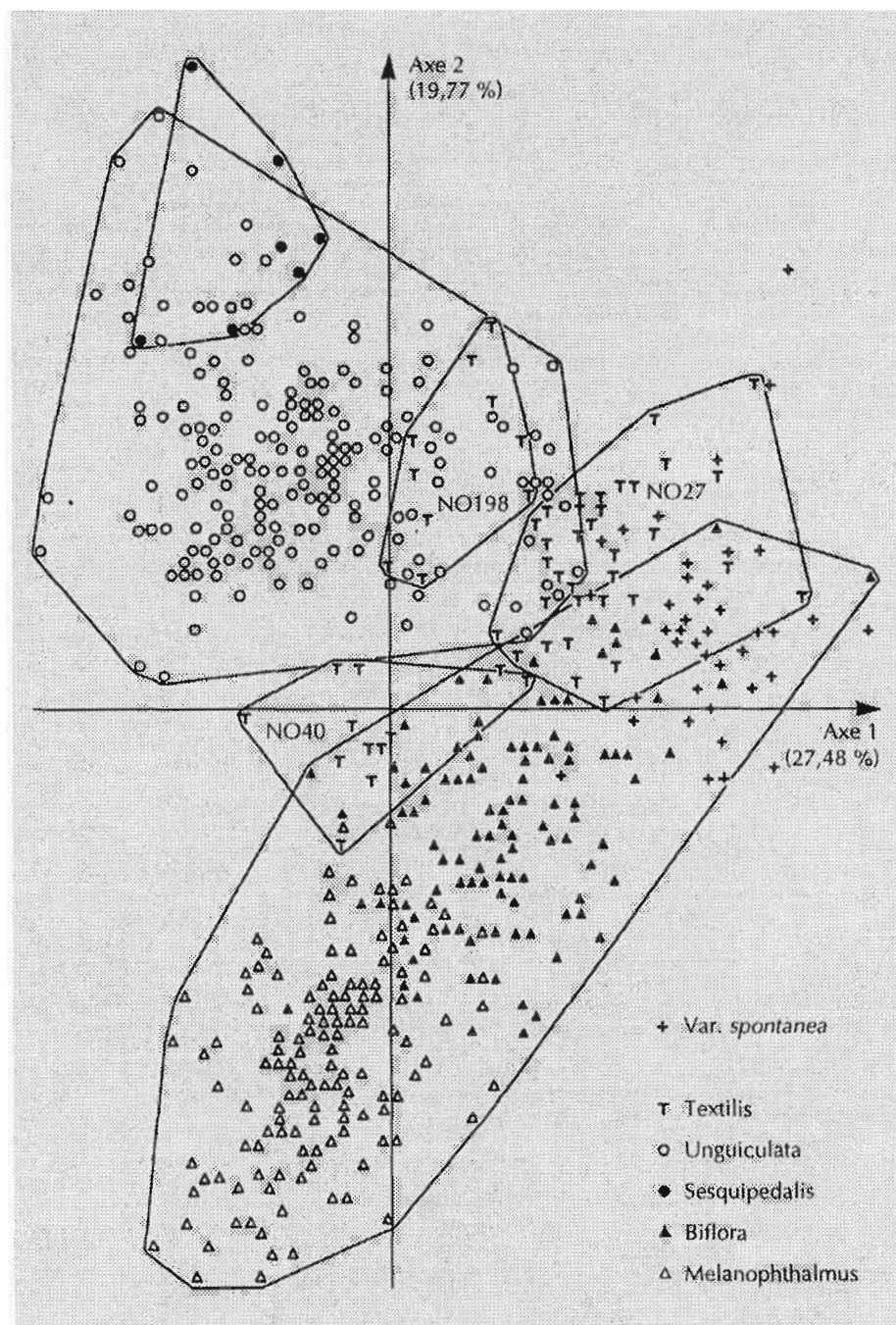


Figure 1. Analyse en composantes principales de données morphologiques (13 variables), d'après PASQUET (1996b). NO27, NO40 et NO198 sont trois cultivars du cultigruppe Textilis.



Les formes cultivées se scindent ainsi en deux ensembles morphophysiologiques assez bien caractérisés par le nombre d'ovules et la photosensibilité, avec dans chaque groupe, des formes primitives et des formes évoluées. Ce qui conduit à une classification en quatre cultigrupes, hormis *Textilis* (PASQUET, 1996b).

Le cultigruppe *Sesquipedalis* est caractérisé par de longues gousses charnues de 30 centimètres à 1 mètre de long, des graines réniformes espacées dans la gousse et un grand nombre d'ovules.

Le cultigruppe *Unguiculata* possède des gousses pendantes de 13 à 30 centimètres de long, des graines rhomboïdes et comprimées dans la gousse (par opposition au cultigruppe *Sesquipedalis*), mais un tégument des graines épais (par opposition au cultigruppe *Melanophthalmus*) et un nombre d'ovules élevé, supérieur à 17 (par opposition au cultigruppe *Biflora*). Les cultivars sont photo-indépendants tardifs (planche XX, 2).

Le cultigruppe *Melanophthalmus* se distingue du cultigruppe *Unguiculata* par un tégument des graines fin et souvent ridé et un faible nombre d'ovules (inférieur à 17). Ses cultivars sont photosensibles ou photo-indépendants précoces.

Le cultigruppe *Biflora* se reconnaît au tégument épais et lisse de ses graines et à son faible nombre d'ovules (inférieur à 17). Ses cultivars sont photosensibles ou photo-indépendants précoces.

Les deux ensembles morphophysiologiques définis sont difficiles à distinguer d'un point de vue isoenzymatique, ce qui ne serait pas le cas dans l'hypothèse d'une double domestication, comme pour *Phaseolus vulgaris* en Amérique ou *Oryza sativa* en Asie. Cela plaide en faveur d'une domestication unique des formes cultivées de *V. unguiculata*.

On note que les cultivars éthiopiens, qui appartiennent au cultigruppe *Biflora*, et le cultigruppe *Textilis* ont en commun des allèles qui ne se rencontrent chez aucune autre forme cultivée. Ces deux groupes à la morphologie plutôt primitive constituent deux pôles de variabilité importants. Les cultivars éthiopiens montrent aussi des similitudes isoenzymatiques avec le cultigruppe *Unguiculata*, ce qui pourrait les situer à la charnière des deux ensembles (*Unguiculata-Sesquipedalis* et *Biflora-Melanophthalmus*).

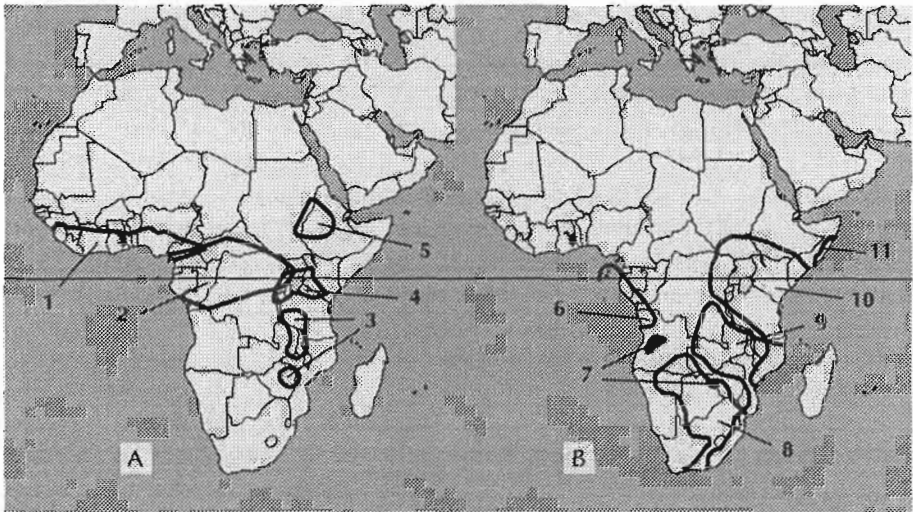
## Les formes sauvages apparentées

### L'ORGANISATION DE *V. UNGUICULATA*

L'espèce biologique *V. unguiculata*, telle qu'elle est définie par MARECHAL *et al.* (1978), est biologiquement bien isolée au sein du genre *Vigna*. Les tentatives d'hybridations interspécifiques ont toutes échoué, en particulier avec *V. vexillata* (BAUDOIN et MARECHAL, 1985; FATOKUN, 1991; BARONE *et al.*, 1992). Les barrières d'incompatibilité interspécifique se manifestent au stade prézygotique, dans les relations entre le pollen et le pistil, mais surtout postzygotique, avec l'avortement des embryons globulaires.

A l'intérieur de l'espèce *V. unguiculata*, on trouve à la fois des formes spontanées et des formes cultivées. Plusieurs classifications de l'espèce ont été proposées au cours des vingt dernières années. La plus récente retient 11 sous-espèces, qui se distinguent les unes des autres par divers caractères morphologiques — tubérisation de la racine, longueur des entre-nœuds du rachis de l'inflorescence, taille de la fleur, longueur des lobes du calice, torsion de la carène, nombre d'ovules... (PASQUET, 1996a, 1997 ; figure 2). Cinq de ces sous-espèces, spontanées, sont pérennes, allogames et adaptées à des milieux plutôt humides, comme les marges des forêts équatoriales ou d'altitude. Elles se reconnaissent surtout à leurs caractères floraux. Cinq autres, spontanées, pérennes et allo-autogames, se rencontrent dans les savanes et sont reconnaissables à leurs caractères végétatifs : pubescence, petite taille des graines ou forme particulière des feuilles. Enfin, une sous-espèce est annuelle (subsp. *unguiculata*) et comprend des formes spontanées (var. *spontanea*) et les formes cultivées (var. *unguiculata*). La variété *spontanea* est un taxon de savane qui apparaît souvent en situation adventice dans les champs cultivés ou sur leur bordure.

Les données isoenzymatiques confirment cette structuration : les sous-espèces allogames sont les plus éloignées des formes annuelles, alors que les sous-



espèces allo-autogames en sont plus proches (figure 3). Par ailleurs, il existe entre certaines sous-espèces pérennes éloignées des barrières génétiques partielles — taux de réussite des hybrides  $F_1$  très faible et fertilité médiocre de ces derniers —, alors que les croisements entre les formes pérennes proches et les formes annuelles ou cultivées conduisent à des  $F_1$  fertiles (RAWAL, 1975 ; NG, 1995 ; N. Echikh, comm. pers.)

Cela plaide en faveur de l'existence d'un pool génique secondaire, constitué par les sous-espèces pérennes allogames éloignées, autour d'un pool génique primaire rassemblant les formes spontanées annuelles et les sous-espèces pérennes proches allo-autogames.

Les formes cultivées sont génétiquement proches des formes spontanées annuelles et de la sous-espèce *pubescens*, mais plusieurs allèles séparent nettement les formes cultivées de la sous-espèce *pubescens* (PANELLA et GEPTS, 1992 ; VAILLANCOURT *et al.*, 1993a ; PASQUET, 1996b), ce qui justifie le regroupement dans la sous-espèce *unguiculata* des formes annuelles (var. *spontanea*) et des formes cultivées (var. *unguiculata*), comme l'avait suggéré LUSH (1979).

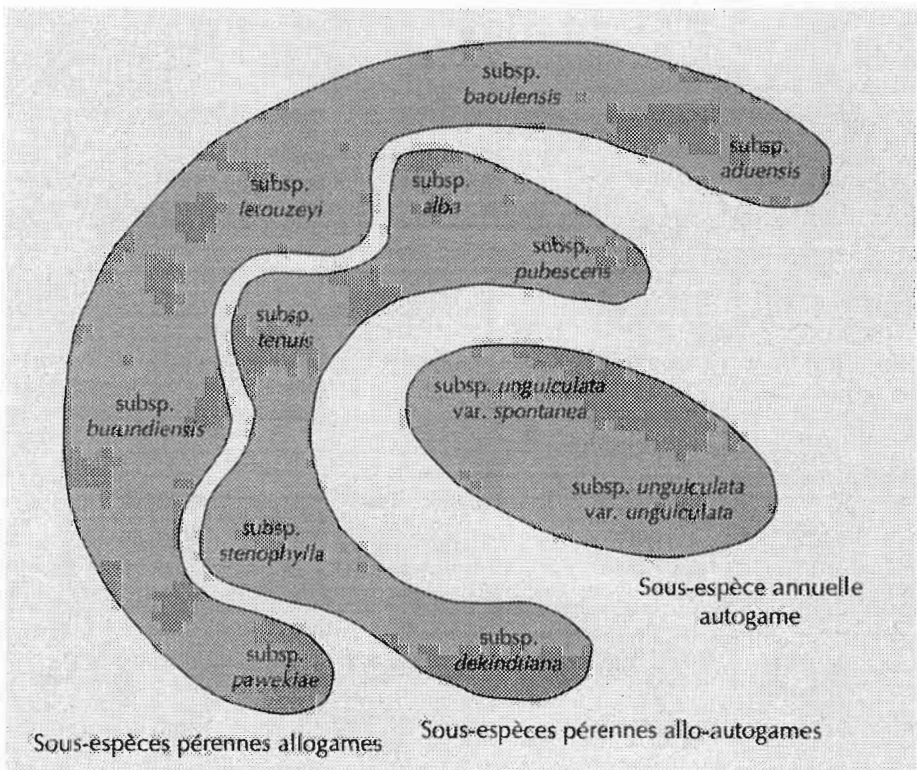


Figure 3. Schéma de l'organisation du pool génique de *V. unguiculata*. Les différents taxons sont situés selon leur distance par rapport à *V. unguiculata* var. *spontanea*.

La variabilité génétique des formes cultivées laisse supposer que le niébé a d'abord été cultivé pour ses fibres, puis pour ses graines, et, qu'à partir de là, des pressions de sélection différentes ont conduit aux cultigrupes *Unguiculata* et *Sesquipedalis*, en Asie, et *Melanophthalmus*, en Afrique de l'Ouest (PASQUET, 1996b). Cette hypothèse n'exclut pas celle d'un usage initial fourrager avancée par NG (1995), en particulier si les cultivars fourragers de la région du lac Victoria, non encore étudiés, apparaissaient proches des cultivars éthiopiens.

Selon cette hypothèse, le nord-est de l'Afrique (considéré dans un sens assez large) serait probablement le centre de domestication du niébé. Les études ethnobotaniques (PASQUET et FOTSO, 1994) et linguistiques menées au Cameroun montrent que le niébé est plus lié aux populations de langues tchadiques qu'aux populations de langues adamaoua et bénoué-congo. De la même manière, le cultigruppe *Textilis* serait lié aux locuteurs de langues nilo-sahariennes. Ces deux groupes linguistiques suggèrent une domestication dans le nord-est de l'Afrique.

#### LES FLUX DE GÈNES

La variété *spontanea* présente de nombreuses traces d'introgression avec les formes pérennes, qui expliquent sa relative variabilité. Certaines accessions sont manifestement intermédiaires entre des formes pérennes et des formes annuelles ou cultivées, comme cela a été prouvé par l'étude de plusieurs lignées provenant de graines de Richards 17805(K), un spécimen de la variété *spontanea* introgressé par la sous-espèce *pubescens* (PASQUET, 1996a).

Ces introgressions ont pu aussi se produire à des échelles plus importantes. Ainsi les formes annuelles d'Afrique australe, génétiquement éloignées de la variété *spontanea* mais morphologiquement semblables, doivent un certain nombre de leurs allèles à des formes pérennes locales. Les formes pérennes de l'intérieur du Congo, proches par leur morphologie des formes côtières (subsp. *alba*) sont, d'un point de vue isoenzymatique, impossibles à distinguer de la variété *spontanea*. Il en va de même pour certaines formes côtières autogames de la sous-espèce *tenuis*, plus ou moins proches génétiquement de la variété *spontanea*.

Les flux de gènes entre formes cultivées et formes annuelles n'ont pas encore été réellement étudiés. Les faibles taux d'allogamie observés chez les formes cultivées (FERY, 1985) pourraient laisser supposer que ces flux de gènes sont réduits. Les observations ont toutefois été réalisées, pour certaines, aux Etats-Unis — où les pollinisateurs les plus efficaces ne sont peut-être pas présents — et elles l'ont toutes été à partir de la couleur des graines, qui est liée à la couleur des fleurs. Or l'étude de LELEJI (1973) montre que les flux de gènes entre fleurs de même couleur sont beaucoup plus importants qu'entre fleurs de couleur différente.

En revanche, une première étude effectuée à partir de marqueurs isoenzymatiques a montré des taux d'allogamie bien supérieurs chez une population de formes spontanées annuelles du Niger. Les flux de gènes entre formes spontanées et formes cultivées, en particulier celles à fleur colorée, pourraient être importants.

# L'amélioration variétale

## Les types variétaux

Dans les exploitations agricoles traditionnelles des régions tropicales, les variétés de niébé se présentent souvent comme des mosaïques de morphotypes, aux rendements faibles mais stables, qui se distinguent par la forme, la dimension et la couleur de leurs graines et par leur habitus de croissance. Ces variétés ou mélanges de variétés locales résultent en fait d'une longue sélection empirique, régulièrement redynamisée par les paysans ne disposant pas d'intrants. Ce processus d'évolution, de domestication et de sélection, régulé à la fois par des facteurs anthropiques et écologiques, a donné naissance à des formes diversifiées, en particulier pour leur réponse à la durée du jour.

Les critères d'adaptation et de productivité du niébé varient en fonction de la nature des systèmes culturaux adoptés par les paysans, des conditions écologiques très diversifiées et des habitudes alimentaires des populations. L'évolution des formules variétales est en partie le résultat de l'orientation des programmes de sélection génétique entrepris dans les années 50-60. Ces recherches ont été réalisées pour les systèmes modernes de haute technicité comme celui des variétés horticoles nord-américaines (FERY, 1990) mais aussi pour des systèmes spécifiques comme celui des variétés fourragères ou potagères d'Asie du Sud-Est (MISHRA *et al.*, 1985) et pour les systèmes traditionnels de cultures multiples pratiqués en Afrique et en Amérique latine (WATT *et al.*, 1985 ; IITA, 1992). Toutes ces investigations ont abouti à la création de variétés lignées, parfois intégrées dans des mélanges variétaux au sein de systèmes culturaux multiples. Ce sont ces systèmes et leurs contraintes qui constituent le cadre des travaux de sélection variétale du niébé sous les tropiques, principalement en Afrique. Nous n'aborderons pas les problèmes posés par l'amélioration en Amérique du Nord et en Asie du Sud-Est.

## Les objectifs de sélection

L'objectif principal d'un programme d'amélioration est de créer des variétés au rendement élevé et stable, adaptées aux conditions physiques et biologiques des principales zones agroécologiques — forêt subhumide, savane guinéenne, soudanienne et sahélienne — et conformes aux exigences des consommateurs. Ces variétés devront s'adapter à différents modes de culture : cultures pures et associées, cultures pluviales et de contre-saison. Les critères de sélection sont multiples (tableau 1).

En premier lieu, on retient l'adaptation aux contraintes biotiques, qui est un objectif prioritaire mais variable selon les zones agroécologiques (SINGH et NTARE, 1985 ; IITA, 1992 ; SINGH *et al.*, 1992). Le niébé est en effet réputé pour sa sensibilité à de nombreux parasites, en particulier si les conditions de cultures

Tableau 1. Objectifs de sélection.

Objectifs de sélection	Critères
Production élevée et stable de graines sèches	Sans intrant : de 100 à 400 kg/ha Avec intrant : de 800 à 3 000 kg/ha
Adaptation à la culture en association	Tolérance à l'ombrage, vigueur au stade juvénile Précocité et indifférence à la photopériode, si le niébé est récolté avant la culture associée (sorgho ou mil) Tardiveté et sensibilité à la photopériode, si le niébé est récolté après la culture associée
Résistance aux contraintes biotiques	Première priorité : <i>Maruca testulalis</i> , <i>Clavigralla</i> spp., <i>Anoplocnemis</i> sp., <i>Riptortus</i> sp., <i>Nezara viridula</i> Deuxième priorité : <i>Striga gesnerioides</i> et <i>Alectra vogelii</i> Troisième priorité : <i>Colletotrichum</i> sp., <i>Xanthomonas</i> sp., mosaïques et marbrures virales
Tolérance aux contraintes abiotiques	Sécheresse, température élevée, pauvreté et acidité des sols
Qualité et acceptabilité des graines	Dimension, couleur et texture tégumentaire Teneur en protéines et en acides aminés soufrés

sont fraîches ou humides : les fontes de semis (*Pythium aphanidermatum*, *Rhizoctonia solani* et *Colletotrichum capsii*), l'antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*), la rhizoctoniose (*Rhizoctonia solani*), la fusariose (*Fusarium oxysporum*), la pourriture radiculaire et la nécrose du collet (*Sclerotium rolfsii*), les cercosporioses (*Pseudocercospora cruenta* et *Cercospora canescens*), la rouille (*Uromyces appendiculatus*), la septoriose (*Septoria vignae* et *S. vignicola*), la graisse (*Xanthomonas* sp.), les viroses (*cowpea yellow mosaic virus*, *cowpea aphid-born mosaic virus*, *cowpea mottle virus*, *cucumber mosaic virus*, *cowpea mild mottle virus*, *cowpea golden mosaic virus*), etc. A ces pathologies, viennent s'ajouter, en zone sahélienne, les problèmes dus aux plantes parasites, *Striga gesnerioides* et *Alectra vogelii*. Le niébé est également victime de ravageurs à tous les stades de sa croissance : les nématodes (*Meloidogyne*, *Rotylenchus* et *Pratylenchus*) sur les racines ; les aphides (*Aphis craccivora*), les cicadelles (*Empoasca* spp.), les galeruques (*Ootheca* spp.) et la mouche du haricot (*Ophiomyia* spp.) sur les plantules et les organes végétatifs ; les thrips (*Megalurothrips sjostedti*) sur les fleurs, généralement au début de la phase de reproduction ; les foreuses des gousses (*Maruca testulalis*) et les punaises (*Clavigralla* spp., *Anoplocnemis* sp., *Riptortus* sp., *Nezara viridula*, etc.) sur les gousses. Enfin, les bruches (*Callosobruchus maculatus* et *C. chinensis*) provoquent des dégâts considérables dans les stocks de graines.

L'adaptation aux contraintes abiotiques constitue dans certaines conditions de culture un critère important : sécheresse, chaleur — même si le niébé est relativement bien adapté à ces deux contraintes —, carences en azote et en phosphore, acidité et toxicité aluminique des sols. De même, la qualité et l'acceptabilité des graines revêtent une importance particulière dès lors que la production est destinée à l'alimentation humaine : couleur, forme, dimensions et nature du tégument de la graine, teneur en protéines, teneur en acides aminés et durée de cuisson.

La productivité est un objectif primordial. Elle englobe toutes les composantes morphophysiologiques du rendement en graines : nombre et dimension des gousses et des graines, poids de 100 graines, dimension et durée de vie des feuilles, indice de surface foliaire, réaction au photothermopériodisme, précocité et tardiveté, capacité de fixation symbiotique, etc.

En région tropicale, on insiste particulièrement sur la quantité de biomasse aérienne formée avant la floraison — comme support de l'activité symbiotique et de la formation des fruits —, sur l'indice à la récolte (le rapport entre le poids des graines sèches et le poids total de la plante), sur le nombre de jours du semis à la maturité et sur la durée de remplissage des gousses — une durée trop courte affectant le rendement en qualité et en quantité. Les critères de productivité devront être ajustés en fonction des systèmes culturaux. Ainsi, dans l'association culturale, la priorité est-elle donnée à une bonne vigueur de croissance au stade plantule, à une réponse positive aux densités élevées, à la tolérance à l'ombrage, à l'utilisation efficace de l'eau et des éléments nutritifs et à une forte capacité de fixation symbiotique (BAUDOIN *et al.*, 1995).

## Les méthodes d'amélioration génétique

Un programme d'amélioration variétale du niébé est nécessairement complexe. Il vise à introduire des caractères de résistance ou de tolérance aux multiples contraintes biotiques et abiotiques dans des lignées qui devront s'adapter à diverses situations agroclimatiques et qui se caractériseront en conséquence par une large gamme d'habitus de croissance, de réponse à la photopériode et de maturité. Le succès d'un tel programme dépendra de plusieurs facteurs comme le système de reproduction (à dominance autogame), l'amplitude du réservoir génétique primaire et secondaire disponible, les schémas de sélection adoptés, la rapidité d'avancement des générations et le déterminisme génétique des caractères désirés.

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Pour créer une variabilité suffisante chez le niébé, on a recours à l'hybridation. Jusqu'à présent, ce sont surtout les croisements entre formes cultivées qui ont été exploités en amélioration variétale. Les croisements entre formes sauvages et formes cultivées n'ont pas fait l'objet de la même intensité de sélection. La

meilleure connaissance de l'organisation génétique du complexe *V. unguiculata* et la mise en évidence d'un pool génique secondaire, comprenant les formes sauvages pérennes, devraient constituer des facteurs clés pour la création d'une plus large variabilité génétique parmi le matériel hybride en disjonction.

#### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Le niébé est amélioré selon les schémas classiques de sélection des plantes autogames : sélection massale et reprise en lignée pure à partir de variétés de pays ou de mélanges variétaux, sélection généalogique après la combinaison en croisement entre variétés locales et introduites, rétrocroisements, méthode des populations hybrides et de la filiation unipare (SENE et N'DIAYE, 1971, 1974 ; SINGH et NTARE 1985 ; Obisesan, 1992).

Ces schémas ont été utilisés avec des objectifs souvent précis et pour des caractères à hérédité oligogénique (port érigé, indifférence à la photopériode, résistance aux maladies) ou à forte héritabilité (poids de 100 graines). Les progrès sont cependant limités par le mode de reproduction du niébé, par la faible héritabilité de certains caractères et par le petit nombre de parents qui peuvent être raisonnablement manipulés. Les probabilités d'obtenir de nouvelles combinaisons sont faibles de même que celles d'aboutir à des niveaux élevés et stables de résistance aux maladies. Ces méthodes conventionnelles ne sont pas non plus très efficaces lorsqu'il s'agit d'introduire dans le matériel testé de nombreux caractères à la fois, souvent de nature polygénique.

Dans les années 70, l'IITA a mis au point une méthode d'amélioration des populations, la sélection cumulative, qui tire profit de la découverte de la stérilité mâle génique et d'une technique rapide d'hybridation artificielle. Cette méthode a permis de créer un ensemble de lignées cumulant des résistances à plusieurs maladies, une large gamme de précocité et d'habitus de croissance et une production élevée en graines. Ces lignées ont été soumises à des rétrocroisements pour introduire les caractères recherchés de la graine (grande dimension, couleur blanche ou brune et tégument rugueux). Par la suite, les efforts se sont poursuivis pour incorporer la résistance partielle ou la tolérance à plusieurs ravageurs : *Maruca testulalis*, *Megalurothrips sjostedti*, *Callosobruchus maculatus* — sans grand succès jusqu'à présent —, *Striga gesnerioides* et *Alectra vogelii* — avec pour ces deux hémiparasites des résultats positifs (SINGH et NTARE, 1985 ; IITA, 1992).

Aujourd'hui, le défi majeur de la sélection est de créer des variétés plus résistantes aux nombreux ravageurs des gousses et des graines (chenilles foreuses et punaises des gousses, bruches). Cet objectif ne sera atteint qu'en exploitant le réservoir génétique des formes sauvages ou des espèces apparentées.

#### LES OUTILS DE LA BIOTECHNOLOGIE

La sélection du niébé dispose désormais de nouveaux outils biotechnologiques : les cultures de tissus, la transformation génétique et l'analyse moléculaire du



génome. Un réseau sur les biotechnologies du niébé a d'ailleurs été mis en place par l'IITA afin de résoudre les problèmes qui n'ont pas trouvé de solutions satisfaisantes par les voies conventionnelles.

Une carte génétique du niébé a été établie à partir des marqueurs RFLP et RAPD (FATOKUN *et al.*, 1993 ; MENANDEZ, 1995 ; MYERS *et al.*, 1996). Cette carte a permis d'identifier des QTL pour le poids des graines, la longueur des gousses et la résistance aux aphides. Les résultats ont aussi mis en évidence la forte homologie génomique des variétés cultivées du niébé : ce manque de polymorphisme, maintenant bien connu chez les variétés traditionnelles, s'explique aussi par la faible exploitation des formes sauvages dans les programmes d'hybridations.

Une technique de sauvetage d'embryons a été mise au point pour les embryons globulaires provenant de l'hybride interspécifique entre *V. unguiculata* et une espèce résistante à plusieurs ravageurs, notamment les foreuses des gousses, *V. vexillata* (MURDOCK, 1992 ; IITA, 1995). Mais le niébé, comme la plupart des légumineuses diploïdes, reste une plante récalcitrante, particulièrement lors de la phase clé de régénération.

Des travaux se poursuivent sur la transformation du niébé par la technique biolistique et la coculture avec *Agrobacterium tumefaciens* (MURDOCK, 1992). La priorité est donnée à l'identification, au sein du genre *Vigna*, de gènes codant les protéines servant d'agents de protection — inhibiteurs de protéase, lectines — ainsi qu'à l'introduction de gènes codant des protéines toxiques, comme la protoxine de *Bacillus thuringiensis*. Ces gènes pourraient accroître la résistance du niébé aux bruches et aux punaises des gousses.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les travaux d'amélioration

Les exemples de travaux d'amélioration variétale présentés ici concernent uniquement la création de lignées productives adaptées aux systèmes culturaux traditionnels à intrants limités.

#### L'AMÉLIORATION AU SÉNÉGAL

Au Sénégal, l'IRAT et le Centre de recherche agronomique de Bambey ont entrepris en 1959 des travaux de sélection variétale du niébé pour la zone septentrionale et centrale du pays, où la saison humide dure de deux à trois mois, avec des précipitations de 300 à 450 millimètres par an. Les premiers objectifs

étaient de créer des variétés productives, à cycle court de 75 jours du semis à la maturité, indifférentes à la photopériode, à port dressé net, donc à croissance pseudo-déterminée, résistantes à la verse, donnant une récolte groupée, des gousses vert clair et des graines de couleur crème (SENE et N'DIAYE, 1971, 1974). Pour atteindre ces objectifs, des hybrides ont été réalisés entre variétés locales et introduites et des schémas de sélection simples, rapides et peu coûteux ont été menés à partir de ce matériel : sélection massale, généalogique ou en mélange (populations hybrides). La conduite des descendance en mélange (*bulk*) s'est avérée la plus séduisante. Ses avantages sont l'absence de choix précoce au sein de populations en disjonction et la simplicité matérielle et technique des protocoles. La méthode est d'autant plus efficace qu'elle se déroule dans des conditions de sélection naturelle bien équilibrées et peu intensives. Elle présente néanmoins l'inconvénient de favoriser les génotypes les plus prolifiques, c'est-à-dire les individus à petites graines. La méthode doit en conséquence s'accompagner d'une sélection privilégiant les grosses graines, caractère dont l'héritabilité est bonne. Les travaux d'amélioration variétale menés au Sénégal ont permis de développer des variétés satisfaisantes comme N58-57 et N59-25. Ces variétés ont été intégrées dans des programmes de croisements à plusieurs parents afin de cumuler des caractères agronomiques intéressants : les sélections réalisées à partir de ces hybrides multiples ont donné des variétés lignées améliorées.

A l'heure actuelle, l'ISRA a établi une collaboration avec l'université californienne de Riverside, aux Etats-Unis, afin d'améliorer la tolérance à la sécheresse du niébé. Trois caractéristiques contribuent à cette résistance : une floraison précoce, un retard de la sénescence foliaire et un allongement de la durée de la floraison (HALL *et al.*, 1997). Des croisements ont été réalisés entre une variété traditionnelle du nord du pays résistante à *Xanthomonas campestris* pv. *vignicola* et une lignée sélectionnée par l'IITA pour sa résistance partielle à *Callosobruchus maculatus* et au *cowpea aphid-born mosaic virus*. Une sélection dans les descendance de cet hybride a permis de créer la variété Mouride, à croissance indéterminée et de port semi-érigé (CISSE *et al.*, 1995). Cette variété associe une bonne production en graines — 1 tonne par hectare en culture pure — à des caractères de rusticité comme la résistance aux trois ennemis précités et la résistance partielle à *Striga gesnerioides*.

#### LES TRAVAUX DE L'IITA

Les premiers travaux de l'IITA, de 1971 à 1978, ont abouti à la création des lignées Vita, IT, Tvx, combinant une bonne architecture foliaire et générative, des rendements élevés en graines et des résistances multiples aux maladies. Quelques lignées se caractérisaient également par une résistance partielle aux cicadelles, aux aphides et aux bruches (SINGH et NTARE, 1985).

Plusieurs obstacles se sont néanmoins opposés à l'introduction généralisée de ce matériel au sein des systèmes culturels traditionnels. Les graines de la

plupart des lignées Vita, de petite taille et à tégument lisse et épais, ne conviennent pas aux consommateurs d'Afrique de l'Ouest, qui préfèrent de grandes graines blanches ou brunes, à tégument fin et rugueux qui s'élimine facilement après trempage. Ce matériel est, de plus, mal adapté aux systèmes de cultures associées, qui demandent un habitus et une durée de croissance végétative appropriés ainsi qu'une bonne tolérance à l'ombrage. Il présente également l'inconvénient d'une sensibilité à diverses contraintes — stress thermique et hydrique, acidité et toxicité aluminique des sols —, et surtout aux ravageurs des gousses — foreuses et punaises — et aux plantes parasites. Ces variétés ne peuvent pas satisfaire aux usages multiples d'une exploitation agricole traditionnelle : graines pour l'alimentation humaine, feuilles et gousses pour l'alimentation animale et résidus culturaux pour la protection et l'entretien de la fertilité des sols.

A partir de 1980, l'IITA a mené des travaux d'évaluation et de sélection de lignées adaptées aux systèmes de cultures multiples, en particulier aux associations entre une céréale, comme le sorgho, le maïs ou le mil, et le niébé, qui prévalent dans les climats subhumides et semi-arides. Ces travaux ont été confortés par des recherches sur les pratiques culturales — densités et dates de semis — et sur les méthodes de lutte biologique intégrée. Les critères de sélection d'une variété de niébé destinée à être associée au maïs ont été définis et l'organisation correspondante des essais d'amélioration variétale a été établie par WIEN et SMITHSON (1981). Ces auteurs insistent sur la corrélation positive entre, d'une part, la biomasse et la tardiveté et, d'autre part, le rendement en graines chez le niébé associé. Ils préconisent une sélection en culture pure pour des caractères ne manifestant pas une interaction marquée avec le système cultural, comme la réaction aux maladies et aux ravageurs et le type de graines. En revanche, ils insistent sur la nécessaire évaluation en culture associée de caractères comme la vigueur de croissance ou l'importance de la biomasse végétative avant la floraison.

Ces travaux d'amélioration variétale pour les cultures multiples ont été poursuivis et constituent un axe prioritaire d'investigation pour l'IITA, en particulier dans les régions semi-arides (NTARE, 1989 ; IITA, 1993). Pour la bonne adaptation à ces systèmes culturaux, la priorité est donnée aux plantes à croissance indéterminée et à port rampant. L'objectif premier est de stabiliser les rendements en graines entre 100 et 200 kilos par hectare, sans application d'intrants. Le deuxième objectif est de créer des variétés d'élite à fort potentiel de production — de 800 à 1 000 kilos par hectare — sans engrais, mais qui nécessitent deux ou trois traitements insecticides pour lutter contre les ravageurs des fleurs, des gousses et des graines.

L'IITA mène également des recherches, en collaboration avec l'université Ahmadu Bello de Samaru au Nigeria, pour combiner la résistance multiple aux maladies et aux ravageurs de certaines lignées de niébé avec la résistance à *Striga gesnerioides* et à *Alectra vogelii*. A partir d'un croisement entre une variété locale du Botswana, B301, résistante aux deux plantes parasites, et une

variété de l'IITA sensible à ces deux parasites mais résistante aux aphides, aux thrips et à plusieurs maladies, il a été possible de développer un matériel avancé performant par sélection généalogique et rétrocroisement (SINGH et EMECHEBE, 1997).

## La multiplication et la diffusion des cultivars

Quelle que soit la stratégie d'amélioration adoptée pour le niébé, on ne peut perdre de vue la destination finale du produit sélectionné : le milieu rural tropical est caractérisé par la très grande variabilité des facteurs écologiques, économiques et sociaux. En conséquence, les variétés diffusées doivent présenter au stade final de la sélection une bonne homogénéité agronomique, mais également garder une réserve de polymorphisme génétique qui leur confère une souplesse adaptative. Comme le niébé doit s'adapter à des systèmes culturaux très diversifiés, il est essentiel de conduire des essais d'adaptation simulant la diversité de ces modes d'exploitation rurale.

Les lignées retenues sont multipliées en pollinisation libre, l'autogamie dominante du niébé ne nécessitant pas de fécondations contrôlées. Néanmoins, le manque d'infrastructures de multiplication variétale oblige souvent les centres de recherche à s'impliquer directement dans la multiplication de la plante initiale et de la semence de prébase. Depuis les années 70, des efforts très importants ont été accomplis en faveur de la production des semences des espèces vivrières dans les pays en développement. Ces efforts ont porté, dans une première phase, sur les céréales comme le blé, le riz et le maïs. Les légumineuses vivrières n'ont fait l'objet que d'une attention très sporadique. La production semencière des meilleures variétés du niébé constitue donc aussi un axe prioritaire pour les travaux à mener dans le futur.

## Références bibliographiques

BARONE A., DEL GIUDICE A., NG N.Q., 1992. Barriers to interspecific hybridization between *Vigna unguiculata* and *Vigna vexillata*. *Sexual Plant Reproduction*, 5 : 195-200.

BAUDOIN J.P., CAMARENA F., LOBO M., 1995. Amélioration de quatre espèces de légumineuses alimentaires tropicales : *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. polyanthus* et *P. lunatus*. Sélection intra et interspécifique. In : Quel avenir pour l'amélioration des plantes ? Dubois J. éd., Paris, France, John Libbey Eurotext, p. 31-49.

BAUDOIN J.P., MARECHAL R., 1985. Genetic diversity in *Vigna*. In : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 3-9.

CHEVALIER A., 1944. La dolique de Chine en Afrique. *Revue de botanique appliquée à l'agriculture tropicale*, 24 : 128-152.

- CISSE N., N'DIAYE M., THIAW S., HALL A.E., 1995. Registration of Mouride cowpea. *Crop Science*, 35 : 1215-1216.
- CRAUFURD P.Q., SUMMERFIELD R.J., ELLIS R.H., ROBERTS E.H., 1997. Photoperiod, temperature, and the growth and development of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *In* : Advances in cowpea research, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 75-86.
- DELGADO-SALINAS A., BRUNEAU A., DOYLE J.J., 1993. Chloroplast DNA phylogenetic studies in New World Phaseolinae (Leguminosae : Papilionoideae : Phaseoleae). *Systematic Botany*, 18 : 6-17.
- DRABO I., LADEINDE T.A.O., REDDEN R., SMITHSON J.B., 1985. Inheritance of seed size and number per pod in cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Field Crops Research*, 11 : 335-344.
- DRABO I., LADEINDE T.A.O., SMITHSON J.B., REDDEN R., 1988. Inheritance of eye pattern and seed coat colour in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Plant Breeding*, 100 : 119-123.
- DRABO I., REDDEN R., SMITHSON J.B., AGGARWAL V.D., 1984. Inheritance of seed size in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 33 : 929-934.
- FATOKUN C.A., 1991. Wide hybridization in cowpeas: problems and prospects. *Euphytica*, 54 : 137-140.
- FATOKUN C.A., DANESH D., MENANCIO-HAUTEA D.I., YOUNG N.D., 1993. A linkage map for cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. based on DNA markers (2n = 22). *In* : Genetic maps, locus maps of complex genomes (6th ed.), J.S. O'Brien éd., Cold Spring Harbor, Etats-Unis, Laboratory Press, p. 6256-6258.
- FERY R.L., 1985. The genetics of cowpea: a review of the world literature. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh *et* K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 25-62.
- FERY R.L., 1990. The cowpea: production, utilization, and research in the United States. *Horticultural Review*, 12 : 197-222.
- HALL A.E., THIAW S., ISMAIL A.M., EHLERS J.D., 1997. Water-use efficiency and drought adaptation of cowpea. *In* : Advances in cowpea research, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 87-98.
- IITA, 1992. Sustainable food production in sub-Saharan Africa. 1. IITA's contributions. Ibadan, Nigeria, IITA, 208 p.
- IITA, 1993. Rapport annuel 1992. Ibadan, Nigeria, IITA, 64 p.
- IITA, 1995. Rapport annuel 1994. Ibadan, Nigeria, IITA, 64 p.
- JONES S.T., 1965. Radiation-induced mutations in southern peas. *Journal of Heredity*, 56 : 273-276.
- LADEINDE T.A.O., BLISS F.A., 1977. Identification of the bud stage for pollinating without emasculation in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Nigerian Journal of Science*, 11 : 183-194.
- LELEJI O.I., 1973. Apparent preference by bees for different flower colours in cowpeas, *Vigna sinensis* (L.) Savi ex Hassk. *Euphytica*, 22 : 150-153.

- LUSH W.M., 1979. Floral morphology of wild and cultivated cowpeas. *Economic Botany*, 33 : 442-447.
- LUSH W.M., EVANS L.T., 1981. The domestication and improvement of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 30 : 579-587.
- MARECHAL R., MASHERPA J.M., STAINIER F., 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (*Papilionaceae*) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera*, 28 : 1-273.
- MENANDEZ C.M., 1995. Heritability of carbon isotope discrimination and correlations with agronomic traits and a genetic linkage map of cowpea. Thèse PhD, University of California, Riverside, Etats-Unis, 130 p.
- MISHRA S.N., VERMA J.S., JAYASEKARA S.J.B.A., 1985. Breeding cowpeas to suit Asian cropping systems and consumer tastes. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 117-123.
- MULONGOY K., 1985. Nitrogen-fixing symbiosis and tropical ecosystems. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 307-315.
- MURDOCK L.L., 1992. Improving insect resistance in cowpea through biotechnology: initiatives at Purdue University, USA. *In* : Biotechnology: enhancing research on tropical crops in Africa, G. Thottappilly et al. éd., Ibadan, Nigeria, IITA, p. 313-320.
- MYERS G.O., FATOKUN C.A., YOUNG N.D., 1996. RFLP mapping of an aphid resistance gene in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 91: 181-187.
- NG N.Q., 1995. Cowpea. *In* : Evolution of crop plants (2nd ed.), J. Smartt et N.W. Simmonds éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 326-332.
- NTARE B., 1989. Evaluation of cowpea cultivars for intercropping with pearl millet in the Sahelian zone of West Africa. *Field Crops Research*, 20 : 31-40.
- OBISESAN I.O., 1992. Evaluation of pedigree and single seed descent selection methods for cultivar development in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Plant Breeding*, 108 : 162-168.
- PANELLA L., GEPTS P., 1992. Genetic relationships within *Vigna unguiculata* (L.) Walp. based on isozyme analyses. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 39 : 71-88.
- PASQUET R.S., 1996a. Wild cowpea (*Vigna unguiculata*) evolution. *In* : Advances in legume systematics. 8. Legumes of economic importance, B. Pickersgill et J.M. Lock éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 95-100.
- PASQUET R.S., 1996b. Cultivated cowpea (*Vigna unguiculata*) evolution. *In* : Advances in legume systematics. 8. Legumes of economic importance, B. Pickersgill et J.M. Lock éd., Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, p. 101-108.
- PASQUET R.S., 1997. A new subspecies of *Vigna unguiculata* (Leguminosae: Papilionoideae). *Kew Bulletin*, 52 : 408.
- PASQUET R.S., FOTSO M., 1994. Répartition des cultivars de niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp., du Cameroun : influence du milieu et des facteurs humains. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 36 : 93-143.

PIPER C.V., 1912. Agricultural varieties of the cowpea and immediately related species. Washington, Etats-Unis, USDA, Bureau of Plant Industry Bulletin n° 229, 160 p.

RAWAL K.M., 1975. Natural hybridization among wild, weedy and cultivated *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica*, 24 : 699-707.

SENE D., 1967. Déterminisme génétique de la précocité chez *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *L'Agronomie tropicale*, 22 : 309-318.

SENE D., N'DIAYE S.M., 1971. L'amélioration du niébé (*Vigna unguiculata*) au CNRA de Bambey de 1959 à 1969. *L'Agronomie tropicale*, 26 : 1031-1065.

SENE D., N'DIAYE S.M., 1974. L'amélioration du niébé (*Vigna unguiculata*) au CNRA de Bambey de 1959 à 1973 : résultats obtenus entre 1970 et 1973. *L'Agronomie tropicale*, 29 : 772-802.

SINGH B.B., EMECHEBE A.M., 1997. Advances in research on cowpea *Striga* and *Alectra*. *In* : Advances in cowpea research, B.B. Singh *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA-JIRCAS, p. 215-224.

SINGH B.B., NTARE B.R., 1985. Development of improved cowpea varieties in Africa. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 105-115.

SINGH S.R., JACKAI L.E.N., THOTTAPPILLY G., CARDWELL K.F., MYERS G.O., 1992. Status of research on constraints to cowpea production. *In* : Biotechnology: enhancing research on tropical crops in Africa, G. Thottappilly *et al.* éd., Ibadan, Nigeria, IITA, p. 21-26.

STEELE W.M., 1972. Cowpeas in Nigeria. Thèse PhD, University of Reading, Reading, Royaume-Uni, 242 p.

SUMMERFIELD R.J., PATE J.S., ROBERTS E.H., WIEN H.C., 1985. The physiology of cowpeas. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 65-101.

TARDIEU M., SENE D., 1966. Le haricot niébé (*Vigna unguiculata* Walpers) au Sénégal. *L'Agronomie tropicale*, 28 : 918-926.

VAILLANCOURT R.E., WEEDEN N.F., BARNARD J., 1993a. Isozyme diversity in the cowpea species complex. *Crop Science*, 33 : 606-613.

VAILLANCOURT R.E., WEEDEN N.F., BRUNEAU A., DOYLE J.J., 1993b. Chloroplast DNA phylogeny of Old World *Vigna* (Leguminosae). *Systematic Botany*, 18 : 642-651.

WATT E.E., KUENEMAN E.A., DE ARAUJO J.P.P., 1985. Achievements in breeding cowpeas in Latin America. *In* : Cowpea research, production and utilization, S.R. Singh et K.O. Rachie éd., New York, Etats-Unis, Wiley, p. 125-128.

WIEN H.C., SMITHSON J.B., 1981. The evaluation of genotypes for intercropping. *In* : International workshop on intercropping. Hyderabad, Inde, ICRISAT, p. 105-116.





# Le palmier à huile

---

Jean-Charles Jacquemard, Luc Baudouin,  
Jean-Marie Noiret

**E**n trente ans, le palmier à huile est devenu une des principales plantes oléagineuses. La production d'huile de palme — huile semi-concrète extraite de la pulpe du fruit — est passée de 1,5 million de tonnes au début des années 60 à 11 millions de tonnes en 1990 et à 15,6 millions de tonnes en 1995 (tableau 1). Dans le même temps, sa part dans la production mondiale d'huiles végétales a progressé de 7 à 20 %, ce qui la place en deuxième position, derrière l'huile de soja et devant les huiles de colza et de tournesol. L'Asie du Sud-Est (Malaisie et Indonésie) produit aujourd'hui plus de 12 millions de tonnes d'huile par an, loin devant les autres continents (CHONE, 1989). L'Afrique, qui était, de loin, la principale zone de culture, a connu une progression plus modeste. L'Océanie et l'Amérique latine sont apparues dans les statistiques au début des années 70. La production d'huile de palmiste — huile concrète extraite de l'amande — a connu deux tendances : au cours des années 60-70, son accroissement était lent car la diffusion des variétés productives favorisait la pulpe au détriment de l'amande, mais ensuite, son évolution a été parallèle à celle de l'huile de palme et le rapport entre l'huile de palmiste et l'huile de palme, initialement proche de 33 %, s'est stabilisé à 12 %. L'huile de palme détient la première place dans les échanges internationaux. Les principaux pays exportateurs d'huiles de palme et de palmiste sont la Malaisie, l'Indonésie, la Papouasie-Nouvelle-Guinée, la Côte d'Ivoire et le Cameroun (JACQUEMARD, 1995).

Tableau 1. Evolution de la production d'huile de palme par continents et principaux pays producteurs (en milliers de tonnes par an).

	1961-1965	1971-1975	1981-1985	1991-1995
Cameroun	48	70	78	116
Côte d'Ivoire	15	111	164	251
Nigeria	666	604	707	817
Zaire	210	198	156	181
Afrique	1 145	1 224	1 387	1 717
Colombie	2	42	102	315
Equateur	34	26	63	174
Amérique	77	119	295	787
Indonésie	151	311	1 012	3 527
Malaisie	120	883	3 440	6 990
Thaïlande	—	1	61	288
Asie	313	1 355	4 719	11 009
Papouasie- Nouvelle-Guinée	—	9	92	212
Océanie		10	111	239
Monde	1 535	2 708	6 512	13 751

Cette progression remarquable de la production résulte en premier lieu de l'amélioration des techniques culturales et de la diffusion de variétés à haut rendement, dont les effets se sont fait sentir à partir du début des années 60 : en réduisant considérablement les coûts de production, ces progrès ont stimulé le développement des plantations, ce qui en retour a encouragé les recherches (SOH *et al.*, 1989 ; JACQUEMARD, 1995). La productivité obtenue est particulièrement élevée : des rendements de 6 tonnes d'huile de palme par hectare et par an sont couramment obtenus dans les meilleurs environnements, et le potentiel des hybrides sélectionnés récemment dépasse 8 tonnes.

Les huiles de palme et de palmiste ont des usages variés. Grâce aux progrès technologiques, les différentes huiles végétales sont d'ailleurs interchangeables dans de nombreuses applications. Environ 80 % de la production est destinée à l'alimentation humaine ; le reste est employé à des fins industrielles ou en alimentation animale. En alimentation humaine, les huiles de palme et de palmiste sont consommées sous forme de margarine, d'huile de table, d'huile de friture ou de graisses spécialisées utilisées en pâtisserie, en chocolaterie, en confiserie ou pour la préparation de glace. Les usages industriels sont également très diversifiés : acides gras, savons, cosmétiques, esters méthyliques, encres, résines époxy, laminage à froid, biocarburants.

Les sous-produits d'extraction sont directement exploités : les fibres, les coques et les gaz de digestion des effluents comme source d'énergie, les rafles des régimes et les boues de décantation comme engrais. On utilise même certaines boues de centrifugation dans la ration alimentaire des bovins. Les coques de palmiste sont une source de charbon de haute qualité. D'autres parties du palmier à huile sont d'usage très fréquent. La sève fermentée donne le vin de palme et de l'alcool. Les feuilles et les pétioles servent à fabriquer des clôtures légères, des toitures ou des paniers. Enfin, le méristème terminal et la base des jeunes feuilles donnent une variété de « cœur de palmier » très appréciée (PANTZARIS, 1988 ; JACQUEMARD, 1995).

En Afrique, les principaux centres de recherches sont actuellement l'IDEFOR (Institut des forêts) en Côte d'Ivoire, l'INRAB (Institut national de la recherche agronomique du Bénin) au Bénin, l'IRAD (Institut de recherche agronomique et de développement) au Cameroun et le NIFOR (Nigerian Institute for Oil Palm Research) au Nigeria, mais un autre centre a joué un rôle important dans le passé, l'INEAC (Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge) au Zaïre (MEUNIER et GASCON, 1972 ; HOUSSOU, 1985 ; OKWAGU, 1985 ; JACQUEMARD *et al.*, 1993).

En Asie, les principaux organismes publics de recherche, le PORIM (Palm Oil Research Institute of Malaysia) en Malaisie et l'IOPRI (Indonesian Oil Palm Research Institute) en Indonésie, coexistent avec de nombreux centres appartenant à des groupes de plantations privés — Chemara, Golden Hope, UPB (United Plantations Borhad) et AAR (Agricultural Applied Research), pour la Malaisie, Socfindo et PT London Sumatra, pour l'Indonésie — ou à des organismes de développement comme le FELDA (Federal Land Development Authority) en Malaisie (BREURE *et al.*, 1985 ; HARDON *et al.*, 1985 ; ROSENQUIST, 1989). Enfin, il y a lieu de citer l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) au Brésil, le CENIPALMA (Centro de Investigación en Palma de Aceite) en Colombie et l'ASD (Agricultural Services and Development) au Costa Rica, pour l'Amérique latine, et l'OPRS (Oil Palm Research Station) de Dami en Papouasie-Nouvelle-Guinée, pour l'Océanie. L'IRHO (Institut de recherches pour les huiles et oléagineux), maintenant intégré au CIRAD, a joué un rôle majeur dans l'amélioration du palmier à huile à partir des années 50 ; ses activités se poursuivent au sein d'un réseau de centres de recherche.

## L'organisation évolutive

Le genre *Elaeis* comporte deux espèces : le palmier à huile cultivé africain *E. guineensis* Jacq., originaire de l'Afrique du Centre et de l'Ouest, et le palmier à huile américain *E. oleifera* (HBK) Cortès, synonyme de *E. melanococca*, dont l'aire de répartition va de l'Amérique centrale à l'Amazonie en passant par la Colombie et les Guyanes.

Deux autres espèces sont parfois citées comme appartenant au genre *Elaeis* : *E. madagascariensis*, qui est plutôt considéré comme une variété locale, et *E. odora*, synonyme de *Barcella odora*, qui est une espèce américaine sans intérêt commercial.

## Les formes cultivées

La quasi-totalité de la palmeraie cultivée mondiale est réalisée avec l'espèce *E. guineensis* (planche XXI, 1). Dans certains pays d'Amérique latine, *E. oleifera* est exploité sous forme de croisements interspécifiques avec *E. guineensis*. En effet, l'hybride est tolérant à une maladie d'origine inconnue — la pourriture du cœur —, qui ravage les plantations.

### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

*E. guineensis* est une monocotylédone arborescente de la famille des arécacées, tribu des cocoïnées. Sa formule chromosomique est  $2n = 2x = 32$ . Il est planté à raison de 130 à 143 arbres par hectare et commence à produire deux à trois ans après la plantation. Il est exploité jusqu'à 25 à 30 ans. A l'âge adulte, il présente une belle couronne de 30 à 45 palmes vertes de 8 à 9 mètres de long surmontant un stipe cylindrique. Le système racinaire, formé à partir d'un plateau situé à la base du stipe, est de type fasciculé. Chaque feuille porte à son aisselle une inflorescence unisexuée. Les inflorescences mâles et femelles alternent sur le même arbre par cycles successifs de durée variable, induisant un régime de reproduction allogame. La pollinisation est principalement entomophile. Le palmier à huile produit toute l'année des régimes volumineux et compacts de 10 à 30 kilos portant entre 500 et 3 000 fruits (HARTLEY, 1988 ; SOH, 1990 ; JACQUEMARD, 1995 ; planche XXI, 2).

*E. oleifera* se distingue visuellement d'*E. guineensis* par la croissance lente de son stipe, qui devient rampant avec l'âge et par l'aspect de ses feuilles, dont les folioles sont situées dans un seul plan. Une proportion importante de ses fruits se développe de façon parthénocarpique, et l'huile extraite de sa pulpe présente une forte teneur en acides gras insaturés, qui lui confère une fluidité comparable à celle de l'huile d'olive (MEUNIER, 1969). L'hybride  $F_1$  entre les deux espèces est obtenu sans difficulté. D'un aspect vigoureux, il présente par ailleurs des caractéristiques intermédiaires entre celles de ses deux parents. Son intérêt économique est cependant réduit du fait d'une stérilité partielle (MEUNIER et BOUTIN, 1975).

### L'ÉCOLOGIE

Le palmier à huile est cultivé dans une bande de la zone tropicale humide limitée à 15° de latitude de part et d'autre de l'équateur. Sa production maximale est obtenue avec une pluviométrie bien répartie — de l'ordre de 2 000 millimètres par an —, une température minimale suffisamment élevée — moyenne mensuelle entre 22 et 24 °C — et un ensoleillement annuel

supérieur à 1 800 heures. Il peut être cultivé sur la plupart des sols tropicaux pour autant qu'ils soient profonds, meubles, peu gravillonneux et bien drainés. Il supporte des conditions édaphoclimatiques moins favorables, mais sa production en est alors affectée.

#### LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

La diversité génétique exploitée pour l'amélioration d'*E. guineensis* repose sur un nombre relativement important de provenances d'origine géographique variée aux caractéristiques bien différenciées. Bien que chacune d'entre elles soit issue d'un nombre restreint d'arbres, les sélectionneurs ont accès à une part importante de la variabilité de l'espèce. Les populations les plus utilisées et les plus anciennes sont l'origine Deli (Indonésie) issue de quatre arbres importés d'Afrique, l'origine La Mé (Côte d'Ivoire), l'origine Pobé (Bénin), les origines Yangambi, Sibiti, Binga et Yaligimba (Zaire), les origines Calabar, Aba et Ufuma (Nigeria) et l'origine Ekona (Cameroun). Des prospections récentes ont permis d'introduire de nouvelles provenances dans les programmes d'amélioration. On peut citer les origines Yocoboué (Côte d'Ivoire), Widikoum (Cameroun) et Angola.

Depuis une vingtaine d'années, le PORIM a entrepris la prospection et la collecte systématique de nombreuses populations naturelles d'*E. guineensis* au Nigeria, mais aussi au Zaire, au Cameroun, en Tanzanie, à Madagascar, au Sénégal, en Sierra Leone, en Gambie et en Guinée (RAJANAIDU, 1994 ; ADON, 1995). Des prospections ont également été réalisées pour l'espèce *E. oleifera*. Elles comprennent des populations d'Amérique centrale (Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama) et d'Amérique du Sud (Colombie, Surinam, Pérou, Brésil). Des collections importantes de matériel génétique ont été rassemblées, notamment à l'IDEFOR en Côte d'Ivoire (LE GUEN *et al.*, 1991a), à l'EMBRAPA au Brésil, au PORIM en Malaisie (RAJANAIDU, 1994) et à l'ASD au Costa Rica.

Le polymorphisme enzymatique a été analysé au sein de ces deux espèces. Pour *E. guineensis*, 220 individus appartenant à sept populations ont été étudiés à l'aide de 9 systèmes enzymatiques (GHESQUIERE, 1985). A chacun des 15 locus polymorphes identifiés correspond en général un allèle majoritaire. Le polymorphisme dépend alors principalement des allèles rares ou de fréquence intermédiaire. L'origine Angola présente le polymorphisme le plus fort, suivie par les origines du Cameroun, du Bénin et de la Côte d'Ivoire tandis que les origines Deli, du Zaire et du Nigeria sont les plus homogènes. Si on ne tient compte que des allèles de fréquence intermédiaire, la population de Côte d'Ivoire se distingue de toutes les autres, alors que les allèles rares permettent de différencier celle du Bénin. La comparaison de six types de croisement intra et interpopulation dans quatre environnements suggère que la valeur du croisement s'accroît avec la distance génétique entre les populations, sauf pour les distances les plus élevées. Récemment, des marqueurs RAPD ont été utilisés pour caractériser certaines populations africaines (SHAH *et al.*, 1994).

Pour *E. oleifera*, les résultats d'une prospection en Amazonie ont permis d'identifier une structure de la diversité en relation avec le réseau hydrographique (GHESQUIERE *et al.*, 1987). Une étude préliminaire de la diversité par les marqueurs RFLP a été entreprise sur cette espèce.

## L'origine, la dispersion et la domestication

L'espèce *E. guineensis*, originaire du golfe de Guinée, se rencontre encore sous forme spontanée depuis le Sénégal jusqu'à l'Angola. Sa répartition couvre la zone équatoriale jusqu'à la Tanzanie. Son utilisation est immémoriale. Il est connu des voyageurs maritimes depuis le xv<sup>e</sup> siècle et des écrits témoignent d'un commerce de ses produits avec l'Europe depuis le xviii<sup>e</sup> siècle. Au xix<sup>e</sup> siècle, sa culture a été encouragée, notamment au Bénin, tandis que le commerce s'intensifiait. Il a été introduit en Amérique latine, à Bahia au Brésil, dès le xvi<sup>e</sup> siècle, et en Asie du Sud-Est, dans le jardin botanique de Bogor en Indonésie, en 1848.

Les premières plantations industrielles ont été créées en 1910 en Asie et en Afrique, mais seulement dans les années 50 en Amérique latine. Elles ont suscité l'instauration de centres de recherche au début des années 20 : La Mé en Côte d'Ivoire, Pobé au Bénin, Yangambi au Zaïre et Avros en Indonésie. Ceux-ci se sont tout d'abord attachés à améliorer les populations locales.

Actuellement, la culture du palmier à huile est pratiquée dans une quarantaine de pays du monde tropical et équatorial : en Afrique, de la Sierra Leone au Zaïre et au Burundi ; à Madagascar ; en Asie, de l'Inde à l'Indonésie ; en Papouasie-Nouvelle-Guinée et en Amérique latine, du Honduras à l'Equateur et au Brésil (HARTLEY, 1988 ; JACQUEMARD, 1995).

L'espèce *E. oleifera* est originaire de la zone tropicale humide de l'Amérique latine. Elle se rencontre à l'état spontané du Honduras au Panama et dans les bassins de l'Orénoque et de l'Amazone (HARTLEY, 1988). En Amazonie, elle est souvent associée à des sols anciennement cultivés, les *terra preta dos Indios*, ce qui atteste son utilisation par les populations autochtones (DE MIRANDA-SANTOS *et al.*, 1985). Elle n'est pas exploitée industriellement, mais son hybride avec *E. guineensis*, bien que peu fertile, remplace *E. guineensis* dans les régions où celui-ci est victime de pourritures du cœur, notamment en Colombie, en Equateur et au Brésil (LE GUEN *et al.*, 1991a).

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

Les premières plantations ont été réalisées avec du matériel local issu d'arbres mères sélectionnés. La mise en évidence de l'hérédité mendélienne de l'épais-

seur de la coque du fruit (BEIRNAERT et VANDERWEYEN, 1941) a été le point de départ de la création des formules variétales modernes. Un gène majeur est à l'origine de trois types d'arbre : les homozygotes sont le *dura* (D), dont le fruit a une coque épaisse, et le *pisifera* (P), dont les fruits sans coque avortent généralement ; l'hétérozygote est le *tenera* (T), à coque mince, plus riche en pulpe que le *dura*, et qui lui a été progressivement préféré. Dès lors, la voie était ouverte à la production de descendance homogènes du type *tenera*, obtenues en fécondant des pieds mères *dura* avec du pollen de *pisifera* (croisement D × P). Cependant, dans les années 50, les planteurs remplaçaient le plus souvent leurs anciennes populations *dura* par du matériel T × D, qui comporte 50 % de *dura* et 50 % de *tenera* : on disposait rarement à cette époque des données de test de descendance qui seules permettent de sélectionner valablement les parents *pisifera*.

Au début des années 60, le matériel D × P, démontrant toutes ses qualités, a été universellement adopté. Dans le même temps, la supériorité des croisements entre les origines africaines et la population Deli était établie (GASCON et DE BERCHOUX, 1964) et les méthodologies des tests sur descendance faisaient leurs preuves. Les plantations à base de matériel local ont alors été abandonnées. Jusqu'en 1980, les producteurs de semences fournissaient des hybrides D × P entre populations Deli et africaines, qu'ils distinguaient selon l'origine des parents africains : La Mé, Yangambi, Avros (dérivé de Yangambi), Nifor ou Ekona (BENARD et MALINGRAUX, 1965). Depuis lors, certains d'entre eux, notamment en Côte d'Ivoire, au Bénin et au Cameroun, diffusent des variétés hybrides, qui constituent des « reproductions » de croisements testés. L'auto-fécondation (ou l'intercroisement intraorigine) des parents de ces croisements assure la production en masse des semences hybrides homogènes et de valeur connue (JACQUEMARD *et al.*, 1981).

L'apparition des techniques de clonage *in vitro* a ouvert la voie à la reproduction conforme des individus sélectionnés (JONES, 1974 ; RABECHAUULT et MARTIN, 1976 ; planche XXI, 3). Le clonage permet, d'une part, d'exploiter la variabilité qui subsiste au sein des croisements et, d'autre part, de diffuser auprès des planteurs des génotypes présentant des caractéristiques favorables sans avoir à les fixer génétiquement. Les perspectives offertes par la multiplication végétative à grande échelle sont l'accroissement de la productivité — qui est évalué à plus de 20 % par rapport aux semences d'après les premiers tests clonaux (NOIRET, 1981 ; JACQUEMARD et DURAND-GASSELIN, 1992) — et la possibilité d'intégrer un plus grand nombre de critères de sélection (SOH *et al.*, 1989).

## Les objectifs de sélection

Il existe un consensus parmi les centres d'amélioration du palmier à huile pour retenir un certain nombre d'objectifs de sélection. Ceux-ci sont présentés dans le tableau 2.

Tableau 2. Objectifs de sélection du palmier à huile.

Objectifs	Importance
Augmentation du potentiel de production d'huile	prioritaire : principal facteur de rentabilité des plantations, doit aller de pair avec les caractères d'adaptation
Tolérance à certaines maladies (fusariose, pourritures du cœur, <i>Ganoderma</i> )	indispensable dans de nombreuses régions affectées ou menacées par une ou plusieurs maladies
Tolérance à des conditions de culture marginales	nécessaire, en particulier, dans les zones sèches et d'altitude
Croissance en hauteur modérée du stipe	déterminante pour la durée de vie économique de la plantation (inférieure à 50 cm/an)
Réduction de l'encombrement des arbres	déterminante pour augmenter la densité et intensifier la culture
Amélioration de la fluidité de l'huile	secondaire, bien qu'une huile fluide soit plus attractive sur le marché

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Deux méthodes de création variétale sont actuellement suivies. L'une, dérivée de la sélection récurrente réciproque, est utilisée par la plupart des centres de recherche africains. L'autre, fondée sur la sélection familiale et individuelle, est mise en œuvre en Malaisie.

La plupart des centres de recherche africains ont adopté des schémas de sélection inspirés de la sélection récurrente réciproque utilisée en amélioration animale et végétale (HARTLEY, 1988). Celle-ci vise, d'une part, à exploiter simultanément les aptitudes générales et spécifiques à la combinaison, d'autre part, à mettre à profit la supériorité des hybrides interorigines Deli x Afrique (GASCON et DE BERCHOUX, 1964). Le matériel végétal utilisé en sélection est divisé en deux groupes, A et B, aux caractéristiques complémentaires (MEUNIER et GASCON, 1972). Leur croisement permet d'obtenir une hétérosis importante pour la production de régimes et d'huile. Dans les centres associés au CIRAD, le groupe A comprend les origines à petit nombre de gros régimes — essentiellement Deli, mais aussi Angola — et le groupe B, les origines à grand nombre de régimes plus petits — la plupart des origines africaines. Le schéma de sélection résulte d'un compromis entre l'objectif de réaliser un progrès génétique important et rapide et la nécessité de prendre en compte les contraintes liées à la durée du cycle de reproduction et à l'encombrement de la plante (figure 1).



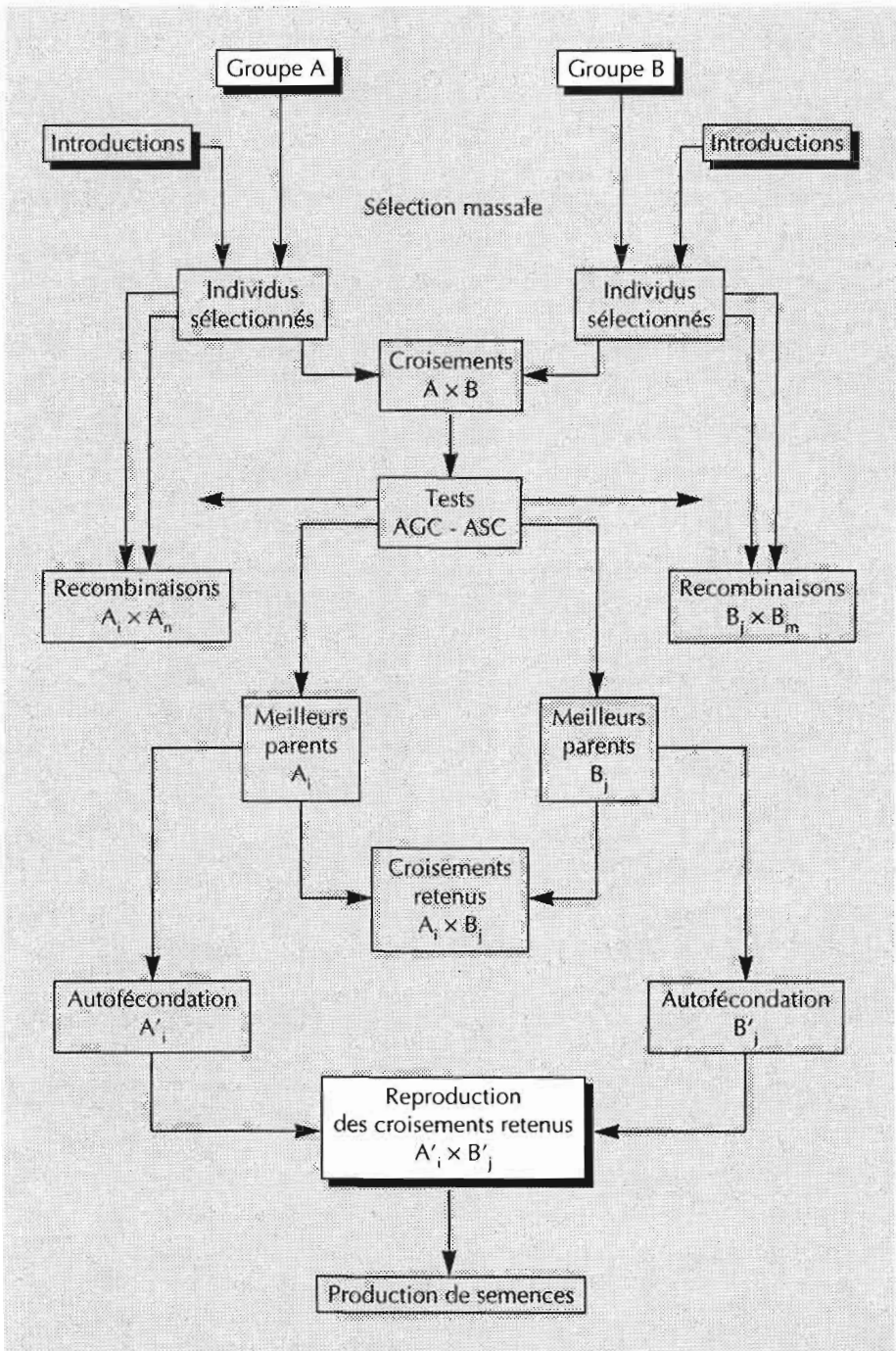


Figure 1. Amélioration des populations par sélection récurrence réciproque, d'après JACQUEMARD (1995).

L'amélioration des populations de base s'effectue par une sélection phénotypique des individus au sein des familles retenues dans les deux groupes, puis grâce à une batterie de tests de descendance composés de pleins frères issus du croisement d'individus sélectionnés du groupe A avec ceux du groupe B. Au sein de chaque groupe, les meilleurs parents sont ensuite intercroisés pour former la population de base du cycle suivant. Les autofécondations des meilleurs géniteurs, réalisées pour les besoins de la production de semences font également l'objet d'un tri sur descendance (figure 1).

La méthode de sélection familiale et individuelle — FIPS, *family and individual palm selection* — a été mise au point en Malaisie (HARDON, 1976). Elle vise avant tout à exploiter l'aptitude générale à la combinaison. Comme dans la sélection récurrente réciproque, deux groupes sont constitués au sein desquels sont sélectionnés les parents mâles et femelles, mais l'objectif est d'éviter la consanguinité dans le matériel génétique produit. La sélection est fondée sur le résultat des croisements intragroupe plantés en essai. Les meilleures familles sont utilisées pour la production en masse de semences commerciales, tandis que les meilleurs individus de ces familles sont intercroisés pour produire la génération de sélection suivante. Des tests de descendance interpopulation sont aussi réalisés afin d'évaluer les *pisifera* issus de familles prometteuses.

Chacune de ces méthodes a ses atouts. La moindre précision dans la prévision des performances du matériel commercial produit avec la sélection familiale et individuelle est probablement compensée par une plus grande souplesse dans la conduite du programme. De plus, si dans leur présentation théorique les deux types de schéma diffèrent nettement, leur mise en œuvre se traduit en réalité par de nombreuses convergences, et les tests de descendance interpopulation tendent à se généraliser.

#### LA PRÉSERVATION ET L'ENRICHISSEMENT DE LA VARIABILITÉ

Le sélectionneur dispose d'un éventail de provenances très diversifiées. Cependant, au sein de chaque programme d'amélioration, l'effort tend à se concentrer sur un petit nombre de provenances améliorées, avec un risque d'érosion de la variabilité. Afin de restaurer la variabilité, deux options sont offertes : la première consiste à introduire de nouvelles populations spontanées, la seconde à incorporer des descendance d'individus de qualité reconnue provenant d'autres programmes d'amélioration.

Suivant le degré d'amélioration des individus sélectionnés, plusieurs schémas sont proposés. Pour introduire des populations non améliorées, on opère en trois étapes : sélection sur descendance avec un testeur amélioré, autofécondations des géniteurs introduits, nouveau test de descendance au sein de l'autofécondation des parents retenus à la première étape. Si les individus à introduire proviennent de populations déjà améliorées, on les intègre directement dans la population de base du cycle suivant (ADON, 1995).

La vitesse de croissance en hauteur du stipe, qui varie de 30 à 100 centimètres par an, constitue un des premiers facteurs limitants de la culture, tant par son effet sur la durée de vie économique des palmeraies que par son impact sur le coût de la récolte. Il n'existe pas de palmiers à huile « nains », mais on connaît deux sources de géotypes dont la vitesse de croissance en hauteur est faible, inférieure à 20 centimètres par an : les *dura* Deli Dumpy, descendants du géotype E206 de Serdang (Malaisie) et les descendants de 1-2T (AKN3 ou Nain de Pobé, Bénin). Ils ont été croisés avec des géotypes Deli ou La Mé de bonne valeur. Les descendances obtenues doivent être exploitées par rétrocroisements afin de constituer deux populations sources améliorées (ADON, 1995).

Le recours à l'hybridation interspécifique permet d'accéder à une diversité encore accrue, mais la première génération d'hybrides *E. guineensis* × *E. oleifera* est marquée par une production moyenne de régimes et un faible taux d'extraction de l'huile, conséquences d'une mauvaise fertilité. L'exploitation des qualités intrinsèques d'*E. oleifera* — haute teneur en acides gras insaturés, croissance en hauteur réduite et, surtout, tolérance à certaines maladies — s'est orientée vers un programme qui vise en priorité à introduire ces qualités au sein des meilleures combinaisons d'*E. guineensis*, tout en restaurant la fertilité. Après avoir identifié les meilleures combinaisons interorigines et les meilleurs croisements intracom combinaisons, on effectue le choix des meilleurs individus. Ensuite, on réalise des séries de rétrocroisements, qui sont de deux types. Dans le premier, on essaie de reproduire, au sein de la partie *guineensis* du géotype, une combinaison — le plus souvent Deli x Afrique — performante. Ce type de rétrocroisement, dit « fermé », conduit à une sortie variétale à court terme par clonage des meilleurs individus. Dans le second, dit « ouvert », on revient sur la population d'*E. guineensis* déjà utilisée en  $F_1$ , afin de poursuivre la sélection (LE GUEN *et al.*, 1991a ; figure 2).

#### LES OUTILS DE SÉLECTION PRÉCOCE

Un test précoce d'évaluation de la tolérance du palmier à la fusariose, due à *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis*, a été conçu. Il repose sur l'observation de la mortalité et des symptômes internes après l'inoculation artificielle de plantules. Bien qu'une mesure individuelle soit relativement peu précise, son utilisation en routine permet de créer des variétés tolérantes (DE FRANQUEVILLE et RENARD, 1990). La quasi-disparition de la maladie sur la plantation de Dabou en Côte d'Ivoire, initialement très affectée, traduit l'efficacité de la méthode.

La pourriture basale du stipe, provoquée par *Ganoderma*, est une maladie importante en Asie du Sud-Est et dans certaines régions d'Afrique. Une méthode d'inoculation a été établie et pourrait déboucher sur un test précoce (ORUADE-DIMARO *et al.*, 1994).

Un test d'activité mitochondriale a été mis au point pour prédire la production (KOUAME et NOIRET, 1981). Des tests sur l'activité enzymatique liée au cycle de la synthèse lipidique ont également été élaborés pour prédire la teneur en

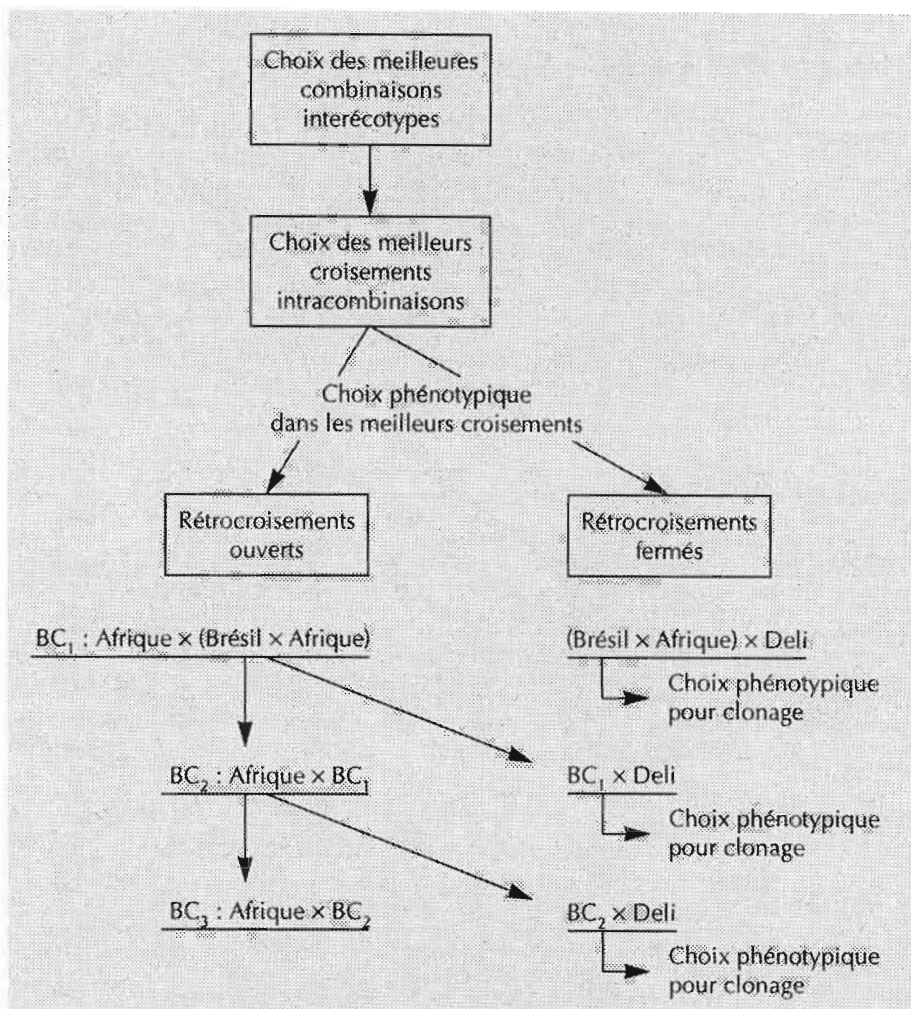


Figure 2. Amélioration de l'hybride *E. oleifera* (Brésil) x *E. guineensis* (Afrique), d'après LE GUEN et al. (1991a). BC : rétrocroisement.

huile de la pulpe et sa composition (BIANG-N'ZIE, 1984 ; KOUTOU *et al.*, 1992). Malgré quelques résultats prometteurs, ces tests ne sont pas parvenus à une fiabilité suffisante en routine.

#### LES BIOTECHNOLOGIES

L'utilisation des biotechnologies se justifie pour le palmier à huile à plus d'un titre. L'embryogenèse somatique *in vitro* est la seule méthode de multiplication végétative disponible. Elle constitue un atout précieux pour cette plante allogame à long cycle de multiplication. La cryoconservation des embryons

zygotiques ou somatiques permet de pallier la durée de conservation limitée des semences (3 ans au maximum). De plus, elle constitue un outil précieux pour le maintien des lignées clonales. Enfin, le marquage génétique des caractères d'intérêt économique, associé aux méthodes de sélection clonale ou sexuée, devrait permettre d'accélérer l'exploitation de la variabilité génétique disponible.

### La culture *in vitro*

Au début des années 80, divers organismes ont développé des procédés de culture *in vitro*, notamment l'équipe du CIRAD et de l'ORSTOM en France, le groupe Unilever au Royaume-Uni et le PORIM en Malaisie. Actuellement, une dizaine de laboratoires mènent des activités dans ce domaine.

Les procédés sont tous fondés sur l'embryogenèse somatique (DUVAL *et al.*, 1988). Avec le système mis au point par le CIRAD et l'ORSTOM, l'embryogenèse sur des cals nodulaires a été obtenue dans 75 % des cas en cinq ans, sur environ 1 200 arbres adultes testés. La propagation de masse est assurée par une embryogenèse adventive ou secondaire continue, qui a déjà réussi sur plus de 300 clones. Le taux moyen de reprise des vitroplants est de 90 %. Plusieurs millions de vitroplants ont été produits dans cinq laboratoires en utilisant cette technique et environ 3 000 hectares de matériel clonal sont plantés en essai ou à des fins commerciales (planche XXI, 3).

La méthode habituelle fait intervenir une phase de callogenèse sur explant foliaire, puis une embryogenèse somatique sur un type de cal particulier appelé cal nodulaire, suivie d'une phase de prolifération par embryogenèse adventive sur un milieu dépourvu d'hormones. Au cours de cette dernière phase, les embryons les plus développés évoluent en pousses feuillées. Celles-ci subissent alors un traitement d'enracinement et les plantules obtenues sont sevrées en conditions contrôlées.

Un autre type de cal, le cal granulaire, s'observe avec une fréquence de 1 % dans les cultures de cals nodulaires. Ce cal, lorsqu'il est cultivé sur un milieu contenant du 2,4-D et du charbon actif, permet la prolifération d'agrégats cellulaires embryogènes. Après un passage sur un milieu sans hormones et un étalement sur un milieu gélosé, ces agrégats donnent naissance à des embryons somatiques individualisés, qui sont ensuite traités comme précédemment (DE TOUCHET *et al.*, 1991). Cette voie présente un intérêt certain, tant par le taux de multiplication qu'elle autorise que par la possibilité d'automatiser les manipulations.

L'exploitation à grande échelle du clonage est freinée par une anomalie de la morphogenèse florale, l'anomalie *mantled* (CORLEY *et al.*, 1986), qui affecte considérablement la production des arbres touchés. Avec le procédé du CIRAD et de l'ORSTOM, sa fréquence est en moyenne de 6 % des arbres répartis sur 50 % des clones produits (DURAND-GASSELIN *et al.*, 1995). En dépit de sa fréquence relative faible, le caractère imprévisible de son apparition et sa gravité sur certains

clones ont suscité une sérieuse méfiance. Les programmes de diffusion commerciale massive ont été arrêtés jusqu'à ce qu'un test précoce permette de déceler la présence de cette anomalie dans le matériel produit. On note cependant une prudente reprise des plantations de ce type de matériel en Malaisie.

### La cryoconservation

La conservation dans l'azote liquide est applicable tant aux embryons zygotiques (ENGELMANN *et al.*, 1995) qu'aux embryons somatiques (DUMET *et al.*, 1993). Dans le premier cas, elle facilite la gestion des banques de gènes, pour lesquelles l'établissement de collections en champ — par ailleurs indispensable — nécessite des surfaces considérables. Dans le second cas, elle permet de conserver à long terme des lignées clonales tout en réduisant le nombre de cycles de multiplication cellulaire, et donc le risque de variation somaclonale.

La technique utilisée dépend du type de matériel à conserver : embryons zygotiques ou massifs embryonnaires somatiques. Dans tous les cas, le stockage dans l'azote liquide est précédé par une phase de déshydratation, puis par un refroidissement dans l'azote liquide, qui assure une conservation presque indéfinie. La reprise du développement s'effectue à la suite d'un réchauffement contrôlé, suivi d'un traitement approprié.

### La sélection assistée par marqueurs

La construction récente d'une carte génétique (MAYES *et al.*, 1997) ouvre la voie à l'application du marquage moléculaire, par RFLP ou par microsatellites, à l'amélioration du palmier à huile. C'est pour des caractères à faible héritabilité, difficiles ou coûteux à mesurer, que la sélection assistée par marqueurs serait la plus utile. Elle permettra en effet de gagner du temps et de réduire les surfaces des essais dans les étapes les plus avancées de la sélection : choix de géniteurs dans des familles dont on connaît la bonne aptitude à la combinaison et choix de têtes de clones. La production d'huile et la tolérance à la fusariose sont les principaux caractères visés, mais tous les caractères peuvent en bénéficier. On envisage également d'appliquer cette technique au suivi des caractères intéressants dans les programmes de rétrocroisements sur des hybrides interspécifiques.

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

### Les principaux résultats

Les programmes de sélection ont avant tout porté sur la productivité, la tolérance à la fusariose, la réduction de la vitesse de croissance du stipe et, dans une moindre mesure, sur la qualité de l'huile de palme.

## LA SÉLECTION POUR LA PRODUCTIVITÉ

Les résultats obtenus par l'amélioration génétique doivent être considérés en tenant compte des conditions de culture et, en particulier, de l'alimentation hydrique. Ainsi, le même matériel produira de 6 à 7 tonnes d'huile de palme en Indonésie, mais seulement de 3 à 4 tonnes en Côte d'Ivoire du fait d'un déficit hydrique marqué. De plus, il existe toujours un décalage entre les meilleures descendances identifiées en station de recherche et le matériel commercial : il faut, pour le produire, disposer d'un nombre important de géniteurs performants et passer par une phase de multiplication des meilleurs géniteurs par autofécondation ou par intercroisement. Ce décalage est encore accru par le temps de renouvellement des plantations, qui sont exploitées pendant 25 à 30 ans.

L'amélioration du rendement en huile de palme résulte d'une augmentation simultanée de la production de régimes et du taux d'extraction. Le premier cycle de sélection récurrente réciproque, réalisé en Côte d'Ivoire et au Cameroun, a conduit à une augmentation d'environ 18 % du rendement en huile de palme des variétés diffusées pour un taux de sélection des croisements en test de 14 % (GASCON *et al.*, 1981). L'augmentation de la production de régimes a été plus importante que celle du taux d'extraction (tableau 3).

Le deuxième cycle d'amélioration a été presque entièrement restreint à deux origines, Deli et La Mé, les autres origines manifestant une tolérance insuffisante à la fusariose ou une vitesse de croissance en hauteur trop forte. Les croisements retenus présentent un progrès de 19 %, qui sera effectivement exploité en sortie variétale lorsque les programmes de multiplication des meilleurs géniteurs seront achevés (GASCON *et al.*, 1988 ; COCHARD *et al.*, 1993 ; tableau 3). Les intercroisements au sein du groupe B (origine La Mé) ont donné de moins bons résultats que ceux au sein du groupe A (origine Deli), probablement en raison d'un degré de parenté plus élevé des parents La Mé et d'une moins bonne complémentarité des caractères que dans le cas des parents Deli.

Le bilan des deux premiers cycles d'amélioration est un progrès de 40 % en 40 ans sur la productivité des semences commerciales. Le rendement typique des semences commerciales produites actuellement en Côte d'Ivoire, au Bénin et au Cameroun est de 3,2 tonnes en Côte d'Ivoire et de 7 tonnes en Indonésie. Des croisements produisant plus de 8 tonnes ont même été identifiés dans ce pays. La multiplication végétative assure un progrès supplémentaire par le clonage des meilleurs individus, suivi d'une sélection clonale. La production d'huile de palme des meilleurs clones est supérieure de 20 à 30 % à celle du croisement dont ils sont issus (LE GUEN *et al.*, 1991b ; CIRAD-IRHO, 1992).

En Malaisie, l'amélioration a porté sur le croisement entre l'origine Deli et diverses origines africaines, le plus souvent issues de la population Yangambi. Elle a permis de passer de 7,3 tonnes pour des plantations datant de 1964 à 8,6 tonnes d'huile pour des croisements plantés en 1979. Toutefois, un essai



Tableau 3. Amélioration du rendement en huile de palme sur deux cycles de sélection récurrente réciproque.

Premier cycle en Côte d'Ivoire (résultats entre 6 et 9 ans, en valeur et en pourcentage du témoin)

Croisement		Poids de régimes (t/ha/an)	Taux d'extraction (%)	Production d'huile de palme (t/ha/an)
Type	Nombre			
Croisements en test	392	15,1 (100)	22,0 (100)	3,3 (100)
Croisements choisis	62	16,7 (111)	23,2 (106)	3,9 (118)
Sortie variétale				
Deli x La Mé		17,1 (113)	22,8 (104)	3,9 (118)

Second cycle en Côte d'Ivoire et en Indonésie (résultats entre 6 et 9 ans, exprimés en pourcentage du témoin)

Croisement		Poids de régimes	Taux d'extraction	Huile de palme	
Type	Nombre			Production	Progrès
$A_i \times B_i$ *	379	95,9	108,7	103,9	100
$(A_i \times A_j) \times B_i$	219	103,1	109,9	113,2	109
$A_i \times (B_i \times B_j)$ **	92	90,6	112,2	101,4	98
$(A_i \times A_j) \times (B_i \times B_j)$	40	84,8	114,4	96,8	93
Sortie variétale 1991-1995		106,1	112	118,7	114
Sortie variétale 2000-2005		108,2	115,3	124,4	119

\*  $A_i, B_i$  : autofécondation. \*\*  $A_i \times A_j$  et  $B_i \times B_j$  : intercroisements au sein des groupes A et B.

comparatif des matériels commerciaux produits par six compagnies, planté en 1983 sous l'égide du PORIM, montre des performances plus modestes. Dans cet essai, pour lequel chaque compagnie fournissait une centaine de croisements biparentaux, la meilleure production moyenne n'a été que de 5,7 tonnes d'huile par an (RAJANAIDU *et al.*, 1995).

On estime que le potentiel de production du palmier à huile dans des conditions idéales de culture est de l'ordre de 45 tonnes de régimes et de 17 tonnes d'huile par hectare (CORLEY, 1986). Même si des productions record de 40 tonnes de régimes ont pu être annoncées en Malaisie, de telles valeurs ne sont atteintes que pour des années exceptionnelles (SOH, 1990). Dans ce pays, les plantations commerciales produisent 4,5 tonnes d'huile de palme et 0,5 d'huile de palmiste dans de bonnes conditions de culture (RAJANAIDU *et al.*, 1995). Il reste donc un fort potentiel de progression dans le domaine de l'amélioration génétique de la productivité.



### LA SÉLECTION POUR LA TOLÉRANCE À LA FUSARIOSE

La fusariose du palmier à huile provoque des dégâts considérables en Afrique de l'Ouest et du Centre, depuis la Côte d'Ivoire jusqu'au Zaïre. Elle a été signalée récemment au Brésil. L'existence de génotypes tolérants a conduit les centres de recherche en Côte d'Ivoire, au Nigeria (RAJAGOPALAN *et al.*, 1978) et au Zaïre (DE FRANQUEVILLE, 1984) à mettre en œuvre des programmes de sélection fondés sur l'évaluation du comportement en champ et sur les tests précoces d'inoculation. Le progrès réalisé depuis 1960 peut se mesurer soit par l'évolution du taux de la maladie rapporté à des témoins dans les tests précoces, soit par l'observation du taux de fusariose en champ dans une plantation située dans une zone très affectée par la maladie.

Dans les tests d'inoculation en pépinière réalisés en Côte d'Ivoire, un certain nombre de croisements témoins sont systématiquement plantés dans les différentes séries. Le taux de plants affectés, pondéré par le résultat moyen des témoins, constitue l'indice de sensibilité à la maladie. Cet indice, qui était de 110 en 1960, est inférieur à 80 depuis 1990 et continue de diminuer.

Dans la plantation expérimentale de Dabou en Côte d'Ivoire (3 500 hectares) située dans une zone très affectée par la maladie, les plantations ont été réalisées à partir de 1970 avec du matériel végétal sélectionné en pépinière pour sa bonne tolérance à la fusariose. Au champ, la fréquence de la maladie est passée de 20 % sur des cultures plantées entre 1964 et 1967 à 10 % sur les plantations de la période 1968-1975 et à moins de 2,5 % sur les cultures les plus récentes (DE FRANQUEVILLE et RENARD, 1990). Ces résultats sont d'autant plus significatifs qu'il s'agit de la replantation de parcelles infestées : l'inoculum naturel est beaucoup plus important qu'en première génération et induit une mortalité précoce des arbres sensibles (dans les 3 à 4 premières années), alors que la mortalité apparaît plus tardivement en première génération. Par ailleurs, avec le matériel tolérant, on observe plus fréquemment des cas de « rémission » : 20 % de rémissions étaient signalées avant 1970 et 90 à 95 % sur les cultures postérieures à 1980. Ici encore, le clonage permet d'exploiter la variabilité intracroisement et d'identifier des génotypes supérieurs aux meilleurs croisements disponibles (DE FRANQUEVILLE *et al.*, 1995 ; tableau 4).

### LA RÉDUCTION DE LA VITESSE DE CROISSANCE EN HAUTEUR

La courbe de croissance en hauteur du stipe du palmier a la forme d'une sigmoïde : le stipe commence à s'élever vers 3 ans, sa vitesse de croissance atteint un maximum, puis diminue très progressivement à partir de 10 à 15 ans (JACQUEMARD et BAUDOUIN, 1987). L'équation de cette courbe permet d'estimer la vitesse de croissance à ne pas dépasser si l'on souhaite une durée d'exploitation donnée, en prenant en compte différents facteurs dont la hauteur maximale pour une récolte économique des régimes. Cette vitesse de croissance maximale a été estimée à environ 50 centimètres par an entre 6 et 9 ans sur la station de La Mé en Côte d'Ivoire.

Tableau 4. Tests précoces et en champ de la tolérance à la fusariose de quelques clones.

Clone	Effectif	Indice de fusariose (test précoce)	Fusariose exprimée (%)	Rémissions (%)	Symptômes cachés* (%)	Total
LMC119	156	10	0,6	1,9	18,6	21,1
LMC22	152	29	0,6	0	5,2	5,8
LMC129	156	64	31,4	7,7	12,2	51,3
LMC101	152	73	53,9	0,7	1,3	55,9
LMC80	152	83	23	5,9	11,8	40,7
LMC103	156	86	10,2	1,9	26,9	39
Croisement tolérant	156	34	0,6	1,3	18,6	20,5

\* Dissection à 3,5 ans de deux tiers des arbres.

Une très forte pression de sélection a été exercée pour la sortie variétale correspondant au premier cycle de sélection récurrence réciproque, dans lequel la vitesse de croissance en hauteur du stipe des descendances en test variait de 36 à 76 centimètres par an (GASCON *et al.*, 1981). La plupart des parents du groupe B des provenances Yangambi et Nigeria ont été éliminés et l'essentiel de la production de semences a été réalisé avec des parents de la provenance La Mé. Il en a été de même pour le cycle suivant. La bonne héritabilité du caractère permet d'appliquer une pression de sélection pour le choix des géniteurs *pisifera* utilisés pour la production de semences (GASCON *et al.*, 1981 ; JACQUEMARD et DURAND-GASSELIN, 1992). La vitesse de croissance des variétés actuellement commercialisées est en moyenne de 40 à 50 centimètres par an. Leur homogénéité a été également améliorée : la variance intravariétale a été réduite d'environ 30 % entre les variétés commercialisées à l'issue du premier cycle et les variétés commercialisées au terme du second.

En Malaisie, ce problème s'est également posé puisque la population africaine utilisée (Avros) avait une vitesse de croissance élevée, de l'ordre de 70 à 80 centimètres par an pour certaines descendances. Une des solutions adoptées a été d'employer un matériel dérivé d'un Deli *dura* à croissance lente : le Dumpy. On est ainsi parvenu à une réduction de 20 % de la vitesse de croissance (SOH, 1981). Le recours aux ressources génétiques, en particulier au matériel collecté au Nigeria, est aussi envisagé (RAJANAIDU *et al.*, 1995).

#### LA FLUIDITÉ DE L'HUILE DE PALME

L'huile de palme est semi-concrète, mais sa richesse en acides gras insaturés, et donc sa fluidité, varie selon les origines (NOIRET et WUIDART, 1976). La

teneur en acides gras insaturés des croisements testés au cours du premier cycle de sélection récurrente réciproque variait de 45 % à 57 % avec une différence très nette entre les deux principaux types de croisements testés : elle était de 52,6 % en moyenne pour les croisements Deli x La Mé contre 48,8 % pour les croisements Deli x Yangambi. La meilleure fluidité de l'huile des croisements Deli x La Mé a été l'un des critères de choix de ce matériel pour la diffusion variétale. Les variétés commercialisées à l'issue du second cycle ont une teneur moyenne en acides gras insaturés de 54,2 % et un indice d'iode de 56,3, ce qui correspond à la limite supérieure actuellement admise pour l'huile de palme.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

La multiplication et la diffusion des variétés commerciales sont assurées par les organismes qui réalisent la création variétale. Ces variétés sont essentiellement des hybrides produits par fécondation artificielle, commercialisés sous forme de graines ou de plants. Depuis quelques années, des clones obtenus par culture *in vitro* sont diffusés sous forme de plants.

### La production de semences

Dans le cas de la sélection récurrente réciproque, la méthode de production consiste à reproduire les meilleurs hybrides testés en utilisant comme géniteurs les descendants des parents obtenus par autofécondation, de façon à produire une grande quantité de semences correspondant à chaque hybride sélectionné (GASCON *et al.*, 1981 ; JACQUEMARD *et al.*, 1981 ; figure 1). Les caractéristiques de chaque variété commerciale sont ainsi bien connues. Elles sont au moins égales à celles de l'hybride sélectionné correspondant — en fait, elles sont légèrement supérieures en raison d'une sélection phénotypique sur les géniteurs. Les tests de descendance réalisés dans le cadre du réseau auquel participe le CIRAD sont répartis sur des sites très diversifiés couvrant l'ensemble de la zone de culture — Afrique, Asie du Sud-Est et Amérique latine. Ils permettent de connaître les caractéristiques des variétés commerciales dans des environnements variés. Au vu de ces résultats, les seules interactions entre le génotype et le milieu mises en évidence — en dehors des cas de maladie ou de conditions très particulières du milieu telles qu'un déficit hydrique extrême — sont relatives à un effet d'échelle et traduisent une dépendance entre la variance entre les traitements et la moyenne, sans remettre en cause le classement des traitements. On peut donc préconiser les mêmes types de matériels dans une très large gamme d'environnements.

Cette stratégie d'amélioration comporte un certain nombre de contraintes pour valoriser rapidement le progrès réalisé. En effet, les surfaces qu'elle exige empêchent de planter toutes les autofécondations relatives aux tests de descendance en même temps que les tests, alors que seulement 10 à 15 % de celles-ci seront utilisées. Par ailleurs, les tests relatifs à un parent sont souvent plantés dans différents lieux, et sur plusieurs années, si bien que les résultats sont, en moyenne, valorisés quinze ans après la mise en place des tests, soit 5 ans après obtention des résultats définitifs. Le progrès est diffusé en deux étapes : on exploite d'abord les bonnes aptitudes générales à la combinaison, puis les meilleures aptitudes spécifiques. En effet, on peut utiliser les géniteurs *dura* dès l'âge de 6 ans alors qu'il faut souvent attendre que les géniteurs *pisifera* atteignent 10 ans et plus pour en obtenir du pollen en quantité suffisante. Le programme de production évolue donc constamment en fonction des résultats des tests de descendance hybrides et des géniteurs utilisables et le fait que cette évolution soit liée au renouvellement continu des autofécondations parentales explique que la diffusion variétale soit assurée par les centres de création.

Fondée sur l'exploitation des valeurs génétiques additives, la sélection familiale et individuelle, FIPS, des sélectionneurs malais pose moins de problèmes pour la production de semences, dans la mesure où l'on ne cherche pas à reproduire une combinaison particulière. *Dura* Deli et *pisifera* africains sont choisis indépendamment dans des familles performantes, les uns sur leur valeur propre, les autres à partir d'un test de descendance (RAO et BILAL, 1995).

Les techniques de production des semences ont été normalisées par l'IRHO dans les années 60 : ensachage des inflorescences, conservation du pollen, pollinisation, préparation et stockage des semences, contrôles de qualité et de légitimité (BENARD et MALINGRAUX, 1965 ; BENARD et NOIRET, 1970 ; JACQUEMARD et DURAND-GASSELIN, 1992). Il faut en moyenne 10 hectares de plantation pour produire un million de semences. Les installations et les équipements sont modestes et l'essentiel du coût direct de production est constitué par la main d'œuvre (45 %) et les frais généraux (40 %).

En l'absence des principaux insectes pollinisateurs du palmier à huile, les spécifications techniques étaient moins strictes en Malaisie. Cependant, l'introduction d'*Elaeidobius kamerunicus* en 1983, s'il a eu un effet très positif sur les rendements, a également entraîné la production de semences partiellement illégitimes. Depuis les années 90, des normes plus rigoureuses sont recommandées dans tous les pays.

## La production de matériel clonal

En dépit des difficultés inhérentes à la mise en œuvre d'une technique avancée comme l'embryogenèse somatique *in vitro*, les résultats expérimentaux ouvrent des perspectives attrayantes (BAUDOUIN et DURAND-GASSELIN, 1991 ; LE GUEN *et al.*, 1991a). Ils confirment le bien-fondé des méthodes de choix d'individus d'élite

retenues, qui reposent sur la sélection des meilleurs individus des meilleures familles (MEUNIER *et al.*, 1988), en tenant compte des variations locales de l'environnement au niveau de la parcelle (BAUDOUIN *et al.*, 1987), éventuellement à l'aide d'un index de sélection optimisé (BAUDOUIN *et al.*, 1994).

## Les perspectives de l'amélioration

L'histoire de l'amélioration du palmier à huile se poursuit. Les difficultés liées au caractère pérenne de la plante n'ont pas empêché l'amélioration génétique de progresser à un rythme soutenu, en s'appuyant sur un secteur industriel prospère et dynamique. Il reste cependant de nombreux défis à relever. Le rendement maximal potentiel de la culture est loin d'être atteint et la mécanisation demeure difficile. L'avenir de la culture passe par une croissance de la production à l'hectare, en particulier dans les pays où le coût de la main d'œuvre tend à croître. Il réside aussi dans le renforcement de la tolérance envers les stress abiotiques et biotiques, notamment les maladies, dans le maintien de la croissance en hauteur et de l'encombrement dans des limites raisonnables, dans la simplification des procédures de récolte, entre autres grâce à des variétés à fruit non déhiscent.

Répondre à ces objectifs suppose une bonne exploitation de la variabilité génétique disponible par les méthodes classiques d'intercroisement et de sélection, que viendront étayer des techniques avancées telles que le clonage et la sélection assistée par marqueurs. On peut ainsi espérer obtenir des résultats dans des délais raisonnables.

## Références bibliographiques

ADON N.B., 1995. Evaluation des introductions de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : utilisation dans le schéma de sélection récurrente réciproque. Thèse de doctorat, université nationale de Côte d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire, 115 p.

BAUDOUIN L., ASMADY, NOIRET J.M., 1987. Importance des facteurs de l'environnement dans le choix des têtes de clones chez le palmier à huile. *Oléagineux*, 42 : 263-269.

BAUDOUIN L., DURAND-GASSELIN T., 1991. Transmission génétique par voie clonale des caractères liés à la production d'huile chez le palmier à huile. *Oléagineux*, 46 : 313-319.

BAUDOUIN L., MEUNIER J., NOIRET J.M., 1994. Palmier à huile : méthodes de choix des têtes de clones. *Plantations, recherche développement*, 1 : 46-53.

BEIRNAERT A., VANDERWEYEN R., 1941. Contribution à l'étude génétique et biométrique des variétés d'*Elaeis guineensis* Jacquin. Bruxelles, Belgique, INEAC, Série scientifique n° 27, 101 p.

- BENARD G., MALINGRAUX C., 1965. La production de semences de palmier à huile à l'IRHO : principe et réalisation. *Oléagineux*, 20 : 297-302.
- BENARD G., NOIRET J.M., 1970. Le pollen de palmier à huile : récolte, préparation, conditionnement et utilisation pour la fécondation artificielle. *Oléagineux*, 25 : 67-73.
- BIANG-N'ZIE, 1984. Etude des lipides foliaires du palmier à huile : mise au point d'un test précoce. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 115 p.
- BREURE C.J., KONIMOR J., ROSENQUIST E.A., 1985. Oil palm selection and seed production at Dami oil palm research station, Papua New Guinea. *Oil Palm News*, 26 : 2-17.
- CHONE E., 1989. L'huile de palme en Malaisie et en Indonésie. *Bulletin du CETIOM*, n° 101 : 27-28.
- CIRAD-IRHO, 1992. Rapport d'activités 1989-1991. *Oléagineux*, 47 : 294 p.
- COCHARD B., NOIRET J.M., BAUDOIN L., FLORI A., AMBLARD P., 1993. Second cycle reciprocal recurrent selection in oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq.: results of Deli × La Mé hybrid tests. *Oléagineux*, 48 : 441-451.
- CORLEY R.H.V., 1986. Yield potential of plantation crops. *In* : Potassium in agricultural systems of the humid tropics. Berne, Suisse, IPI, p. 61-80.
- CORLEY R.H.V., LEE C.H., LAW I.H., WONG C.Y., 1986. Abnormal flower development in oil palm clones. *Planter*, 62 : 233-240.
- DUMET D., ENGELMANN F., CHABRILLANGE N., DUVAL Y., 1993. Cryopreserving of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) somatic embryos involving a desiccation step. *Plant Cell Reports*, 12 : 352-355.
- DURAND-GASSELIN T., DUVAL Y., BAUDOIN L., MAHERAN A.B., KONAN K., NOIRET J.M., 1995. Description and degree of the mantled flowering abnormality in oil palm clones produced using the ORSTOM-CIRAD procedure. *In* : 1993 ISOPB international symposium on recent developments in oil palm tissue culture and biotechnology, V. Rao *et al.* éd., Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM, p. 48-63.
- DUVAL Y., DURAND-GASSELIN T., KONAN K., PANNETIER C., 1988. Multiplication végétative du palmier à huile par culture *in vitro* : stratégie et résultats. *Oléagineux*, 43 : 39-47.
- ENGELMANN F., CHABRILLANGE N., DUSSERT S., DUVAL Y., 1995. Cryopreservation of zygotic embryos and kernel of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Seed Science Research*, 5 : 81-86.
- DE FRANQUEVILLE H., 1984. Vascular wilt of the oil palm: relationships between nursery and field resistance. *Oléagineux*, 39 : 513-518.
- DE FRANQUEVILLE H., DIABATE S., RENARD J.L., 1995. Study of oil palm clone performance with respect to vascular wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaedis*: results in early tests and replantings. *In* : 1993 PORIM international palm oil congress, J. Sukaimi *et al.* éd., Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM, p. 684-688.
- DE FRANQUEVILLE H., RENARD J.L., 1990. Bilan de l'amélioration du niveau de tolérance du palmier à huile à la fusariose : évolution de la maladie sur la plantation R. Michaux. *Oléagineux*, 45 : 399-405.

- GASCON J.P., DE BERCHOUX C., 1964. Caractéristiques de la production d'*Elaeis guineensis* Jacq. de diverses origines et de leurs croisements : application à la sélection du palmier à huile. *Oléagineux*, 19 : 75-83.
- GASCON J.P., JACQUEMARD J.C., HOUSSOU M., BOUTIN D., CHAILLARD H., KAMGA-FONDJO F., 1981. Production de semences sélectionnées de palmier à huile, *Elaeis guineensis*. *Oléagineux*, 36 : 475-486.
- GASCON J.P., LE GUEN V., NOUY B., ASMADY, KAMGA F., 1988. Résultats d'essais de second cycle de sélection récurrente réciproque chez le palmier à huile, *Elaeis guineensis* Jacq. *Oléagineux*, 43 : 1-7.
- GHEsqUIERE M., 1985. Polymorphisme enzymatique chez le palmier à huile. 2. Variabilité et structure génétique de sept origines de palmier. *Oléagineux*, 40 : 529-536.
- GHEsqUIERE M., BARCELOS E., DE MIRANDA-SANTOS M., AMBLARD P., 1987. Polymorphisme chez *Elaeis oleifera* H.B.K. (*E. Melanococca*) : analyse des populations du bassin amazonien. *Oléagineux*, 42 : 143-150.
- HARDON J.J., 1976. Oil palm breeding: introduction. *In* : Oil palm research, R.H.V. Corley *et al.* éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 89-108.
- HARDON J.J., RAO V., RAJANAIDU N., 1985. A review of oil palm breeding. *In* : Progress in plant breeding, G.E. Russel éd., Londres, Royaume-Uni, Butterworths, p. 139-163.
- HARTLEY C.W.S., 1988. The oil palm (3rd ed.). Londres, Royaume-Uni, Longman, 761 p.
- HOUSSOU M., 1985. Amélioration du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) en zone peu humide : résultats récents obtenus au Bénin. Thèse, université Paris XI, Orsay, France, 119 p.
- JACQUEMARD J.C., 1995. Le palmier à huile. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 207 p.
- JACQUEMARD J.C., BAUDOIN L., 1987. Contribution à l'étude de la croissance du palmier à huile : présentation d'un modèle descriptif. *Oléagineux*, 42 : 343-352.
- JACQUEMARD J.C., DURAND-GASSELIN T., 1992. La production de matériel végétal amélioré chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : voie sexuée et voie clonale. *In* : Séminaire ISOPB, Montpellier, France.
- JACQUEMARD J.C., KOUAME B., MEUNIER J., 1993. Un exemple de stratégie de sélection récurrente réciproque : le palmier à huile, *Elaeis guineensis* Jacq. *In* : Le progrès génétique passe-t-il par le repérage et l'inventaire des gènes? H. Chlyah et Y. Demarly éd., Paris, France, John Libbey Eurotext, p. 371-384.
- JACQUEMARD J.C., MEUNIER J., BONNOT F., 1981. Etude génétique de la reproduction d'un croisement chez le palmier à huile, *Elaeis guineensis* : application à la production de semences sélectionnées et à l'amélioration. *Oléagineux*, 36 : 343-352.
- JONES L.H., 1974. Propagation of clonal oil palm by tissue culture. *Oil Palm News*, 17 : 1-8.
- KOUAME B., NOIRET J.M., 1981. Test précoce de la productivité chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) par mesure des activités mitochondriales. *Oléagineux*, 36 : 533-542.

- KOUTOU A., KARAME B., D'AUZAC J., 1992. Recherche de marqueurs enzymatiques liés à la teneur en huile de la pulpe et du fruit chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Oléagineux, 47 : 155-163.
- LE GUEN V., AMBLARD P., OMORE A., KOUTOU A., MEUNIER J., 1991a. Le programme hybride interspécifique *Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis* de l'IRHO. Oléagineux, 46 : 479-487.
- LE GUEN V., SAMARITAAN G., ZARIN-OTHMAN A., CHIN C.W., KONAN E., DURAND-GASSELIN T., 1991b. Production d'huile au jeune âge des clones de palmier à huile. Oléagineux, 46 : 347-359.
- MAYES S., JACK P.L., MARSHALL D., CORLEY R.H.V., 1997. Construction of a RFLP genetic linkage map for oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Genome, 40 : 116-122.
- MEUNIER J., 1969. Etude des populations naturelles d'*Elaeis guineensis* en Côte d'Ivoire. Oléagineux, 24 : 366-382.
- MEUNIER J., BAUDOIN L., NOUY B., NOIRET J.M., 1988. Estimation de la valeur des clones de palmier à huile. Oléagineux, 43 : 195-200.
- MEUNIER J., BOUTIN D., 1975. L'*Elaeis melanococca* et l'hybride *Elaeis melanococca* × *Elaeis guineensis* : premières données. Oléagineux, 30 : 5-8.
- MEUNIER J., GASCON J.P., 1972. Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO. Oléagineux, 27 : 1-12.
- DE MIRANDA-SANTOS M., BARCELOS E., NASCIMENTO J.C., 1985. Genetic resources of *Elaeis oleifera* (HBK) Cortes in the Brazilian Amazon. In : International workshop on oil palm germplasm and utilization. Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM, p. 95-115.
- NOIRET J.M., 1981. Application de la culture *in vitro* à l'amélioration et à la production de matériel clonal chez le palmier à huile. Oléagineux, 36 : 123-125.
- NOIRET J.M., WUIDART W., 1976. Possibilités d'amélioration de la composition en acides gras de l'huile de palme : résultats et perspectives. Oléagineux, 31 : 465-474.
- OKWAGWU C.O., 1985. The genetic basis of the NIFOR breeding programme. In : Oil palm germplasm resources and utilization. Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM.
- ORUADE-DIMARO E.A., RAJAGOPALAN. K., NWOSU S.O., 1994. A laboratory method for inducing sporophore and pathogenicity in *Ganoderma zonatum* Murill. *Elaeis*, 6 : 1-6.
- PANTZARIS T.P., 1988. Le livret des usages de l'huile de palme. Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM.
- RABECHAUULT H., MARTIN J.P., 1976. Multiplication végétative du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) à l'aide de cultures de tissus foliaires. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, série D, 283 : 1735-1737.
- RAJAGOPALAN K., ADERUNGBOYE F.O., OBASOLA C.O., EME A., 1978. Evaluation of the oil palm for the vascular wilt. Journal of the NIFOR, 5 : 87-95
- RAJANAIDU N., 1994. PORIM oil palm genebank: collection, evaluation, utilization and conservation of oil palm genetic resources. Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM, 19 p.



RAJANAIDU N., JALANI B.S., KUSHAIRI A., CHEACH S.C., 1995. Oil palm breeding: current issues and future developments. *In* : 1993 PORIM international palm oil conference, J. Sukaimi *et al.* éd., Kuala Lumpur, Malaisie, PORIM, p. 9-23.

RAO V., BILAL M., 1995. The EPA oil palm breeding programme. ISOPB Newsletter, 11 : 1-9.

ROSENQUIST E.A., 1989. An overview of breeding technology and selection in *Elaeis guineensis*. Duns, Royaume-Uni, Harrisons Fleming Advisory Services Ltd, 49 p. (document interne).

SHAH F.H., RASHID O., SIMONS A.J., DUNSDON A., 1994. The utility of RAPD markers for the determination of genetic variation in oil palm (*Elaeis guineensis*). Theoretical and Applied Genetics, 89 : 713-718.

SOH A.C., 1981. Derivatives of the Dumpy palm: some experimental results. Planter, 57 : 227-239.

SOH A.C., 1990. Oil palm breeding: breeding into the xxist century. Plant Breeding Abstract, 60 : 1437-1444.

SOH A.C., WONG G., TAN C.C., 1989. Clonal propagation of oil palm: current experiences and their implications to breeding and cloning. ISOPB Newsletter, 5 : 4-7.

DE TOUCHET B., DUVAL Y., PANNETIER C., 1991. Plant regeneration from embryogenic suspension culture of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Plant Cell Reports, 10 : 529-532.



# Les riz

---

Michel Jacquot, Guy Clément, Alain Ghesquière,  
Jean-Christophe Glaszmann,  
Emmanuel Guiderdoni, Didier Tharreau

**L**es cultures de riz couvrent environ 150 millions d'hectares. Près de 90 % de ces surfaces se trouvent en Asie ; les 10 % restant se répartissent sur tous les autres continents.

Le riz est une plante de climats chauds, bien que sa culture s'étende jusqu'à des latitudes de 40° et même 50° nord, en Chine, et, en régions tropicales, jusqu'à des altitudes de 2 000 mètres, voire 2 500 mètres, au Népal. Le riz est, d'autre part, adapté à la culture aquatique, mais toutes les variétés peuvent croître sur un sol submergé ou sur un sol drainé, une variété donnée étant plus adaptée à l'une ou à l'autre de ces conditions de culture.

En fonction de l'alimentation hydrique, on distingue plusieurs types de riziculture (figure 1). Lorsqu'il y a submersion, la riziculture est dite irriguée s'il y a contrôle de l'eau et inondée dans le cas contraire. Lorsqu'il n'y a pas submersion pendant la culture et qu'il existe une nappe phréatique proche de la surface du sol, la riziculture est dite pluviale sur nappe ; si cette nappe phréatique est absente, on parlera de culture pluviale stricte — les conditions de culture du riz dans ce dernier cas sont similaires à celles des autres céréales. La culture irriguée représente 55 % des surfaces rizicoles dans le monde, la culture inondée, 33 % et la culture pluviale, 12 %. La répartition des types de riziculture diffère selon les régions : 90 % des surfaces rizicoles sont submergées pendant la culture en Asie, contre seulement 40 % en Amérique latine et en Afrique de l'Ouest.

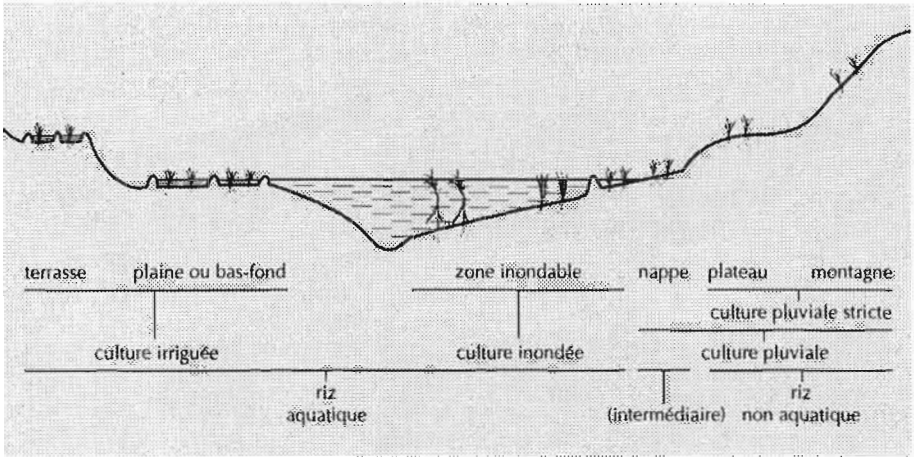


Figure 1. Types de riziculture en fonction de l'alimentation hydrique.

Il est vraisemblable que, dès la domestication de la plante, la riziculture s'est développée là où le sol est naturellement fertile et peu envahi par les adventices : d'une part en zone inondable, d'autre part en zone de forêt après défriche. Dans beaucoup de régions tropicales, la riziculture inondée et la riziculture pluviale sur défriche de forêt sont encore aujourd'hui pratiquées dans des systèmes de culture extensifs sans intrants ou avec peu d'intrants. Les systèmes de culture se sont toutefois largement diversifiés et intensifiés grâce à la sélection progressive des variétés et à l'évolution des techniques de culture, en particulier la maîtrise de l'eau, la fertilisation, la lutte contre les adventices et la mécanisation. La riziculture inondée reste fréquente le long des fleuves dont les crues sont plus ou moins fortes. La riziculture dite flottante est un cas particulier de riziculture inondée que l'on rencontre dans les zones où les crues atteignent 4 à 5 mètres, les tiges de riz s'allongent alors en conséquence. En revanche, la riziculture irriguée intensive s'est fortement développée dans les plaines, sur des terrasses aménagées au flanc des collines ainsi qu'au voisinage de la mer, quand il est possible de dessaler les terres pendant la saison de culture (planche XXII, 1). La riziculture pluviale a elle aussi évolué. Aux systèmes de culture itinérants sur défriche de forêt, devenus de moins en moins compatibles avec l'augmentation de la pression démographique, se sont substitués de nouveaux systèmes de culture : culture en ouverture de pâturage, culture intercalaire pendant les premières années qui suivent des plantations d'arbres, systèmes de culture fixés, où le riz pluvial entre en rotation avec d'autres plantes annuelles. Cette diversité des modes de culture permet des adaptations en fonction des conditions socio-économiques de la production (POISSON, 1996).

Deux espèces de riz sont cultivées. L'une, *Oryza sativa* L., originaire d'Asie, a aujourd'hui une aire de répartition mondiale. L'autre, *O. glaberrima* Steud., originaire d'Afrique de l'Ouest, est demeurée restreinte à cette région. Ces

deux espèces se distinguent nettement l'une de l'autre par quelques caractères morphologiques, comme la forme du grain, la morphologie de la plantule, la ramification de la panicule et, surtout, la forme de la ligule. Cette languette que les feuilles des poacées portent à la jonction du limbe et de la gaine est pointue chez *O. sativa*, courte et tronquée chez *O. glaberrima*.

Les rendements du riz sont généralement donnés en poids de grains paddy — grains non décortiqués, avec leurs glumes et leurs glumelles. Le décortiquage donne le riz cargo, ou riz complet. Le riz blanchi — auquel on a retiré le péricarpe et le germe — est le riz habituellement utilisé pour la consommation. Un kilo de riz paddy donne environ 650 grammes de riz blanchi (grains entiers et brisures).

Les rendements varient selon les conditions de culture : de 1 à 10 tonnes par hectare en culture avec submersion, de 1 à 5 tonnes par hectare en riziculture pluviale. Ces rendements concernent l'espèce asiatique. Ceux de l'espèce africaine, qui a été peu soumise à la sélection variétale, dépassent rarement 3 tonnes par hectare. La production mondiale étant de 550 millions de tonnes de paddy, le rendement moyen est de l'ordre de 3,5 tonnes par hectare.

La plus grande partie du riz récolté est consommée localement. Les échanges commerciaux internationaux portent sur moins de 5 % de la production. Les principaux pays exportateurs sont la Thaïlande et les Etats-Unis. Les pays importateurs se situent surtout en Afrique subsaharienne et au Moyen-Orient.

Pour plus de la moitié de la population mondiale, le riz constitue l'aliment de base. La consommation annuelle de riz blanchi par habitant varie selon les régions : elle est d'environ 200 kilos en Myanmar, de 100 kilos en Chine, de 50 kilos au Brésil et de 5 kilos en France. D'autre part, chaque région a ses préférences de qualité en termes de forme, de comportement à la cuisson et de parfum du grain, ainsi que ses méthodes de préparation culinaire. Une partie des grains récoltés est transformée en pâtes, gâteaux et autres produits ou utilisée pour la production de boissons alcoolisées.

Les sous-produits du blanchiment — le son et les germes — sont utilisés comme nourriture pour le bétail ou pour l'extraction de vitamines à usage pharmaceutique. Les sous-produits du décortiquage — les balles — sont employés pour la fabrication de matériaux de construction, en tant que combustible ou encore comme source de silice à des fins industrielles. Les pailles de riz, lorsqu'elles ne sont pas brûlées ou enfouies, servent de complément fourrager et de litière pour le bétail ou de substrat pour la production de champignons comestibles.

Chaque pays rizicole a son propre dispositif de recherche. Les recherches conduites dans certains pays ont eu dans le passé ou ont aujourd'hui encore un impact non seulement national, mais aussi régional ou international ; c'est le cas des Etats-Unis, du Japon, de la Chine, de l'Inde, du Brésil, de l'Italie...

Quatre centres du Groupe consultatif pour la recherche agronomique internationale (GCRAI) sont mandatés pour mener des recherches sur le riz : l'IRRI

(International Rice Research Institute) aux Philippines, à l'échelle mondiale et plus spécialement pour l'Asie, le CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Colombie, pour l'Amérique latine, l'ADRAO (Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest) en Côte d'Ivoire, pour l'Afrique de l'Ouest, et l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), dans le domaine des ressources génétiques. De son côté, la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) joue un rôle incitatif pour la recherche rizicole.

Pour sa part, la France mobilise pour l'amélioration variétale du riz une trentaine de chercheurs, principalement du CIRAD et de l'ORSTOM. Cette recherche a un double objectif. A l'échelle nationale, elle intéresse la riziculture irriguée en Camargue (25 000 hectares), où le Centre français du riz (CFR) assure un rôle de coordination, et la riziculture en Guyane (3 500 hectares portant deux cultures par an). Sur le plan international, elle s'inscrit dans le cadre d'accords de coopération avec des pays tropicaux d'Afrique, d'Amérique latine et d'Asie et avec les centres internationaux de recherche agronomique, ainsi que dans le cadre de réseaux comme le réseau de recherche pour le riz sous climat méditerranéen créé par la FAO.

## L'organisation évolutive

Les classifications des riz et les hypothèses quant aux origines des riz cultivés ont été nombreuses au cours de ce siècle. Les connaissances acquises ont fourni les bases de révisions et de clarifications réalisées grâce aux outils modernes.

### La diversité des formes cultivées

Les variétés de riz présentent une grande diversité. Afin de structurer cette diversité, les généticiens ont utilisé les caractères morphologiques, observé le comportement en croisement, analysé les distances génétiques. Ces travaux ont été entrepris à partir de 1920 par des chercheurs japonais. Ils ont été poursuivis dans les années 60 par l'IRRI, puis dans les années 80 par des chercheurs du CIRAD et de l'ORSTOM. Les résultats de ces travaux s'avèrent très importants pour une conduite raisonnée des programmes de sélection variétale.

#### LA BIOLOGIE DE LA PLANTE

La mise en place de la culture s'effectue par semis direct ou par repiquage de plants issus de pépinière. Le repiquage, technique réservée aux sols submergés, permet une installation plus hâtive de la culture et facilite le désherbage, mais il est coûteux et provoque un stress dans la plante, c'est pourquoi il est de moins en moins pratiqué.

Le tallage du riz est modéré à abondant selon les variétés. La hauteur de la plante, maximale peu après l'épiaison, est d'environ 1,4 mètre chez les variétés traditionnelles. Pour les variétés modernes, elle est voisine de 0,9 mètre en culture irriguée et de 1,2 mètre en culture pluviale. Le riz est une plante de jours courts. Beaucoup de variétés traditionnelles de riziculture inondée — et aussi, s'il s'agit de l'espèce africaine, de riziculture pluviale — sont sensibles à très sensibles à la photopériode. Les variétés modernes sont en général insensibles ou peu sensibles à la photopériode. La durée entre l'initiation florale et l'épiaison et la durée de l'épiaison à la maturité sont presque constantes d'une variété à l'autre dans un lieu donné : chacune est d'environ 30 jours sous climat tropical et de 45 jours sous climat méditerranéen. Les variétés insensibles à la photopériode ont une période végétative de base précédant l'initiation paniculaire plus ou moins longue : la durée totale de leur cycle varie ainsi, sous climat tropical, d'environ 90 jours pour les variétés précoces à 150 jours pour les variétés tardives.

L'inflorescence est une panicule dont les ultimes ramifications, les pédicelles, portent des épillets (planche XXII, 2). Un épillet porte trois fleurs dont deux avortent. Celle qui reste, fertile, comporte deux glumes courtes, deux glumelles formant un habitacle fermé pour le caryopse, un pistil avec deux stigmates plumeux et six étamines. La glumelle inférieure peut porter une barbe plus ou moins longue. Le péricarpe du caryopse est incolore ou coloré (rouge mais aussi ambré, noir...). Les feuilles et les glumelles sont pileuses ou glabres.

Les riz cultivés sont diploïdes, avec  $2n = 24$  chromosomes. Ils sont autogames, mais des allofécondations naturelles peuvent se produire.

#### LES TYPES MORPHOLOGIQUES

Les collectes de riz dans les régions de culture ont permis d'estimer à environ 100 000 le nombre de variétés cultivées — une grande partie d'entre elles est conservée à l'IRRI et dans les collections nationales. Ce nombre traduit une forte diversité morphogénétique. Ces variétés peuvent en fait être classées selon quelques grands types sur la base de l'association de caractères.

Ainsi, chez *O. sativa*, on reconnaît trois grands types morphologiques (MATSUO, 1952; CHANG et BARDENAS, 1965; JACQUOT et ARNAUD, 1979; planche XXII, 3).

Le type *indica* se caractérise par un tallage fort, des feuilles étroites, des racines fines et un grain effilé. Les variétés de ce type sont celles de culture aquatique dans les régions tropicales de basse altitude (inférieure à 1 200 mètres).

Le type *japonica* se distingue par un tallage moyen, des feuilles étroites, des racines fines et un grain arrondi. Ce type est celui des variétés de culture aquatique en régions tempérées et en régions tropicales d'altitude élevée.

Le type *javanica* se définit par un tallage faible, des feuilles larges, des racines épaisses et profondes et un grain long et large. Il s'agit des variétés de culture pluviale en régions tropicales et aussi des variétés de culture aquatique aux Etats-Unis.

On reconnaît aussi parmi les variétés d'*O. glaberrima* une adaptation écologique à la riziculture inondée ou à la riziculture pluviale, mais la distinction morphologique est moins nette que chez l'espèce asiatique (BEZANÇON, 1993).

#### LES GROUPES GÉNÉTIQUES

Le comportement en croisement confirme, en partie, la classification morphologique (OKA, 1958). Les descendance de croisement entre *O. sativa* et *O. glaberrima* sont stériles ; les croisements de retour sont toutefois possibles. Au sein de l'espèce *O. sativa*, les variétés d'un même type s'intercroisent aisément. Les descendance de croisement entre des variétés du type *indica* et des variétés des types *japonica* ou *javanica* présentent fréquemment des stérilités partielles, des déficits de recombinaison et des retours vers les types parentaux. En revanche, les descendance de croisement entre des variétés du type *japonica* et des variétés du type *javanica* se recombinaient plus aisément.

Les analyses par isoenzymes ont apporté une clarification, confirmée par les analyses au moyen de marqueurs moléculaires (SECOND, 1982 ; GLASZMANN, 1987 ; figure 2).

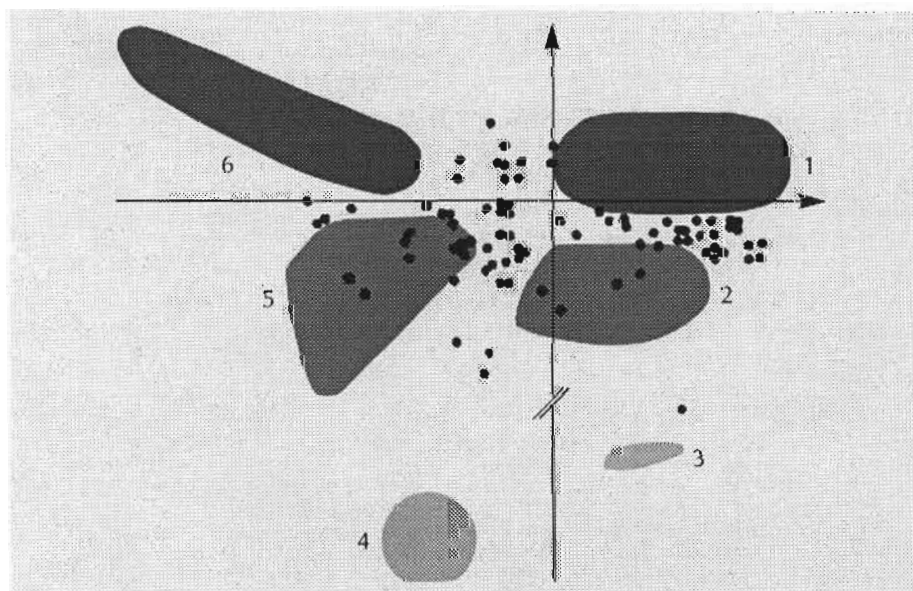


Figure 2. Représentation selon le premier plan de l'analyse factorielle de correspondances, appliquée à la variation isoenzymatique, de 1 688 variétés de riz représentatives de l'espèce asiatique *O. sativa*, d'après GLASZMANN (1987).

Groupe 1 : la plupart des variétés *indica* (900) ; groupe 2 : les variétés *Aus* et *Boro d'Inde* (124) ; groupes 3 et 4 : des variétés flottantes du Bangladesh (6 et 11) ; groupe 5 : les variétés *Basmati* et *Sadri* du Pakistan et d'Iran (106) ; groupe 6 : les variétés *japonica* et *javanica* (451). Les points isolés correspondent à 90 variétés en position intermédiaire.



*O. sativa* comprend deux groupes principaux : le groupe *indica*, qui rassemble la majorité des variétés de type morphologique *indica*, et le groupe *japonica* « au sens large », qui comprend la plupart des variétés des types morphologiques *japonica* et *javanica*, que l'on tend ainsi à dénommer *japonica* tempéré, pour le premier, et *japonica* tropical, pour le second.

Certaines variétés de type morphologique *indica* forment des groupes à part. Ainsi, les variétés Aus de l'Inde sont proches du groupe génétique *indica* et les variétés Basmati du Pakistan du groupe *japonica*.

L'espèce *O. glaberrima* se distingue nettement de l'espèce *O. sativa*, tout en présentant une richesse allélique plus faible.

Les deux formes que l'on peut considérer comme les plus ancestrales des groupes *O. sativa indica* et *O. sativa japonica* et l'espèce *O. glaberrima* sont génétiquement à peu près équidistantes.

## Le genre *Oryza* et l'origine des formes cultivées

### LE GENRE *ORYZA*

La classification du genre *Oryza* établie par TATEOKA (1963) identifiait 22 espèces de riz. Les travaux de taxonomie expérimentale et les observations écologiques (SECOND, 1985, pour revue) permettent de considérer dans ce genre quatre groupes d'espèces — *Sativa*, *Latifolia*, *Meyeriana* et *Ridleyi* — et deux espèces isolées, *O. brachyantha* et *O. schlechteri*. Les groupes *Sativa* et *Latifolia* ont une distribution pantropicale et constituent les *Eu-Oryza*. Entre ces deux groupes d'espèces, il est possible d'obtenir des hybrides artificiels. Ceux-ci ont permis d'identifier des génomes différents à partir des appariements chromosomiques observés en  $F_1$  (NAYAR, 1973) : le génome A pour le groupe *Sativa*, dont les espèces sont toutes diploïdes ( $2n = 24$ ) et qui comprend les deux espèces cultivées, *O. sativa* et *O. glaberrima*; les génomes B, C, D et E pour le groupe *Latifolia*, qui rassemble des espèces diploïdes ( $2n = 24$ ) ainsi que des espèces tétraploïdes BBCC et CCDD ( $2n = 48$ ).

Le groupe *Latifolia* comprend des espèces autogames, généralement pérennes et plutôt ombrophiles. Elles se rencontrent le plus souvent dans les zones inondées ou forestières sous forme de petites populations. *O. punctata* est une espèce africaine avec des formes diploïdes (génome BB) et d'autres tétraploïdes (génome BBCC). *O. officinalis* (génome CC) constitue une espèce complexe très largement représentée en Asie et en Chine du Sud. L'espèce *O. minuta* (génome BBCC) est limitée aux Philippines. L'espèce *O. eichingeri* (génome CC) est présente en Afrique de l'Est. *O. australiensis* (génome EE) est le seul représentant du groupe en Australie : il s'agit d'une forme annuelle dont l'analyse par marqueurs a justifié l'inclusion dans ce groupe multispécifique. Enfin, plusieurs espèces tétraploïdes de génome CCDD — *O. grandiglumis*, *O. alta*, *O. latifolia* — sont présentes en Amérique du Sud. L'existence hypothétique

d'un génome DD à l'état diploïde et l'origine sud-américaine des formes tétraploïdes CCDD restent encore à préciser.

Les espèces sauvages du groupe *Sativa* se rencontrent plutôt dans les zones de savane, où elles peuvent former des populations importantes, mais aussi dans les rizières comme adventices. L'espèce sauvage *O. rufipogon* correspond typiquement à une espèce complexe avec différentes formes biologiques et géographiques. En Asie, en Amérique et en Australie, un continuum de formes, des annuelles autogames jusqu'aux pérennes allogames, constitue l'axe principal de différenciation morphologique (MORISHIMA *et al.*, 1984). A l'inverse, en Afrique, on trouve deux formes extrêmes de ce continuum qui correspondent au concept biologique d'espèce : *O. breviligulata*, espèce annuelle et autogame, et *O. longistaminata*, espèce pérenne et allogame.

L'utilisation de marqueurs génétiques neutres éclaire les relations phylogénétiques entre les différentes espèces des groupes *Sativa* et *Latifolia* (DALLY et SECOND, 1990 ; WANG *et al.*, 1991 ; SECOND et WANG, 1992). La confrontation des données génétiques de divergence avec les données paléoclimatiques permet d'envisager les voies possibles de migration, dans le temps et dans l'espace, qui ont conduit à la distribution pantropicale actuelle des espèces (SECOND, 1985).

A partir d'une origine asiatique de l'ancêtre du genre *Oryza*, une évolution remarquablement parallèle est observée entre les génomes, pour le groupe *Latifolia*, et entre les espèces, pour le groupe *Sativa*, en fonction des mêmes barrières géographiques ou climatiques : migration et isolement d'*O. australiensis* et de la forme océanienne d'*O. rufipogon* sur le continent australien ; migration en Afrique des formes à l'origine du génome BB (*O. punctata*) et des formes à l'origine des espèces *O. breviligulata* et *O. longistaminata* ; divergence des formes chinoises et des formes non chinoises d'*O. rufipogon* asiatique liée à la barrière himalayenne ; divergence probablement similaire de formes d'*O. officinalis*. En Afrique, ce sont les modifications climatiques entraînant des migrations différentielles dans le temps des formes sauvages originelles, associées aux adaptations écologiques plus strictes, qui expliquent la compartimentation plus forte entre les formes autogames (*O. breviligulata*) et les formes allogames (*O. longistaminata*). Ainsi, les formes annuelles africaines n'ont pas évolué à partir des formes pérennes africaines mais trouvent leur origine dans de nouvelles introductions en provenance d'Asie. La présence des riz sauvages en Amérique tropicale serait récente à l'échelle de l'évolution.

#### LA DOMESTICATION DES RIZ

Selon les données fournies par les marqueurs isoenzymatiques, la domestication du riz cultivé asiatique s'est effectuée à partir de deux lignées divergentes d'*O. rufipogon*, en Chine du Nord et en Asie du Sud (figure 3). Si les éléments archéologiques ne manquent pas pour attester la présence de riz

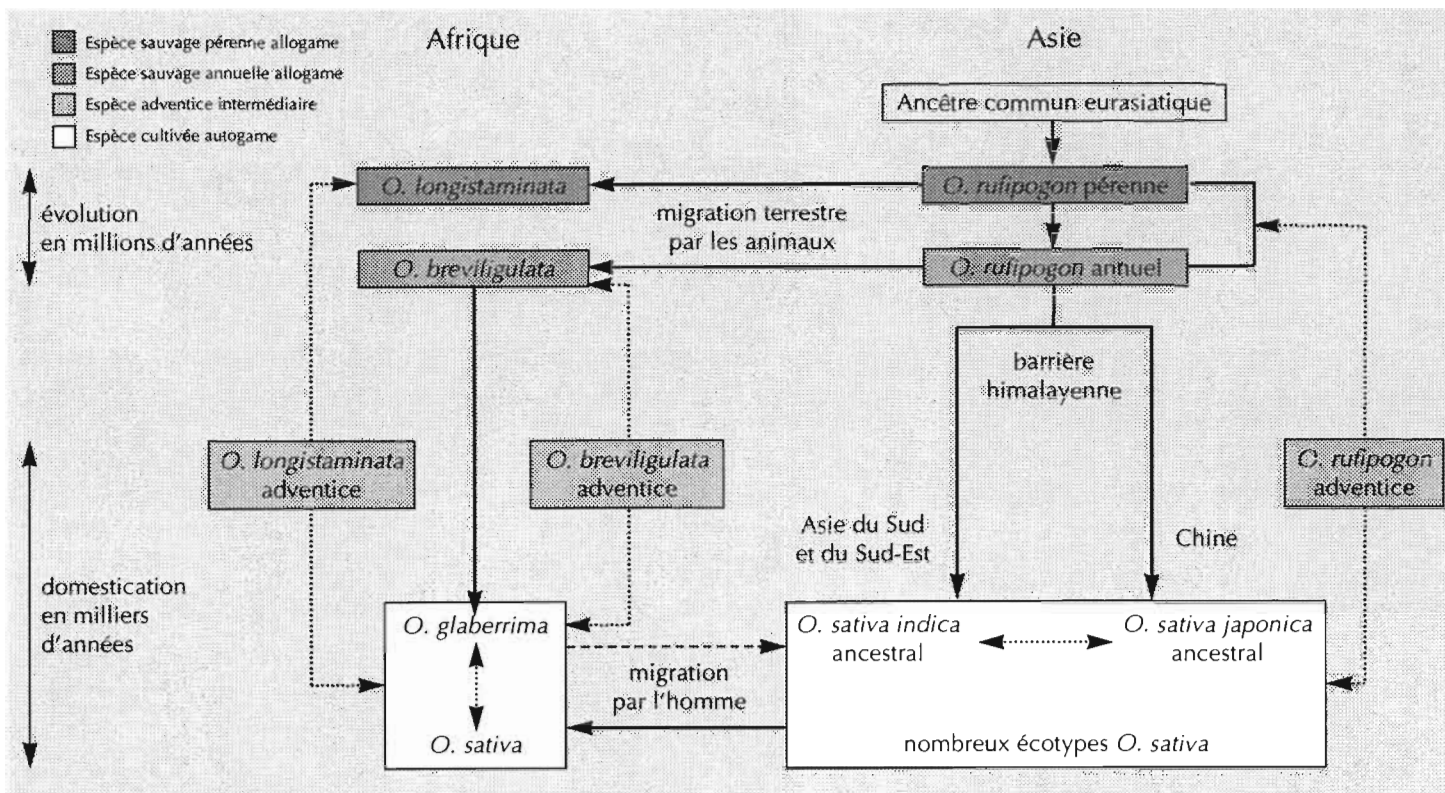


Figure 3. Relations phylogénétiques des deux espèces de riz cultivé, d'après SECOND (1986). Les flèches simples (→) indiquent une descendance directe ; les flèches doubles (↔) indiquent l'introgression par hybridation et rétrocroisements, qui semble exister entre toutes les formes ou espèces sympatriques, sauf, peut-être, entre *O. longistaminata* et *O. breviligulata*, deux espèces séparées par des barrières reproductives particulièrement développées.

cultivé en Chine il y a au moins 6 000 ans, ils sont en revanche plus rares ou beaucoup plus récents en Asie du Sud et en Inde. Néanmoins, la présence de formes annuelles typiques d'*O. rufipogon* dans l'ouest de l'Inde permet d'y situer aussi un centre de domestication. Ce schéma peut rendre compte de la très forte structuration de la diversité génétique d'*O. sativa* en deux groupes variétaux, *indica* et *japonica*, analogues à des sous-espèces (SECOND et GHESQUIERE, 1995). Les deux domestications indépendantes du riz cultivé asiatique associées aux introgressions réciproques entre formes cultivées ou entre formes cultivées et formes sauvages à la suite de la migration des variétés sont vraisemblablement à l'origine de la très grande diversité génétique d'*O. sativa*.

L'analyse des marqueurs isoenzymatiques a également permis de préciser l'origine de l'espèce cultivée africaine *O. glaberrima* : cette espèce est sans ambiguïté issue de la domestication de l'espèce sauvage *O. breviligulata* (figure 3). La domestication d'*O. glaberrima* se situerait en Afrique de l'Ouest, où l'on observe des zones de diversification génétique — ancien delta du Niger au Mali, Guinée, sud du Sénégal.

#### LA DISPERSION GÉOGRAPHIQUE

La culture du riz d'origine asiatique s'est progressivement répandue en Asie, pour atteindre le Japon, les Philippines et l'Indonésie il y a environ 3 000 ans. Elle a gagné le Moyen-Orient avant notre ère et l'Égypte vers le v<sup>e</sup> siècle. Elle est attestée dans le sud de l'Europe vers le xv<sup>e</sup> siècle et dans le sud de la Russie au xviii<sup>e</sup> siècle. Elle a été introduite en Amérique tropicale vers le xvi<sup>e</sup> siècle et aux États-Unis au xvii<sup>e</sup> siècle (ARRAUDEAU, à paraître, pour revue). Madagascar a connu, au cours des premiers siècles de notre ère, plusieurs vagues d'introduction de riz par des immigrants qui venaient directement d'Indonésie ou qui avaient transité par l'Inde.

La culture d'*O. glaberrima* s'est étendue en Afrique subsaharienne (PORTERES, 1950). Puis, à partir du xvi<sup>e</sup> siècle, des riz de l'espèce *O. sativa* ont été introduits le long des côtes de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique de l'Ouest par les navigateurs et se sont propagés dans toute l'Afrique tropicale. Aujourd'hui, l'espèce africaine est encore cultivée dans des systèmes de production traditionnels, mais elle est de plus en plus supplantée par l'espèce asiatique.

#### LES FLUX DE GÈNES

A l'intérieur de l'ensemble des *Eu-Oryza*, tous les croisements interspécifiques ou intersubspécifiques sont réalisables, grâce éventuellement au sauvetage d'embryons par la culture *in vitro*. Ils peuvent être suivis de rétrocroisements en vue de l'introgression de caractères d'intérêt agronomique. Il n'en va pas de même dans les processus naturels, où les barrières reproductives sont plus ou moins efficaces selon les cas. Aucun hybride naturel entre des représentants des groupes *Sativa* et *Latifolia* n'a été observé.

Dans le groupe *Sativa*, l'espèce *O. longistaminata* est la moins compatible avec les autres espèces, l'albumen des embryons hybrides se détériorant plus ou moins rapidement sous l'effet de deux gènes létaux complémentaires (CHU et OKA, 1970; GHESQUIERE, 1988).

Les hybridations avec *O. rufipogon* ont joué un rôle important dans l'acquisition d'une forte diversité génétique chez *O. sativa*. Ces hybridations expliquent sans doute aussi les formes intermédiaires annuelles-pérennes d'*O. rufipogon* que l'on trouve aujourd'hui en condition d'adventices en Asie. En Afrique, les formes adventices d'*O. breviligulata* introgressées d'*O. glaberrima* — il n'y a pas ou peu de restriction aux flux de gènes entre ces deux espèces malgré une occasionnelle faiblesse des plantes hybrides F<sub>1</sub> (CHU et OKA, 1972; BEZANÇON, 1993) — se distinguent des formes véritablement sauvages d'*O. breviligulata*, qui ne se rencontrent que dans des mares temporaires éloignées des zones de culture.

En revanche, entre *O. sativa* et *O. glaberrima* les introgressions sont extrêmement limitées bien que les deux espèces cultivées se trouvent très souvent en situation sympatrique en Afrique de l'Ouest. Il n'y a pas de preuves que des échanges génétiques importants aient eu lieu entre les deux espèces depuis l'introduction d'*O. sativa* en Afrique. Des gènes de stérilité avec des interactions de nature sporogamétophytique semblent être le plus souvent à l'origine de cette situation (SANO, 1985; PHAM et BOUGEROL, 1989; SANO *et al.*, 1994; GHESQUIERE *et al.*, 1997b).

Chez *O. sativa*, il existe aussi des barrières reproductives entre les groupes *indica* et *japonica* et différents modèles génétiques ont été proposés pour rendre compte de la stérilité pollinique : gènes complémentaires gamétophytiques, sporogamétophytiques ou sporophytiques (OKA, 1974, pour revue).

## L'amélioration variétale

Les sélectionneurs du riz utilisent aujourd'hui une large gamme de méthodes d'amélioration variétale. Certaines d'entre elles se révèlent toutefois plus facilement applicables au groupe génétique *indica*, d'autres au groupe génétique *japonica* de l'espèce *O. sativa*. D'autre part, le riz présente à plusieurs titres les caractéristiques d'une plante modèle pour d'autres plantes de la famille des poacées.

### Les types variétaux

Les variétés traditionnelles de riz sont des populations relativement homogènes — pour le type de plante, la durée du cycle de culture et les caractéristiques du

grain — constituées de plantes pour la plupart homozygotes. L'agriculteur retient, dans sa récolte, les panicules les plus conformes à sa variété et les plus belles.

Les variétés sélectionnées et diffusées sont généralement des lignées pures. Leurs avantages résident dans la conservation plus aisée de leur identité au cours du temps et dans l'homogénéité du produit de récolte.

Les hybrides  $F_1$  ont été développés en Chine à partir des années 70 à la suite de la découverte de systèmes de stérilité mâle génocyttoplasmique, ce qui a conduit à des formules à trois lignées — la lignée mâle stérile, sa lignée mainteneuse et la lignée restauratrice de la fertilité. Des systèmes de stérilité mâle induite soit par des jours longs, soit par des températures élevées sont aussi utilisés. Les formules sont alors à deux lignées et la production de semences doit être réalisée dans un environnement favorable à l'expression de la stérilité, à l'inverse de l'environnement de culture.

Les variétés hybrides  $F_1$  sont réservées à des agricultures organisées et maîtrisées — aux cultures irriguées, en particulier. Les variétés lignées pures s'adressent en revanche à des systèmes de culture diversifiés quant aux conditions d'alimentation hydrique et au niveau d'intensification.

On distingue aussi les variétés selon la destination des grains : utilisation locale (plats régionaux), commerce international (avantages accordés aux grains longs et fins, avec une bonne tenue à la cuisson, et aux riz aromatiques), aptitude à la transformation (étuvage, précuisson...).

## Les objectifs de sélection

Les principaux objectifs de sélection sont mentionnés dans le tableau 1. L'un des objectifs prioritaires est l'adaptation de la plante au régime d'alimentation hydrique de la culture. Les recherches dans ce domaine de la physiologie du riz (PUARD *et al.*, 1989) méritent d'être approfondies pour réduire la part d'empirisme dans la démarche du sélectionneur à cet égard. Une résistance variétale durable aux agressions parasitaires, nombreuses chez le riz, est également un objectif majeur. Les qualités culinaires du grain sont également déterminantes. Elles sont estimées d'après le taux d'amylose du grain blanchi, l'un des constituants, avec l'amylopectine, de l'amidon du riz. Ce taux varie de 10 à 30 % selon les variétés. On recherche en général un taux d'amylose compris entre 20 et 25 %, sauf dans le cas particulier des grains glutineux (gluant ou *waxy*), où le grain est dépourvu d'amylose (JACQUOT *et al.*, 1992).

## L'expérience du passé

L'amélioration de la productivité a d'abord été obtenue progressivement en régions tempérées, à partir des années 30. Dans le nord de l'Asie (Japon, Chine du Nord...) et du bassin méditerranéen (Italie, France...), la sélection a été

Tableau 1. Objectifs de sélection.

Objectifs de sélection	Critères correspondants
<b>Adaptation au milieu physique</b>	
• Eau	En culture aquatique : tolérance à la submersion, cycle cultural adapté au régime hydrique, pouvoir oxydant de la rhizosphère (transfert passif de l'oxygène des parties aériennes vers les racines), et, selon le type de riziculture, tolérance à une forte submersion ou aptitude à l'élongation rapide et forte des tiges En culture pluviale : tolérance à des périodes de sécheresse, cycle cultural adapté à la saison des pluies, système racinaire à croissance rapide et en profondeur
• Température	Résistance aux températures extrêmes, au froid en particulier
<b>Résistance aux agressions parasitaires</b>	
• Maladies cryptogamiques	Résistance à la pyriculariose ( <i>Magnaporthe grisea</i> ), à la pourriture des gaines ( <i>Sarocladium oryzae</i> )...
• Maladies bactériennes	Résistance au flétrissement bactérien ( <i>Xanthomonas oryzae</i> ), à la pourriture brune des gaines ( <i>Pseudomonas fuscovaginae</i> )...
• Maladies virales	Résistance au tungro en Asie, à la hoja blanca en Amérique latine, à la panachure jaune en Afrique et à Madagascar...
• Insectes	Résistance aux foreurs de tiges ( <i>Chilo</i> sp., etc.) et aux insectes des stocks
<b>Aptitude culturale</b>	
• Culture	Installation rapide de la plante, au niveau racinaire et pour la couverture du sol Résistance à la verse Réponse à la fertilisation Maturité groupée Résistance moyenne à l'égrenage
• Productivité	
• Stabilité du rendement	
<b>Qualité du grain</b>	
• Usinage	Rendement au décorticage, au blanchiment, en grains entiers Aptitude à l'étuvage
• Morphologie	Format du grain, translucidité Cas particuliers des riz glutineux et des riz à péricarpe rouge
• Qualité culinaire	Tenue à la cuisson, fermeté, gonflement Saveur, arôme

conduite dans le type *japonica* tempéré. Aux Etats-Unis, des croisements ont été réalisés entre des variétés du type *japonica* tropical et des variétés du type *japonica* tempéré, puis la sélection a porté sur l'amélioration des qualités du grain, en particulier sa longueur et sa finesse. La possibilité de sélectionner des variétés à grain long et fin dans le matériel génétique *japonica* a aussi été exploitée avec succès à partir des années 80 dans les pays à climat méditerranéen — Italie, France, mais aussi Australie, Chili... Le terme « Indica » utilisé pour désigner ce type de grain dans les normes commerciales européennes est donc malencontreux ! Les variétés des régions tempérées ont aujourd'hui une taille d'environ 0,9 à 1 mètre et des rendements potentiels de 10 à 15 tonnes par hectare.

Dans les régions tropicales, l'évolution des variétés a été différente. En culture aquatique, les variétés traditionnelles, de type *indica*, ont une taille de 1,4 mètre. Elles sont dans leur majorité photosensibles et ont un potentiel de rendement limité à environ 5 tonnes par hectare. Après la seconde guerre mondiale, la pression démographique en Asie commandait des variétés productives et aptes à la double culture annuelle. La solution est venue de l'exploitation par l'IRRI, au début des années 60, d'un mutant naturel demi-nain — de 0,8 à 0,9 mètre — du type *indica*, dont l'intérêt venait d'être démontré à Taïwan. Elle a abouti à la création de variétés demi-naines, dont la première a été IR8. Ces variétés ont un potentiel de rendement de 10 tonnes par hectare. Elles ont été par la suite améliorées pour leur résistance aux agressions parasitaires, leur précocité et les qualités de leur grain. Elles ont été à la base de la révolution verte dans les régions tropicales.

On a également tenté d'exploiter la variabilité offerte par les croisements intergroupes, avec des résultats variables. En Asie, dans les années 50, un programme visant à associer les caractères d'adaptation des variétés *indica* et les caractères de productivité des variétés *japonica* tempéré n'a pas abouti aux recombinaisons espérées. D'autres programmes, fondés sur des croisements entre *indica* et *japonica*, ont débouché sur du matériel végétal original et intéressant. Ainsi, à Taïwan, les variétés Ponlaï, obtenues de croisements entre *indica* et *japonica* tempéré suivis de rétrocroisements sur *japonica* tempéré, ont exprimé un potentiel de rendement de plus de 10 tonnes par hectare. De telles variétés *japonica* Ponlaï ont été croisées à Madagascar avec des variétés *indica* locales (ARRAUDEAU, 1975). Au Surinam, des variétés réputées pour la longueur et la qualité de leur grain ont été obtenues de croisements mettant en jeu une large base génétique formée de matériel *indica*, *japonica* tempéré et *japonica* tropical, avec retour sur *indica*. La complexité de leur origine confère à ces variétés une bonne compatibilité hybride avec les divers *japonica*. Cette aptitude à donner des hybrides fertiles dans les croisements intergroupes a aussi été mise en évidence dans de nombreuses variétés des types *japonica* tropical et Aus, qualifiées ainsi de variétés à large compatibilité (IKEHASHI et ARAKI, 1984).

Dans les régions tropicales, pour les variétés traditionnelles *japonica* tropical de culture pluviale, la situation était à peu près la même que celle des variétés



traditionnelles *indica* de culture aquatique : leur taille était élevée et leur potentiel de rendement se limitait à 3 tonnes par hectare. Des solutions ont été apportées par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières, actuellement intégré au CIRAD) dans les années 70, à partir de croisements entre *japonica* tropical et *japonica* tempéré et surtout par mutagenèse induite sur des variétés traditionnelles de riz pluvial (JACQUOT, 1975). Les mutants, tel IRAT13, qui sont de taille moyenne (de 1 à 1,2 mètre) et ont conservé les caractères d'adaptation à la riziculture pluviale — résistance à la sécheresse et à la pyriculariose, en particulier — sont à la base de variétés dont le potentiel de rendement avoisine 6 tonnes par hectare.

## Les méthodes d'amélioration variétale

L'amélioration variétale du riz fait aujourd'hui appel, souvent en les combinant, à diverses méthodes de sélection, les unes devenues classiques, les autres relevant des nouvelles biotechnologies.

### L'HYBRIDATION

On peut ranger sous ce titre les voies d'obtention de variétés lignées pures recombinées et celles de variétés hybrides  $F_1$ .

### Les croisements intragroupes

La sélection de variétés lignées pures est très souvent effectuée à partir de croisements simples entre géniteurs du même groupe génétique, choisis pour leurs caractères complémentaires. Pour un même effectif de plantes  $F_2$ , les sélectionneurs choisissent soit de réaliser un grand nombre de croisements en ne cultivant que quelques centaines de plantes  $F_2$  par croisement, soit d'effectuer un petit nombre de croisements en cultivant plusieurs milliers de plantes  $F_2$  par croisement, soit encore de combiner ces deux méthodes, c'est-à-dire d'utiliser la première pour tester de nombreuses  $F_2$  et la seconde pour exploiter au maximum les meilleures  $F_2$ . Les sélectionneurs ont aussi le choix entre plusieurs méthodes pour conduire les descendances pendant les huit à dix ans nécessaires à la fixation. Avec la méthode généalogique, la sélection, d'abord pour les caractères les plus héréditaires, débute à la génération  $F_2$  sur la valeur propre de chaque plante et se poursuit entre et dans les lignées en génération  $F_3$  puis entre et dans les familles dans les générations suivantes. Le taux de sélection en génération  $F_2$  est en général de 5 à 10 % de plantes. La sélection en faveur des lignées et des familles les plus précocement homogènes — et présentant les recombinaisons de caractères recherchées — est opportune pour accélérer la mise en tests multilocaux. Avec la méthode en mélange (*bulk*) et la méthode par filiation unipare (SSD), la sélection ne commence qu'après plusieurs cycles d'autofécondation, donc de fixation. Lorsque la sélection a pour objectif la résistance à une agression et que cette agression ne se manifeste pas réguliè-

ment à chaque culture, la méthode en mélange mais avec une sélection masale en cas d'agression peut se révéler efficace.

### Les croisements intergroupes

Lorsque les croisements simples sont effectués entre des géniteurs *indica* et des géniteurs *japonica*, l'effectif de la génération  $F_2$  est porté à quelque 10 000 plantes car le taux de plantes phénotypiquement intéressantes peut alors être inférieur à 1 %. La forte variabilité engendrée par ce type de croisement et l'avantage compétitif que donne l'hétérozygotie ralentissent la fixation. De ce fait, il convient d'effectuer une sélection sur la seule valeur individuelle pendant les trois ou quatre premières générations, et de l'effectuer plutôt comme une élimination des phénotypes désavantageux que comme un choix de génotypes performants. Il est possible de ne pas tenir compte de la stérilité des épillets, fréquente pour ce type de croisement, dans la valeur individuelle : la fertilité se restaurant graduellement pour devenir normale à la quatrième ou cinquième génération (CLEMENT et POISSON, 1986). L'utilisation de géniteurs à large compatibilité n'améliore pas sensiblement le taux des recombinaisons favorables.

### Les rétrocroisements

Les introgressions de caractères monogéniques ou oligogéniques par croisement suivi de rétrocroisements sur l'un des deux parents sont d'utilisation fréquente. Des gènes de résistance à certaines races du pathogène de la pyriculariose, présents dans du matériel *indica*, ont été introgressés dans des variétés *japonica*, au Japon (KUNIO, 1979). De même, des introgressions ont été réalisées dans *O. sativa* à partir d'espèces sauvages, avec l'appui de la culture *in vitro* pour le sauvetage des embryons hybrides : l'IRRI a transféré dans l'espèce cultivée des gènes de résistance au *grassy stunt virus*, à partir d'*O. nivara*, forme annuelle d'*O. rufipogon* (KHUSH, 1987), tandis que le CIRAD y a transféré le caractère « longs stigmates », qui favorise l'allogamie naturelle, à partir de l'espèce sauvage pérenne allogame *O. longistaminata* (TAILLEBOIS et GUIMARAES, 1987). Depuis le début des années 90, avec l'appui de l'ORSTOM, l'ADRAO a engagé un programme d'introgressions dans *O. sativa javanica* de gènes d'*O. glaberrima* qui accélèrent la croissance végétative et améliorent la résistance à la sécheresse. L'IRRI réalise aussi des introgressions à partir du groupe *Latifolia* : des résistances à certaines cicadelles qui transmettent le virus du *tungro* ont été transférées à partir d'*O. officinalis* et d'autres gènes de résistance — au virus du *tungro*, au flétrissement bactérien et à des insectes foreurs des tiges — sont en cours de transfert à partir d'*O. australiensis* et d'*O. minuta*.

### La sélection récurrente

Lorsque les caractères recherchés sont sous contrôle polygénique, une sélection récurrente peut avantageusement être exercée. Cette méthode, tradition-

nellement utilisée pour l'amélioration de plantes allogames, a été appliquée au riz à l'initiative de l'IRAT, avec un système génique de stérilité mâle. Le gène d'androstérilité utilisé est celui d'un mutant récessif de la variété *indica* IR36.

Le programme de sélection récurrente appliqué au riz a débuté en 1984 au Brésil, dans le cadre d'une convention de coopération établie entre l'IRAT et l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Depuis cette date, une trentaine de populations récurrentes ont été développées. Elles ont été constituées en collaboration avec les sélectionneurs de différents pays et de plusieurs institutions, qui sont actuellement réunis au sein d'un réseau international animé par le CIRAD et le CIAT (CHATEL et GUIMARAES, 1995). On peut citer quelques exemples d'amélioration fondée sur cette méthode : celle du riz irrigué au Brésil et du riz pluvial par le CIAT, l'amélioration des résistances polygéniques à la pyriculariose et au virus de la panachure jaune, en Côte d'Ivoire, et celle de l'adaptation à la culture en haute altitude, à Madagascar.

#### L'hybridation somatique

Avec la fusion de protoplastes, c'est-à-dire une hybridation somatique, on a tenté de recombinaison des génomes très distants. Dans les programmes de création de variétés hybrides de riz, on a également cherché à transférer un cytoplasme qui confère une stérilité mâle : c'est un cas fréquent d'utilisation de la fusion de protoplastes, qui a déjà donné des résultats positifs (AKAGI *et al.*, 1995).

#### L'utilisation de l'hétérosis

La sélection de variétés hybrides  $F_1$  tient une place de plus en plus importante dans les programmes d'amélioration du riz. Actuellement, en Chine, plus de 50 % des 33 millions d'hectares cultivés en riz le sont avec des variétés hybrides, principalement de type *indica* (YUAN et MAO, 1991). Avec l'aide de l'IRRI, qui a fourni en particulier le matériel végétal de base, plusieurs pays tels que le Japon, les Etats-Unis, l'Inde et la Thaïlande ont entrepris des sélections de riz hybrides. Pour sa part, le CIRAD a engagé un programme de création variétale avec un partenaire brésilien.

On attend en général des variétés hybrides une supériorité de rendement de 20 à 30 %. Une telle hétérosis pour le rendement s'observe dans le groupe *indica* et dans le groupe *japonica* au sens large. Cependant, les variétés hybrides sont encore majoritairement du type *indica* ; le matériel *japonica* étant à la fois peu apte à l'allogamie naturelle et exempt d'allèles de restauration de la fertilité pour les systèmes géocytoplasmiques de stérilité mâle utilisés.

#### L'haplodiploïdisation

L'haplodiploïdisation est un outil de sélection très utile dans les programmes de sélection qui font intervenir l'hybridation, en particulier si le matériel végétal est de type *japonica*, plus apte à la culture *in vitro* que le type *indica*.

L'obtention directe de plantes homozygotes puis de lignées pures — dont l'évaluation est plus aisée que celle des lignées en disjonction — favorise l'exploitation des croisements simples ou multiples, ainsi que la sélection entre deux cycles de sélection récurrente. L'haplodiploïdisation est aujourd'hui largement intégrée aux programmes de sélection menés en Chine, au Japon, par le CIAT, par le CIRAD... En Chine, une centaine de variétés haploïdes doublées sont cultivées sur plus de 500 000 hectares.

Chez le riz, l'haplodiploïdisation s'effectue en général par androgenèse, avec un retour spontané au niveau diploïde. Après un traitement par le froid, des anthères au stade de pollen uninucléé sont mises en culture *in vitro*. Des cals ou des proliférations cellulaires se développent à partir de microspores. La néoformation de plantes est obtenue à partir de ces cals transférés en conditions de régénération. Parmi les plantes régénérées, on observe un taux souvent élevé de plantes albinos : 60 % en moyenne, avec une variation de 10 à 100 %. Parmi les plantes vertes, on relève 30 à 60 % d'haploïdes, 60 à 30 % de diploïdes spontanés et environ 10 % d'aneuploïdes ou de polyplloïdes. Le rendement de la technique — exprimé par le nombre de cals néoformant des plantes vertes pour 100 anthères mises en culture — est compris entre 0,1 et 10 %. Selon les études génétiques conduites pour déterminer la représentativité des lignées androgénétiques par rapport aux descendances sexuées obtenues à partir des mêmes croisements, la sélection gamétique lors du processus androgénétique apparaît comme relativement neutre (GUIDERDONI, 1991 ; COURTOIS, 1993). Cela confère un avantage supplémentaire aux lignées d'haploïdes doublés, qui peuvent être utilisées comme support d'étude pour la constitution de cartes moléculaires et pour la cartographie de gènes ou de QTL d'intérêt agronomique (HUANG *et al.*, 1997).

### La sélection assistée par marqueurs

La sélection assistée par marqueurs est aussi un outil à large vocation pour la conduite des descendances d'hybridation. Un exemple d'application est fourni par XIAO *et al.* (1996), qui, à partir d'un matériel *O. sativa* introgressé d'*O. rufipogon*, ont mis en évidence deux allèles de cette seconde espèce qui augmentent significativement le rendement de la première. Ils ont ainsi démontré que, même pour la productivité, les espèces sauvages peuvent constituer des ressources génétiques.

Une population de lignées d'haploïdes doublés a été réalisée entre une variété de l'IRRI à haut rendement, IR64, et une variété pluviale traditionnelle des Philippines, Azucena, sur laquelle plus de 250 marqueurs ont été cartographiés (HUANG *et al.*, 1997). Dans le cadre d'une collaboration internationale, cette population sert de référence pour la cartographie de gènes d'intérêt agronomique : caractères de résistance à la sécheresse (YADAV *et al.*, 1997), arôme du riz (LORIEUX *et al.*, 1996), résistance partielle au virus de la panachure jaune (GHESQUIERE *et al.*, 1997a), gènes majeurs de résistance à la pyriculariose (GHESQUIERE *et al.*, 1995).

L'identification de marqueurs étroitement liés à des gènes simples comme le gène de nanisme *sd-1* (CHO *et al.*, 1994) permet également de faciliter et d'accélérer la sélection classique.

#### LA MUTAGENÈSE

On regroupera sous ce titre à la fois la mutagenèse induite au sens habituel et les variations provoquées par la culture *in vitro*, c'est-à-dire les diverses voies par lesquelles on peut obtenir des modifications directes de génotypes donnés.

#### Les mutants

Les mutants naturels sont parfois d'un grand intérêt agronomique, témoin le mutant naturel demi-nain *indica* à l'origine des variétés modernes de riziculture irriguée tropicale. L'induction de mutations par des traitements physiques — rayons gamma... — ou chimiques — méthylsulfonate d'éthyle... — sur les grains est souvent efficace (MARIE, 1974), surtout lorsqu'on s'adresse au matériel *japonica*, plus réceptif que le matériel *indica* à ces traitements. La mutagenèse induite a permis de sélectionner des variétés comme Reïmeï, au Japon, et Delta, en France. Elle a aussi permis d'obtenir plusieurs mutants de taille moyenne chez des variétés *japonica* tropical, ce qui a ouvert la voie à la sélection des variétés modernes de culture pluviale, telle la variété IRAT216 (planche XXII, 2).

#### Les variants

En culture *in vitro*, des variants peuvent apparaître parmi les plantes régénérées à partir de cals, d'embryons somatiques ou de protoplastes. Certains de ces variants se révèlent intéressants du point de vue agronomique et stables au cours des générations (MEZENECV *et al.*, 1995). De nombreux laboratoires de recherche ont tenté d'exploiter le potentiel de variation des cultures *in vitro* de tissus somatiques en exerçant des pressions de sélection (chlorure de sodium, polyéthylèneglycol, froid, toxines...) dans les milieux de culture en vue de cribler les variants résistants aux agressions correspondantes (salinité, sécheresse, froid, pathogènes...). En général, lorsque ces résistances sont sous contrôle polygénique, les résistances constatées dans les plantes régénérées à partir de telles cultures s'avèrent instables au cours des générations.

#### LA TRANSFORMATION GÉNÉTIQUE

La transformation génétique est réalisée chez le riz depuis 1988. La première méthode de transfert de gènes a consisté à traiter des protoplastes par voie chimique, grâce à un agent fusionnant le polyéthylèneglycol, ou physique, par électroporation, pour permettre l'entrée de l'ADN (HODGES *et al.*, 1991). Depuis 1991, on a appliqué au riz la méthode, dite biolistique, de transfert par bombardement de microparticules enrobées d'ADN sur des tissus, des cals ou des amas cellulaires en suspension (FAUQUET *et al.*, 1996). Une autre technique de transformation, jusqu'alors réservée aux dicotylédones, est actuellement mise

en œuvre sur le riz : il s'agit de la coculture de jeunes cals d'embryons avec *Agrobacterium tumefaciens*. Cette technique est en pleine expansion après les premiers succès qu'elle a connus en 1994 (HIEI *et al.*, 1994).

L'évolution des méthodes a apporté des perfectionnements à la transformation génétique du riz (AYRES et PARK, 1994). Le rendement en plantes transgéniques a augmenté, même si les performances du matériel *indica* reste très en deçà de celles du matériel *japonica*. La qualité des plantes transgéniques a elle aussi été améliorée : meilleure conformité, moins d'anomalies de stérilité, moins de copies du transgène dans le génome de l'hôte, ce qui garantit une meilleure stabilité des transgènes au fil des générations.

Les programmes d'obtention de variétés transgéniques ont des objectifs divers. Ils visent, en premier lieu, une meilleure protection contre les agressions biologiques : tolérance aux principaux virus, par le transfert de gènes issus de ces virus ; résistance aux lépidoptères foreurs, grâce au transfert soit de gènes d'inhibiteurs de protéases de plantes, soit de gènes synthétiques d'endotoxines de *Bacillus thuringiensis*. Des travaux de transformation génétique sont également conduits afin de conférer au riz une tolérance à certaines contraintes abiotiques, telles que la salinité, la sécheresse et l'anoxie, ou pour améliorer les qualités de son grain (TOENNISSSEN, 1991).

Aucune variété transgénique de riz n'est utilisée pour la production, mais des descendances de plantes transgéniques sont soumises à des tests en serre et au champ, afin d'établir leur conformité avec les réglementations en vigueur.

## Le riz comme plante modèle

Le riz peut être considéré, au moins à trois titres, comme une plante modèle.

D'une part, dans le domaine des relations plante-pathogène, le couple formé par le riz et l'agent de la pyriculariose est un couple modèle, avec ses systèmes de résistance totale et de résistance partielle, mais aussi du fait des méthodes — épidémiologiques ou relevant de la biologie moléculaire — qui lui sont appliquées.

D'autre part, le fait que le riz soit la poacée la plus aisément transformable a conduit à étudier dans des riz transgéniques la fonction de nombreux promoteurs homologues ou hétérologues, dont l'activité s'est révélée constitutive, spécifique de certains tissus ou organes, régulée dans le développement ou inductible (MC ELROY et BRETTELL, 1994, pour revue).

Enfin, au cours des dernières années, le riz s'est aussi imposé comme une plante modèle pour étudier le génome des poacées. Son génome, diploïde, est parmi ceux des poacées cultivées celui qui contient le moins de séquences d'ADN répétées et non codantes : moins de 40 % contre près de 80 % chez le blé. Du fait de cette relative simplicité d'organisation, le génome du riz est de taille réduite. Il est 6 fois moins grand que celui du maïs et 34 fois moins grand que

celui du blé. Un centimorgan correspond en moyenne à 270 000 paires de bases pour le riz, contre 1 500 000 chez le maïs et près de 4 000 000 chez le blé.

Dans ce domaine, la construction de cartes de liaison génétique saturées pour lesquelles les marqueurs sont régulièrement répartis sur les chromosomes a été une avancée décisive. Le riz est l'une des toutes premières plantes pour lesquelles de telles cartes saturées ont été établies en utilisant des croisements entre géntieurs plus ou moins éloignés. La première carte a été réalisée à l'université Cornell, aux Etats-Unis, à partir d'un rétrocroisement interspécifique développé par l'ORSTOM et dérivé d'un croisement  $F_1$  entre *O. sativa* et l'espèce sauvage *O. longistaminata* (CAUSSE *et al.*, 1994). La seconde a été établie sur la descendance  $F_2$  d'un croisement entre les variétés Nipponbare (*japonica*) et Kasalath (*indica*) dans le cadre du projet sur le génome du riz à Tsukuba, au Japon (KURATA *et al.*, 1994). Ces deux cartes de référence ont été alignées (XIAO *et al.*, 1992), ce qui permet de disposer maintenant d'un très grand nombre de marqueurs moléculaires cartographiés pour des usages variés.

Les marqueurs cartographiés sont particulièrement utiles pour identifier les bases génétiques de caractères simples ou gouvernés par des gènes à effet quantitatif, les QTL (YANO et SASAKI, 1997). Les marqueurs sont également utilisés dans le cadre de la cartographie physique du génome du riz pour ordonner des fragments de grande taille — YAC, *yeast artificial chromosomes*, et BAC, *bacterial artificial chromosomes* — sous forme chevauchante, ou *contigs* (UMEHARA, 1996). Le test systématique de ces banques de grands fragments permet de ne retenir que les clones identifiant un gène particulier préalablement repéré par cartographie génétique et de s'affranchir de la difficulté des approches successives par marche sur le chromosome (ZHANG et WING, 1997). C'est cette dernière méthode qui a été utilisée pour isoler le gène *Xa-21* de résistance à la bactériose du riz provoquée par *Xanthomonas oryzae* pv. *oryza* (RONALD *et al.*, 1992) et dont la fonction a été vérifiée par transformation génétique (SONG *et al.*, 1995). Dans le même temps, la cartographie comparée des génomes des poacées, rendue possible grâce aux marqueurs moléculaires communs à plusieurs espèces (synténie), a révélé des similitudes importantes entre les cartes moléculaires, malgré les grandes différences dans la taille des génomes. L'intérêt premier de ces études est de reconstituer le génome ancestral des poacées à partir duquel auraient dérivé ceux des céréales d'aujourd'hui par une succession de remaniements qui ont accompagné l'évolution adaptative de cette famille. A ces homologies d'agencement correspondent des homologies de séquence, de fonction et de position de ces gènes. Ainsi, les exemples se multiplient de gènes d'intérêt conservés dans les mêmes positions d'une espèce à l'autre et encadrés par les mêmes marqueurs (DEVOS et GALE, 1997). Cette conservation de position conduit à utiliser le génome simple et de petite taille du riz pour isoler de façon *a priori* plus facile le gène correspondant à un gène d'intérêt repéré chez une autre céréale. Par exemple, la forte synténie existant entre le bras court du chromosome 1 de l'orge et la région télomérique du chromosome 6

du riz a permis d'intensifier le marquage du gène de résistance à la rhynchosporiose de l'orge, *Rh-2*, et d'identifier les clones YAC de riz couvrant la zone synténique (KILIAN *et al.*, 1995). Le croisement entre IR64 et Azucena servira de référence dans le cadre d'un projet européen de cartographie comparée, qui mettra l'accent sur l'identification des gènes de résistance.

La concentration d'efforts sur le génome du riz renforce la valeur d'acquis en matière de génétique classique, comme les très nombreux mutants ou les stocks d'aneuploïdes. Ce sont, à terme, les fondements moléculaires des différences phénotypiques correspondantes et ceux de la structure des chromosomes qui pourront être élucidés. Enfin, l'origine hybride du riz cultivé asiatique constitue un modèle applicable à d'autres plantes domestiquées au niveau diploïde. Il peut inspirer les stratégies d'adaptation à des environnements nouveaux (conservation, domestication, amélioration) pour les espèces diploïdes. Il permet de prédire que la plus grande part de la diversité génique des riz cultivés peut être cartographiée à partir d'un seul croisement (SECOND et GHESQUIERE, 1995).

## Les progrès génétiques et la diffusion des cultivars

Deux exemples d'amélioration variétale sont présentés : la sélection de variétés résistantes à la pyriculariose et l'amélioration de l'adaptation à la riziculture à haute altitude.

### La sélection pour la résistance à la pyriculariose

La pyriculariose, due à *Magnaporthe grisea*, est la maladie fongique la plus grave pour le riz compte tenu de sa répartition mondiale et des dommages qu'elle occasionne. Les attaques foliaires précoces, avant la fin du tallage, peuvent entraîner la mort des plantes, tandis que les attaques sur les tiges paniculaires et sur les racèmes des panicules empêchent la formation ou la maturation des grains. Cette maladie sévit dans tous les types de riziculture, mais s'avère plus préjudiciable en riziculture pluviale stricte.

Les deux types de résistance, totale et partielle, existent chez le riz et correspondent, dans la plupart des cas, au modèle théorique : résistance totale, spécifique, monogénique avec, entre l'hôte et le pathogène, une relation de type gène-pour-gène ; résistance partielle, non spécifique, oligogénique ou polygénique. Les variétés combinent en fait ces deux types de résistance.

La pyriculariose provoque rarement de graves dommages sur les variétés traditionnelles dans leurs systèmes de culture respectifs. Des dégâts importants apparaissent en revanche fréquemment lorsqu'on veut intensifier la production en utilisant des engrais azotés ou lorsqu'on utilise des variétés dont la résistance est



peu durable ou insuffisante. Au Japon, où l'amélioration variétale pour la résistance à la pyriculariose a commencé dès le début du siècle, la sélection a d'abord porté sur le choix de variétés ayant un niveau de résistance modéré. Avec l'emploi croissant d'engrais azotés, la résistance de ces variétés a été jugée insuffisante. La sélection s'est alors orientée vers l'obtention de variétés pourvues d'une résistance totale en utilisant des gènes de résistance identifiés dans des variétés *indica* exotiques. Mais l'émergence, en un à cinq ans, de nouvelles races de *M. grisea* capables de surmonter ce type de résistance a toujours réduit ces efforts à néant (TORIYAMA, 1975). De telles faillites de résistance ont été observées, pour la même raison, dans bien d'autres régions de riziculture irriguée. Elles sont d'autant plus spectaculaires que les variétés ainsi sélectionnées n'ont en général pas gardé le niveau de résistance partielle des variétés traditionnelles (VAN DER PLANK, 1968). Les exemples sont également nombreux en riziculture pluviale. Ainsi, dans le sud du Sénégal, des variétés *indica* demi-naines, introduites d'Asie, productives et au départ indemnes de pyriculariose ont été totalement détruites par des attaques foliaires après quelques années de multiplication.

De nombreux gènes de résistance spécifique ont été identifiés et des gammes différentielles de variétés de riz et d'isolats du pathogène ont été élaborées (ATKINS *et al.*, 1967 ; KIYOSAWA *et al.*, 1986). Les populations de *M. grisea* sont étudiées en fonction de leur origine géographique et du type de riziculture (CORREA-VICTORIA *et al.*, 1994). Les résistances spécifiques des variétés sont analysées en fonction de la classification génétique et de leur origine géographique (GLASZMANN *et al.*, 1996). Les pathologistes et les sélectionneurs connaissent ainsi de mieux en mieux les gènes de résistance spécifique les plus intéressants pour une situation rizicole donnée. Ces gènes peuvent être utilisés de diverses manières : accumulation de plusieurs gènes dans une même variété, exclusion de lignées clonales du pathogène (ZEIGLER *et al.*, 1994), rotation de variétés possédant des gènes différents, culture en mélange de lignées isogéniques ou de variétés pourvues de gènes différents.

La résistance partielle est le plus souvent sous contrôle polygénique. Son action apparaît décisive dans les variétés de culture pluviale et explique sans doute la stabilité de la résistance au champ de nombre d'entre elles. Un dispositif de test au champ facilite la sélection des lignées résistantes (NOTTEGHEM, 1977). Pour la culture pluviale, cette sélection a été conduite en deux étapes par le CIRAD. Dans la première étape, l'objectif a été pour le moins de conserver le niveau et la stabilité de la résistance des meilleures variétés traditionnelles au cours des processus d'amélioration pour d'autres caractères, en particulier la productivité, la résistance à la verse et les qualités du grain. L'obtention de mutants de taille moyenne à partir de variétés traditionnelles s'est révélée particulièrement intéressante au début de cette étape. Dans la seconde étape, l'objectif a été d'améliorer le niveau de résistance. A cet effet, un schéma de sélection récurrente a été appliqué, après avoir pris soin de choisir les variétés fondatrices et la souche du pathogène de façon à exclure des tests les réactions de résistance totale, qui interdiraient l'évaluation de la résistance partielle.

Les recherches actuelles permettent d'envisager à moyen terme l'apparition de nouvelles méthodes de lutte. Des gènes d'avirulence de *M. grisea* (VALENT et CHUMLEY, 1994 ; DIOH *et al.*, 1996 ; LEONG *et al.*, 1996) et des gènes impliqués dans le pouvoir pathogène (TALBOT, 1995) ont déjà été clonés et séquencés. Parallèlement, des gènes de résistance spécifique sont en cours de clonage (KAWASAKI *et al.*, 1996 ; WU *et al.*, 1996 ; XIE *et al.*, 1996) et leur caractérisation moléculaire paraît proche. La connaissance de ces gènes devrait permettre de mieux comprendre les interactions entre la plante et le pathogène, donc d'identifier des étapes clés sur lesquelles il sera peut-être possible d'agir, soit chez l'agent pathogène, soit dans la plante. Enfin, l'étude des autres gènes — non spécifiques — impliqués dans les réactions de défense de la plante offre d'intéressantes perspectives de progrès.

## La sélection pour la riziculture à haute altitude

A Madagascar, la riziculture, qui fournit l'aliment de base de la population, occupe plus du tiers des superficies cultivées. Au-dessus de 1 000 mètres et jusqu'à près de 2 000 mètres — altitude limite pour la riziculture à Madagascar —, le riz est, de façon presque exclusive, cultivé en conditions irriguées dans les plaines et les bas-fonds (planche XXII, 1). La riziculture pluviale y est marginale du fait de la faible fertilité des sols de colline mais surtout en raison du manque de variétés adaptées.

Dans le cadre d'un projet partiellement financé par l'Union européenne, le CIRAD et le FOFIFA (Centre national de recherche agronomique appliquée au développement rural) ont retenu deux objectifs, qui correspondent aux besoins les plus impérieux de recherche.

Le premier concerne l'amélioration de la riziculture irriguée entre 1 600 et 2 000 mètres. Les variétés traditionnelles y sont d'un type assimilable au type *japonica* tempéré. Les contraintes majeures de la culture sont la pourriture brune des gaines due à la bactérie *Pseudomonas fuscovaginae* et le froid — les températures minimales à Vinaninony, à 1 950 mètres, restent inférieures à 15 °C pendant toute la culture. Ces deux contraintes se traduisent, plus ou moins selon l'année, par une mauvaise exsertion des panicules et par une stérilité des épillets. Les rendements en essais peuvent varier de 3 à 7 tonnes par hectare d'une année à l'autre. Les tentatives antérieures d'amélioration variétale avaient échoué.

Le second porte sur le développement de la riziculture pluviale entre 1 200 et 1 600 mètres. On ne peut parler dans ce cas de variétés traditionnelles puisque les tentatives de culture du riz y ont toujours été sans lendemain ; les rendements moyens étant inférieurs à 1 tonne par hectare et de plus très fluctuants. Les contraintes majeures de la culture sont le froid, responsable d'une très forte stérilité des épillets, et la pyriculariose, capable, comme c'est généralement le cas en culture pluviale, d'attaques destructrices du feuillage ou des panicules.

#### LA SÉLECTION POUR LA RIZICULTURE IRRIGUÉE

A la suite des prospections réalisées par l'ORSTOM, dans le cadre d'un projet de l'IBPGR, et par le CIRAD, une centaine de variétés locales ont été retenues par le programme de sélection pour la riziculture irriguée à haute altitude. En outre, des variétés *japonica*, choisies dans la collection mondiale de l'IRRI pour leur aptitude à résister au froid, ont été introduites à Madagascar. Ces variétés n'ont pas résisté à la bactériose et seules quelques variétés du Népal ont été conservées, en particulier pour leur précocité. La sélection a donc porté essentiellement sur des descendance de croisements entre variétés locales. La conduite des descendance a été effectuée de préférence selon la méthode en mélange avec une sélection massale. Les travaux ont abouti à la sélection de deux descendance, dont le rendement est supérieur de plus d'un tiers à celui de la variété témoin Latsidahy et aussi plus stable. Ces résultats constituent le premier indice objectif d'un progrès génétique réalisé dans cet environnement particulièrement difficile (DECHANET *et al.*, 1996).

#### LA SÉLECTION POUR LA RIZICULTURE PLUVIALE

Le programme de sélection pour la riziculture pluviale à haute altitude a commencé par l'introduction de nombreuses variétés de culture pluviale originaires d'autres régions de Madagascar et d'autres pays, et aussi de variétés du programme pour la riziculture irriguée. Trois variétés créées auparavant pour la riziculture pluviale à altitude moyenne (de 800 à 1 000 mètres) à Madagascar ont d'abord été sélectionnées pour leur aptitude au rendement (3 à 4 tonnes par hectare) et la stabilité de leur rendement à plus haute altitude. Par la suite, parmi les nombreux croisements réalisés entre les variétés introduites, ceux qui mettaient en jeu des variétés de culture pluviale de moyenne altitude et des variétés de culture irriguée à haute altitude se sont révélés les plus fructueux. Dans les expérimentations réalisées chez des agriculteurs entre 1 500 et 1 600 mètres, les meilleures descendance ont exprimé à la fois des potentiels de production très élevés (5 à 6 tonnes par hectare) et une bonne régularité du rendement. Ces résultats sont à l'origine de la diffusion en 1994 et en 1995 de cinq nouvelles variétés. Ils constituent aussi une expérience utile pour le développement de la riziculture pluviale à haute altitude dans d'autres régions du monde (DECHANET *et al.*, 1996).

### La production et le contrôle des semences

La production de semences comprend à la fois la multiplication des semences et le maintien de l'identité, ou pureté, de la variété. Cette pureté variétale est compromise par de nombreux phénomènes — biologiques ou physiques — qui aboutissent à une pollution variétale. Le contrôle des semences a pour objectifs, entre autres, de garantir cette identité.

Parmi les causes de pollution variétale, on trouve les allofécondations naturelles — le taux d'allogamie dépend du génotype, des conditions d'environnement et de la proximité d'autres variétés — et les mutations spontanées, qui se produisent avec une fréquence variable selon le génotype. On peut sans doute ranger dans cette dernière catégorie les formes qui constituent des retours vers le type sauvage, pour un ou plusieurs caractères (sensibilité à l'égrenage, barbe, péricarpe rouge...). Ces formes adventices apparaissent dans les rizières irriguées, que les variétés soient de type *indica* ou *japonica*, même en l'absence de tout riz sauvage à proximité. Les mélanges mécaniques sont aussi à l'origine de pollutions, en particulier ceux qui sont dus aux repousses dans les champs : les repousses sont encore plus redoutables si elles proviennent de riz sauvages ou adventices à fort égrenage spontané. Enfin, au cours des générations de culture d'une variété, il peut se produire une dérive, qui conduit, sinon à une pollution, du moins à une non-conformité avec le matériel d'origine. Malgré leur homogénéité satisfaisante sur le plan pratique et leur qualification de lignées pures, les variétés d'espèces autogames — et particulièrement celles de riz — maintiennent en effet une hétérozygotie et une hétérogénéité résiduelles.

Le dispositif de production des semences de riz et le contrôle de leur qualité sont détaillés dans plusieurs manuels (FAO, 1979 ; VANDEVENNE, 1984 ; GNIS, 1996). Le coefficient de multiplication de la plante est d'environ 30.

Les normes de qualité, et surtout les modalités de contrôle, ne peuvent toutefois pas être les mêmes dans tous les pays (VANDEVENNE, 1984). Beaucoup de pays en développement ne disposent pas de services officiels de contrôle, ni même de catalogue d'inscription des variétés. Il convient donc d'adapter le dispositif de production et de contrôle de qualité à chaque situation, tout en maintenant le maximum de rigueur dans ces domaines, seul moyen de garantir la qualité marchande des récoltes destinées à la commercialisation. Dans le cas du riz, il est d'ailleurs possible de pallier en partie l'insuffisance de contrôle au champ en examinant des échantillons de récolte au laboratoire : le grain de riz présente en effet des caractéristiques très variables (couleur des glumelles, format, pilosité...), qui permettent de distinguer les variétés. L'examen d'échantillons de récolte au laboratoire peut ainsi compenser en partie une insuffisance de contrôle au champ.

## Les perspectives de l'amélioration

Les sélectionneurs ont joué et peuvent continuer à jouer un rôle important dans le développement de la riziculture. L'avenir de celle-ci dépend d'une part de l'augmentation de la productivité, d'autre part du maintien de la diversité des types de production.

La voie de la productivité est illustrée par le programme actuel de l'IRRI en faveur d'un « nouveau type de plante » pour la riziculture irriguée en régions tropicales, qui présente un tallage modéré, des tiges réduites et toutes fructifères, un système racinaire vigoureux et des panicules portant un nombre élevé de grains. On attend de ce nouveau type de plante une productivité d'une quinzaine de tonnes de paddy par hectare. La base génétique identifiée pour parvenir à ces résultats est constituée essentiellement de matériel *japonica* tropical et tempéré.

La voie de la diversité, soutenue en particulier par le CIRAD et le CIAT, a pu être difficile à maintenir il y a quelques décennies face aux partisans d'une riziculture uniformément irriguée et intensive. Aujourd'hui, les différents types de riziculture — d'aquatique à pluviale — sont reconnus comme utiles d'un point de vue agronomique et socio-économique. Les améliorations qui leur ont été apportées dans un passé récent, en particulier sur le plan variétal, augurent bien des progrès que l'on peut encore envisager pour l'avenir.

## Références bibliographiques

- AKAGI H., NAKAMURA A., SAWADA R., OKA M., FUSIMURA T., 1995. Genetic diagnosis of cytoplasmic male sterile plants of rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 : 948-951.
- ARRAUDEAU M., 1975. Réflexions sur le choix des géniteurs et sur certaines voies d'obtention de variétés nouvelles chez le riz. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 7-18.
- ARRAUDEAU M. Le riz. Paris, France, Maisonneuve et Larose (à paraître).
- ATKINS J.G., ROBERT A.L., ADAIR C.R., GOTO K., KOZAKA T., YANAGIDA R., YAMADA M., MATSUMOTO S., 1967. An international set of rice varieties for differentiating races of *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology*, 57 : 297-301.
- AYRES N.M., PARK W.D., 1994. Genetic transformation of rice. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13 : 219-239.
- BEZANÇON G., 1993. Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud. et les formes sauvages apparentées : diversité, relations génétiques et domestication. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 231 p.
- CAUSSE M.A., FULTON T.M., CHO Y.G., 1994. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 138 : 1251-1274.
- CHANG T.T., BARDENAS E.A., 1965. The morphology and varietal characteristics of the rice plant. Los Baños, Philippines, IRRI, IRRI Technical Bulletin, 40 p.
- CHATEL M., GUIMARAES E.P., 1995. Selección recurrente con androsterilidad en arroz. Cali, Colombie, CIAT, CIAT Document n° 246, 70 p.
- CHO Y.G., EUN M.Y., MCCOUCH S.R., CHAE Y.A., 1994. The semi-dwarf gene, *sd-1*, of rice (*Oryza sativa* L.). 2. Molecular mapping and marker-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 59-59.

- CHU Y.E., OKA H.I., 1970. The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. *Evolution*, 24 : 135-144.
- CHU Y.E., OKA H.I., 1972. The distribution and effects of genes causing F<sub>1</sub> weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetics*, 70 : 163-173.
- CLEMENT G., POISSON C., 1986. Les problèmes de la stérilité dans les croisements *indica* × *japonica* pour l'amélioration du riz (*O. sativa*). 2. L'évolution de la stérilité initiale au cours des générations d'autofécondation. *L'Agronomie tropicale*, 41 : 37-49.
- CORREA-VICTORIA F.J., ZEIGLER R.S., LEVY M., 1994. Virulence characteristics of genetic families of *Pyricularia grisea* in Colombia. In : Rice blast disease, R.S. Zeigler et al. éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 211-229.
- COURTOIS B., 1993. Comparison of single seed descent and anther culture-derived lines of three single crosses of rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 85 : 625-663.
- DALLY A., SECOND G., 1990. Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated species of rice (genus *Oryza* section *Oryza*): cladistic-mutation and genetic-distance analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 80 : 209-222.
- DECHANET R., RAZAFINDRAKOTO J., VALES M., 1996. Résultats de l'amélioration variétale du riz d'altitude malgache. In : La riziculture d'altitude, C. Poisson et J. Rakotoarisoa éd., Montpellier, France, CIRAD, collection Colloques, p. 43-48.
- DEVOS K.M., GALE M.D., 1997. Comparative genetics in the grasses. *Plant Molecular Biology*, 35 : 3-15.
- DIOH W., THARREAU D., GOMEZ R., ROUMEN E., ORBACH M., NOTTEGHEM J.L., LEBRUN M.H., 1996. Mapping avirulence genes in the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. In : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 916-920.
- FAO, 1979. Technologie des semences de céréales. Rome, Italie, FAO, collection Production végétale et protection des plantes n° 10, 266 p.
- FAUQUET C.M., ZHANG S., CHEN L., MARMEY P., DE KOCHKO A., BEACHY R.N., 1996. Biolistic transformation of rice: now efficient and routine for *japonica* and *indica* rices. In : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 153-167.
- GHESEQUIERE A., 1988. Diversité génétique de l'espèce sauvage de riz *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr et dynamique des flux de gènes au sein du groupe *Sativa* en Afrique. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 228 p.
- GHESEQUIERE A., ALBAR L., LORIEUX M., AHMADI N., FARGETTE D., MCCOUCH S., HUANG N., NOTTEGHEM J.L., 1997a. A major QTL for rice yellow mottle virus (RYMV) resistance is lying in a cluster of blast resistance genes on chromosome 12. *Phytopathology*, 87 (sous presse).
- GHESEQUIERE A., LORIEUX M., ROUMEN E., ALBAR L., FARGETTE D., GUIDERDONI E., HUANG N., NOTTEGHEM J.L., 1995. *Indica* × *japonica* doubled haploid populations: a model for mapping RYMV and blast resistance genes. In : IIIrd International rice genetics symposium. Los Baños, Philippines, IRRI, International Rice Research Notes n° 21, p. 47-49.

- GHESEQUIERE A., SEQUIER J., SECOND G., LORIEUX M., 1997b. First steps towards a rational use of African rice, *Oryza glaberrima*, in rice breeding through a contig line concept. *Euphytica*, 96 : 31-39.
- GLASZMANN J.C., 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 74 : 21-30.
- GLASZMANN J.C., MEW T., HIBINO H., KIM C.K., VERGEL DE DIOS-MEW T.I., VERA-CRUZ C.H., NOTTEGHEM J.L., BONMAN J.M., 1996. Molecular variations as a diverse source of disease resistance in cultivated rice. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 460-467.
- GNIS, 1996. Règlement technique de la production, du contrôle et de la certification. 1. Plantes de grande culture. Paris, France, GNIS, 200 p.
- GUIDERDONI E., 1991. Gametic selection in anther culture of rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 81 : 406-412.
- HIEI Y., OHTA S., KOMARI T., KUMASHIRO T., 1994. Efficient transformation of rice (*Oryza sativa* L.) mediated by *Agrobacterium* and sequence analysis of boundaries of the T-DNA. *The Plant Journal*, 6 : 271-282.
- HODGES T.K., PENG J., LYZNIK L.A., KOETJE D.S., 1991. Transformation and regeneration of rice protoplasts. *In* : Rice biotechnology, G.S. Kush et G.H. Toenniessen éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International-IRRI, p. 157-174.
- HUANG N., PARCO A., MEW T., MAGPANTAY G., MCCOUCH S., GUIDERDONI E., XU J., SUBUDHI P., ANGELES E., KHUSH G.S., 1997. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance, in a doubled haploid rice population. *Molecular Breeding*, 3 : 105-113.
- IKHASHI H., ARAKI H., 1984. Varietal screening of compatibility types revealed in F<sub>1</sub> fertility of distant crosses in rice. *Japanese Journal of Breeding*, 34 : 304-313.
- JACQUOT M., 1975. Taille courte de la plante et bonne exsertion de la panicule chez le riz. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 241-244.
- JACQUOT M., ARNAUD M., 1979. Classification numérique de variétés de riz. *L'Agronomie tropicale*, 34 : 157-173.
- JACQUOT M., CLEMENT G., GUIDERDONI E., PONS B., 1992. Le riz. *In* : Amélioration des espèces végétales cultivées, A. Gallais et H. Bannerot éd., Paris, France, INRA, p. 71-88; 118-119.
- KAWASAKI S., RYBKA K., MIYAMOTO M., TANAKA Y., KATAOKA M., SAITO A., ANDO I., 1996. Positional cloning of rice blast resistance genes. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 675-680.
- KHUSH G.S., 1987. Rice breeding: past, present and future. *Journal of Genetics*, 66 : 195-216.
- KILIAN A., KUDMA D.A., KLEINHOFES A., YANO M., KURATA N., STEFFENSON B., SASAKI T., 1995. Rice-barley synteny and its application to saturation mapping of the barley *Rpg1* region. *Nucleic Acids Research*, 23 : 2729-2733.
- KIYOSAWA S., MACKILL D.J., BONMAN J.M., TANAKA Y., LING Z.Z., 1986. An attempt of classification of world's rice varieties based on reaction pattern to blast fungus strains. *Bulletin of the National Institute of Agrobiological Resources*, 2 : 13-37.

- KUNIO T., 1979. National program of rice breeding in Japan. Japanese Agricultural Research Quarterly, 13 : 1-8.
- KURATA N., NAGAMURA Y., YAMAMOTO K., 1994. A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences. Nature Genetics, 8 : 365-372.
- LEONG S.A., FARMAN M.L., NITTA N., 1996. Genetic and molecular analysis of a cultivar specificity locus from the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. In : 11th International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 846-852.
- LORIEUX M., PETROV M., HUANG N., GUIDERDONI E., GHESQUIERE A., 1996. Aroma in rice: genetic analysis of a quantitative trait. Theoretical and Applied Genetics, 93 : 1145-1151.
- MARIE M., 1974. La mutagenèse expérimentale. L'Agronomie tropicale, 29 : 829-900.
- MATSUO T., 1952. Genecological studies on cultivated rice. Bulletin of the National Institute for Agricultural Sciences of Japan, D3 : 1-111 (en japonais).
- MCÉLROY D., BRETTELL R., 1994. Foreign gene expression in transgenic cereals. Trends in Biotechnology, 12 : 62-68.
- MEZENCEV N., CLEMENT G., GUIDERDONI E., 1995. Variation among progenies of diploid plants regenerated from haploid, microspore-derived cell-suspension protoplasts of rice (*Oryza sativa* L.). Plant Breeding, 114 : 149-154.
- MORISHIMA H., SANO Y., OKA H.I., 1984. Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis*. Plant Systematics and Evolution, 144 : 119-135.
- NAYAR N., 1973. Origin and cytogenetics of rice. Advances in Genetics, 17 : 153-292.
- NOTTEGHEM J.L., 1977. Mesure au champ de la résistance horizontale du riz à *Pyricularia oryzae*. L'Agronomie tropicale, 32 : 400-412.
- OKA H.I., 1958. Intravarietal variation and classification of cultivated rice. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 18 : 78-89.
- OKA H.I., 1974. Analysis of genes controlling  $F_1$  sterility in rice by the use of isogenic lines. Genetics, 77 : 521-534.
- PHAM J.L., BOUGEROL B., 1989. Abnormal segregation patterns in crosses between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. Rice Genetics Newsletter, 6 : 80-82.
- VAN DER PLANK J.E., 1968. Disease resistance in plants. New York, Etats-Unis, Academic Press, 206 p.
- POISSON C., 1996. La diversité des types de production en riz, une réponse aux besoins alimentaires. Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France, 82 : 69-78.
- PORTERES R., 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale : centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux de l'agriculture antérieure au XVI<sup>e</sup> siècle. L'Agronomie tropicale, 5 : 489-507.
- PUARD M., COUCHAT P., LASCEVE G., 1989. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa* L.) aux contraintes du milieu. 1. Modification anatomique des racines. 2. Effets de la nutrition azotée sur la consommation d'oxygène par les racines et l'évolution de l'acidité. L'Agronomie tropicale, 44 : 165-178.



RONALD P.C., ALBANO B., TABIEN R., ABENES L., WU K., 1992. Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight resistance locus *Xa-21*. *Molecular and General Genetics*, 236 : 113-120.

SANO Y., 1985. Sterility barriers between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. In : International rice genetics symposium. Los Baños, Philippines, IRRI, p. 109-118.

SANO Y., SANO R., EIGUCHI M., HIRANO H., 1994. Gametic eliminator adjacent to the *wx* locus as revealed by pollen analysis in rice. *Journal of Heredity*, 85 : 310-312.

SECOND G., 1982. Origin of the genic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Japanese Journal of Genetics*, 57 : 25-57.

SECOND G., 1985. Relations évolutives chez le genre *Oryza* et processus de domestication des riz. ORSTOM, Paris, France, collection Etudes et thèses, 189 p.

SECOND G., 1986. La domestication en régime autogame : exemple des riz (*Oryza* spp.). *Bulletin de la Société botanique de France, actualités botaniques*, 133 : 35-44.

SECOND G., GHESQUIERE A., 1995. Cartographie des introgressions réciproques entre les sous-espèces *indica* et *japonica* de riz cultivé (*Oryza sativa* L.). In : Techniques et utilisations des marqueurs moléculaires. Paris, France, INRA, Les Colloques de l'INRA n° 72, p. 83-93.

SECOND G., WANG Z.Y., 1992. Mitochondrial DNA RFLP in genus *Oryza* and cultivated rice. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 39 : 125-140.

SONG W.Y., WANG G.L., CHEN L.L., KIM H.S., PI L.Y., HOLSTEN T., GARDNER J., WANG B., ZHAI W.X., ZHU L.M., FAUQUET C., RONALD P., 1995. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa-21*. *Science*, 270 : 1804-1806.

TAILLEBOIS J., GUIMARAES E.P., 1987. Obtention chez le riz de lignées femelles permettant une production économique de semences hybrides. *L'Agronomie tropicale*, 42 : 121-125.

TALBOT N.J., 1995. Having a blast: exploring the pathogenicity of *Magnaporthe grisea*. *Trends in Microbiology*, 3 : 9-16.

TATEOKA T., 1963. Taxonomic studies of *Oryza*. 3. Key to the species and their enumeration. *Botanical Magazine Tokyo*, 76 : 165-173.

TOENNISSSEN G.H., 1991. Potentially useful genes for rice genetic engineering. In : Rice biotechnology, G.S. Kush et G.H. Toenniessen éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International-IRRI, p. 253-280.

TORIYAMA K., 1975. Recent progress of studies on horizontal resistance in rice breeding for blast resistance in Japan. In : Seminar on horizontal resistance to the blast disease of rice. Cali, Colombie, CIAT, p. 65-100.

UMEHARA Y., 1996. An ordered yeast artificial chromosome library covering half of rice chromosome 6. *Genome Research*, 6 : 935-942.

VALENT B., CHUMLEY F.G., 1994. Avirulence genes and mechanisms of genetic instability in the rice blast fungus. In : Rice blast disease, R.S. Zeigler *et al.* éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 111-134.

VANDEVENNE R., 1984. Production et contrôle des semences de riz en zone tropicale. Paris, France, IRAT, Mémoires et travaux de l'IRAT n° 4, 497 p.

- WANG Z.Y., SECOND G., TANKSLEY S.D., 1991. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. *Theoretical and Applied Genetics*, 83 : 565-581.
- WU K.S., MARTINEZ C., LENTINI Z., TOHME J., CHUMLEY F.H.G., SCOLNIK P.A., VALENT B., 1996. Cloning a blast resistance gene by chromosome walking. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 669-674.
- XIAO J.H., FULTON T., MCCOUCH S.R., TANKSLEY S.D., KISHIMOTO N., OHSAWA R., UKAI Y., SAITO A., 1992. Progress in integration of the molecular maps of rice. *Rice Genetics Newsletter*, 9 : 124-128.
- XIAO J.H., GRANDILLO S., AHN S.N., MCCOUCH S.R., TANKSLEY S.D., LI J.M., YUAN L.P., 1996. Genes from wild rice improved yield. *Nature*, 384 : 223-224.
- XIE M., GU H., BEACHY R.N., FAUQUET C., CHEN Z.L., 1996. Molecular cloning of a rice blast resistance gene and its genetic transformation. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 681-688.
- YADAV R., COURTOIS B., HUANG N., MCLAREN G., 1997. Mapping gene controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 : 619-632.
- YANO M., SASAKI T., 1997. Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice. *Plant Molecular Biology*, 35 : 143-153.
- YUAN L.P., MAO C.X., 1991. Hybrid rice in China, techniques and production. *In* : *Bio-technology in agriculture and forestry: rice*, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 128-150.
- ZEIGLER R.S., TOHME J., NELSON R., LETY M., CORREA-VICTORIA F.J., 1994. Lineage exclusion: a proposal for linking blast population analysis to resistance breeding. *In* : *Rice blast disease*, R.S. Zeigler *et al.* éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 267-292.
- ZHANG H.B., WING R.A., 1997. Physical mapping of the rice genome with BACs. *Plant Molecular Biology*, 35 : 115-127.

# Le sorgho

---

Jacques Chantereau, Gilles Trouche,  
Claude Luce, Monique Deu, Perla Hamon

La culture du sorgho s'étend sur 44 millions d'hectares, en région tropicale, d'où elle est originaire, mais aussi en région tempérée.

Avec une production mondiale de 61 millions de tonnes en 1994, le sorgho se classe au cinquième rang des céréales, après le blé, le riz, le maïs et l'orge. Mais il arrive en deuxième position, après le maïs, en Afrique, où la production atteint 16 millions de tonnes. Les principaux pays producteurs sont, sur ce continent, le Nigeria (4 millions de tonnes) et le Soudan (plus de 3 millions de tonnes). Toujours en zone tropicale, l'Asie produit 18 millions de tonnes de grain, dont 12 millions en Inde. A l'échelle mondiale, les Etats-Unis se situent au premier rang des pays producteurs avec 17 millions de tonnes (FAO, 1995). Les échanges internationaux sont, comme la production, dominés par les Etats-Unis. Ils sont liés à l'industrie des aliments pour le bétail.

Le sorgho est utilisé pour l'alimentation humaine en Afrique, en Asie du Sud et en Amérique centrale. C'est une culture vivrière importante dans les régions semi-arides tropicales, où la production est largement autoconsommée. Le grain est utilisé entier ou sous forme de bouillie (tô en Afrique), de semoule ou de farine, selon ses caractéristiques. Le décorticage et la mouture, le plus souvent artisanaux, font l'objet d'une mécanisation, voire d'une industrie, dans certaines régions. La fabrication de boissons, comme la bière de sorgho, est

également un débouché important de cette production (CHANTEREAU et NICOU, 1991). Enfin, certains types de sorgho peu évolués ou très apparentés aux formes sauvages sont exploités comme sorghos fourragers (*Sudan grass*).

Aux Etats-Unis et dans les pays développés en général, le grain de sorgho est réservé à l'alimentation animale. Il a connu ces dernières années un regain d'intérêt avec la diffusion de variétés dépourvues de tanins, et donc de meilleure valeur alimentaire. Récemment, de nouveaux débouchés industriels sont apparus : fibres de sorgho pour la papeterie et sorghos sucrés pour la production de biocarburants.

Les Etats-Unis ont été les pionniers de l'amélioration génétique des sorghos tempérés. Celle-ci y a commencé au début du siècle. Elle se poursuit actuellement au sein d'organismes publics et de sociétés privées ; c'est également le cas en France, où la sélection continue d'être menée par plusieurs firmes privées.

Pour l'amélioration des sorghos tropicaux, deux organismes publics français jouent un rôle déterminant, en particulier dans la conservation et l'exploitation des ressources génétiques de l'espèce : l'ORSTOM et le CIRAD. Ce dernier a largement contribué à l'analyse de la variabilité génétique du sorgho et au marquage moléculaire de son génome. A l'échelle internationale, l'ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics) conduit d'importants programmes d'amélioration des sorghos pour les zones semi-arides. Il a mis au point, entre autres, des méthodes performantes de sélection récurrente et gère la collection mondiale de sorghos, riche de plus de 35 000 accessions. A l'échelle nationale, on peut citer les programmes de sélection de variétés fixées et d'hybrides menés en Inde.

## L'organisation évolutive

### Les sorghos cultivés

La plupart des sorghos cultivés appartiennent à l'espèce *Sorghum bicolor*, plante herbacée annuelle de la famille des poacées (planche XXIII, 1). Son génome est diploïde avec pour nombre de base  $n = x = 10$ . On peut mentionner deux autres espèces de sorgho, tétraploïdes, dont certaines formes sont exploitées comme sorghos fourragers, *S. halepense* (*Johnson grass*) et *S. almum* (*Columbus grass*).

#### LE MODE DE REPRODUCTION

*S. bicolor* est une espèce monoïque considérée comme autogame. Son taux d'allogamie est faible, de l'ordre de 6 % (DOGGETT, 1988). Il varie cependant largement selon la variété considérée : nul pour les variétés totalement cléistogames — dont les fleurs ne s'ouvrent pas au moment de la fécondation —, il peut atteindre 30 % pour certains sorghos fourragers ou de race *guinea* (CHANTEREAU et KONDOMBO, 1994).

## LA CLASSIFICATION

Les variétés cultivées de *S. bicolor* présentent une grande diversité morphologique. Une classification simplifiée en a été établie par HARLAN et DE WET (1972). Elle définit cinq races principales, d'après les caractéristiques de la panicule et de l'épillet (figure 1 ; planche XXIII, 2).

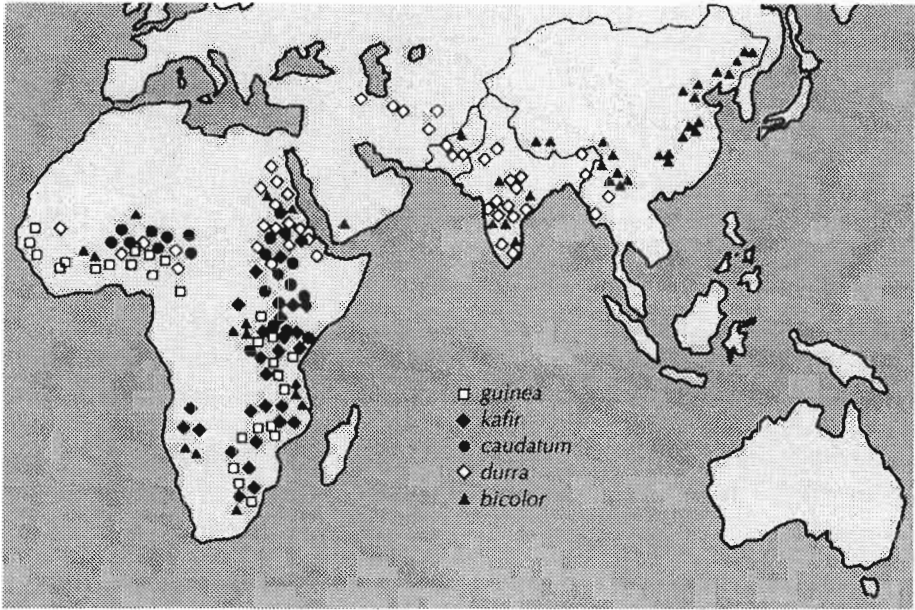


Figure 1. Répartition des cinq races principales de sorghos cultivés, d'après OLLITRAULT et al. (1989).

Les *bicolor* sont les sorghos aux caractères les plus primitifs. On les trouve en Asie, mais aussi dans toute l'Afrique. Leur panicule est lâche et leur grain, petit, est enveloppé par des glumes adhérentes.

Les *guinea* sont les sorghos typiques de l'Afrique de l'Ouest, mais on les trouve aussi en Afrique australe. Ils sont généralement grands et photosensibles avec une panicule lâche. Leur grain est elliptique, bien exposé par le bâillement des glumes. Cette race est particulièrement diversifiée. On y distingue plusieurs types, dont le type *margaritifera*, caractérisé par des grains petits et vitreux.

Les *durra* se rencontrent essentiellement en Afrique de l'Est, au Moyen-Orient et en Inde. Ils ont une panicule compacte et des grains globuleux souvent portés par un pédoncule crossé.

Les *kafir* sont répandus en Afrique australe. Ce sont des sorghos de petite taille et leur panicule est compacte et cylindrique.

Les *caudatum* sont surtout cultivés en Afrique du Centre et de l'Est. Leur panicule a une forme variable. Leur grain est dissymétrique, aplati sur la face ventrale et bombé sur la face dorsale. Ils sont, avec les *kafir*, à l'origine des sorghos-grain cultivés en région tempérée.

#### L'ORGANISATION GÉNÉTIQUE

Trois types d'étude ont permis de préciser l'organisation génétique des sorghos cultivés (DEU et HAMON, 1994).

L'étude quantitative des caractères morphologiques et physiologiques, effectuée sur 135 variétés cultivées, permet de distinguer trois groupes : les *durra*, sorghos rustiques adaptés aux zones sèches ; les *guinea* et les *bicolor*, sorghos rustiques adaptés aux zones humides ; les *caudatum* et les *kafir*, sorghos à haut rendement cultivés dans des zones intermédiaires entre les deux précédentes (CHANTEREAU *et al.*, 1989). Cette organisation, bien que moins discriminante, concorde avec la classification raciale.

L'analyse du polymorphisme enzymatique a été réalisée sur 348 cultivars traditionnels africains et asiatiques (OLLITRAULT *et al.*, 1989). Elle révèle un continuum de variation organisé autour de trois pôles géographiques : les *guinea* d'Afrique de l'Ouest ; les *guinea*, les *kafir*, les hybrides *durra-caudatum* et les *bicolor* d'Afrique australe ; les *durra* et les *caudatum* d'Afrique de l'Est et du Centre. Elle a été complétée par l'analyse approfondie de la diversité enzymatique des *guinea*, qui se subdivisent en trois groupes : les *guinea* d'Afrique de l'Ouest, les *guinea* d'Afrique australe et les *guinea margaritifera* (DEGREMONT, 1992). Cette diversité enzymatique s'organise sans liaison directe avec la classification raciale, mais en relation étroite avec l'origine géographique des cultivars. Elle est plus importante pour les sorghos africains, dont la variabilité englobe celle des sorghos asiatiques. Au sein de ces sorghos africains, les *bicolor*, qui présentent les caractères les moins évolués, possèdent la plus forte variabilité. De plus, l'analyse de la variabilité enzymatique de sorghos sauvages et cultivés révèle une relative homogénéité de ces derniers par rapport à l'ensemble des sorghos (OLLITRAULT, 1987).

L'analyse directe du génome nucléaire de 94 variétés à l'aide des RFLP (DEU *et al.*, 1994) met en évidence un fort polymorphisme, déjà observé par ALDRICH et DOEBLEY (1992), et une structuration raciale de cette diversité. A l'exception des *bicolor*, très variables — qui ne constituent pas un groupe spécifique mais dont les représentants se répartissent dans tous les groupes —, les sorghos se scindent en six groupes : les trois groupes formés par les trois subdivisions des *guinea*, déjà mises en évidence par l'analyse enzymatique, et les trois groupes correspondant à la classification raciale des *caudatum*, des *kafir* et des *durra*. Les *kafir* sont peu variables. Les *guinea margaritifera* apparaissent comme les plus singuliers des sorghos cultivés. Cette constatation est renforcée par l'analyse par RFLP des génomes chloroplastique et mitochondrial de ces mêmes variétés ainsi que d'autres sorghos *guinea mar-*

*garitiferum*. Les *guinea margaritifera* possèdent un génome mitochondrial différent de ceux des autres sorghos cultivés et des sorghos sauvages (DEU, 1993 ; DEU *et al.*, 1995).

L'ensemble de ces données permet de tracer les grandes lignes de l'organisation génétique des sorghos cultivés. Ceux-ci ont une origine africaine et monophylétique. Leur diversification en races a eu lieu indépendamment dans trois régions d'Afrique à partir d'une forme primitive de type *bicolor*.

## Le genre *Sorghum* et les sorghos sauvages

On reconnaît, au sein du genre *Sorghum*, quatre espèces (figure 2). Elles ont pour nombre chromosomique de base 10. Deux d'entre elles sont diploïdes : *S. bicolor*, sorghos annuels d'origine africaine qui comprennent l'essentiel des sorghos cultivés, et *S. propinquum*, sorghos sauvages pérennes et rhizomateux originaires d'Asie du Sud-Est se croisant sans difficulté avec les sorghos cultivés mais isolés géographiquement de ceux-ci. Deux espèces sont tétraploïdes : *S. halepense*, sorghos sauvages pérennes et rhizomateux présents en Asie du Sud-Est, en Inde, au Moyen-Orient et dans le bassin méditerranéen, et *S. alnum*, d'origine sud-américaine récente.

L'espèce *S. bicolor* est divisée en trois sous-espèces (Harlan et DE WET, 1972 ; DE WET, 1978) : *bicolor* (sorghos cultivés), *arundinaceum* (sorghos sauvages) et *drummondii* (sorghos adventices issus d'hybridations entre les deux précédents). La sous-espèce *arundinaceum* présente une forte diversité morphologique et écologique. Elle a été subdivisée en quatre races (figure 2). La race

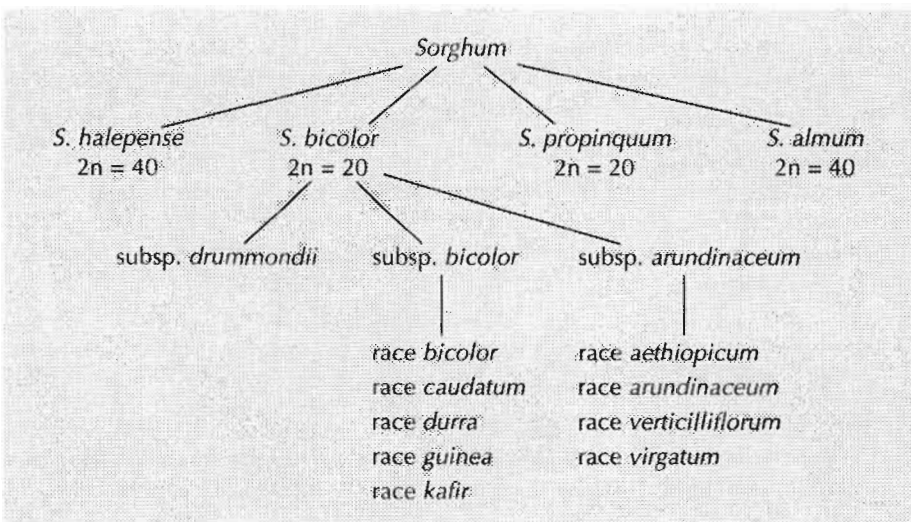


Figure 2. Taxonomie du genre *Sorghum*, d'après DEU et HAMON (1994).

*aethiopicum* est largement distribuée dans les zones arides qui bordent le Sahara, de la Mauritanie au Soudan. La race *arundinaceum* se rencontre principalement dans les forêts humides d'Afrique de l'Ouest et jusqu'en Afrique australe. La race *verticilliflorum* est la plus répandue en Afrique, en particulier dans les régions de savane. La race *virgatum*, très proche de la précédente, est présente dans les zones arides du nord-est de l'Afrique.

#### LES FLUX GÉNIQUES

Les sous-espèces de *S. bicolor* entretiennent des relations géniques étroites. Toutes les races de *S. bicolor* subsp. *arundinaceum* sont interfertiles et peuvent se croiser avec les sorghos cultivés. Des hybrides fertiles entre sorghos sauvages et cultivés se rencontrent fréquemment dans les zones de contact.

L'étude du polymorphisme enzymatique de sorghos sauvages et cultivés provenant d'Afrique, du Moyen-Orient et d'Asie a permis de préciser les flux géniques existant entre ces différentes formes (ALDRICH *et al.*, 1992). Elle confirme qu'il existe bien deux compartiments géniques distincts constitués par les formes sauvages et par les formes cultivées. Elle démontre aussi que des flux géniques entre ces deux formes ont présidé, entre autres, à la différenciation régionale des races cultivées.

Ces flux persistent actuellement dans les zones où des formes cultivées côtoient des sorghos sauvages diploïdes, comme c'est le cas en Afrique, et contribuent à renouveler la variabilité des formes cultivées (DOGGETT, 1988) et à enrichir leur diversité génétique (ALDRICH *et al.*, 1992).

#### L'ÉVOLUTION ET LA DOMESTICATION

La confrontation des données cytotaxonomiques et des études sur l'organisation génétique des sorghos cultivés et sur les relations géniques qu'ils entretiennent avec les sorghos sauvages permet de proposer un schéma d'évolution et de domestication du genre *Sorghum*.

A partir d'un ancêtre commun, deux formes de sorghos sauvages ( $x = 10$ ) se seraient différenciées : la première, annuelle, très proche de *S. bicolor* subsp. *arundinaceum*, la seconde, pérenne et rhizomateuse, proche de *S. propinquum*. Dans leur zone de contact, probablement au Moyen-Orient, une forme tétraploïde serait apparue par hybridation interspécifique : *S. halepense*. Le même phénomène s'est produit récemment en Amérique du Sud pour donner *S. alnum* (DOGGETT et PRASADA-RAO, 1995).

La domestication se serait ensuite déroulée en trois phases (OLLITRAULT, 1987 ; OLLITRAULT *et al.*, 1989). Dans un premier temps, la domestication des sorghos se serait produite en bordure du Sahara dans la région nord-est de l'Afrique, il y a sept millénaires, vraisemblablement à partir des races *verticilliflorum* et/ou *aethiopicum* de sorghos *S. bicolor* subsp. *arundinaceum*



(HARLAN et STEMLER, 1976 ; ALDRICH *et al.*, 1992). Elle aurait donné un sorgho cultivé primitif, de type *bicolor*, ensuite introduit dans diverses régions d'Afrique et d'Asie. Dans un deuxième temps, les races actuelles auraient été sélectionnées indépendamment en Afrique de l'Ouest, en Afrique du Centre et de l'Est et en Afrique australe au sein des types régionaux africains de *bicolor*, différenciés par effet de fondation et par introgression avec des sorghos sauvages indigènes. Enfin, ces différentes races auraient été transportées, au gré des migrations humaines et suivant les voies commerciales, dès le troisième millénaire avant notre ère, vers d'autres régions d'Afrique et vers l'Asie.

Le sorgho aurait gagné ensuite l'Europe. Très récemment, il a été introduit en Amérique, où des variétés provenant d'Afrique australe et d'Afrique de l'Est ont été importées au cours du XIX<sup>e</sup> siècle. A la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, le sorgho était présent sur tous les continents.

## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

On rencontre, en milieu paysan, trois types variétaux de sorgho : les variétés locales, les lignées et les hybrides. En sélection, on fait usage d'un quatrième type de matériel : les composites.

#### LES VARIÉTÉS LOCALES

Les variétés locales sont issues de pratiques paysannes empiriques de sélection, dont les origines sont très anciennes. Pour chaque variété locale, ces pratiques ont deux finalités opposées : entretenir une certaine variabilité afin de faire face aux aléas culturels et maintenir les caractéristiques assurant son adaptation aux conditions climatiques (longueur du jour) et culturelles (préparations culinaires) de son terroir.

Chaque variété locale présente donc une certaine hétérogénéité phénotypique associée à des taux d'hétérozygotie inhabituels pour une plante considérée comme autogame (OLLITRAULT, 1987). En revanche, chacune est bien typée pour les caractères liés à son usage alimentaire ou à son ajustement au milieu. Chaque variété locale africaine possède ainsi une sensibilité thermophotopériodique spécifique résultant des contraintes climatiques de sa zone d'origine.

Partout où l'agriculture traditionnelle d'autosubsistance reste prépondérante, les variétés locales conservent un intérêt certain. C'est le cas en Afrique et, à un moindre degré, en Asie.

### LES LIGNÉES

Avec le développement de la génétique et la mise au point de méthodes scientifiques de sélection, l'autogamie du sorgho a été exploitée pour obtenir des lignées. Au début du siècle, les Etats-Unis ont conduit avec succès les premiers travaux dans ce domaine. Les lignées sélectionnées, de taille courte et aptes à la récolte mécanique, ont rapidement conquis les grandes plaines des Etats du sud et du centre du Middle West. Par la suite, ces lignées ont été remplacées par les hybrides, mais dans les pays industrialisés elles restent sélectionnées pour leur aptitude à la combinaison dans les programmes d'obtention d'hybrides.

Les lignées sélectionnées sont, en revanche, toujours cultivées dans les pays en développement. Généralement obtenues par sélection généalogique, elles sont ce qui convient le mieux à un paysannat dont les moyens sont limités. Elles restent l'objectif prioritaire des travaux de sélection d'organismes comme le CIRAD et l'ICRISAT.

### LES HYBRIDES

Les premiers hybrides de sorgho ont été commercialisés aux Etats-Unis à la fin des années 50. Leur obtention a été rendue possible grâce à la découverte d'une stérilité mâle génocyttoplasmique dans un croisement entre un matériel *milo* (*durra*) et un matériel *kafir* (STEPHENS et HOLLAND, 1954). Actuellement, les hybrides de sorgho sont les seules variétés utilisées en Amérique du Nord et en Europe. Ils sont déjà largement cultivés en Amérique centrale et en Amérique du Sud et commencent à l'être en Asie. En Inde, ils prédominent dans les Etats du Mahārāshtra et du Karnāta (D.S. Murty, comm. pers.).

Presque tous les hybrides commercialisés de sorgho ont le même cytoplasme *milo*, ce qui laisse planer certains risques, ainsi que le montre l'arrivée récente en Amérique du Sud, au Brésil, de l'ergot du sorgho (*Claviceps africana*). D'autres sources de stérilité génocyttoplasmique, ainsi que leurs restaurateurs, ont été reconnues et sont susceptibles de remédier à cet inconvénient (SCHERTZ et PRING, 1982).

### LES COMPOSITES

Les composites constituent un matériel de travail pour les sélectionneurs. Ils tirent leur origine de la découverte de gènes de stérilité génique qui ont permis d'appliquer au sorgho les méthodes de sélection récurrente. Les premiers composites ont été produits aux Etats-Unis dans les années 60. Par la suite, l'ICRISAT a beaucoup travaillé ce type de formule. Les composites sont généralement bâtis sur une particularité, par exemple la résistance à la sécheresse, ou sur une forme de complémentarité, composites mainteneur et restaurateur de fertilité, composites *guinea* et *caudatum*. Ils sont améliorés par cycles à l'aide de tests (test  $S_1$ , demi-frères, pleins frères...). Lorsqu'ils atteignent un niveau satisfaisant, les composites servent de point de départ à la

sélection de lignées. En Inde et en Afrique de l'Est, quelques lignées performantes en elles-mêmes ou en combinaison hybride tirent leur origine de composites. A l'avenir, il n'est pas exclu que des composites puissent être exploités directement.

## Les objectifs de sélection

Les objectifs de sélection varient principalement en fonction du contexte socio-économique de la production et du type de production visé. On distingue deux situations.

La première se rapporte aux pays industrialisés — Etats-Unis, Europe, Argentine, Brésil —, où la production, destinée à l'alimentation animale, est surtout assurée par des hybrides. Les principaux critères de sélection mettent l'accent sur l'adaptation à la culture mécanisée et sur le rendement avec cependant des différences dans les objectifs selon que l'on s'intéresse aux sorghos-grain ou aux sorghos fourragers (tableau 1). Dans un avenir proche, le développement prévisible des usages industriels du sorgho amènera très certainement le sélectionneur à définir de nouveaux critères de sélection.

La seconde concerne les pays tropicaux au secteur agricole prépondérant — Afrique de l'Ouest, du Centre et de l'Est, Inde à un moindre degré. La culture du sorgho, destinée à l'alimentation humaine, y est réalisée principalement avec du matériel fixé. Plus que le rendement lui-même, ce sont les qualités de stabilité et de régularité de la production qui priment. Une distinction intervient dans les objectifs de sélection selon que l'on exploite des variétés locales ou du matériel « importé ». Dans le premier cas, les efforts portent d'abord sur l'amélioration des caractères agronomiques. Avec du matériel introduit, les priorités sont la résistance aux ravageurs des cultures et l'amélioration de la qualité du grain (tableau 2).

## Les méthodes d'amélioration

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

Quatre grandes voies conduisent à la création de la variabilité nécessaire aux programmes de sélection du sorgho.

#### La prospection

La prospection et l'examen de matériel local cultivé ou sauvage permettent de mettre en évidence puis d'exploiter une diversité, certes préexistante mais non encore révélée. Cette démarche peut être assimilée à une forme de création de variabilité.

Ainsi, la découverte de lignées riches en lysine dans une collection d'écotypes éthiopiens a ouvert de nouvelles voies pour le sélectionneur (SINGH et AXTELL,

Tableau 1. Principaux objectifs de sélection des sorghos dans les pays industrialisés.

Production	Adaptation à une agriculture intensive mécanisée	Résistance aux facteurs biotiques	Résistance aux facteurs abiotiques	Qualité de la production
Sorghos-grain destinés à l'alimentation animale	Insensibilité à la photopériode	Résistance à la pourriture des racines et des tiges, notamment à la pourriture charbonneuse ( <i>Macrophomina phaseolina</i> )	Résistance au froid	Faible teneur en tanins
	Taille courte ( $\leq 1,50$ m)	Résistance à l'helminthosporiose ( <i>Exserohilum turcicum</i> )	Résistance à la sécheresse et à la chaleur	
	Résistance à la verse	Résistance au mildiou ( <i>Peronosclerospora sorghi</i> )	Précocité	
	Bonne exsertion paniculaire	Résistance aux maladies virales (MDM, <i>maize dwarf mosaic</i> )		
	Panicule compacte	Résistance à la mouche du pied ( <i>Atherigona soccata</i> )		
	Rendement élevé	Résistance à la cécidomyie ( <i>Contarinia sorghicola</i> )		
Sorghos fourragers	Bon développement végétatif avec fort tallage et tige fine	Résistance aux maladies foliaires (helminthosporiose et anthracnose)	Résistance au froid	Faible teneur en durrhine (composé toxique des parties végétatives)
	Aptitude à la coupe		Résistance à la sécheresse	Faible teneur en lignine
	Aptitude à la repousse pour les <i>Sudan grass</i>			Tige sucrée Forte valeur digestive

Tableau 2. Principaux objectifs de sélection des sorghos dans les pays à agriculture dominante.

Type de matériel	Adaptation à une agriculture en voie d'intensification	Résistance aux facteurs biotiques	Résistance aux facteurs abiotiques	Qualité de la production
Sélection à base de matériel local	Réduction de la taille Diminution du tallage Renforcement de la tige Augmentation de la taille paniculaire Amélioration du rapport grain/paille	Résistance aux strigas Résistance à la mouche du pied ( <i>Atherigona soccata</i> ) Résistance à la cécidomyie ( <i>Contarinia sorghicola</i> )	Résistance à la sécheresse	Caractère <i>tan</i> du grain (pigmentation anthocyanique jaune clair)
Sélection à base de variétés importées	Amélioration de la vigueur à la levée Accroissement de la photosensibilité Stabilisation du rendement	Résistance aux strigas Résistance aux maladies foliaires Résistance à la pourriture charbonneuse de la tige ( <i>Macrophomina phaseolina</i> ) Résistance aux insectes des panicules, notamment aux punaises ( <i>Eurystylus oldi</i> ) Résistance aux moisissures des grains	Adaptation aux sols à fertilité limitée	Couleur claire sans couche brune du grain Bonne vitrosité du grain Bonne aptitude au décorticage Faible teneur du grain en tanins Teneur élevée en amylose

1973). Il en va de même des sources de résistance aux ravageurs du sorgho, détectées pour la plupart dans des variétés locales.

D'une manière générale, une connaissance approfondie de la variabilité de l'espèce contribue à une meilleure identification des groupes de sorgho. Ces derniers sont alors mieux exploités en sélection selon leurs aptitudes propres et leurs complémentarités.

### Les croisements entre variétés complémentaires

La seconde voie de création de variabilité est celle des croisements entre variétés « complémentaires » de sorghos cultivés, croisements suivis de sélection, le plus souvent généalogique, dans les descendances en disjonction. Le but est de fixer, dans les lignées recombinaées, les caractéristiques intéressantes venant de chacun des parents.

Comme les géniteurs impliqués dans les croisements sont généralement fertiles, il est nécessaire de stériliser le pollen des plantes choisies comme parent femelle. On peut réaliser cette stérilisation selon trois méthodes : la castration manuelle, la stérilisation par la chaleur et la stérilisation par ensachage (HOUSE, 1987). La castration manuelle des fleurs consiste à éliminer à la pince les étamines avant leur maturité. Cette méthode, la plus fiable, est cependant laborieuse et ne permet de produire que des quantités limitées de semences hybrides. La stérilisation par la chaleur consiste à tuer le pollen d'une panicule en l'exposant environ dix minutes à une température de 42 °C. La stérilisation par ensachage des panicules est réalisée avec des sacs en plastique fin et transparent. Ceux-ci empêchent l'autofécondation en maintenant une humidité qui s'oppose à la déhiscence des étamines et une chaleur qui tue le pollen.

### La création de composites

La constitution de composites est une autre forme de création de variabilité (BHOLA-NATH, 1982). Les composites sont produits à partir de lignées, d'origines variées, choisies pour avoir en commun la ou les caractéristiques fondatrices de la population, par exemple la résistance à la sécheresse ou le caractère mainteneur de stérilité. Plus les lignées retenues pour ce travail sont nombreuses, plus la variabilité de la population de départ est importante, mais en contrepartie moins ses performances agronomiques sont bonnes. Il s'agit de trouver un compromis, qui se situe pour le sorgho autour d'une vingtaine d'entrées pour la population de départ.

Dans un deuxième temps, on incorpore par rétrocroisement un des gènes de stérilité génique du sorgho (généralement *ms-3* ou *ms-7*) dans chacune des entrées. Des dispositifs appropriés assurent ensuite plusieurs cycles de brassage génétique des lignées. Ces brassages aboutissent aux populations de base avec environ un tiers de plantes mâle-stériles. Ces populations de base sont alors soumises à une sélection récurrente qui élève progressivement la fréquence des gènes favorables tout en assurant un remaniement permanent des blocs de liaison.

Les lourds investissements en temps et en argent que requièrent l'élaboration et l'exploitation de ces populations font de cette méthode l'apanage des institutions publiques ou parapubliques de recherche (universités américaines, ICRISAT, CIRAD).

### La mutagenèse

Enfin, il existe une dernière voie de création de variabilité : c'est celle des traitements mutagènes. Elle a pour particularités de nécessiter des manipulations en laboratoire et de n'impliquer, si on le désire, qu'une seule variété.

Son principe est de modifier l'information héréditaire d'un matériel végétal intéressant en lui-même par des agents chimiques (comme le méthane sulfonate d'éthyle) ou physiques (comme les rayonnements). Pour le sorgho, il est rarement fait appel aux agents chimiques. On exploite plutôt des agents physiques sous forme de rayonnements. Les plus utilisés sont les rayons gamma, avec lesquels les grains sont irradiés pour produire des mutations. Celles-ci, très souvent récessives, ne s'expriment donc qu'en deuxième génération ( $M_2$ ). De plus, elles sont fréquemment défavorables. Le repérage des mutants intéressants demande l'examen d'un grand nombre de plantes.

Le caractère aléatoire et souvent décevant de la variabilité ainsi créée rebute certains sélectionneurs. Néanmoins, cette voie a des adeptes qui peuvent se prévaloir de résultats intéressants. Elle est actuellement suivie, sur des variétés locales tropicales, pour obtenir notamment des mutants de taille réduite mieux adaptés à une agriculture intensive (BRETAUDEAU et TRAORE, 1989).

### LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

On applique au sorgho l'arsenal des méthodes de sélection des plantes autogames pour créer des lignées. Les plus prisées d'entre elles sont de type généalogique. Cependant, pour des raisons commerciales, l'essentiel des travaux de sélection porte sur la création d'hybrides obtenus en exploitant un des systèmes de stérilité mâle génocytoplasmique du sorgho.

### La sélection généalogique

La sélection généalogique exploite une forte variabilité génétique expérimentale :  $F_2$  d'un croisement entre géniteurs complémentaires,  $M_2$  d'une variété ayant subi un traitement mutagène ou encore composite au terme d'un cycle de brassage. Au sein de ces ensembles en disjonction, on choisit les plantes les plus intéressantes. Leurs descendances sont suivies et sélectionnées en panicule-ligne à l'aide de tests intervenant plus ou moins précocement ( $F_4$ ,  $F_5$ ,  $F_6$ ). Il est souhaitable de recourir à l'autofécondation le plus tôt possible, en particulier si on recherche des mutants induits.

Les croisements entre lignées d'élite suivis de sélection généalogique aboutissent souvent à de très bonnes créations variétales. La méthode est cependant peu efficace quand il s'agit de recombinaison des caractères complémentaires de

généiteurs issus des races *caudatum* et *guinea*. Ces deux races présentent en effet des caractéristiques propres qui se réajustent difficilement à l'occasion des croisements interraciaux. Les tentatives visant à associer la forte productivité des sorghos *caudatum* et les qualités de grain des sorghos *guinea* n'ont pas abouti aux résultats espérés. Dans ce cas, pour accroître les chances d'obtenir de bons recombinaisons dans les descendances, il est recommandé d'utiliser de la sélection généalogique avec de grands effectifs —  $F_2$  d'au moins 5 000 plantes,  $F_3$  d'une centaine de plantes... (DEGREMONT, 1992).

Les méthodes en mélange (*bulk*) pourraient être également employées, mais le nombre d'autofécondations à réaliser constitue alors un problème. Le pourcentage d'allogamie non négligeable des sorghos rend en effet indispensable cette précaution.

### Le rétrocroisement

On recourt aux rétrocroisements pour corriger un défaut ponctuel oligogénique d'une lignée.

Aux Etats-Unis, cette méthode est à l'origine de l'adaptation de variétés tropicales à la zone tempérée. Par l'alternance de leur culture aux Etats-Unis et à Porto Rico et par des rétrocroisements introduisant l'insensibilité à la photopériode, ces variétés sont devenues cultivables sous les latitudes élevées, où les jours longs empêchaient auparavant leur floraison (STEPHENS *et al.*, 1967).

### La sélection récurrente

La sélection récurrente est utilisée pour améliorer les composites à partir desquels des lignées seront sélectionnées par les méthodes généalogiques (BHOLANATH, 1982). En effet, le niveau moyen des lignées ainsi obtenues est fonction du niveau du composite. C'est un travail à long terme, qui présente l'intérêt d'exploiter une base génétique large.

Un cycle d'amélioration commence par la récolte de 200 à 300 plantes au sein d'un composite. Le plus souvent ces plantes sont soit fertiles et autofécondées ( $S_1$ ), soit stériles et en pollinisation libre (demi-frères), soit stériles et pollinisées chacune par une plante fertile différente identifiée (pleins frères). Une partie des graines des plantes récoltées constitue un talon et le reste est testé en panicule-ligne dans un dispositif, parfois multilocal, avec répétitions. Les meilleures descendances sont identifiées. On reprend leurs talons, qui sont brassés génétiquement à l'aide des gènes de stérilité pour reconstituer un nouveau composite plus riche en gènes favorables. Trois générations sont donc nécessaires pour mener à bien un cycle d'amélioration de composite.

Lorsqu'on améliore le composite pour des caractères hautement héréditaires, il est possible d'économiser l'étape des tests de descendances en se limitant à un choix massal des plantes pour le cycle de brassage suivant. Il convient alors de travailler avec des plantes  $S_1$  ou pleins frères, c'est-à-dire avec du matériel dont la pollinisation est contrôlée. Avec des plantes demi-frères, les choix massaux ne prennent pas en compte les parents mâles, qui maintiennent dans le composite



une fréquence élevée de gènes dominants. Ceux-ci sont très souvent défavorables (grande taille, tardiveté, panicule lâche, richesse du grain en anthocyanes...).

### L'hybridation

La seule formule commercialisée d'hybrides de sorgho est l'hybride simple  $F_1$ . Les travaux des sélectionneurs ont montré la fréquente supériorité de son rendement en grain par rapport aux lignées (MURTY *et al.*, 1995).

La création d'hybrides passe par la sélection de lignées parentales selon les méthodes habituelles d'obtention de matériel fixé pour le sorgho, avec cependant quelques particularités. Les lignées mâles sont créées à l'aide de matériel restaurateur de fertilité (matériel R), les lignées femelles avec du matériel mainteneur de stérilité (matériel B). Les meilleures sélections B ainsi obtenues sont ensuite stérilisées par rétrocroisement pour donner des lignées mâle-stériles (matériel A). En cours de sélection, on doit s'assurer que les parents mâles sont de bons pollinisateurs et que les lignées femelles sont facilement pollinisables (floraison groupée, bonne exsertion des stigmates, taille courte...). On obtient des hybrides performants lorsque les parents possèdent des aptitudes positives à la combinaison. C'est souvent le cas s'ils appartiennent à des groupes hétérotiques différents, séparés par des distances génétiques notables. Il faut cependant que ces groupes aient des vocations culturales voisines pour préserver une cohérence fonctionnelle des deux apports parentaux dans le produit du croisement. Pour ce qui concerne la production de grain, c'est le cas des sorghos *kafir* et des sorghos *caudatum*, dont les complémentarités ont été largement exploitées aux Etats-Unis pour obtenir des hybrides (HARLAN et DE WET, 1972). Pour la sélection d'hybrides fourragers, il existe une bonne complémentarité de pools entre sorghos cultivés *bicolor* et *Sorghum bicolor arundinaceum*, complémentarité qui est à l'origine des sorghos *Sudan grass*.

## LES BIOTECHNOLOGIES

### Le marquage moléculaire

Si l'étude de la diversité par marquage moléculaire permet de mieux comprendre l'organisation génétique des sorghos cultivés et sauvages, elle permet aussi, sur un plan pratique, d'orienter les choix du sélectionneur tout au long du processus de sélection.

Une telle étude renseigne, en effet, sur la divergence de génotypes pour des locus donnés. La mesure de cette divergence sert à estimer les apparentements et à calculer des distances génétiques (VIERLING *et al.*, 1994), qui permettent de prévoir, dans certaines conditions, l'hétérosis produite par le croisement de ces génotypes. Une étude réalisée avec des isoenzymes et des RFLP montre en effet, pour le sorgho, l'existence d'une liaison entre la divergence génétique et l'hétérosis dans le cas de croisements entre les écotypes *kafir* et *caudatum* (CHANTEREAU, 1993).

Les marqueurs moléculaires du sorgho sont maintenant suffisamment nombreux pour permettre la construction de cartes génétiques. La première carte

du sorgho a été publiée en 1990 (HULBERT *et al.*, 1990); la première carte saturée date de 1994 (CHITTENDEN *et al.*, 1994). Le CIRAD a, quant à lui, réalisé une carte génétique composite non saturée à partir de l'analyse de lignées recombinées issues de deux croisements (DUFOUR *et al.*, 1997; figure 3). Il devient possible de repérer des QTL de caractères agronomiques, ce qui ouvre la voie à la sélection assistée par marqueurs. Des travaux sont en cours sur des caractères comme la qualité du grain et la résistance à certains ravageurs tels que la punaise des panicules, la cécidomyie ou le striga (DUFOUR, 1996). Le marquage de ces caractères doit rendre plus efficace leur transfert par rétro-croisement aux cultivars à améliorer.

### La culture de tissus et de protoplastes

La culture de tissus et de protoplastes a pour but de régénérer des plantes fertiles à partir de fragments d'organe ou de cellules. Elle débouche sur l'exploitation variétale des travaux *in vitro* de transformation génétique ou de production d'hybrides somatiques entre espèces naturellement incompatibles.

La culture de tissus a fait l'objet de travaux relativement nombreux sur le sorgho. Elle a abouti à la régénération de plantes fertiles en partant de cals issus de la base de jeunes feuilles, d'inflorescences et d'embryons immatures.

La culture de cellules et de protoplastes reste, en revanche, plus délicate. Après les travaux pionniers, menés en 1980, qui décrivent l'obtention de cals à partir de protoplastes isolés de suspensions cellulaires, il a fallu attendre 1990 pour voir publier les premiers résultats sur la régénération de plantes fertiles à partir de protoplastes (WEI et XU, 1990).

### La transformation génétique

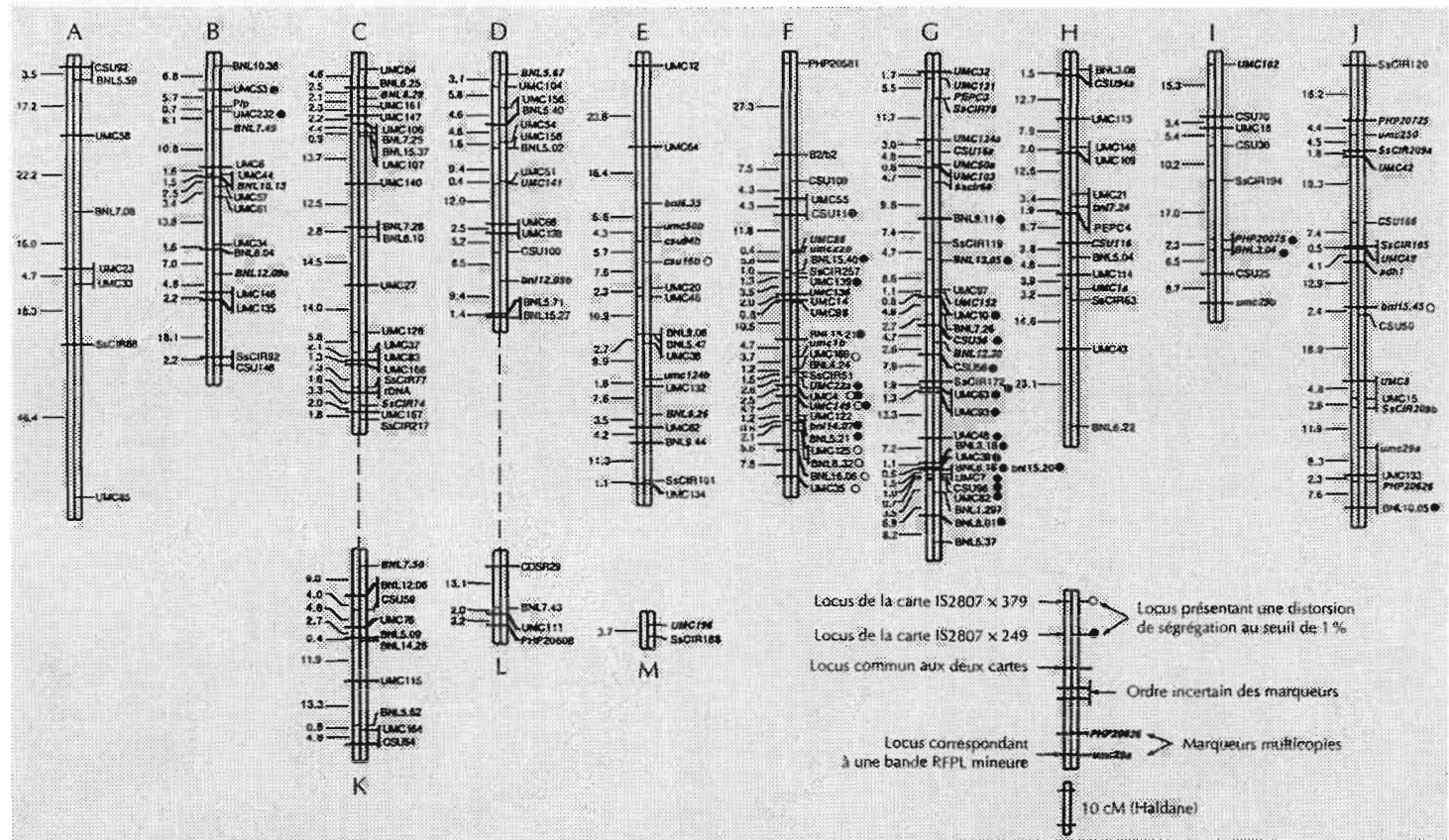
La transformation génétique vise à introduire et à faire exprimer dans une espèce des gènes issus d'un autre organisme. L'accent est mis pour les céréales sur le transfert de gènes de résistance aux herbicides ou aux insectes comme les gènes de toxines de *Bacillus thuringiensis*.

Les études sur la transformation génétique du sorgho sont très récentes. Les premières cultures cellulaires transgéniques ont été obtenues en 1991 par électroporation de protoplastes et par bombardement de microprojectiles sur des étalements de suspensions cellulaires. En 1993, le bombardement de microprojectiles sur des embryons immatures a permis d'introduire la résistance à un herbicide, le bialaphos, dans une variété tolérante à la sécheresse, P898012 (CASAS *et al.*, 1993).

Cette transformation demeure cependant peu efficace, comparée aux résultats obtenus sur d'autres céréales comme le riz et le maïs.

### L'haplodiploïdisation

La culture d'anthers est réputée difficile pour le sorgho et aucune preuve de l'obtention de plantes androgénétiques n'a été apportée jusqu'à présent.



D'autres méthodes de production de plantes haploïdes, comme la pollinisation par du pollen irradié ou les croisements intergénériques, se sont également révélées infructueuses (VIRGO-BROWN, 1991).

## Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

La sélection a grandement élargi l'aire de culture du sorgho. En zone tempérée, ce résultat a été acquis par la création de variétés très productives non photopériodiques. Dans les pays de culture traditionnelle, les variétés locales restent importantes. Leur variabilité génétique est à préserver. Elle n'a été que partiellement exploitée jusqu'à présent et laisse espérer de futurs progrès variétaux.

### Les travaux actuels d'amélioration

Les exemples présentés montrent que, indépendamment des formules travaillées (hybrides ou lignées) et de l'origine continentale des sélections (Afrique, Asie, Europe), le succès d'une variété ne tient pas seulement à sa productivité. Il s'explique aussi par la régularité et la stabilité de son rendement, par l'étendue de son adaptabilité et, plus récemment, par la qualité de son grain.

#### LA LIGNÉE IRAT204

Dans les années 70, l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) souhaitait mettre au point un matériel destiné à la culture pluviale ouest-africaine, vigoureux à la levée, résistant à la sécheresse, productif et aux grains clairs convenant à l'alimentation humaine. C'est sur ces critères que la lignée IRAT204 a été sélectionnée (planche XXIII, 3).

De type *caudatum*, elle est issue, par sélection généalogique, du croisement entre un écotype éthiopien (IS12610) et une lignée sélectionnée (CE90), provenant elle-même du croisement entre un écotype sénégalais (Hadien-Kori) et un écotype nigérien (Mourmoure).

La lignée IRAT204 est remarquable par sa précocité : en Afrique de l'Ouest, son cycle du semis à la maturité est de 85 à 90 jours en saison des pluies. Elle est insensible à la photopériode, de taille courte (environ 1,4 mètre) et de faible tallage. Ses besoins en eau sont limités, de l'ordre de 350 à 400 millimètres. Ses potentialités de rendement sont élevées, jusqu'à 7 tonnes par hectare en station. Sa panicule est bien dégagée, fournie, mais reste aérée. Son grain, blanc et moyennement vitreux, ne se prête cependant pas à certaines préparations culinaires traditionnelles.

Cette lignée a été testée pour la première fois en 1980 au Sénégal, à Bambey, en culture pluviale sahélienne. Dans ces conditions arides, sa résistance à la sécheresse, en partie liée à sa précocité, a pu pleinement se manifester. Des paysans sénégalais, mauritaniens, maliens et burkinabés, conscients de cet avantage, l'ont intégrée dans leur panoplie variétale. Ils la cultivent sur de petites parcelles, ce qui leur garantit une production en cas de saison des pluies anormalement courte.

Mais c'est surtout en culture irriguée que cette variété est utilisée en Afrique de l'Ouest. Economique en eau, très productive, peu sensible aux dates de semis et de croissance rapide, IRAT204 est la variété de sorgho la plus employée dans les périmètres irrigués du Sénégal, de Mauritanie, du Burkina et du Niger. Les paysans qui la cultivent obtiennent régulièrement des rendements de 4 tonnes par hectare. Ils pallient les qualités insuffisantes de son grain en mélangeant sa farine avec celle de variétés locales de sorgho ou de blé cultivées sur leurs périmètres irrigués. Au Brésil, elle a également rencontré un certain succès en culture extensive avec des semis réalisés par avion.

#### LA LIGNÉE ICSV112

ICSV112 est une des meilleures lignées créées par l'ICRISAT en Inde. Elle est destinée à l'alimentation humaine et adaptée à la culture pluviale.

Elle a été obtenue, au début des années 80, par sélection généalogique à partir d'un croisement multiple impliquant cinq géniteurs, dont une bonne lignée mainteneuse de stérilité, 2219B, et un bon écotype éthiopien, E35-1.

ICSV112 est une variété non photosensible, à cycle intermédiaire (de 110 à 120 jours). Elle résiste bien aux maladies foliaires. De taille moyenne (environ 1,7 mètre), elle possède une panicule elliptique, longue, assez ouverte et bien dégagée. Ses grains, gros, blancs, assez vitreux et pauvres en tanins, ont des qualités technologiques satisfaisantes. Mais ICSV112 est surtout remarquable par sa productivité et sa large adaptabilité en culture pluviale. Dans nombre d'essais réalisés en zone tropicale, elle a surclassé les lignées sélectionnées localement, avec une production parfois supérieure à 5 tonnes par hectare.

Aujourd'hui, la lignée ICSV112 est vulgarisée et adoptée par les paysans en Inde et, sous différents noms, au Zimbabwe, au Mexique et au Nicaragua.

#### LA VARIÉTÉ ARGENCE

En France et dans les pays industrialisés, le sorgho est presque exclusivement destiné à l'alimentation animale. Sa valeur alimentaire et sa rusticité en font un concurrent direct du maïs dans les zones à faible disponibilité en eau. Mais, jusqu'à récemment, les grains des hybrides commercialisés contenaient de fortes teneurs en tanins, qui diminuaient leur digestibilité. Ces composés phénoliques se combinent en effet aux protéines et inhibent le fonctionnement de certaines enzymes.

À la fin des années 70, les sélectionneurs français ont donc entrepris d'éliminer cet inconvénient. Ils y sont parvenus et la première variété à faible teneur en tanins a été inscrite au catalogue national sous le nom d'Argence, en 1981. Cet hybride semi-précoce, à grains orangés et à panicule semi-compacte, possède de très bonnes caractéristiques à la fois technologiques et agronomiques — bonne tenue de tige, dessiccation rapide du grain en fin de cycle, très bonne productivité, poids de mille grains élevé.

Depuis cette date, tous les sorghos-grain inscrits au catalogue français sont pour ainsi dire dépourvus de tanins.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

### LA PRODUCTION DE SEMENCES

L'organisation de la production de semences dépend du type de variété : lignée ou hybride  $F_1$ . Dans le premier cas, les semences peuvent être produites sur l'exploitation. Dans le second cas, elles doivent être renouvelées tous les ans et sont produites selon un plan précis, uniquement par des organismes spécialisés.

### La multiplication des lignées

La multiplication des lignées s'effectue à partir de lignées de départ fournies — sous forme de panicules autofécondées — par l'obteneur, qui est dans la plupart des cas un organisme de recherche (VANDEVENNE et BONO, 1987). En région tropicale, celui-ci assure les premières générations ( $G_0$ ,  $G_1$ ,  $G_2$ ) et éventuellement la production de semences de base ( $G_3$ ,  $G_4$ ).

La multiplication de ces semences de prébase et de base donne la première génération de semences certifiées ( $R_1$ ). Celle-ci est prise en charge par les fermes semencières, qui peuvent également réaliser les générations de semences de base ( $G_3$ ,  $G_4$ ).

La production de semences certifiées de seconde reproduction ( $R_2$ ) est réalisée en milieu paysan. Un certain nombre de précautions doivent être prises à ce stade afin de maintenir la pureté variétale des semences produites. Les organismes nationaux de certification de semences effectuent des contrôles dans les champs semenciers et en laboratoire sur des échantillons. Ces contrôles portent sur l'origine de la semence mère, le précédent cultural, l'isolement du champ (100 mètres d'isolement sont recommandés), la pureté variétale, la pureté spécifique, l'état sanitaire de la culture, la qualité du grain (liée en particulier à son humidité) et sa faculté germinative. De ces contrôles dépend la certification des semences produites.

Le cycle complet de production de semences exige donc cinq générations successives pour obtenir une semence certifiée de seconde reproduction.

### La production de semences hybrides

La production de semences hybrides est une opération beaucoup plus délicate que celle des lignées (MURTY *et al.*, 1995). Elle met en jeu des techniques sophistiquées de production et dépend d'organismes spécialisés. Elle nécessite, de plus, la production régulière, dans l'espace et dans le temps, des différents parents de l'hybride : les lignées A, B et R (figure 4).

La lignée restauratrice R et la lignée mainteneuse B sont des lignées pures autofertiles. Elles peuvent être facilement multipliées, comme les variétés lignées, sur des parcelles isolées en assurant une épuration drastique des hors-type au stade de la floraison.

La lignée mâle-stérile A est maintenue grâce à sa lignée isogénique B sur des parcelles isolées où alternent les rangs des deux lignées. L'épuration des hors-type intervient le plus tôt possible. A la floraison, des retours de fertilité s'observent parfois pour les plantes de la lignée A lorsque les températures sont supé-

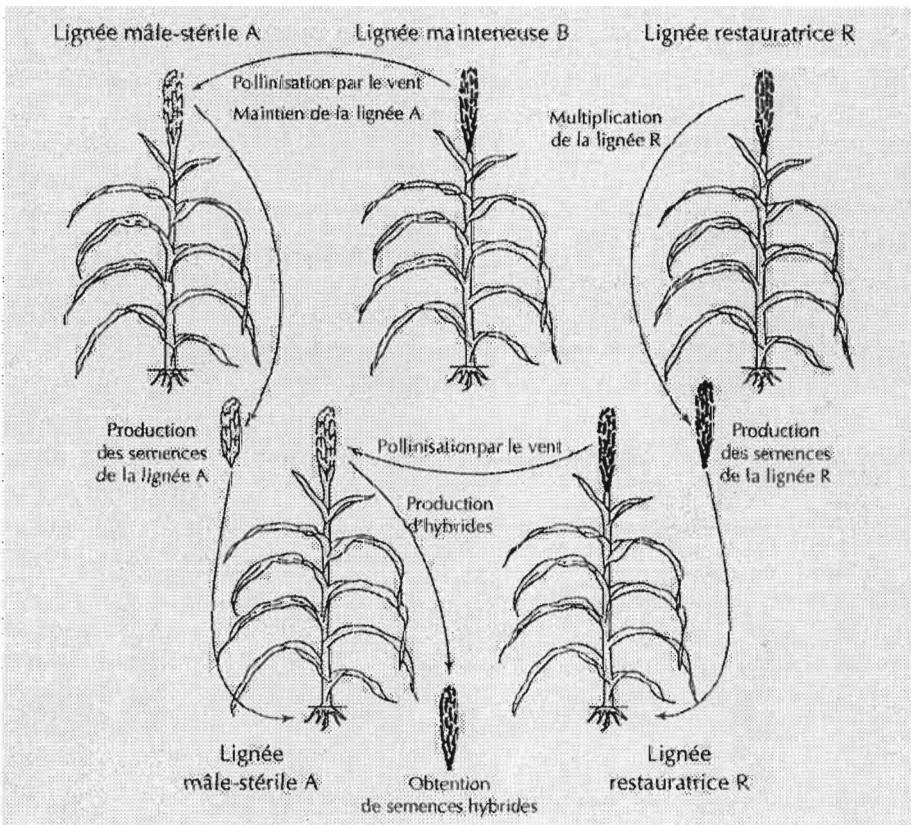


Figure 4. Schéma de production de semences d'hybrides de sorgho à l'aide des lignées A, B et R, d'après POEHLMAN (1979).

rieures à 38 °C. Ces plantes sont alors éliminées. Les lignées A et B sont récoltées séparément. Les premières produisent les semences mâle-stériles, les secondes reproduisent la lignée mainteneuse B et peuvent être utilisées pour un cycle ultérieur de production de semences mâle-stériles.

Toutes ces lignées sont multipliées à partir des semences de prébase fournies par l'obteneur pour produire les semences de base de l'hybride. Cette production est assurée par des sociétés privées, des organismes publics ou des services de vulgarisation sous le contrôle des sélectionneurs et des agences de certification des semences.

Les semences hybrides A × R sont produites sur des parcelles où alternent le plus souvent quatre rangs du parent mâle-stérile A et deux rangs du parent restaurateur R. Un isolement des parcelles de 300 à 400 mètres est recommandé. La date de semis de chacun des parents est choisie afin d'obtenir la coïncidence de leur floraison. L'épuration est pratiquée au stade de la floraison et porte sur les hors-type et les plantes de la lignée A présentant un retour de fertilité. Les semences hybrides sont récoltées sur le parent mâle-stérile, après la récolte du parent restaurateur.

Les semences hybrides sont produites à grande échelle par des sociétés privées, des fermes semencières, des agriculteurs expérimentés ou des services de vulgarisation sous la surveillance des agences de certification des semences.

#### LA DIFFUSION DES CULTIVARS

Les variétés hybrides à haut potentiel de rendement sont largement diffusées dans les pays où le sorgho est une culture récente, mécanisée et commercialisée pour l'alimentation animale. C'est le cas des Etats-Unis, des pays du sud de l'Europe et de l'Australie.

Dans les pays tropicaux, où le sorgho est traditionnellement utilisé en alimentation humaine, la situation est plus complexe. Ainsi, en Inde, dans l'Etat de Mahārāshtra, les 2 millions d'hectares cultivés en sorgho sont emblavés avec des hybrides (CSH5, CSH9, CSH11). En revanche, dans les Etats du Gujerat, du Madhya Pradesh et du Rājasthān, les variétés fixées restent prépondérantes ; elles sont cultivées dans des conditions difficiles pour être largement auto-consommées (D.S. Murty, comm. pers.).

En Afrique, on retrouve également une grande diversité de situations. Dans l'est et le sud, si les variétés locales sont toujours très utilisées, les variétés sélectionnées participent de plus en plus à la production. Ainsi, au Zimbabwe, la lignée SV2, vulgarisée depuis 1987 par les services agricoles nationaux, progresse régulièrement : en 1993, elle occupait 30 % des surfaces cultivées en sorgho chez les petits paysans (ANANDAJAYASEKERAM *et al.*, 1995). En Afrique du Sud et en Tanzanie, on observe une progression identique des variétés sélectionnées. Dans le centre et l'ouest, l'impact des variétés sélectionnées est moindre. Seules quelques variétés locales améliorées par sélection massale ont été aisément



adoptées. Faute d'adaptation aux techniques culturales et aux usages alimentaires traditionnels, les autres variétés proposées, à paille courte, non photosensibles et productives, ont subi un échec auprès des paysans : elles représentaient moins de 5 % des surfaces cultivées en sorgho dans les années 80 (MATLON, 1985). La situation évolue cependant, même si cette évolution est difficile à quantifier. Une enquête indique que la variété sélectionnée S35 occupait, en 1995, 30 % des surfaces consacrées au sorgho dans certaines régions, au Cameroun, et près de 40 %, au Tchad (ICRISAT, 1996). Au Nigeria, au nord du Togo et au Sénégal, les variétés sélectionnées, plus précoces, se substituent peu à peu aux variétés locales. Les contraintes parasitaires et climatiques, mais aussi la maîtrise des nouvelles techniques par les paysans, favorisent leur adoption.

En liaison avec les changements variétaux en cours, la situation du sorgho dans les pays de culture traditionnelle continuera d'évoluer. Ainsi, la compétition avec le maïs modifie la répartition des deux cultures. Cette compétition ne se traduit pas nécessairement par une diminution des aires emblavées en sorgho. Le sorgho, qui est surtout intéressant pour sa rusticité et ses besoins limités en eau, devrait renforcer ses positions dans les zones à pluviométrie comprise entre 600 et 800 millimètres sur des sols peu ou moyennement fertiles mis en valeur de façon semi-intensive, comme c'est le cas au Mexique.

Il existe deux autres facteurs d'évolution, partiellement liés : le développement de l'élevage et l'accroissement des populations urbaines. Ces deux facteurs engendrent une commercialisation des céréales dont le sorgho tire parti, notamment lorsqu'un marché d'aliments pour le bétail se met en place. Le sorgho passe alors progressivement du statut de culture autoconsommée à celui de culture de rente. Le paysannat devient plus réceptif aux innovations culturales et variétales. Cette évolution, diversement amorcée dans les pays tropicaux, se poursuivra en fonction des options économiques des Etats et de leur capacité à commercialiser et à diversifier les usages du sorgho.

REMERCIEMENTS. L'auteur remercie Emmanuel Guiderdoni (CIRAD), Dominique Montaut et Didier Louvel (Semences de Provence) pour leur contribution à la rédaction de ce document.

## Références bibliographiques

ALDRICH P.R., DOEBLEY J., 1992. Restriction fragment variation in the nuclear and chloroplast genomes of cultivated and wild *Sorghum bicolor*. Theoretical and Applied Genetics, 85 : 293-302.

ALDRICH P.R., DOEBLEY J., SCHERTZ K.F., STEC A., 1992. Patterns of allozyme variation in cultivated and wild *Sorghum bicolor*. Theoretical and Applied Genetics, 85 : 451-460.

ANANDAJAYASEKERAM P., MARTELLA D.R., SANDERS J., KUPFUMA B., 1995. Impact assessment of the SADC/ICRISAT sorghum and millet improvement program: volume 1. Bulazwayo, Zimbabwe, ICRISAT Southern and Eastern African Regional Program, 148 p.

BHOLA-NATH, 1982. Population breeding techniques in sorghum. *In* : Sorghum in the eighties: proceedings of the international symposium on sorghum, L.R. House *et al.* éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 421-433.

BRETAUDEAU A., TRAORE B.M., 1989. Augmentation de la variabilité génétique des sorghos locaux ouest-africains par traitement aux rayonnements gamma du cobalt 60. *Revue du réseau pour l'amélioration de la productivité agricole en milieu aride*, 1 : 181-186.

CASAS A.M., KONONOWICZ A.K, ZEHR U.B., TOMES D.T., ASTELL J.D., BUTLER L.G., BRESSAN R.Á., HASEGAWA P.M., 1993. Transgenic sorghum plants via microprojectile bombardment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 90 : 11212-11216.

CHANTEREAU J., 1993. Etude de l'hétérosis chez le sorgho, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, par l'exploitation d'écotypes et l'analyse de leurs divergences. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 206 p.

CHANTEREAU J., ARNAUD M., OLLITRAULT P., NABAYAOGO P., NOYER J.L., 1989. Etude de la diversité morphophysologique et classification des sorghos cultivés. *L'Agronomie tropicale*, 44 : 223-232.

CHANTEREAU J., KONDOMBO C., 1994. Estimation du taux d'allogamie chez les sorghos de la race *guinea*. *In* : Progress in food grain research and production in semi-arid Africa, J.M. Menyonga *et al.* éd., Ouagadougou, Burkina, SAFGRAD, p. 309-314.

CHANTEREAU J., NICOU R., 1991. Le sorgho. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 159 p.

CHITTENDEN L.M., SCHERTZ Y.R., LIN Y.R., WING R.A., PATERSON A.H., 1994. RFLP mapping of a cross between *Sorghum bicolor* and *S. propinquum* suitable for high density mapping suggests ancestral duplication of sorghum chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 87 : 925-933.

DEGREMONT I., 1992. Evaluation de la diversité génétique et du comportement en croisement de sorghos, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, de race *guinea* au moyen de marqueurs enzymatiques et morphophysologiques. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 191 p.

DEU M., 1993. Etude de l'organisation génétique des sorghos sauvages et cultivés par l'analyse des génomes cytoplasmiques. Mémoire de DEA, université Montpellier II, Montpellier, France, 36 p.

DEU M., GONZALEZ DE LEON D., GLASZMANN J.C., DEGREMONT I., CHANTEREAU J., LANAUD C., HAMON P., 1994. RFLP diversity in cultivated sorghum in relation to racial differentiation. *Theoretical and Applied Genetics*, 88 : 838-844.

DEU M., HAMON P., 1994. Diversité des sorghos : application à la gestion des ressources génétiques et à la sélection. *Agriculture et développement*, n° 3 : 25-31.

DEU M., HAMON P., CHANTEREAU J., DUFOUR P., D'HONT A., LANAUD C., 1995. Mitochondrial DNA diversity in wild and cultivated sorghum. *Genome*, 38 : 635-645.

DOGGETT H., 1988. Sorghum (2nd ed.). Londres, Royaume-Uni, Longman, 512 p.

- DOGGETT H., PRASADA-RAO K.E., 1995. Sorghum. *In* : Evolution of crop plants (2nd ed.), J. Smartt et N.W. Simmonds éd., Londres, Royaume-Uni, Longman, p. 113-180.
- DUFOUR P., 1996. Cartographie moléculaire du génome du sorgho, *Sorghum bicolor* (L.) Moench : application à l'étude de caractères importants pour la sélection variétale, cartographie comparée chez les andropogonées. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 103 p.
- DUFOUR P., DEU M., GRIVET L., D'HONT A., PAULET F., BONET A., LANAUD C., GLASZMANN J.C., HAMON P., 1997. Construction of a composite sorghum genome map and comparison with sugarcane, a related complex polyploid. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 : 409-418.
- FAO, 1995. Annuaire production : 1994. Rome, Italie, FAO, 243 p.
- HARLAN J.R., STEMLER A.B.L., 1976. The races of sorghum in Africa. *In* : Origins of African plant domestication, J.R. Harlan et al. éd., La Haye, Pays-Bas, Mouton, p. 465-478.
- HARLAN J.R., DE WET J.M.J., 1972. A simplified classification of cultivated sorghum. *Crop Science*, 12 : 172-176.
- HOUSE L.R., 1987. Manuel pour la sélection du sorgho (2<sup>e</sup> éd.). Patancheru, Inde, ICRISAT, 229 p.
- HULBERT S.H., RICHTER T.E., AXTELL J.D., BENNETZEN J.L., 1990. Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 87 : 4251-4255.
- ICRISAT, 1996. Report 1995. Patancheru, Inde, ICRISAT, 73 p.
- MATLON P.J., 1985. The technical potential for increased food production in the West African semi-arid tropics. *In* : Technologies appropriées pour les paysans des zones semi-arides de l'Afrique de l'Ouest, H.W. Ohm et J.G. Nagy éd., Lafayette, Etats-Unis, Purdue University, p. 181-211.
- MORDEN W.C., DOEBLEY F.J., SCHERTZ K.F., 1989. Allozyme variation in Old World races of *Sorghum bicolor* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 76 : 247-255.
- MURTY D.S., TABO R., AJAYI O., 1995. Production et gestion des semences d'hybrides du sorgho. Patancheru, Inde, ICRISAT, Bulletin d'information n° 41, 72 p.
- OLLITRAULT P., 1987. Evaluation génétique des sorghos cultivés, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, par l'analyse conjointe des diversités enzymatique et morphophysologique : relation avec les sorghos sauvages. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 187 p.
- OLLITRAULT P., ARNAUD M., CHANTEREAU J., 1989. Polymorphisme enzymatique des sorghos. 2. Organisation génétique et évolutive des sorghos cultivés. *L'Agronomie tropicale*, 44 : 211-222.
- POEHLMAN J.M., 1979. Breeding field crops (2nd ed.). Wesport, Etats-Unis, AVI Publishing Company, 483 p.
- SCHERTZ K.F., PRING D.R., 1982. Cytoplasmic sterility systems in *Sorghum*. *In* : Sorghum in the eighties: proceedings of the international symposium on sorghum, L.R. House et al. éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 373-383.
- SINGH R., AXTELL J.D., 1973. High lysine mutant gene (*hl*) that improves protein quality and biological value of grain sorghum. *Crop Science*, 13 : 535-539.

- STEPHENS J.C., HOLLAND R.F., 1954. Cytoplasmic male-sterility for hybrid sorghum seed production. *Agronomy Journal*, 46 : 20-23.
- STEPHENS J.C., MILLER F.R., ROSENOW D.T., 1967. Conversion of alien sorghums to early combine genotypes. *Crop Science*, 7 : 396.
- VANDEVENNE R., BONO M., 1987. Production et contrôle des semences de sorgho en zone tropicale. Nogent-sur-Marne, France, CIRAD-IRAT, Mémoires et travaux de l'IRAT n° 14, 369 p.
- VIERLING R.A., XIANG Z., JOSHI C.P., GILBERT M.L., NGUYEN H.T., 1994. Genetic diversity among elite sorghum lines revealed by restriction fragment length polymorphism and random amplified polymorphic DNAs. *Theoretical and Applied Genetics*, 87 : 816-820.
- VIRGO-BROWN A., 1991. Contribution à la recherche d'haploïdes de *Sorghum bicolor* Moench, par gynogenèse *in situ* après croisement intergénérique, pollinisation avec du pollen irradié et par androgenèse *in vitro*. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 159 p.
- WEI Z.M., XU Z.H., 1990. Regeneration of fertile plants from embryogenic suspension culture protoplasts of *Sorghum vulgare*. *Plant Cell Reports*, 9 : 51-53.
- DE WET J.M.J., 1978. Systematics and evolution of *Sorghum* sect. *Sorghum* (Graminae). *American Journal of Botany*, 65 : 477-484.

# La tomate

---

Guy Anaïs

La tomate est le légume le plus consommé dans le monde après la pomme de terre. Elle est cultivée sous presque toutes les latitudes. Avec une superficie d'environ 3 millions d'hectares, sa culture occupe près du tiers des surfaces mondiales consacrées aux légumes. La production de tomates s'élevait à 77,5 millions de tonnes en 1994 (tableau 1). Le rendement moyen est de 27 tonnes par hectare, mais seulement de 18,5 tonnes dans les pays en développement, ce qui représente moins de 40 % de celui des pays développés. Ces faibles rendements sont dus à la mauvaise adaptation des variétés au climat, à leur sensibilité aux maladies et aux ravageurs, au faible niveau technique de la culture et aux ressources limitées des producteurs. A l'inverse, les rendements extrêmement élevés obtenus dans certains pays tempérés — jusqu'à 500 tonnes par hectare — résultent de modes de production très sophistiqués, à forts niveaux d'intrants, dans des milieux artificialisés.

La tomate tient une place importante dans l'alimentation humaine. Elle s'utilise en frais, en salade et en jus, ou transformée, sous la forme de purée, de concentré, de condiment et de sauce. Des industries de transformation de la tomate sont implantées dans toutes les régions du monde et sont approvisionnées par des milliers d'hectares de culture mécanisée (ATHERTON et RUDICH, 1986).

Tableau 1. Production mondiale de tomates en 1994, d'après FAO (1995).

Région	Superficie récoltée (en milliers d'hectares)	Production (en millions de tonnes)	Principal producteur et production (en millions de tonnes)
Afrique	428	8,3	Egypte (4,6)
Amérique du Nord	202	12,7	Etats-Unis (12,1)
Amérique centrale	124	2,2	Mexique (1,6)
Amérique du Sud	157	5,3	Brésil (2,5)
Asie	1 182	27,4	Chine (8,9)
Europe	402	15,5	Italie (5,3)
Océanie	11	0,4	Australie (0,3)
Monde	2 852	77,5	

L'amélioration de la tomate, qui a commencé avec la domestication de l'espèce par les civilisations précolombiennes, a donné lieu à de nombreux travaux, tant en zone tempérée qu'en région tropicale. Les contributions les plus marquantes dans ce domaine sont celles de l'université de Californie aux Etats-Unis (Rick, 1990). En région tropicale, les recherches portent principalement sur l'adaptation au climat et la résistance au flétrissement bactérien et aux nématodes. Des travaux ont ainsi été menés par les universités d'Hawaii et de Floride aux Etats-Unis, par l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) à la Guadeloupe, par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) puis par le CIRAD à la Martinique et au Burkina, par l'AVRDC (Asian Vegetable Research and Development Centre) à Taïwan et par la Station Liliana Dimitrova à Cuba. Certaines études conduites en zone tempérée ont une incidence déterminante sur les programmes tropicaux, c'est notamment le cas de la sélection pour la résistance aux maladies — réalisée par l'INRA en France et par l'université de Caroline du Nord aux Etats-Unis — et de l'amélioration de l'adaptation à la chaleur — conduite par les universités du Texas, de Louisiane et de Californie. Dans le domaine de la biologie moléculaire, des résultats majeurs ont été obtenus, notamment par les équipes américaines (université Cornell) et françaises (INRA).

## L'organisation évolutive

### Les formes cultivées

La tomate, *Lycopersicon esculentum* Mill., est la seule espèce cultivée du genre *Lycopersicon*. C'est une plante diploïde ( $2n = 2x = 24$ ) de la famille des solanacées.

Son génome, bien que significativement plus grand que celui d'*Arabidopsis thaliana*, est de taille relativement petite : 0,74 picogramme par génome haploïde.

#### LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

La tomate fait l'objet d'une culture annuelle bien que, dans certaines conditions, la plante soit pérenne. Sa graine est petite (300 graines par gramme) et poilue ; sa germination est épigée. Après le stade cotylédonnaire, la plante produit 7 à 14 feuilles composées avant de fleurir. Chez les variétés à port indéterminé, chaque bouquet floral est séparé par trois feuilles et la plante peut croître ainsi indéfiniment. Chez les variétés à port déterminé, les inflorescences sont séparées par deux feuilles, puis une feuille, avant de se retrouver en position terminale sur la tige (planche XXIV, 1). Les tiges, les feuilles et les jeunes fruits sont recouverts de poils simples ou glanduleux, qui confèrent une odeur caractéristique à la plante. La fleur est hermaphrodite. Le pistil est entouré d'un cône de 5 à 7 étamines à déhiscence introrse et longitudinale.

Toutes les plantes de l'espèce *L. esculentum* sont autocompatibles et, en principe, autogames. La déhiscence des étamines coïncide avec l'épanouissement de la corolle ; elle débute au lever du jour et atteint un pic entre 10 et 11 heures. A des températures de 18 à 25 °C, le pollen reste viable pendant deux à cinq jours. Le stigmate est réceptif 16 à 18 heures avant l'anthèse et le demeure cinq à six jours. Cependant, en région tropicale, on observe des taux d'allogamie élevés, parfois supérieurs à 30 % car les températures élevées affectent la viabilité du pollen et des ovules. On a décrit près de 60 gènes de stérilité mâle chez la tomate. La plupart de ces gènes sont récessifs et non alléliques ; certains sont utilisés pour la production d'hybrides  $F_1$ .

#### LA DIVERSITÉ DES FORMES CULTIVÉES

D'une manière générale, la sélection a privilégié les plantes à gros fruits. On distingue cependant plusieurs catégories de tomates, selon le mode de croissance de la plante — indéterminé ou déterminé — et surtout selon le type de fruit : les variétés à fruit plat et côtelé, de type Marmande, dont le poids est élevé puisqu'il peut dépasser 1 kilo pour les variétés Burpees' Best et Laporte ; les variétés à fruit arrondi, dont le poids varie de 100 à 300 grammes, pour lesquelles il existe des hybrides dont les fruits se conservent longtemps (*Rin* : *ripening inhibitor*, sous contrôle polygénique) ; les variétés à fruit allongé avec une extrémité arrondie, de type Roma, ou pointue, de type Chico. Ces dernières variétés, destinées à l'industrie, ont toutes un port déterminé et leurs fruits répondent à un certain nombre de critères technologiques liés à leur transformation. Certaines de ces variétés se prêtent à la récolte mécanique.

Cette diversité morphologique ne correspond pas à une variabilité génétique forte. En effet, sur l'ensemble des variétés cultivées, le marquage moléculaire

n'a mis en évidence que très peu de polymorphisme : seulement 5 à 10 % des sondes utilisées révèlent du polymorphisme.

## Les espèces sauvages apparentées

La région de diversification du genre *Lycopersicon* se situe au Pérou. Dans les zones de basse altitude, on trouve l'espèce *L. pimpinellifolium*, à fruits rouges. Plus haut, entre 1 000 et 3 000 mètres dans une région interandine relativement isolée et humide, se rencontrent les espèces *L. parviflorum* et *L. chmielewskii*, autocompatibles, qui forment un complexe sous-générique. L'espèce *L. hirsutum* occupe les niches les plus élevées du genre, dans les vallées humides entre 500 et 3 300 mètres ; ses fruits sont verts et la plupart de ses écotypes sont auto-incompatibles. L'espèce *L. pennellii* (ex *Solanum pennellii*), à fruits verts, a une aire de répartition restreinte entre 500 et 1 500 mètres d'altitude dans le centre du Pérou. Elle occupe les milieux les plus secs colonisés par le genre — elle peut absorber l'humidité atmosphérique grâce à la présence de nombreux stomates sur la face supérieure de ses feuilles. Certains biotypes de cette espèce sont autocompatibles, d'autres auto-incompatibles. Les espèces *L. peruvianum* et *L. chilense*, à fruits verts, forment un autre complexe sous-générique. *L. peruvianum* est une espèce d'une extrême variabilité et l'autocompatibilité y est fréquente. *L. chilense* est moins variable ; elle occupe la zone la plus méridionale de l'aire de distribution du genre. On la trouve dans des environnements secs, où son enracinement profond lui permet d'exploiter les rares réserves en eau. Elle se reconnaît à ses longs bouquets floraux, de 14 à 20 centimètres. L'espèce *L. cheesmanii* présente la particularité d'être absente du Pérou ; elle a évolué en isolement dans les îles Galápagos. Elle est tolérante au sel et ses populations sont autocompatibles et strictement autogames.

La forme à petits fruits *L. esculentum* var. *cerasiforme*, ou tomate cerise, est la seule forme sauvage du genre rencontrée aussi en dehors de l'Amérique du Sud (Rick, 1986). Elle est connue dans les Antilles et en Guyane françaises sous le nom de tomadose et y est cultivée en saison chaude et humide. On pense que la tomate cultivée a été domestiquée à partir de cette forme sauvage.

Toutes ces espèces sont diploïdes. *L. pimpinellifolium* se croise avec *L. esculentum*, c'est la seule espèce sauvage chez laquelle on ait observé des introgressions naturelles. Les espèces *L. pimpinellifolium*, *L. esculentum* et *L. cheesmanii* se croisent facilement entre elles. En revanche, les espèces *L. peruvianum* et *L. chilense* sont isolées de *L. esculentum* par des barrières reproductives. Certaines espèces du genre *Solanum* comme *S. lycopersicoides* et *S. rickii* présentent des affinités avec *Lycopersicon* sp. Dans le cas de croisements interspécifiques, on est souvent obligé de recourir à la pollinisation de *L. esculentum* par un mélange de pollen de l'espèce sauvage et d'autopollen (LATERROT, 1989) ou à la culture *in vitro* des embryons immatures.



## L'amélioration variétale

### Les types variétaux

En région tropicale, le choix d'une variété doit, en premier lieu, tenir compte des contraintes climatiques — température et pluviométrie — et biologiques (MESSIAEN, 1989). Il doit aussi prendre en compte le système de production, le contexte pédoclimatique et la commercialisation.

En culture de subsistance, pour laquelle les variétés traditionnelles appartiennent toutes à la forme *L. esculentum* var. *cerasiforme*, il est préférable de choisir des variétés lignées plutôt que des variétés hybrides  $F_1$ . Pour la culture commerciale, il est possible de cultiver ces deux types de variétés. En revanche, si pour la culture de plein champ on peut cultiver indifféremment des variétés à port déterminé ou indéterminé, on préférera pour la culture sous abri des variétés à port indéterminé, qui valorisent mieux l'investissement. La production sous abri permet, par ailleurs, de tirer le meilleur parti de variétés hybrides  $F_1$ . Dans le cas de cultures destinées à l'industrie, les qualités requises par les transformateurs seront privilégiées. Actuellement, le recours aux hybrides  $F_1$  ne se justifie pas pour ce type de culture.

Dans les climats de type sahélien, en saison sèche, les températures ne sont pas limitantes pour la culture de la tomate, on peut donc utiliser des variétés de pays tempérés en prenant soin de choisir des cultivars résistants aux maladies vasculaires (fusariose, verticilliose) et aux nématodes. Ces conditions climatiques, qui sont celles de certains pays de l'Amérique centrale et des grandes Antilles, sont favorables au développement de cultures pour l'industrie, pour autant que l'on dispose de l'irrigation. En saison fraîche et à faible pluviométrie des pays tropicaux humides, les conditions thermiques sont encore favorables mais la forte humidité atmosphérique favorise les maladies foliaires. On choisira donc des variétés résistantes à ce type de maladies et aux maladies vasculaires, comme la stemphyliose et les fusarioses. Le choix sera aussi fonction de la présence des nématodes du genre *Meloidogyne* et du flétrissement bactérien dû à *Ralstonia solanacearum* (ex *Pseudomonas solanacearum*). L'incidence du flétrissement étant moindre, on peut utiliser des variétés qui n'ont pas le niveau maximal de résistance ( $F_1$  Heatmaster,  $F_1$  Caracoli). Dans les conditions de moyenne altitude, les problèmes de flétrissement et de nématodes sont absents ou négligeables, en revanche, on peut trouver la stemphyliose, le mildiou et la verticilliose ; les variétés résistantes (Fline) seront choisies en fonction de la présence de ces maladies. En saison chaude et humide des pays tropicaux humides, l'incidence du flétrissement bactérien est à son maximum, le choix est limité aux variétés ayant le niveau le plus élevé de résistance au flétrissement (Caraïbo,  $F_1$  Calinago).

## Les objectifs de sélection

En région tropicale, la sélection de la tomate vise avant tout l'adaptation au climat, la résistance aux maladies et aux ravageurs et la qualité du fruit. Ces objectifs de sélection sont résumés dans le tableau 2.

## Les méthodes d'amélioration génétique

### LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La variabilité génétique de *L. esculentum*, au départ insuffisante pour répondre aux besoins de la production (KALLOO et BERGH, 1993), a été élargie à la fois par des allofécondations et des mutations naturelles et par des mutations induites et des croisements dirigés.

On a ainsi induit plus de 300 mutants monogéniques chez *L. esculentum* et 200 chez *L. pimpinellifolium*, sur un total estimé à 1 200. Ils sont disponibles pour les sélectionneurs et répertoriés dans le Tomato genetics cooperative report. La plupart de ces mutants concernent la forme et la coloration des feuilles ; le cultivar Marglobe a été retenu comme témoin de référence (ATHERTON et RUDICH, 1986).

De nombreux caractères ont également été transmis à *L. esculentum* par croisements interspécifiques et intergénériques (tableau 3).

### LES MÉTHODES CLASSIQUES DE CRÉATION VARIÉTALE

L'amélioration de la tomate repose aujourd'hui sur des croisements contrôlés à l'intérieur de l'espèce, suivis d'une sélection généalogique ou d'une sélection par rétrocroisements. C'est ainsi qu'ont été obtenues plusieurs lignées isogéniques résistantes aux nématodes, aux fusarioses et à la verticilliose, notamment.

La sélection en mélange, ou *bulk*, a été peu utilisée chez la tomate jusqu'à la mise en œuvre de la filiation unipare (*single seed descent* ou SSD), qui permet de limiter les effectifs et de réduire les délais entre les générations. Elle offre la possibilité de conserver une variabilité plus étendue et de ne sélectionner que lorsque le matériel est suffisamment fixé.

La sélection récurrente est employée dans le cas de caractères complexes ou pour la sélection simultanée de nombreux caractères. Sa principale difficulté réside dans le grand nombre de croisements à effectuer ; une solution partielle consiste à mélanger le pollen des différents géniteurs.

### LES BIOTECHNOLOGIES

Certaines espèces de la famille des solanacées — en particulier des genres *Nicotiana*, *Petunia* et *Datura* — sont devenues des modèles dans le domaine de la culture *in vitro*. Le terme de variation gamétoclonale est issu d'études sur la tomate où l'on pratique la culture d'anthers ou de microspores isolées.

Tableau 2. Objectifs de sélection de la tomate en région tropicale.

Objectif de sélection	Caractères à sélectionner	Importance du critère selon le mode de culture et la destination du produit *		
		Plein champ		Culture sous abri
		marché	industrie	
Adaptation au climat	Nouaison à température et humidité élevées	x	x	xx
	Développement du fruit sous faible amplitude thermique	x	x	xx
	Productivité	xx	xx	xx
	Stabilité des rendements	xx	x	xx
Résistance aux maladies et aux parasites	Résistance au flétrissement bactérien • <i>Ralstonia solanacearum</i>	xx	xx	x
	Résistance aux nématodes	xx	xx	x
	Résistance aux maladies telluriques • <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersii</i>	xx	xx	xx
	• <i>Verticillium albo-atrum</i> , <i>V. dahliae</i>	xx	xx	x
	Résistance aux maladies foliaires • <i>Stemphylium solani</i>	xx	xx	x
	• <i>Alternaria solani</i>	xx	xx	x
	• <i>Phytophthora infestans</i>	xx	xx	x
	• <i>Cladosporium fulvum</i> ( <i>Fulvia fulva</i> )	xx	xx	x
	• <i>Colletotrichum coccodes</i> , <i>C. dematium</i>	x	xx	x
	• <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	xx	xx	x
Résistance aux géminivirus	xx	xx	x	
Résistance aux autres virus	x	x	x	
Résistance aux ravageurs	Résistance aux acariens	x	x	xx
	Résistance aux mouches mineuses	x	x	xx
	Résistance aux autres insectes	x	x	xx
Qualité du fruit	Taille	xx	-	xx
	Fermeté	xx	xx	xx
	Coloration	x	xx	x
	Aptitude à la conservation	x	xx	x
	Teneur en éléments nutritifs	x	x	x
	Teneur en matière sèche	-	xx	-
	Acidité	-	xx	-
Viscosité	-	xx	-	

\* Critère de sélection de première priorité (xx) et de seconde priorité (x).

Tableau 3. Caractères des espèces sauvages utilisés pour l'amélioration de la tomate, d'après LATERROT (1989).

Espèce	Caractères utilisés dans les programmes de sélection
<i>L. pimpinellifolium</i>	Haute teneur du fruit en matière sèche soluble Haute teneur du fruit en vitamine C Résistance à la chaleur
<i>L. cheesmanii</i>	Haute teneur du fruit en matière sèche soluble Résistance à la salinité
<i>L. hirsutum</i>	Haute teneur du fruit en bêta-carotène (provitamine A) Résistance au froid
<i>L. parviflorum</i>	Sympode à deux feuilles
<i>L. chmielewskii</i>	Haute teneur du fruit en matière sèche soluble
<i>L. peruvianum</i>	Haute teneur du fruit en vitamine C Sympode à deux feuilles Résistance à la sécheresse (fort enracinement)
<i>L. pennellii</i> ( <i>Solanum pennellii</i> )	Résistance à la sécheresse (contrôle de la transpiration foliaire) Résistance à la salinité
<i>Solanum lycopersicoides</i>	Résistance au froid

Chez la tomate, la culture de cellules a été utilisée pour sélectionner la résistance au sel, à la toxicité aluminique, au stress hydrique, aux herbicides et aux pathogènes, en particulier à *Ralstonia solanacearum* (TOYODA *et al.*, 1989).

La culture d'embryons immatures est couramment employée pour lever les barrières d'incompatibilité dans l'obtention d'hybrides interspécifiques. La culture d'ovaires est utilisée pour le tri de plantes portant le gène de parthénocarpie *pat-2* (YOUNG *et al.*, 1990).

La fusion de protoplastes offre des perspectives intéressantes dans le transfert de caractères d'espèces sauvages incompatibles avec la tomate, en particulier ceux de résistance aux maladies (LEFRANÇOIS *et al.*, 1993). La régénération de plantes a posé de nombreux problèmes, mais il est possible aujourd'hui de régénérer des plantes fertiles à partir de différents organes ou de protoplastes. La fusion de cytoplastes — protoplastes énucléés — a servi à introduire la stérilité mâle cytoplasmique, qui n'existait pas chez la tomate (TAN *et al.*, 1986).

Les recherches conduites depuis des décennies sur la génétique, la physiologie et la pathologie de la tomate permettent de disposer des informations indispensables au développement des études de biologie moléculaire. La carte chromosomique est maintenant suffisamment dense pour permettre d'aborder les recherches sur les flux de gènes et le matériel génétique est dis-

ponible pour la plupart des applications. L'expression phénotypique de nombreux gènes est à présent bien définie et leur localisation est connue.

Le genre *Lycopersicon* a servi de modèle pour étudier divers aspects de la cartographie génétique des plantes (TANKSLEY *et al.*, 1992). Une carte moléculaire comprenant plus de 1 000 marqueurs a été dressée. De nombreux gènes à effet quantitatif (QTL) ont été identifiés (TANKSLEY, 1993).

La cartographie des QTL impliqués dans la résistance de la tomate au flétrissement bactérien a été réalisée (THOQUET *et al.*, 1996a). Six d'entre eux sont présents dans la variété Hawaii 7996 : le chromosome 6 porte, à proximité du marqueur CT184 (DANESH *et al.*, 1994), le QTL dont l'effet est le plus important — plus de 50 % de la variation totale pour la résistance —, les chromosomes 7 et 10 portent deux autres QTL.

Dans la variété Hawaii 7998, la réaction d'hypersensibilité à *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* est contrôlée par plusieurs gènes non dominants (YU *et al.*, 1995). Trois facteurs affectant la résistance ont été mis en évidence, deux sur le chromosome 1 et un sur le chromosome 5. Ces facteurs paraissent indépendants et ont un effet additif.

Un produit amplifié par PCR, *rex-1*, marqueur dominant lié au gène *Mi*, qui contrôle la résistance aux nématodes à galle, permet de distinguer les homozygotes des hétérozygotes et peut être utilisé dans la sélection pour la résistance à *Meloidogyne* (WILLIAMSON *et al.*, 1994).

Les résultats les plus connus de la transformation génétique de la tomate se rapportent à la qualité du fruit. Le clonage et le séquençage du gène de la polygalacturonase, puis le transfert d'un gène antisens polygalacturonase, se sont traduits par une réduction de 5 à 50 % de l'activité de la polygalacturonase dans le fruit par rapport aux témoins. On obtient ainsi un net ralentissement de la maturation, donc une meilleure conservation du fruit (SHEEHY *et al.*, 1988). D'autres caractères d'intérêt économique ont été obtenus par transformation génétique, comme la stérilité mâle (PEKARKOVA-TRONICKOVA *et al.*, 1988) ou la résistance aux chenilles par transfert de gènes de *Bacillus thuringiensis* (DELANNAY *et al.*, 1989).

## Les progrès génétiques et la diffusion des cultivars

### Les progrès génétiques

Les programmes d'amélioration de la tomate pour les zones tropicales humides de basse altitude visent trois objectifs : l'adaptation au climat, la résistance au flétrissement bactérien et la résistance aux géminivirus.

L'ADAPTATION AU CLIMAT

En région tropicale, les conditions climatiques de la culture pendant la saison chaude et humide sont très proches des limites physiologiquement supportables par l'espèce, de sorte que les faibles différences entre la saison fraîche et sèche et la saison chaude et humide ont une incidence marquée sur le comportement des plantes. Les génotypes bien adaptés aux conditions tropicales ont de petits fruits, qui ne répondent pas aux exigences du marché, d'où la nécessité de créer des variétés à gros fruits. La création de ce type de variété se heurte à deux difficultés majeures : l'une réside dans la complexité du caractère d'adaptation au climat (STEVENS et RICK, 1986 ; tableau 4), l'autre découle du mode d'hérédité de la taille du fruit. Le caractère petit fruit est en effet partiellement dominant et polygénique : de 10 à 20 gènes sont impliqués et leur action est cumulative. Il en résulte que les descendances des croisements sont toujours plus proches des géniteurs à petits fruits (IBARBIA et LAMBETH, 1969).

L'INRA à la Guadeloupe a utilisé une méthode de sélection récurrente, chaque cyclé comprenant deux générations de croisement suivies d'une génération de sélection durant l'hivernage. Les plantes sélectionnées ont été conduites en filiation unipare pendant six générations. Cette méthode a permis d'obtenir des lignées à gros fruits et adaptées au climat.

Tableau 4. Facteurs limitant l'adaptation à la chaleur et géniteurs d'adaptation, d'après STEVENS et RICK (1986).

Facteur limitant	Mécanisme impliqué	Géniteurs d'adaptation
Photosynthèse	Production et stockage des glucides	Saladette
Translocation	Migration des glucides vers les organes reproducteurs	Saladette
Production de fleurs		BL6807
Viabilité des ovules		Malintka 101
Viabilité du pollen		Nagcarlang
Indéhiscence des sacs polliniques	Malformation de l'endothécium	Saladette
Morphologie florale	Elongation du style et prééminence du stigmate	Saladette, VF36

LA RÉSISTANCE AU FLÉTRISSEMENT BACTÉRIEN

Le flétrissement bactérien est la maladie la plus grave de la tomate dans les régions tropicales (planche XXIV, 2). Dans certaines conditions, il peut anéantir la production. Le seul moyen de lutte efficace contre cette maladie est un contrôle intégré dans lequel la résistance variétale est une composante majeure (PRIOR *et al.*, 1994).

Les travaux sur la résistance variétale sont anciens. Ils ont été réalisés aux Antilles, au Brésil, au Burkina, à Hawaï, en Caroline du Nord, à Taïwan, en Australie, en Afrique du Sud et en Israël. Cependant, l'amélioration de la résistance se heurte à la variabilité de la maladie dans le temps et dans l'espace, liée aux conditions pédoclimatiques et à la diversité des souches du pathogène (ELPHINSTONE, 1994). De nombreux géniteurs de résistance sont connus : Beltsville 3814 et UPR199 (Porto Rico), PI129080 (Colombie), PI126408 (Panama), CRA66 (Guadeloupe), Hawaï 7996, 7997, 7998, 5808 (Hawaï), GA1565-2-4 BW, ou PI263722 (Géorgie).

L'INRA de la Guadeloupe a surtout utilisé comme géniteurs CRA66 et Hawaï 7996. CRA66, une tomadose repérée à la Guadeloupe en 1966, possède une résistance oligogénique impliquant quatre gènes à dominance partielle (MESSIAEN, 1989). Cette tomadose a également été utilisée par l'AVRDC, à Taïwan, et au Brésil. Hawaï 7996 a été retenu après la mise en évidence de sa résistance de haut niveau (GRIMAULT *et al.*, 1995). L'analyse des QTL a révélé que cette résistance d'expression monogénique est en réalité polygénique (THOQUET *et al.*, 1996b). Ces travaux de sélection ont abouti en 1980 à l'obtention de la lignée Caraïbo (planche XXIV, 3), issue d'un programme qui associait l'adaptation au climat et la résistance au flétrissement bactérien (ANAIS, 1988), puis en 1990 à deux hybrides F<sub>1</sub>, Calinago et Caracoli, ce dernier étant destiné à la culture sous abri. Bien que la résistance soit le plus souvent spécifique de la race de la bactérie (DANESH et YOUNG, 1994), la résistance de Caraïbo, issue de CRA66, s'est révélée efficace dans l'ensemble de la zone tropicale et d'un niveau comparable à celle des géniteurs de résistance à petits fruits (HANSON *et al.*, 1996).

Ces matériels ont permis d'étudier les mécanismes de résistance. On a ainsi observé que toutes les lignées, sensibles ou résistantes, hébergaient la bactérie, ce qui démontre que la résistance au flétrissement ne résulte pas d'une résistance mécanique à la pénétration de la bactérie, mais d'une moindre propagation de celle-ci dans les tissus vasculaires (GRIMAULT *et al.*, 1994; PRIOR *et al.*, 1996).

#### LA RÉSISTANCE AUX GÉMINIVIRUS

Parmi les virus des zones tropicales, les géminivirus transmis par les mouches blanches (*Bemisia tabaci*) sont les plus préoccupants (planche XXIV, 4). Leur aire géographique ne cesse de s'étendre et les dégâts qu'ils occasionnent sont parfois très graves (GREEN et KALLOO, 1994). Le *tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV), qui est installé depuis longtemps au Moyen-Orient, sévit depuis quelques années dans plusieurs pays du bassin méditerranéen, de l'Afrique soudano-sahélienne et de la Caraïbe. De nombreuses études ont été consacrées à ce virus (PICO *et al.*, 1996), et en particulier aux relations génomiques qu'entretiennent les isolats géographiques (CZOSNEK et LATERROT, 1997).

Différentes sources de résistance ont été mises en évidence. Elles sont à la base des programmes actuels de création de nouvelles variétés (LATERROT, 1995).

L'espèce *L. chilense*, dont le niveau de résistance est très élevé, est utilisée dans de nombreux programmes d'amélioration de la résistance à ce virus mais aussi à d'autres géminivirus.

Dans certaines régions, on s'est efforcé de combiner la résistance au flétrissement bactérien et la résistance à la maladie bronzée de la tomate, due au *tomato spotted wilt virus*. Contre ce virus, installé depuis plus longtemps que le TYLCV, les sélectionneurs disposent du gène *Sw-5*, qui contrôle un très haut niveau de résistance quasi dominante.

Pour de nombreuses régions tropicales, on tente de réunir la résistance au flétrissement bactérien et aux géminivirus. Les délais d'obtention de ce type de variétés sont plus longs car le contrôle génétique de la résistance à ces derniers est plus complexe. De plus, les virus isolés sur la tomate à la Guadeloupe et à la Martinique possèdent un génome bipartite (AB, sous-groupe III de la classification) contre lequel les gènes de résistance au TYLCV sont moins efficaces.

## La multiplication et la diffusion des cultivars

La multiplication et la diffusion des cultivars de tomate font l'objet d'une industrie très active dans la plupart des pays développés. De nombreuses firmes privées ont cherché à s'implanter sur le marché tropical. Les variétés qu'elles proposent correspondent rarement aux variétés recommandées par les organismes de recherche et de développement.

La nécessité d'une adaptation au climat et d'une bonne résistance aux pressions parasitaires, mais aussi l'importance à accorder au coût des semences — la quasi-totalité des variétés proposées pour le marché de frais sont des hybrides  $F_1$  — et aux conditions de conservation pour garantir leur germination, conduisent à souhaiter le développement local de ces activités semencières.

## Les perspectives de l'amélioration

Les progrès accomplis dans l'amélioration de la tomate destinée à la culture en zone tropicale ont permis de développer cette culture durant la saison chaude et humide et dans certaines régions où elle était absente. Cependant, le potentiel de production de cette espèce est encore loin d'être atteint. Il est déjà possible d'assurer un bon niveau de productivité, des rendements stables et une bonne qualité des fruits. Toutefois, un effort reste à faire pour améliorer la fermeté des fruits et leur conservation afin de répondre aux besoins des pays dans lesquels les transports sont longs et chaotiques. La compréhension des mécanismes physiologiques de l'adaptation au climat tropical permettrait



encore des gains de productivité en saison difficile. Sans vouloir atteindre les très hauts rendements des pays tempérés, la marge de progrès est encore considérable.

L'utilisation de nouvelles méthodes d'amélioration, en particulier la sélection assistée par marqueurs, ouvre d'autres perspectives. On peut espérer, grâce au marquage des gènes de résistance, réunir des mécanismes complémentaires de résistance, qui conféreront une résistance durable et de niveau élevé au flétrissement bactérien. Cette contrainte majeure étant levée, il demeure nécessaire de poursuivre l'effort d'amélioration afin d'obtenir des variétés possédant des résistances au plus grand nombre possible de pathogènes. Les nouvelles variétés, productives et résistantes, devront être utilisées dans une stratégie de production intégrée, la mieux adaptée aux conditions des pays tropicaux. Dans cette perspective, le rôle de l'amélioration des plantes est de première importance.

REMERCIEMENTS. L'auteur remercie Henri Laterrot (INRA) pour la rédaction du paragraphe sur les gémiviruses, ainsi que Philippe Prior et Armelle Darrasse (INRA) pour leurs remarques sur l'utilisation des biotechnologies et la résistance aux maladies.

## Références bibliographiques

ANAS G., 1988. Utilisation de la résistance variétale dans la lutte contre le flétrissement bactérien de la tomate, *Pseudomonas solanacearum* E.F Smith. Bulletin technique d'information du ministère de l'agriculture, n° 409-411 : 449-452.

ATHERTON J.G., RUDICH J., 1986. The tomato crop. Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, 661 p.

CZOSNEK H., LATERROT H., 1997. A worldwide survey of tomato yellow leaf curl viruses. Archives of Virology (sous presse).

DANESH D., AARONS S., MCGILL G.E., YOUNG N.D., 1994. Genetic dissection of oligogenic resistance to bacterial wilt in tomato. Molecular Plant-Microbe Interactions, 7 : 464-471.

DANESH D., YOUNG N.D., 1994. Partial resistance loci for tomato bacterial wilt show differential race specificity. TGC Report, n° 44 : 12-13.

DELANNAY X., LA VALLEE B.J., PROKSCH R.K., FUCHS R.L., SIMS S.R., GREENPLATE J.T., MARRONE P.G., DODSON R.B., AUGUSTINE J.J., LAYTON J.G., FISCHHOFF D.A., 1989. Field performance of transgenic tomato plants expressing the *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* insect control protein. Bio/Technology, 7 : 1265.

ELPHINSTONE J.G., 1994. Virulence of isolates of *Pseudomonas solanacearum* from worldwide sources on resistant and susceptible tomato cultivars. In : Plant pathogenic bacteria. Paris, France, INRA, Les Colloques de l'INRA n° 66, p. 599-604.

- FAO, 1995. Annuaire production : 1994. Rome, Italie, FAO, 243 p.
- GREEN S.K., KALLOO G., 1994. Leaf curl and yellowing viruses of pepper and tomato: an overview. Taipei, Taiwan, AVRDC, Technical Bulletin n° 21, 51 p.
- GRIMAULT V., GELIE B., LEMATTRE M., PRIOR P., SCHMIT J., 1994. Comparative histology of resistant and susceptible tomato cultivars infected by *Pseudomonas solanacearum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 44 : 105-123.
- GRIMAULT V., PRIOR P., ANAIS G., 1995. A monogenic dominant resistance of tomato to bacterial wilt in Hawaii 7996 is associated with plant colonization by *Pseudomonas solanacearum*. *Journal of Phytopathology*, 143 : 349-352.
- HANSON P.M., WANG J., LICARDO O., HANUDIN M.S.Y., HARTMAN G.L., LIN Y., CHEN J., 1996. Variable reaction of tomato lines to bacterial wilt evaluated at several locations in Southeast Asia. *HortScience*, 31 : 143-146.
- IBARBIA G.A., LAMBETH V.N., 1969. Inheritance of tomato fruit weight. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 94 : 498-500.
- KALLOO G., BERGH B.O., 1993. Tomato. *In* : Genetic improvement of vegetable crops. Oxford, Royaume-Uni, Pergamon Press, p. 645-666.
- LATERROT H., 1989. La tomate : intérêt et utilisation des espèces sauvages pour la création variétale. *Revue horticole*, n° 295 : 3-7.
- LATERROT H., 1995. Sélection en réseau pour la création de tomates résistantes au virus du *tomato yellow leaf curl* (TYLCV). *Fruits*, 50 : 478-480.
- LEFRANÇOIS C., CHUPEAU Y., BOURGIN J.P., 1993. Sexual and somatic hybridization in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics*, 86 : 533-546.
- MESSIAEN C.M., 1989. Le potager tropical (2<sup>e</sup> éd.). Paris, France, PUF, 580 p.
- PEKARKOVA-TRONICKOVA E., DUSBABKOVA J., NECASEK J., 1988. Evaluation of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant transformed by means of T-DNA. *Sborník Ustavu Vedeckotechnických Informací pro Zemedelství, Genetika Slechtení*, 24 : 281.
- PICO B., DIEZ M.J., NUEZ F., 1996. Viral diseases causing the greatest economical losses to the tomato crop. 2. The tomato yellow leaf curl virus, a review. *Scientia Horticulturae*, 67 : 151-196.
- PRIOR P., BART S., LECLERCQ S., DARASSE A., ANAIS G., 1996. Resistance of bacterial wilt in tomato as discerned by spread of *Pseudomonas (Burholderia) solanacearum* in the stems. *Plant Pathology*, 45 : 720-726.
- PRIOR P., GRIMAULT V., SCHMIT J., 1994. Resistance to bacterial wilt (*Pseudomonas solanacearum*) in tomato: present status and prospects. *In* : Bacterial wilt, the disease and its causative agent *Pseudomonas solanacearum*, A.C. Hayward et G.L. Hartman éd., Londres, Royaume-Uni, CAB International, p. 209-223.
- RICK C.M., 1986. Germplasm resources in the wild tomato species. *Acta Horticulturae*, n° 190.
- RICK C.M., 1990. Perspectives from plant genetics: the Tomato Genetics Stock Center. *In* : Genetic resources at risk: scientific issues, technologies and funding policies. Berkeley, Etats-Unis, University of California Press, p. 11.

- SHEEHY R.E., KRAMER M., HYATT W.R., 1988. Reduction of polygalacturonase activity in tomato fruits by antisense RNA. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 85 : 8805-8809.
- STEVENS M.A., RICK C.M., 1986. Genetics and breeding. In : The tomato crop, J.G. Atherton et J. Rudich éd., Londres, Royaume-Uni, Chapman and Hall, p. 35-109.
- TAN M.M.C., VAN DER MARK F., HOOJENDIJK K., VAN MARREWIJK G.A.M., KOOL A.J., 1986. Development of methods for somatic cybridization of Solanaceae and the analysis of cybrids. Acta Botanica Neerlandica, 35 : 45.
- TANKSLEY S.D., 1993. Mapping polygenes. Annual Review of Genetics, 27 : 205-233.
- TANKSLEY S.D., GANAL M.W., PRINCE J.P., 1992. High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. Genetics, 132 : 1141-1160.
- THOQUET P., OLIVIER J., SPERISEN C., ROGOWSKY P., LATERROT H., GRIMSLEY N., 1996a. Quantitative trait loci determining resistance to bacterial wilt in tomato cultivar Hawaii 7996. Molecular Plant-Microbe Interactions, 9 : 826-836.
- THOQUET P., OLIVIER J., SPERISEN C., ROGOWSKY P., PRIOR P., ANAIS G., MANGIN B., BAZIN B., NAZER R., GRIMSLEY N., 1996b. Polygenic resistance of tomato plants to bacterial wilt in the French West Indies. Molecular Plant-Microbe Interactions, 9 : 837-842.
- TOYODA H., SHIMIZU K., CHATANI K., KITA N., MATSUDA Y., OUCHI S., 1989. Selection of bacterial wilt resistant tomato through tissue culture. Plant Cell Reports, 8 : 317-320.
- WILLIAMSON V.H., HO J.Y., WU F.F., MILLER N., KALOSHIAN I., 1994. A PCR-based marker tightly linked to the nematode resistance gene *Mi* in tomato. Theoretical and Applied Genetics, 87 : 757-763.
- YOUNG T.E., JUVIK J.A., SULLIVAN J.G., SKIRVIN R.M., 1990. An *in vitro* method for screening for the presence of the *pat-2* gene in tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Plant Cell Reports, 8 : 538-541.
- YU Z.H., WANG J.F., STALL R.E., VALLEJOS C.E., 1995. Genomic localization of tomato genes that control a hypersensitive reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Doidge) Dye. Genetics, 141 : 675-682.

# Planches

---

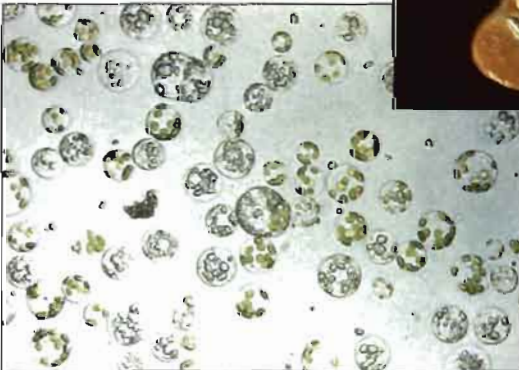
## Planche I. Les agrumes

1. Le mandarinier *Satsuma* en production.



2. Les pépins polyembryonnés de *C. volkameriana*.

3. La diversité des agrumes.



4. Des protoplastes de cals de mandarinier Commun et de feuilles de kumquat Marumi, après électrofusion : ils donneront des hybrides somatiques tétraploïdes qui serviront à polliniser des cultivars de mandarinier diploïdes et monoembryonnés pour produire de nouveaux mandariniers triploïdes aspermes.

Planche II. L'ananas



1. La variété Primavera, de l'espèce cultivée *A. comosus*, au Brésil.



2. L'espèce *Ananas nanus* à l'état sauvage, en Guyane française.



3. Une variété ornementale panachée d'*A. bracteatus*.



Planche III. L'arachide



1. La plante en fleur.

2. Des parcelles d'arachide bordées de maïs, à Sumatra en Indonésie.



3. Les gousses en cours de séchage.



4. Les maladies foliaires constituent le principal problème parasitaire de l'arachide ; ici, une attaque de cercosporiose.

## Planche IV. Les aubergines



1. L'espèce *S. melongena* se caractérise par une extrême variabilité, que l'on retrouve, en particulier, dans l'aspect de ses fruits.

2. Les fruits de *S. aethiopicum* deviennent orange ou rouges à maturité ; ils sont solitaires ou groupés.



3. Les fruits de *S. macrocarpon* se reconnaissent à leur calice foliacé très développé ; ils sont moins variables que ceux des deux autres espèces cultivées.

4. L'espèce *S. incanum*, qui rassemble une multitude d'écotypes d'Afrique de l'Est, est probablement à l'origine de *S. melongena*.





Planche V. Les bananiers



1. Des bananes en coupe transversale, de gauche à droite : deux fruits remplis de graines de bananiers séminifères sauvages du sous-groupe AA ; fruit asperme du cultivar Yangambi Km5 ; fruit asperme de Pisang Lilin ; fruit asperme de Grande Naine ; fruit asperme de Figue Pomme.

2. La maladie des raies noires provoque des plages nécrotiques sur les feuilles.



3. Le régime de l'hybride synthétique IRFA909 du sous-groupe AAB.



4. La régénération de plantes par embryogenèse somatique secondaire : prolifération en immersion temporaire.

## Planche VI. Le cacaoyer

1. Une plantation de cacaoyers Amelonado au Venezuela : leurs cabosses immatures sont généralement vertes ou vert pâle puis deviennent jaunes à maturité.



2. Les fleurs, très petites et hermaphrodites, apparaissent en grand nombre sur des coussinets floraux, directement sur les branches et sur le tronc.



3. Une cabosse de Trinitario ouverte, avec ses fèves entourées de pulpe.



4. Les cabosses immatures de Trinitario sont d'un rouge plus ou moins vif, qui vire à l'orange à maturité.





Planche VII. Les caféiers



1. La variété Caturra de *C. arabica* en Colombie.

2. Le caféier *C. canephora* : type guinéen.



3. L'antracnose des baies de *C. arabica*, due à *Colletotrichum kahawae*, menace la caféiculture mondiale.

4. La collection de caféiers, *Coffea* spp., installée sous forêt aménagée à Divo, en Côte d'Ivoire.



Planche VIII. La canne à sucre



1. Les cannes « vierges » en première année de culture, à 19 mois.

2. L'inflorescence est une panicule lâche et ramifiée



3. Le repérage par hybridation in situ des génomes des différentes espèces permet de confirmer la présence de 10 à 20 % de chromosomes de l'espèce sauvage *S. spontaneum* dans les espèces actuellement cultivées ; ici, les chromosomes de la variété NCo376 au stade de la métaphase : les chromosomes ou les portions de chromosomes provenant de l'espèce *S. spontaneum* apparaissent en rouge, ceux de l'espèce *S. officinarum* sont colorés en vert, après une hybridation in situ avec l'ADN total de ces deux espèces ; les zones colorées en bleu correspondent aux gènes ribosomiques 26S-18S.





## Planche IX. Le cocotier



1. La diversité du fruit et de la graine.

2. La variation de la production individuelle : un cocotier Nain Vert Malais âgé de 33 ans, pourvu d'une abondante couronne de fruits.

3. La variation de la production individuelle : le même cocotier que sur le cliché précédent, six mois plus tard, en période de repos.



4. L'hybride Nain Rouge Vanuatu x Grand Vanuatu est tolérant au dépérissement foliaire qui sévit au Vanuatu.



Planche X. Les cotonniers



1. La fleur et la capsule de *G. arboreum*, une espèce cultivée.



2. La fleur de *G. bickii*, une espèce sauvage.

3. Des capsules de coton brun et des feuilles okra.



4. Coupe longitudinale de graines de *G. hirsutum* : à gauche, une graine normale avec ses glandes à gossypol ; à droite, une graine sans glandes à gossypol.

Planche XI. Les eucalyptus

1. Une jeune plantation d'eucalyptus hybrides au Congo, quatre mois après la plantation.



2. Un alignement d'Eucalyptus grandis, au Cameroun.



3. Les plantations industrielles d'eucalyptus sont essentiellement destinées à approvisionner les usines de pâte à papier : ici, des fardeaux prêts dans le port de Pointe-Noire, au Congo.



4. Une maison malgache construite entièrement en bois d'eucalyptus, prélevé dans le peuplement situé au second plan.

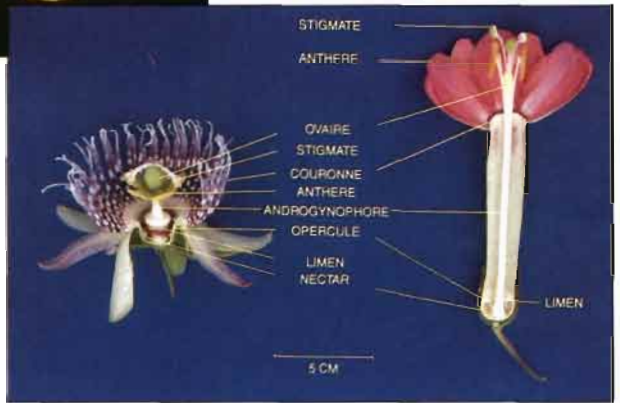


Planche XII. Les fruits de la passion :



1. Les principaux fruits de la passion : de gauche à droite, la grenadille douce, la curuba, le maracuja, et, en haut, la barbadine.

2. La structure de la fleur : à gauche, *P. ligularis* du sous-genre *Passiflora*, à droite, *P. mollissima* du sous-genre *Tacsonia*.



3. La diversité des passiflores andines : les fleurs d'un verger de curubas, *P. mollissima*.



4. La fleur d'une espèce sauvage, *P. manicata*.



Planche XIII. Les gombos



1. La diversité des variétés d'*A. esculentus* en Afrique de l'Ouest : les fruits vont du blanc crémeux au rouge violacé en passant par le vert.



2. Les fruits secs retombants d'une variété d'*A. caillei*.

3. Une fleur de gombo : détail des stigmates violacés placés au sommet de la colonne staminale.



Planche XIV. L'herbe de Guinée

1. Les inflorescences ramifiées  
de l'espèce *P. maximum*.



2. Les inflorescences en racème  
de l'espèce *P. infestum*.



3. La récolte par ensachage  
des graines, en Côte d'Ivoire.



4. La récolte des graines de la variété C1  
à la moissonneuse-batteuse, en Côte d'Ivoire.



## Planche XV. L'hévéa

1. L'exploitation selon la technique de la saignée inversée.



2. Les jardins à bois de greffe assurent la conservation des clones et la production des greffons utilisés pour le greffage en pépinière.

3. Ces jeunes fruits en cours de maturation sont issus de pollinisation manuelle — l'étiquette indique l'origine du parent mâle utilisé pour le croisement — ; leurs graines constitueront le point de départ de la sélection.



4. La deuxième étape de sélection se déroule en champ de clones à petite échelle (CCPE) : ici, deux clones aux architectures très contrastées, issus des croisements  $W \times Am$ , sont comparés à 3 ans.

Planche XVI. Les ignames



1. Une igname cultivée africaine, *D. cayenensis-D. rotundata*, du groupe variétal *Sopéré*.



2. Les inflorescences de *D. cayenensis-D. rotundata*, groupe *Sopéré*.

3. Les ignames constituent une ressource vivrière essentielle pour de nombreux pays d'Afrique de l'Ouest : des tubercules sur un marché au Bénin.





Planche XVII. Le maïs

1. Des épis de la variété IRAT81.



2. Les téosintes se rencontrent au Mexique et au Guatemala, la sous-espèce annuelle *Z. mays subsp. parviglumis* est considérée comme l'ancêtre le plus probable du maïs.



3. La variété IRAT298 dans une parcelle d'essai au Burkina.



4. Les viroses à stries sont parmi les principales maladies du maïs à la Réunion : ici, la striure due au maïze streak virus.

Planche XVIII. Le manioc



1. Cultivar non ramifié,  
aux tiges rectilignes et fortes, non florifère.



2. Cultivar ramifié,  
aux tiges grêles, florifère.



3. Les variations  
dans la forme des racines  
d'une même variété :  
les deux plants de gauche  
ont été cultivés sur un sol  
riche, les deux plants  
de droite sur un sol  
pauvre ; noter la présence  
de pédoncules sur  
ces deux derniers plants.



Planche XIX. Le mil

1. Le mil cultivé,  
*P. glaucum subsp. glaucum*, dans la  
région de Tahoua, au Niger.



2. Le mil sauvage,  
*P. glaucum subsp. violaceum*.



3. Une population  
de mil sauvage en Mauritanie.

4. La diversité des formes et des  
couleurs dans la section Brevivalvula.



Planche XX. Le niébé



1. La diversité des graines : forme sauvage annuelle *subsp. unguiculata var. spontanea* (1), *cultigrupes Textilis* (2 à 6), *Biflora* (7 à 14), *Melanophthalmus* (15 à 23), *Unguiculata* (24 à 30), *Sesquipedalis* (31 à 33) ; phénotypes Tan (4, 7, 24), Marbled (8, 25), Grey (9, 26), Speckled (27) et combinaisons de ces phénotypes (1, 2, 3, 10) ; phénotypes Watson (5, 13, 17), Holstein (3, 18, 19, 31), Small Eye (14, 20), Very Small Eye (21), Hilum Ring (22).

2. Le *cultigroupe Unguiculata* possède des gousses pendantes et un port volubile.



3. Le *cultigroupe Textilis* se caractérise par un port rampant et de longs pédoncules floraux.



Planche XXI. Le palmier à huile



1. Une plantation est installée à raison de 130 à 143 arbres par hectare et commence à produire au bout de deux à trois ans ; elle est exploitée jusqu'à l'âge de 25 ou 30 ans.

2. Le palmier à huile produit toute l'année des régimes volumineux et compacts de 10 à 30 kilos portant entre 500 et 3 000 fruits.



3. Le clonage in vitro ouvre la voie à la reproduction conforme d'individus sélectionnés : ici, des plantules cultivées in vitro.

Planche XXII. Les riz



1. Les rizières en bas-fond et sur terrasses à Madagascar.

2. Les panicules de la variété IRAT216 sélectionnée en Côte d'Ivoire pour la riziculture pluviale.



3. La diversité des grains : Cigalon, variété japonica de l'INRA, cultivée en Camargue (1) ; Basmati 370, variété de riz parfumé, du Pakistan et de l'Inde (2) ; Inca, variété japonica du CIAT et du CIRAD, à grain long et effilé, diffusée en Camargue (3) ; Ram Tulasi, variété traditionnelle à petit grain, cultivée en Inde (4) ; Khao Youak, variété à grain glutineux, du Laos (5) ; IRAT216, variété japonica, cultivée dans les régions tropicales (6) ; Khao Dawk Mali 105, variété indica de riz parfumé cultivée en Thaïlande (7).



## Planche XXIII. Le sorgho

1. Les quatre races et leurs hybrides : durra, à gauche, guinea, en haut, caudatum, en bas, bicolor, au centre.



2. Des parcelles d'essais variétaux à Samanko, au Mali : au premier plan, des lignées sélectionnées ; au second plan, des types locaux.

3. La variété IRAT204, de type caudatum, a été sélectionnée pour la culture pluviale sahélienne, mais c'est surtout en culture irriguée que cette variété est utilisée en Afrique de l'Ouest ; ici, dans la région du Sourou au Burkina.



Planche XXIV. La tomate



1. Une variété à port déterminé : les inflorescences sont séparées par deux feuilles puis une seule avant de se retrouver en position terminale sur la tige.

2. Le flétrissement bactérien, dû à *Ralstonia solanacearum*, est la maladie la plus grave de la tomate dans les régions tropicales.



3. Les fruits de la variété Caraïbo.

4. Les géminivirus transmis par les mouches blanches progressent en zones méditerranéenne et tropicale, où ils occasionnent parfois des dégâts considérables.



# Annexes

---

## Liste des sigles

AAR	Agricultural Applied Research, Malaisie
ACIAR	Australian Centre for International Agricultural Research, Australie
ADRAO	Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest, Côte d'Ivoire
AICPMIP	All India Coordinated Pearl Millet Improvement Project, Inde
ASD	Agricultural Services and Development, Costa Rica
AVRDC	Asian Vegetable Research and Development Centre, Taïwan
BSES	Bureau of Sugar Experiment Stations, Australie
BTI	Boyce Thompson Institute for Plant Research, Etats-Unis
CARFV	Centre agronomique de recherche et de formation du Vanuatu, Vanuatu
CATIE	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Costa Rica
CBN	Cassava Biotechnology Network, Colombie
CCRI	Cocoa and Coconut Research Institute, Papouasie-Nouvelle-Guinée
CDH	Centre pour le développement de l'horticulture, Sénégal
CENARGEN	Centro Nacional de Pesquisa de Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brésil
CENICAFE	Centro Nacional de Investigaciones de Café, Colombie
CENIPALMA	Centro de Investigación en Palma de Aceite, Colombie
CEPLAC	Comissão Executiva do Plano de Lavoura Cacaueira, Brésil
CERAAS	Centre d'étude régional pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse, Sénégal
CERF	Centre d'essai, de recherche et de formation, Réunion
CFR	Centre français du riz, France
CIAT	Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombie
CIB	Coconut Industry Board, Jamaïque
CIFC	Centro d'Investigações das Ferrugens do Cafeeiro, Portugal
CIMMYT	Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Mexique
CIRAD	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, France
CNPMF	Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca e Fruticultura, Brésil
CNRF	Centre national de la recherche forestière, Congo
COGENT	Coconut Genetic Resources Network
CPCRI	Central Plantation Crop Research Institute, Inde
CRBP	Centre de recherches régionales sur bananiers et plantains, Cameroun
CRIG	Cocoa Research Institute of Ghana, Ghana
CRIN	Cocoa Research Institute of Nigeria, Nigeria
CRU	Cocoa Research Unit, Trinité-et-Tobago
CSIR	Council for Scientific and Industrial Research, Afrique du Sud
CSIRO	Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australie

## L'amélioration des plantes tropicales

CTFT	Centre technique forestier tropical, France
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Brésil
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture), Italie
FED	Fonds européen de développement, Belgique
FELDA	Federal Land Development Authority, Malaisie
FHIA	Fundación Hondureña de Investigación Agrícola, Honduras
FOFIFA	Foibem-pirenena momba ny fikarohana ampiarina amin'ny fampandrosoana ny ambranivohitra (Centre national de recherche agronomique appliquée au développement rural), Madagascar
FTB	Forestry and Timber Bureau, Australie
GCRAI	Groupe consultatif pour la recherche agronomique internationale, Etats-Unis
GEVES	Groupement d'étude des variétés et des semences, France
GTZ	Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Allemagne
HSPA	Hawaiian Sugar Planters' Association, Hawaii
IAC	Instituto Agrônômico de Campinas, Brésil
IAEA	International Atomic Energy Agency, Autriche
IAN	Instituto Agrônômico do Norte, Brésil
IBPGR	International Board for Plant Genetic Resources, Italie
ICAC	International Cotton Advisory Committee, Etats-Unis
ICCRI	Indonesian Coffee and Cocoa Research Institute, Indonésie
ICRISAT	International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, Inde
ICSB	International Consortium for Sugarcane Biotechnology
IDEFOR	Institut des forêts, Côte d'Ivoire
IDESSA	Institut des savanes, Côte d'Ivoire
IEMVT	Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, France
IFAS	Institute of Food and Agricultural Sciences, Etats-Unis
IFCC	Institut français du café et du cacao, France
IICA	Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Costa Rica
IITA	International Institute of Tropical Agriculture, Nigeria
ILTAB	International Laboratory for Tropical Agriculture Biotechnology, Etats-Unis
INEAC	Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge, Belgique
INERA	Institut d'études et de recherches agricoles, Burkina
INGENIC	International Group for Genetic Improvement of Cocoa, Royaume-Uni
INIAP	Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias, Equateur
INIBAP	International Network for the Improvement of Banana and Plantain, France
INIFAP	Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Mexique
INRA	Institut national de la recherche agronomique, France
INRAB	Institut national de la recherche agronomique du Bénin, Bénin



IOPRI	Indonesian Oil Palm Research Institute, Indonésie
IPB	Institute of Plant Breeding, Philippines
IPGRI	International Plant Genetic Resources Institute, Italie
IRAD	Institut de recherche agronomique et de développement, Cameroun
IRAT	Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières, France
IRCA	Institut de recherches sur le caoutchouc en Afrique, France
IRCT	Institut de recherches du coton et des textiles exotiques, France
IRFA	Institut de recherches sur les fruits et agrumes, France
IRHO	Institut de recherches pour les huiles et oléagineux, France
IRRDB	International Rubber Research and Development Board, Royaume-Uni
IRRI	International Rice Research Institute, Philippines
ISRA	Institut sénégalais de recherches agricoles, Sénégal
ISSCT	International Society of Sugar Cane Technologists, Colombie
IVIA	Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, Espagne
MARDI	Malaysian Agricultural Research and Development Institute, Malaisie
MCB	Malaysian Cocoa Board, Malaisie
MPIB	Malayan Pineapple Industry Board, Malaisie
NBPGR	National Bureau of Plant Genetic Resources, Inde
NCDP	National Coconut Development Programme, Tanzanie
NIFOR	Nigerian Institute for Oil Palm Research, Nigeria
NIHORT	National Horticultural Research Institute, Nigeria
NRCRI	National Root Crops Research Institute, Nigeria
OPRS	Oil Palm Research Station, Papouasie-Nouvelle-Guinée
ORSTOM	Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération, France
PCA	Philippines Coconut Authority, Philippines
PGAH	Pineapple Growers Association of Hawaii, Hawaii
PIEA	Proyecto de Investigación y Experimentación Algodonera, Paraguay
PORIM	Palm Oil Research Institute of Malaysia, Malaisie
PRI	Pineapple Research Institute, Hawaii
QDPI	Queensland Department of Primary Industry, Australie
RRII	Rubber Research Institute of India, Inde
RRIM	Rubber Research Institute of Malaysia, Malaisie
RRISL	Rubber Research Institute of Sri Lanka, Sri Lanka
TBRI	Taiwan Banana Research Institute, Taïwan
UAIC	Unité d'afforestation industrielle du Congo, Congo
UPB	United Plantations Borhad, Malaisie
USDA	United States Department of Agriculture, Etats-Unis
WACRI	West African Cocoa Research Institute
WISBEN	West Indies Sugarcane Breeding and Evaluation Network, Barbade



## Liste des abréviations

ADN	acide désoxyribonucléique
ADNc	ADN complémentaire
ADNr	ADN ribosomique
AFLP	<i>amplified fragment length polymorphism</i> (polymorphisme de longueur des fragments amplifiés)
AGC	aptitude générale à la combinaison
ARN	acide ribonucléique
ASC	aptitude spécifique à la combinaison
BAC	<i>bacterial artificial chromosome</i> (chromosome artificiel bactérien)
CCGE	champ de clones à grande échelle
CCPE	champ de clones à petite échelle
CES	champ d'évaluation de seedlings
DRI	<i>drought response index</i> (index de réponse à la sécheresse)
EDTA	acide éthylène-diamine-tétra-acétique
ELISA	<i>enzyme-linked immunosorbent assay</i> (dosage immunoenzymatique des anticorps)
IDH	isocitrate déshydrogénase
MDH	malate déshydrogénase
MDM	<i>maize dwarf mosaic</i>
MMV	<i>maize mosaic virus</i>
MStpV	<i>maize stripe virus</i>
MSV	<i>maize streak virus</i>
PCR	<i>polymerase chain reaction</i> (réaction de polymérisation en chaîne)
PGD	6-phosphogluconate déshydrogénase
PGI	phosphoglucose isomérase
PWV	<i>passionfruit woodiness virus</i>
QTL	<i>quantitative trait loci</i> (locus à effet quantitatif)
RAPD	<i>randomly amplified polymorphic DNA</i> (amplification aléatoire d'ADN polymorphe)
RFLP	<i>restriction fragment length polymorphism</i> (polymorphisme de longueur des fragments de restriction)
SDH	shikimate déshydrogénase
SMV	<i>soybean mosaic virus</i>
SSD	<i>single seed descent</i> (sélection par filiation unipare)
STS	<i>sequence-tagged site</i> (site localisé)
TYLCSV	<i>tomato yellow leaf curl virus</i>
YAC	<i>yeast artificial chromosome</i> (chromosome artificiel de levure)
YLS	<i>yellow leaf syndrome</i>
YVMV	<i>yellow vein mosaic virus</i>

## Adresses des auteurs

- Ahoussou N'goran, Université nationale de Côte d'Ivoire, faculté des sciences et techniques, 22 BP 582, Abidjan 22, Côte d'Ivoire
- Anaïs Guy, INRA, unité de recherche sur les productions végétales, BP 515, 97165 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe
- Ano Georges, INRA, unité de recherche sur les productions végétales, Domaine Duclos, BP 1232, 97184 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe
- Bakry Frédéric, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Baudoin Jean-Pierre, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, unité de phytotechnie des régions intertropicales, Passage des déportés 2, 5030 Gembloux, Belgique
- Baudouin Luc, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Berthaud Julien, ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Bezançon Gilles, ORSTOM, laboratoire de génétique des plantes, BP 11416, Niamey, Niger
- Billotte Norbert, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Bourdeix Roland, CIRAD, département des cultures pérennes, 01 BP 6483, Abidjan 01, Côte d'Ivoire
- Bouvet Jean-Marc, CIRAD, département forestier, BP 1264, Pointe-Noire, Congo
- Carreel Françoise, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe
- Carron Marc-Philippe, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Caruana Marie-Line, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, INRA, Domaine Duclos, 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe
- Chantereau Jacques, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Chapuset Thierry, CIRAD, département des cultures pérennes, IDEFOR, 01 BP 1536, Abidjan 01, Côte d'Ivoire
- Charrier André, ENSAM, chaire de phytotechnie, 2 place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France
- Clavel Danièle, CIRAD, département des cultures annuelles, ISRA, BP 59, Bambey, Sénégal
- Clément Guy, CIRAD, département des cultures annuelles, CFR, Mas du Sonnailler, Route de Gimeaux, 13200 Arles, France
- Clément-Demange André, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Clerget Benoît, CIRAD, département des cultures annuelles, CIMMYT, AA 6713, Cali Valle, Colombie

## L'amélioration des plantes tropicales

- Coppens d'Eeckenbrugge Geo, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, IPGRI c/o CIAT, AA 6713, Cali Valle, Colombie
- Côte François-Xavier, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, CATIE, BP 104, Turrialba, Costa Rica
- Daunay Marie-Christine, INRA, station d'amélioration des plantes maraîchères, BP 94, 84143 Montfavet Cedex, France
- Dessauw Dominique, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Deu Monique, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Dintinger Jacques, CIRAD, département des cultures annuelles, station Ligne Paradis, 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre Cedex, Réunion
- Dumont Roland, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Duval Marie-France, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Dzido Jean-Luc, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Eskes Albertus B., CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Feldmann Philippe, CIRAD, département des cultures annuelles, station de Roujol, 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe
- Gautreau Jean, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Ghesquière Alain, ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Glaszmann Jean-Christophe, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Góngora Gustavo A., Pontificia Universidad Javeriana, departamento de biología, Cra 7 n° 40-62, Santafé de Bogotá, Colombie
- Grivet Laurent, CIRAD, Biotrop, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Guiderdoni Emmanuel, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Hamon Perla, Université Montpellier III, Route de Mende, 34199 Montpellier Cedex 5, France
- Hamon Serge, ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Hau Bernard, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Hodson de Jaramillo Elizabeth, Pontificia Universidad Javeriana, departamento de biología, Cra 7 n° 40-62, Santafé de Bogotá, Colombie
- d'Hont Angélique, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Jacquemard Jean-Charles, CIRAD, département des cultures pérennes, 01 BP 6483, Abidjan 01, Côte d'Ivoire

- Jacquot Michel, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Jenny Christophe, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe
- Kumar K. Anand, ICRISAT, centre sahélien, BP 12404, Niamey, Niger
- Labouisse Jean-Pierre, CIRAD, département des cultures pérennes, CARFV, BP 231, Santo, Vanuatu
- Lanaud Claire, CIRAD, Biotrop, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Lançon Jacques, CIRAD, département des cultures annuelles, Direction de la recherche coton et fibres, BP 715, Recette Principale, Cotonou, Bénin
- Le Guen Vincent, CIRAD, département des cultures pérennes, plantation Michelin, CP 80, Rondonopolis CEP 78700-090, Brésil
- Leal Freddy, Universidad central de Venezuela, facultad de agronomía, Maracay, Aragua, Venezuela
- Legnaté Hyacinthe, IDEFOR, département des plantes à latex, 01 BP 1536, Abidjan 01, Côte d'Ivoire
- Lester Richard Neville, University of Birmingham, school of biological sciences, Po Box 363, B15 2TT Birmingham, Royaume-Uni
- Luce Claude, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Luro François, INRA, station de recherche agronomique de San Giuliano, 20230 San Nicolao, France
- Malézieux Eric, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Marchand Jean-Leu, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Nicolas Dominique, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Noiret Jean-Marie, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Noirot Michel, ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Ollitrault Patrick, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, station de Neufchâteau, Sainte-Marie, 97130 Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe
- Pasquet Rémy S., ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Raffaillac Jean-Pierre, ORSTOM, CIRAD, laboratoire d'écophysiologie, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France
- Renno Jean-François, ORSTOM, laboratoire de génétique des plantes, BP 11416, Niamey, Niger
- Reynaud Bernard, CIRAD, département des cultures annuelles, station Ligne Paradis, 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre Cedex, Réunion
- Second Gérard, ORSTOM, laboratoire GeneTrop, unité des ressources génétiques, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France

## L'amélioration des plantes tropicales

Seguin Marc, CIRAD, département des cultures pérennes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Segura Sergio D., CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, IPGRI c/o CIAT, AA 6713, Cali Valle, Colombie

Tézenas du Montcel Hugues, CIRAD, département des productions fruitières et horticoles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Tharreau Didier, CIRAD, département des cultures annuelles, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Tio-Touré Bakary, UNESCO, 1 rue Miollis, 75015 Paris, France

Trouche Gilles, CIRAD, département des cultures annuelles, 01 BP 596, Ouagadougou, Burkina

Vigneron Philippe, CIRAD, département forestier, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Zoundjehkpon Jeanne, 22 BP 553, Abidjan 22, Côte d'Ivoire

# Index thématique

---

- Adaptation  
à la chaleur 600  
au froid 556-557  
à la sécheresse 76-77, 470, 474-475, 500
- ADN  
chloroplastique 90, 178, 294, 299  
mitochondrial 362  
ribosomique 45, 179-180
- Allopolyploïdie 63, 126-128, 201
- Androgénèse *in vitro* 52, 100-101, 131, 210, 413, 549-550
- Apomixie 338-339, 421, 473
- Auto-incompatibilité 15, 40, 144-145, 177, 293-294, 339
- Autopolyploïdie 23-24, 28-29, 49, 124-128
- Autostérilité (autofertilité) 315-316
- Barrière reproductive interspécifique 44, 177-178, 302-303, 441, 491
- Base de données 150, 222
- Carte génétique 25, 130, 160, 186, 210, 257, 372-373, 445-447, 499, 552-553, 579-581, 599
- Collection 16, 69, 149-150, 174, 176, 198, 222, 306, 316-317, 344-345, 365-366, 438, 471, 511, 537
- Compétition entre plantes 145
- Complexe d'espèces 44-45, 90-95, 245-248, 274-275, 301-302, 362-363, 386-387, 440, 461-463, 539-540
- Composantes du rendement 77, 497
- Conservation des semences 86, 270, 345
- Contrôle sanitaire 31-32, 135-136, 212
- Croisement interspécifique 44, 77-78, 95-96, 182, 183-184, 204-205, 250-251, 274-275, 277, 284-287, 302-303, 306, 329-330, 395-396, 410, 473, 517, 538-540, 594
- Croissance 63-64, 85, 269-270, 593
- Cryoconservation 131, 396, 447, 520
- Cytogénétique 177-178, 201-202, 320-322, 363, 391-392, 403-404
- Cytométrie en flux 25
- Densité de culture 364
- Dépression de consanguinité 276, 410
- Développement (type de) 38-39, 63-64, 85, 112, 143, 199, 221, 269-270, 340-341, 433
- Domestication 18-19, 47, 67, 94-95, 118-120, 152, 173-176, 202-203, 219-220, 248-250, 275, 300-301, 322-323, 393, 407, 439-440, 465-466, 494, 512, 540-542, 570-571, 594
- Doublement chromosomique 63, 248
- Embryons immatures (culture d') 25, 229-230, 499, 598
- Erosion génétique 397, 516-517
- Ethnobotanique 110, 324-325
- Fixation de l'azote 485
- Floraison 14-15, 38-39, 65, 85, 112, 200, 243, 315-316, 338-341, 388-389, 433-434
- Flux de gènes 95-96, 120-121, 274-275, 337, 393, 440-441, 464-465, 494, 542-543, 570
- Groupes d'aptitude à la combinaison 228-229, 326, 366

- Gynogenèse *in vitro* 52
- Haploïdie 26, 185, 230, 549, 580, 582
- Héritabilité 155-156, 304, 349-350, 368-369
- Hétérosis 158-159, 326, 472-473, 549
- Hybridation somatique 26-28, 131, 307, 396, 549, 598
- Interaction  
génotype × densité 145  
génotype × milieu 162, 221, 278, 525  
hôte × parasite 116-117
- Introgression 249, 494, 543
- Isoenzyme 24, 45, 90, 150-151, 176, 222, 330, 337-338, 360-362, 371-372, 389-391, 489, 511-512, 568
- Lipides 217, 507
- Lutte intégrée 253
- Marquage du génome 24, 45, 74, 90, 130, 150-151, 174, 210, 222-224, 299-300, 362, 396, 412-413, 445-447, 474, 520, 550, 568-569, 579-580
- Micropropagation  
embryogenèse somatique (par) 25, 130, 160, 185, 230, 374-375, 474, 519-520  
microbouturage (par) 51, 134-135, 184, 306-307, 374, 396
- Mode de reproduction 38-40, 64-65, 85-86, 112, 143-144, 177, 199-200, 243, 269-270, 315-316, 360, 387-389, 403, 433-434, 460, 485-486, 510, 566, 593
- Multiplication végétative 164-165, 192, 387, 434-435
- Mutagenèse 23, 52, 129, 550-551, 577
- Nanisme 187, 220
- Parthénocarpie 15
- Photopériode 200, 487-488, 537
- Physiologie 207, 418-419, 460, 600
- Pollinisation 15, 40, 144, 270, 293, 316, 343
- Polyembryonie 15
- Pool génique 67-69, 95-96, 461-463, 493
- Prospection 174, 359, 511, 573
- Protéines 90, 431
- Protoplastes 131, 580
- QTL 160, 280, 412-413, 447, 499
- Qualité du produit 97, 124, 157, 164, 187-188, 253-254, 343-344, 450, 470, 524-525, 583-584
- Quarantaine 198, 212-213
- Résistance  
aux bactéries 101-102, 599, 600-601  
aux champignons 75-76, 97-98, 121-123, 133-134, 189-191, 365, 377-378, 475-476, 523, 554-556  
aux herbicides 257  
aux insectes 157, 253, 276, 469-470  
aux maladies 156-157, 163-164, 252-253, 328, 469  
aux nématodes 190  
aux plantes parasites 470, 476  
au vent 364  
aux virus 52, 415-418, 601-602
- Résistance (forme de) 75-76, 101-102, 163-164, 378-379, 554



Sélection

- clonale 21-23, 47-49, 158, 183, 206, 350, 370-371, 375-377, 395-396, 445-446
- familiale et individuelle 370, 516
- filiation unipare (par) 73, 498, 547, 596
- généalogique 73, 100, 181-182, 255-256, 411-412, 498, 547, 577-578
- massale 225, 255, 303, 408, 471-472, 498
- massale pedigree 256
- mélange (en) 500, 547, 578, 596
- multilocale 206, 282
- précoce 50, 182, 368, 419, 517-518
- récurrente 74, 100, 159-160, 280-284, 325-326, 351, 410-411, 472, 548-549, 578-579, 596
- récurrente réciproque 183, 285-287, 420, 514-515, 521
- rétrocroisement (par) 73, 100, 412, 498, 517, 548, 578, 596
- Semences (production de) 78-79, 165, 261-262, 421-423, 476-477, 502, 525-526, 557-558, 584-586
- Stérilité mâle 15, 486, 544, 572, 585-586
- Sucre 197, 299, 436
- Testeur (aptitude à la combinaison) 231, 254, 367

Transformation génétique

- générale 26, 52, 132, 160, 210-211, 256-257, 375, 413, 447, 499, 551-552, 580, 599
- Agrobacterium* (par) 26-27, 74, 185, 256-257, 307, 499
- transfert direct de gènes (par) 26

Variation somaclonale 23, 52, 129, 185, 210

Variété

- clonale 41-42, 121-122, 147-149, 192, 200-201, 277, 294-296, 345-348, 363-364, 394, 441-442, 513
- composite 408-409, 410, 414-415, 572-573, 576-577
- hybride 23, 96-97, 125-126, 133-134, 154, 181, 233-235, 251-252, 277, 296, 308, 352-353, 408, 419-420, 441-442, 467-468, 512-513, 544, 572, 579, 583-584, 595
- lignée 69-70, 96-97, 181, 251, 323-324, 495, 543, 572, 582-583, 595
- locale 495, 571
- population 96-97, 224-225, 277, 324-325, 466-467
- synthétique 235, 277, 303, 467
- Verger à graines 192, 235, 261, 279, 282-284, 366

## Crédit photographique

- Planche I, 1, 2, 4 : P. Ollitrault-CIRAD ; 3 : B. Aubert-CIRAD  
Planche II, 1, 2, 3 : G. Coppens d'Éeckenbrugge-CIRAD  
Planche III, 1 : C. Lanaud-CIRAD ; 2 : G. Herblot-CIRAD ; 3 : J. Gautreau-CIRAD ;  
4 : J.L. Notteghem-CIRAD  
Planche IV, 1, 2, 3, 4 : M.C. Daunay-INRA  
Planche V, 1 : J.P. Horry-CIRAD ; 2 : E. Fouré-CIRAD ; 3 : F. Bakry-CIRAD ;  
4 : F.X. Côte-CIRAD  
Planche VI, 1, 2, 3, 4 : C. Lanaud-CIRAD  
Planche VII, 1, 2, 3, 4 : A. Charrier-ORSTOM  
Planche VIII, 1, 2 : R. Fauconnier-CIRAD ; 3 : A. d'Hont-CIRAD  
Planche IX, 1, 2, 3 : R. Bourdeix-CIRAD ; 4 : W. Wuidart-CIRAD  
Planche X, 1, 2 : D. Dessauw-CIRAD ; 3, 4 : B. Hau-CIRAD  
Planche XI, 1, 2, 4 : P. Vigneron-CIRAD ; 3 : J.M. Bouvet-CIRAD  
Planche XII, 1, 2, 3, 4 : G. Coppens d'Éeckenbrugge-CIRAD  
Planche XIII, 1, 2, 3 : S. Hamon-ORSTOM  
Planche XIV, 1, 2, 3, 4 : M. Noirot-ORSTOM  
Planche XV, 1 : CIRAD ; 2 : P. Lebrun-CIRAD ; 3 : A. Leconte-CIRAD ;  
4 : A. Clément-Demange-CIRAD  
Planche XVI, 1, 2 : P. Hamon-CIRAD ; 3 : S. Tostain-ORSTOM  
Planche XVII, 1, 3 : D. Sauvaire-CIRAD ; 2 : J. Berthaud-ORSTOM ; 4 : D. Debert-CIRAD  
Planche XVIII, 1, 2, 3 : J.P. Raffillac-ORSTOM  
Planche XIX, 1, 2, 3 : S. Tostain-ORSTOM ; 4 : G. Schmelzer-ORSTOM  
Planche XX, 1, 2, 3 : R.S. Pasquet-ORSTOM  
Planche XXI, 1, 2, 3 : A. Rival-CIRAD-ORSTOM  
Planche XXII, 1 : M. Raunet-CIRAD ; 2 : C. Poisson-CIRAD ; 3 : J.C. Glaszmann-CIRAD  
Planche XXIII, 1 : J.L. Noyer-CIRAD ; 2, 3 : J. Chantereau-CIRAD  
Planche XXIV, 1, 2 : G. Anaïs-INRA ; 3, 4 : G. Ano-INRA

Edition et mise en pages  
Service des éditions du CIRAD

Impression  
Paragraphic, Toulouse

Dépôt légal : 4<sup>e</sup> trimestre 1997

## LA COLLECTION REPÈRES

---

La collection Repères publie des résultats de recherche obtenus dans les domaines d'activité du CIRAD : agriculture, forêt et élevage. Elle s'adresse aux chercheurs, aux enseignants et aux étudiants.

## DÉJÀ PARUS

---

L'économie coloniale du cacao en Amérique centrale  
*Jean-Marc Touzard*

L'amélioration du cotonnier au Cameroun  
*Martine Méritan, Jean-Luc Chanselme, Jacques Lançon, Célestin Klassou*

Les ignames au Cameroun  
*Roland Dumont, Perla Hamon, Christian Seignobos*

La culture *in vitro* de plantes tropicales  
*Claude Teisson, éditeur scientifique*

*In vitro* culture of tropical plants  
*Claude Teisson, editor*

L'élevage bovin en Guyane  
*Michel Vivier, Bertrand Vissac, Gérard Matheron, éditeurs scientifiques*

Recherche agricole et innovation en Afrique tropicale  
*Pierre-Marie Bosc, Ellen Hanak Freud*

Agricultural research and innovation in tropical Africa  
*Pierre-Marie Bosc, Ellen Hanak Freud*

Forêts tropicales et cycle du carbone  
*Bruno Locatelli*

Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales  
*Dominique Mariau, éditeur scientifique*

Le café de Coatepec  
*Benoît Goud, Lyne Moriaux-Sallée, Bertrand Sallée*

Politiques publiques et agriculture  
*Bruno Losch, Nancy Laudré, Frédéric Varlet, François Ruf*

## LES ÉDITEURS

---

André Charrier est professeur de génétique et d'amélioration des plantes à l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier (ENSAM) et directeur de l'unité de recherche correspondante de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA-ENSAM). Il a consacré plus de vingt années à la recherche agronomique tropicale au sein de l'Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM) et du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD). Il s'est en particulier intéressé à la conservation des ressources génétiques et à l'amélioration des caféiers.

Serge Hamon, docteur ès sciences naturelles, est directeur de recherche à l'ORSTOM et responsable du laboratoire GeneTrop. Auparavant, il a été responsable pendant huit ans du laboratoire de ressources génétiques et d'amélioration des plantes tropicales de cet institut.

Michel Jacquot a consacré sa carrière de sélectionneur à l'arachide, au maïs et au riz pluvial en Afrique, principalement en Côte d'Ivoire. Il a ensuite dirigé un programme pluridisciplinaire sur le riz, puis la mission connaissance et amélioration des plantes tropicales du CIRAD. Il est maintenant à la retraite.

Dominique Nicolas est délégué pour la connaissance et l'amélioration des plantes au sein de la direction scientifique du CIRAD. Il a consacré plus de vingt années de recherche à l'amélioration de l'hévéa, puis des plantes pérennes majeures du monde tropical.

## LE CIRAD

---

Le CIRAD, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, est un organisme scientifique spécialisé en agriculture des régions tropicales et subtropicales. Il réalise dans une cinquantaine de pays des opérations de recherche, de développement agricole et de formation.

*Illustration de couverture*  
*Michel Géot, Principales exportations d'origine végétale et animale : panneau central, Musée des arts d'Afrique et d'Océanie.*

© Photo RMN



Centre  
de coopération  
internationale  
en recherche  
agronomique  
pour le  
développement



Institut français  
de recherche  
scientifique pour  
le développement  
en coopération

L'amélioration des plantes a connu au cours des dix dernières années une évolution rapide. D'une part, elle bénéficie désormais des outils biotechnologiques d'exploration des ressources génétiques et de création de variétés, qui viennent enrichir les méthodes classiques de sélection. D'autre part, elle doit répondre à de nouvelles attentes : gérer la biodiversité et concourir à une agriculture durable.

Cet ouvrage présente les derniers progrès réalisés en amélioration des plantes tropicales. Il se fonde principalement sur les travaux que les équipes françaises du CIRAD, de l'INRA et de l'ORSTOM conduisent en collaboration avec leurs homologues des pays tropicaux. Il comprend vingt-quatre chapitres, chacun étant consacré à une culture et rédigé par des spécialistes de la génétique et de la sélection de l'espèce.

Pour chaque plante ou groupe de plantes, les auteurs analysent la diversité des formes cultivées et leurs relations avec les espèces sauvages apparentées. Ils décrivent les méthodes d'amélioration et les apports des biotechnologies dans la pratique du sélectionneur. Ils examinent les progrès génétiques réalisés en partant d'exemples tirés des programmes de création variétale. Enfin, ils traitent de la diffusion des variétés améliorées.

Cet ouvrage de référence s'adresse au chercheur, à l'enseignant, à l'étudiant comme au professionnel de la sélection.

**Diffusion** : La Librairie du CIRAD  
BP 5035  
34032 Montpellier Cedex 1, France

ORSTOM Diffusion  
32, avenue Henri Varagnat  
93143 Bondy Cedex, France

ISSN 1251-7224  
ISBN 2-87614-292-9  
ISBN 2-7099-1374-7