

Les apports potentiels à l'amélioration génétique des gombos (*Abelmoschus* spp.) par l'étude de leurs ressources génétiques

S. Hamon¹, A. Charrier¹, J. Koechlin¹ et D.H. van Sloten²

Résumé

Entre 1981 et 1989, le Conseil international des ressources phylogénétiques (IBPGR) et l'Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM) ont mené conjointement plusieurs actions de recherche traitant de la diversité génétique du genre *Abelmoschus* (gombo). Cet article de synthèse, après un rappel de l'état des connaissances, fait un bilan des activités de collecte, de caractérisation et des possibilités d'amélioration. Un fort accroissement de la diversité disponible, au sein des formes cultivées (*A. esculentus* et *A. caillei*) et des espèces sauvages (*A. moschatus* et *A. manihot*), a été opéré. L'analyse de leur diversité fait ressortir, parmi les résultats importants, une diversité isoenzymatique des formes sauvages nettement supérieure à celle des formes cultivées ainsi qu'une très forte richesse variétale en Afrique de l'Ouest où les deux espèces cultivées se complètent. En ce qui concerne l'amélioration génétique, il est conseillé de travailler sur des idéotypes choisis en fonction d'objectifs précis. La vigueur hybride est souvent réduite et de nombreux caractères sont additifs. L'utilisation, en croisement, des formes sauvages, sauf dans quelques cas, se heurte à des difficultés d'obtention et surtout de fortes stérilités pour les croisements en retour sur les formes cultivées. Enfin les perspectives, en particulier celles offertes par les nouvelles technologies, sont évoquées.

Introduction

Le gombo est un légume cultivé dans toute la zone intertropicale et méditerranéenne. Les jeunes fruits sont consommables quelques jours après la floraison. Dans certaines régions, les feuilles servent également à l'alimentation humaine. Il procure un apport non négligeable de vitamines et de sels minéraux dont le calcium, qui font défaut dans le régime alimentaire des pays en développement (Grubben, 1977).

Entre 1981 et 1989, l'IBPGR et l'ORSTOM ont permis d'augmenter le patrimoine génétique, conservé en collection, et d'améliorer les connaissances. Dans cet article de synthèse, nous évoquerons, après un rappel de l'état des connaissances au début des années quatre-vingt, les différentes actions entreprises et les principaux résultats obtenus. Le détail de l'état des connaissances pourra être consulté dans des documents plus complets (Siemonsma, 1982a, b; Charrier, 1984; Hamon, 1988; Hamon et van Sloten, 1989; Koechlin, 1989).

La situation au seuil des années quatre-vingt

Le genre *Abelmoschus* fut défini par le botaniste allemand Friedrich Médikus à la fin du XVII^e siècle. Hoehreutiner (1924) l'organise en quatorze espèces. Borssum Waalkes (1966) propose une classification ne

s'articulant qu'autour de six espèces. Trois sont plus ou moins cultivées (*A. esculentus*, *A. manihot* et *A. moschatus*); trois sont strictement spontanées (*A. crinitus*, *A. angulosus* et *A. ficulneus*). Bates (1968) propose quelques modifications dont le passage de la sous-espèce *A. moschatus* ssp. *tuberosus* au rang d'espèce sous le nom de *A. rugosus*. A cet ensemble, il faut ajouter une espèce cultivée africaine mise en évidence par Chevalier (1940), redécouverte par Siemonsma (1982a,b), et décrite sous le nom de *A. caillei* par Stevels (1988, 1990).

Pour l'ensemble du genre, la variation des nombres de chromosomes va de $2n = 38$ à 198 (Siemonsma, 1982a). Selon les hypothèses, l'organisation évolutive se structure en trois niveaux de ploïdie (Charrier, 1984) ou quatre (Hamon, 1988). Joshi *et al.* (1974) suggèrent que l'espèce cultivée, *A. esculentus*, serait la résultante d'une hybridation entre *A. tuberculatus* et *A. ficulneus*. Quant à *A. caillei* elle résulterait d'une amphiploïdie supplémentaire entre *A. esculentus* et *A. manihot* (Siemonsma, 1982b).

Au sein de *A. esculentus*, Datta et Naug (1968) reportent des variations de nombres de chromosomes allant de $2n = 108$ à 144. Il y a probablement quelques erreurs de dénombrement. Pour *A. manihot* et *A. moschatus* il existe des différences entre les diverses sous-espèces. Citons *A. manihot* ssp. *manihot* et *A. manihot* ssp. *tetraphyllus* qui ont respectivement un nombre $2n$ de 60-68 et de 130-140. De même *A. moschatus* ssp. *tuberosus* et *A. moschatus* ssp. *moschatus* ont respectivement $2n = 38$ et 72.

¹ Laboratoire de Ressources Génétiques et d'Amélioration des Plantes Tropicales. ORSTOM B.P. 5045, 34032 Montpellier, France
² International Board for Plant Genetic Resources, Via delle Sette Chiese 142, 00145 Rome, Italie

Au début des années 80, la collection la plus importante est celle du Département de l'Agriculture des Etats-Unis (USDA, Porto Rico). Elle est composée, dans sa presque totalité, d'échantillons de *A. esculentus*, originaires d'Inde et du bassin méditerranéen. Le nombre de représentants des formes spontanées y est très faible.

Les travaux de sélection traitent principalement de l'espèce *A. esculentus*. Les études portent sur l'hérédité de divers caractères de production (hauteur, précocité), sur l'hérédité de caractères de coloration, ou sur la transmission de résistances aux maladies (Jalani et Graham, 1973; Mehretre *et al.*, 1980; Jambhale et Nerkar, 1981).

Les prospections et l'augmentation de la diversité génétique disponible en collection

Au départ, la collection de gombo IBPGR-ORSTOM comprenait 350 introductions collectées par Siemonsma, en Côte d'Ivoire, et 280 introductions données par l'USDA de Porto Rico.

La prospection effectuée au Togo et au Bénin (Hamon et Charrier, 1983) permit de disposer de sept cents échantillons supplémentaires. Des échantillons collectés lors de missions «multicrops», organisées par l'IBPGR ou sous son égide, vinrent compléter cet ensemble. On peut citer le Soudan (Hassan *et al.*, 1983, 1985), la Guinée (Hamon *et al.*, 1986), la Zambie et le Zimbabwe (Attere *et al.*, 1983). Le manque de formes spontanées a été partiellement comblé par une collecte de *A. moschatus* et *A. manihot* en Thaïlande (Hamon *et al.*, 1987) et au Sri Lanka (Vredereg, non publié).

En 1989 la collection a été transmise, dans son intégralité, à l'Institut des Savanes de Bouaké (Côte d'Ivoire). Elle comprenait plus de 2.500 introductions conservées au congélateur et (ou) en chambre froide. Néanmoins, lors de chaque phase de multiplication un double intégral fut expédié en France (ORSTOM Bondy, 30 g par introduction) et aux USA (Fort Collins, 50 à 100 g par introduction). Des doubles de la collection de référence ont été diffusés, sur demande, dans divers pays. Cette collection, composée de 200 échantillons de formes cultivées, renfermant un maximum de diversité, fut établie par référence à la notion de «core collection» développée par Frankel et Brown (1984).

Les différentes phases de la caractérisation de la collection

Les études de diversité utilisent deux voies d'approche différentes. La première se base sur le phénotype externe, la seconde utilise des techniques biochimiques qui permettent d'aborder les marqueurs à expression interne.

Les marqueurs biochimiques, au sens large, s'affranchissent des facteurs liés à l'environnement. Ils ont souvent un déterminisme simple. Giannasi et Crawford (1986), dans une revue de synthèse, soulignent les avancées considérables que les marqueurs biochimiques ont permis de faire au niveau végétal. Néan-

moins, polymorphismes isoenzymatique et morphologique ne sont pas nécessairement corrélés (Soltis, 1982) et divers facteurs comme les aires de répartition, le mode de reproduction, la durée du cycle, le niveau de ploïdie, ont des impacts considérables sur l'organisation de la diversité (Hamrick *et al.*, 1979). Enfin Davis et Gilmartin (1985) considèrent que les données morpho-phénologiques, même avec leurs défauts, sont souvent préférables aux marqueurs isoenzymatiques qui sous-estiment la variabilité génomique.

Le problème principal de l'évaluation est donc le choix de la grille de descripteurs. Dans notre cas, selon le concept initial (Charrier, 1984), les descripteurs devaient être utilisables pour l'ensemble du complexe d'espèces. Ils s'avèreront finalement opérationnels plus en termes de guide qu'en tant que référence. En effet, le polymorphisme (morpho-phénologique) des formes africaines, allié à la coexistence de deux espèces cultivées, présentant des cycles et des architectures complètement différents, marquèrent très vite les limites d'une grille de description généralisable. Ce phénomène s'accroîtra par l'arrivée des formes spontanées dont le domaine de variabilité est particulier. Cela met en exergue l'impossibilité d'utiliser une même grille pour comparer des espèces différentes, surtout quand il s'agit de formes cultivées et spontanées.

Les marqueurs isoenzymatiques n'avaient jamais été étudiés chez les gombos. Nous nous sommes inspirés, pour la mise au point technique, des travaux réalisés sur le riz par Second et Trouslot (1980). Dans un premier temps, l'utilisation de ces marqueurs fut assez décevante et explique peut être l'absence de publications sur ce thème. Par la suite, l'introduction des formes cultivées originaires d'Afrique de l'Est, d'Afrique Australe et des formes spontanées, ainsi que la mise au point de nouveaux systèmes enzymatiques, donnèrent un regain d'intérêt pour cet outil. Il semble cependant que son utilité se limitera aux formes spontanées nettement plus polymorphes.

La première phase d'évaluation consista à évaluer et comparer la diversité du matériel disponible en 1982, c'est à dire la collection de Côte d'Ivoire et celle de l'USDA. La seconde porta plus particulièrement sur l'étude de la diversité des formes africaines dans leur ensemble. La troisième phase fut marquée par une étude de la diversité des formes spontanées (principalement *A. moschatus* et *A. manihot*) en provenance de Thaïlande.

Principaux résultats

La diversité des formes cultivées *A. esculentus* et *A. caillei*

La caractérisation de l'ensemble des échantillons collectés montre que l'espèce nouvelle *A. caillei* peut être considérée comme endémique à l'Afrique de l'Ouest et Centrale. La sympatrie des deux espèces cultivées existe, sur environ trois degrés de latitude, entre la zone forestière et les limites sud du sahel (Hamon, 1988). L'absence de *A. caillei* au sein des

échantillons du Soudan plaide en faveur de sa non culture dans ce pays. Cependant, l'existence d'une plante qui ressemble à un hybride interspécifique (*A. esculentus* par *A. caillei*), identifiée dans la descendance d'une introduction, est à considérer avec attention. Il est cependant probable qu'il s'agisse d'un échange, occasionnel, de semences avec l'Afrique occidentale. Mais il est difficile d'en être certain.

Avec un minimum d'expérience, il est aisé de reconnaître les deux espèces cultivées à partir de leur aspect général (port) ou de l'observation du nombre et de la largeur des segments de la calicule. Par contre, il est difficile, pour un prospecteur non averti, de reconnaître l'appartenance à l'une ou l'autre des deux espèces cultivées à partir d'un fruit sec et isolé de la plante mère. Or ceci est presque systématiquement le cas lors de collectes en village. L'observation de quelques caractères permet cependant de limiter les erreurs. Citons par exemple: 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, sa pilosité. Si l'on souhaite utiliser une grille botanique classique, on consultera utilement Stévès (1990).

La diversité morpho-phénologique de l'espèce cultivée *A. esculentus* est, géographiquement, inégalement répartie: 1) Les origines du bassin méditerranéen ou d'Inde, telles qu'elles transparaissent à travers la collection USDA, sont peu polymorphes même si quelques variétés (ex Pusa Sawani) sont incontestablement originales; 2) La diversité morpho-phénologique présente, en Afrique de l'Ouest, de la Guinée au Bénin, est de loin supérieure à ce que l'on peut trouver ailleurs. Elle se traduit par une multiplicité de formes variétales; 3) Le polymorphisme s'exprime au niveau de la durée des cycles, des dimensions de la plante, et de la coloration des organes (en particulier des fruits); 4) Il y a des types sélectionnés pour une intégration dans d'autres cultures (variété à tige longue associée au mil, variété à cycle court semée en contre-saison sur les buttes d'igname) et l'existence de formes, naines et précoces, adaptées aux zones écologiques situées à la limite du désert (Agadez; Niger).

La variabilité la plus importante s'exprime au niveau des colorations et des dimensions des fruits. Ceux-ci, d'une pléiade de couleurs allant du blanc au violet, peuvent atteindre des dimensions inconnues dans d'autres régions. Notons plus particulièrement deux types variétaux abondants au Togo et au Bénin, que sont le type variétal «joue d'Agouti» (jusqu'à 6 cm de diamètre en fruit vert) et «corne d'antilope» (jusqu'à 45 cm de long à maturité). Nous employons, ci-dessus, la terminologie «type variétal» plutôt que variété *sensu stricto*. Il est difficile d'apprécier le sens que revêt la notion de «variété» dans le monde agricole traditionnel africain. En effet, leur conception est très éloignée de celle des cultivateurs européens. La sélection est opérée indépendamment dans chaque région (village, ethnies) sur un modèle similaire, mais cela n'implique absolument pas que deux noms vernaculaires identiques correspondent à des plantes qui se

ressemblent si ce n'est, par exemple, une tendance à avoir des fruits plus longs que la moyenne. Pour une région donnée, l'ethnie principale accorde plus ou moins d'importance aux gombos et dispose d'une richesse variétale proportionnelle. Ceci s'illustre avec seulement deux «variétés», correspondant à un cultivar de *A. esculentus* et un de *A. caillei*, pour les Ebriés du sud de la Côte d'Ivoire et plus de dix, dans la région centrale du Bénin, chez les Baribas.

A. caillei, la seconde espèce cultivée, est plus photosensible et plus tardive que *A. esculentus*. Elle offre aux agriculteurs africains un bon compromis pour augmenter la période de production. Il en résulte que, dans leur esprit, elle est considérée comme une variété. Cette espèce est souvent connue sous un nom vernaculaire dont la traduction signifie «gombo de saison sèche», sous-entendu: «qui produit en saison sèche» par opposition à celui de gombo de saison des pluies attribué à *A. esculentus*.

La diversité de cette espèce se situe au niveau des fruits (forme, aspect, position); on observe ainsi: 1) Une fréquence, non négligeable, de variétés qui présentent des fruits en position horizontale ou retombante par rapport à la tige, ce qui s'accompagne d'un pédicelle particulièrement long. On ne retrouve des pédicelles aussi longs que chez *A. moschatus*; 2) Une surface du fruit, très rugueuse, avec des poils pouvant devenir des épines. Ceci s'accompagne quelquefois (surtout en Guinée centrale) d'un duvet roux sur les graines. On ne retrouve un tel duvet que chez quelques introductions de *A. manihot*; 3) Des dimensions des organes végétatifs souvent supérieures à ceux de *A. esculentus* (hauteur en fin de cycle, diamètre de la tige, surface foliaire, longueur des pétioles, nombre de rameaux primaires fructifères); 4) Une potentialité de production, chez une plante âgée, largement supérieure à *A. esculentus*. Le même jour on peut observer jusqu'à quinze fleurs (donc quinze fruits consommables trois jours plus tard). Ceci correspond, dans les conditions africaines, à l'ensemble de la production moyenne d'une plante de *A. esculentus*. Il faut toutefois pondérer ce dernier point, vu l'encombrement stérile des plantes, par une plus faible densité potentielle à l'hectare.

En conclusion, la diversité morpho-phénologique des formes cultivées africaines dépasse, de très loin, ce qui était connu auparavant. Par contre, la diversité spécifique à *A. caillei*, extraordinaire aux yeux de Martin (1982), qui comparait quelques introductions à la collection USDA, est à relativiser dans le contexte général des formes africaines.

Au niveau isoenzymatique, les formes cultivées sont caractérisées par: 1) Un très faible niveau de polymorphisme; 2) Leurs profils spécifiques permettent aisément de les différencier (Hamon et Yapou, 1985); 3) Un niveau de diversité, légèrement plus important, a été mis en évidence, pour les systèmes GOT et SkdH, en Afrique du Nord-Est et en Afrique Australe (Zambie, Zimbabwe). Ceci confère à ces régions un intérêt en tant que réservoir de diversité génétique; 4) Le monomorphisme observé s'accompagne, dans certains cas,

de situations telle, celle des MdH, avec de nombreux électromorphes (16 bandes). Ceci traduit pour ce système, naturellement dupliqué (Gottlieb, 1982), une complexité supplémentaire liée à la polyploidie; 5) En l'état actuel des connaissances, les marqueurs enzymatiques ne permettent ni de confirmer ni d'infirmer l'origine de *A. caillei* par amphiploïdisation, entre *A. esculentus* et *A. manihot*, telle que suggérée par Siemonsma (1982a,b).

La diversité des formes spontanées *A. moschatum* et *A. manihot*

Ces deux espèces présentent une bonne prédisposition vis-à-vis de la pérennité. Elles poussent naturellement au bord des routes, des rizières, dans les friches et en lisière de forêt. Elles sont sujettes à des destructions périodiques de leur appareil aérien (fauchage, brûlis). *A. moschatum* possède, en général, un réseau racinaire très dense et certaines introductions ont des racines tubéreuses (cf. ssp. *tuberosus*). *A. manihot* rejette très bien et se propage aisément à partir de fragments de tiges. Les isozymes (MdH, IdH, PGI) permettent d'identifier chacune des deux espèces. Les AdH sont utiles pour les discriminer des espèces cultivées. Les caractères sauvages sont bien marqués. Ils se manifestent par une importante déhiscence des fruits à maturité et une forte dormance des graines qui n'existe pas chez les formes cultivées que des immersions, plus ou moins prolongées, dans divers solvants organiques permettent de lever (Hamon, 1989).

A. moschatum, au port très buissonnant, apparaît peu variable au niveau morpho-phénologique: 1) Les échantillons en provenance de Thaïlande sont toutefois plus polymorphes que ceux des Maldives; 2) En Thaïlande on peut scinder, sur la base de la précocité de floraison, les échantillons en deux groupes caractérisés par des différences de nombre de graines par fruit, de largeur de fruit et de nombre d'anthères par fleur; 3) La diversité isoenzymatique de cette espèce est plus importante que celle des espèces cultivées; 4) En Thaïlande, sur la base des profils observés, nous avons mis en évidence quatre groupes principaux qui ne correspondent cependant pas avec les deux groupes de précocité; 5) Les origines en provenance des Maldives, morphologiquement très homogènes, apparaissent, sauf pour le système AdH, totalement monomorphes. La population correspondante a certainement été introduite, et possède une faible base génétique.

La diversité morpho-phénologique de *A. manihot* est la plus importante: 1) Les origines du Sri-Lanka ont peu de ressemblance avec les origines thaïlandaises. Le port, la pigmentation, la forme des feuilles sont nettement différents. Elles ne ressemblent pas non plus aux deux échantillons que nous avons eu via l'USDA (ORS-278 et ORS-592); 2) L'étude de la diversité morpho-phénologique, réalisée sur les échantillons de Thaïlande (seuls disponibles en nombre suffisant), montre une diversité qui s'exprime sous forme d'un continuum sans structure de groupes bien individualisés; 3) Si on se réfère au nombre et à la taille des segments de la calicule, les plantes de la

région de Tchang Maï constituent un groupe à part; 4) La diversité isoenzymatique de cette espèce, tout comme celle de *A. moschatum*, est plus importante que celle des formes cultivées; 5) Certains électromorphes, peu fréquents, semblent inféodés à des zones géographiques particulières (cf. région de Chang Maï en Thaïlande).

Aspects reproductifs et phytopathologiques

Les gombos ont des fleurs hermaphrodites et sont autocompatibles. L'allogamie existe néanmoins avec des taux variables pouvant atteindre 60% (Martin, 1983). Une étude de la biologie florale a été effectuée.

L'estimation des allocations reproductives par le calcul du rapport log pollen/ovule, défini par Cruden (1977), a été réalisée sur près de 70 échantillons; 1) Les formes spontanées ont une valeur proche de 2,20. Cela correspondrait à un système reproductif préférentiellement allogame avec une autogamie facultative; 2) Les espèces cultivées, avec une valeur voisine de 2,00, seraient légèrement plus autogames (Hamon et Koechlin, 1991a); 3) Une étude précise de l'efficacité de l'allopollen, en fonction de son heure de dépôt, montre qu'un pollen déposé après douze heures a très peu de chances de participer à la constitution d'une descendance (Hamon et Koechlin, 1991b).

Les gombos sont sensibles aux maladies fongiques et virales: 1) Il est possible de lutter efficacement contre les insectes et les maladies fongiques en utilisant les produits phytosanitaires appropriés; 2) Il n'y a pas de moyen de lutte chimique contre la virose responsable de l'enroulement des feuilles «Leaf Curl», transmise par l'aleurode *Bemisia tabaci*; 3) Le gombo obéit au même modèle d'infection que celui décrit, sur le manioc, par Fargette (1986); 4) Les variétés de l'espèce *A. caillei*, bien que manifestant des symptômes d'enroulement, sont tolérantes et assurent une production; 5) *A. manihot* est à considérer comme source de résistance.

Les potentialités pour l'amélioration génétique

La diversité morpho-phénologique des deux espèces cultivées apparaît, du moins en Afrique, comme représentant un continuum de formes complémentaires. Cette complémentarité existe entre les deux espèces cultivées, sur la base des cycles de production, mais également à l'intérieur de chacune d'elle par une multiplicité de morphotypes parmi lesquels il faut effectuer un choix.

Nos résultats montrent qu'on peut définir un cultivar comme la résultante d'une fonction complexe intégrant quatre paramètres principaux que sont: la précocité, la durée du phyllochrone, le nombre de rameaux et le taux de nouaison. La diversité des milieux fait qu'il est illusoire de rechercher une variété meilleure partout. Il est donc préférable de choisir un certain nombre de morphotypes (ou idéotypes) bien intégrés dans le système agricole (Koechlin, 1989).

Pour *A. esculentus* on peut, par exemple, proposer une base de trois variétés: 1) Une variété précoce destinée à produire au début de la saison des pluies et (ou) dans les zones sahéliennes. Elle doit avoir un bon

rendement sur les deux premiers mois et bien résister à la sécheresse. Cet idéotype peut être sélectionné en station car la très grande précocité de floraison (30-50 jours) ne dépend pas des conditions de culture; 2) Une variété maraîchère pour le marché urbain. L'idéotype 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, le temps consacré à la récolte, et faciliter la commercialisation. Il doit bien répondre aux engrais et permettre par unité de temps/surface une productivité maximale; 3) Une (ou plusieurs) variété s'intégrant dans la culture de la plante la plus importante de la région (exemple mil ou sorgho). Cet idéotype a une taille élevée. Son cycle est calqué sur celui de la plante «hôte» et il se satisfait des conditions du lieu.

Pour *A. caillei*, on pourrait tenter d'appliquer un schéma similaire mais il est plus difficile à mettre en oeuvre car: 1) La maîtrise du cycle des formes les plus tardives (première floraison vers 90-100 jours) est délicate et peut aboutir, dans certains cas, à l'absence de production; 2) On peut, par contre, travailler les formes les plus précoces correspondant au groupe des variétés (type ORS 520 ou ORS 2415) fréquentes au voisinage de la frontière Guinée-Côte d'Ivoire. Leur port est semblable à celui de *A. esculentus* et elles sont peu sensibles aux facteurs de milieu. Très productives, elles offrent une bonne opportunité pour augmenter la période de production tout en ne conservant qu'une période de semis; 3) Une solution à envisager serait l'élaboration d'un «pool de formes», très variables, susceptibles de donner, quelles que soient les conditions, une production de bon niveau d'une saison des pluies à la suivante. Ceci est une bonne alternative, pour cette espèce, souvent utilisée par les femmes pour une autoconsommation. En effet, ces plantes sont cultivées autour de la case ou dans le jardin potager en association avec d'autres légumes (tomate, aubergine, poivron).

Possibilités de sélection et d'amélioration intraspécifique

Le gombo est consommé principalement pour ses fruits récoltés immatures (trois à quatre jours après la floraison). Ainsi, dans la plupart des cas, la production totale est peu influencée par celle déjà réalisée car la plante n'a pas à nourrir les fruits jusqu'à la maturité. Les corrélations négatives décrites par Siemonsma (1982a) n'entrent ainsi pas en jeu.

Nos travaux permettent de faire le point sur différents éléments de sélection (Koechlin, 1989): 1) La production de fruits est une fonction complexe dont les deux facteurs limitants sont la quantité de fleurs émises et le taux de nouaison. Ce dernier est très dépendant des conditions de milieu. Le nombre de fleurs émises est le paramètre le plus contrôlable; 2) L'émission de noeuds florifères est constante, sur la tige principale. La production sur les rameaux peut, dans de nombreux cas, être équivalente, voir largement supérieure (cf. *A. caillei*) à celle de la tige. Elle n'intervient par contre jamais en terme de compétition; 3) Les caractères morphologiques liés au déve-

loppement tels que la précocité de floraison, le nombre de rameaux sur la tige, le diamètre de la tige, sont des contributions directes du rendement. Leur comportement en croisement est additif; 4) Les croisements expriment peu de vigueur hybride. Les écarts entre la moyenne des parents et celles des descendants F1 sont souvent inférieurs à 10%. Les caractères étudiés ont une bonne aptitude générale à la combinaison. L'aptitude spécifique est bonne, sauf pour les variables liées au rendement comme le nombre de fruits, le nombre de graines par fruit et le poids des graines.

Si on souhaite faire une amélioration en utilisant des hybrides interspécifiques entre les deux espèces cultivées il faut savoir que: 1) Il n'y a aucune barrière génétique pour l'obtention des plantes F1, quel que soit le sens du croisement; 2) Les plantes sont vigoureuses et florifères mais fortement stériles; 3) Les plantes F2 s'obtiennent mais il est très difficile de produire des descendance par «back cross»; 4) Il y a environ 1% de fruits qui contiennent quelques hybrides F1 naturels entre les deux espèces parmi les fruits que les paysans africains destinent à leur semence. En bref, cette voie d'amélioration est assez délicate mais mérite d'être développée.

L'utilisation des formes spontanées

La production d'hybrides contrôlés nécessite une émasculature. Cette opération, longue et fastidieuse, entraîne, pour la plupart des variétés, une forte abscission (jusqu'à 90%). Nous avons mis au point une méthode qui prend en compte les caractéristiques de la biologie florale et permet d'améliorer très fortement la production d'hybrides (Hamon et Koechlin, 1991b). Associée à l'arrivée de nouvelles introductions (cf. Thaïlande et Sri-Lanka), cela permet d'élargir le champ d'action (Hamon, 1989).

Pendant de nombreuses années, nous n'avons disposé que de quelques formes spontanées: 1) La variété ORS-278 (*A. manihot* ssp. *tetraphyllus*) a été très employée car elle n'est pas limitante pour la production de plantes F1 avec les espèces cultivées (Hamon, 1988). Les plantes, stériles, sont très fructifères. Il a cependant été possible de produire des plantes F2 et F3. Les croisements en retour, par contre, n'ont pas donné de plantules; 2) On trouve chez *A. manihot* des formes qui réagissent comme ORS 278 et d'autres qui ne produisent pas d'hybrides. Il y a également des formes intermédiaires; 3) Pour la première fois des hybrides entre formes cultivées et *A. moschatus* (Orig. Thaïlande) ont été produits.

Conclusions et perspectives

La diversité génétique du genre *Abelmoschus*, disponible en collection, a fortement augmenté au cours de la dernière décennie. Les formes cultivées sont bien représentées. Les formes spontanées sont encore peu fréquentes car seuls les échantillons originaires de Thaïlande (*A. manihot* et *A. moschatus*) ont pu vraiment être multipliés. Les autres espèces, notamment *A. ficulneus*, doivent faire l'objet d'attentions particulières.

L'évaluation de la diversité génétique des espèces cultivées a mis en évidence plusieurs aspects importants: 1) Le polymorphisme morpho-phénologique de l'espèce principale, *A. esculentus*, apparaît globalement assez faible sauf en Afrique de l'Ouest où il est très riche; 2) L'existence, limitée à cette aire géographique, de *A. caillei* en fait un réservoir de polymorphisme exceptionnel et original; 3) Pour les formes cultivées, le polymorphisme isoenzymatique est en général faible ou nul, y compris en Afrique de l'Ouest.

Pour l'amélioration variétale, nous conseillons: 1) Le choix et la sélection d'idéotypes, clairement définis, en fonction des sites et des méthodes culturales; 2) Notre expérience ouest africaine montre qu'il ne faut pas négliger la virose «Leaf Curl» qui est capable d'anéantir complètement la production de *A. esculentus* si cette espèce est semée entre février et avril; 3) Les croisements intraspécifiques qui présentent une forte vigueur hybride sont rares; 4) Les caractères liés au rendement sont de bons critères de sélection.

Les formes spontanées, morphologiquement plus homogènes, renferment: 1) Un polymorphisme isoenzymatique important; 2) Leur utilisation effective, vu le fort pourcentage de stérilité, demeure problématique; 3) La mise au point d'une nouvelle méthode de pollinisation a cependant permis d'améliorer le niveau de production d'hybrides interspécifiques; 4) L'obtention des générations ultérieures, bien qu'encore mal maîtrisée, offre de nouvelles voies de recherche.

Au niveau fondamental, il reste de nombreux travaux à réaliser citons: 1) La connaissance de l'organisation génétique du complexe car la faible représentation de matériel vivant correspondant aux formes spontanées ne permet pas, à l'heure actuelle, de progresser; 2) Le mécanisme de spéciation du genre *Abelmoschus* qui conduit à une augmentation considérable des nombres de chromosomes et à une diminution de la variabilité génétique semble y être associée. C'est un mécanisme biologique original; 3) L'origine génétique de *A. caillei* demeure une énigme. Son apparentement avec *A. esculentus* ne fait pas de doute, par contre l'origine des chromosomes supplémentaires (*A. manihot?*) n'est toujours pas résolue.

L'utilisation de techniques modernes, jusqu'ici peu employées sur les plantes dites «mineures», devrait permettre de faire des avancées significatives si le matériel génétique est disponible. Les marqueurs moléculaires, au niveau de l'ADN sont d'ores et déjà accessibles (De Kochko et Hamon, 1990). La cytofluorométrie de flux, qui permet d'aborder avec une bonne précision les niveaux de ploïdie, est disponible dans quelques grands centres de recherches.

En conclusion, les travaux réalisés par l'ORSTOM et l'IBPGR, entre 1981 et 1989, ont permis d'élargir sensiblement le pool génique disponible pour l'amélioration génétique du gombo et de mieux appréhender l'organisation de la diversité des formes cultivées. De nombreuses questions surgissent des résultats et il apparaît aujourd'hui que l'on peut aller beaucoup plus loin aussi bien au niveau fondamental qu'appliqué.

Références

- Attere, A.F.Y., Ndumba, E.K. et Mubiana, W. 1983. Collecting crops in Zambia. FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl. 56:2-6.
- Bates, D.M. 1968. Notes on the cultivated *Malvaceae*, *Abelmoschus*. *Baileya* 16:99-112.
- Borssum Waalkes, J. Van. 1966. Malesian *Malvaceae* revised. *Blumea* 14(1):1-251.
- Charrier, A. 1984. Genetic Resources of the Genus *Abelmoschus* Med. (Okra). International Board for Plant Genetic Resources, Rome.
- Chevalier, A. 1940. L'origine, la culture et les usages de cinq *Hibiscus* de la section *Abelmoschus*. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* 20:319-328; 402-441.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- Datta, P.C. et Naug, A. 1968. A few strains of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. Their karyological study in relation to phylogeny and organ development. *Beitr. Biol. Pflanz.* 45:113-126.
- Davis, J.I. et Gilmartin, A.J. 1985. Morphological variation and speciation. *Syst. Bot.* 10(4):416-425.
- Fargette, D. 1986. Epidémiologie de la mosaïque africaine du manioc en Côte d'Ivoire. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Paris. Coll. Etudes et Thèses.
- Frankel, O. et Brown, A.H.D. 1984. Current plant genetic resources - a critical appraisal. *In Genetics: New Frontiers. Proc. XV° Int. Congr. Genetics* 4:3-13.
- Giannasi, D.E. et Crawford, D.J. 1986. Biochemical systematics. A reprise. *Evol. Biol.* 20:25-248.
- Gottlieb, L.D. 1982. Conservation and duplication of isoenzymes in plants. *Science* 216:376-380.
- Grubben, G.J.H. 1977. Tropical vegetables and their genetic resources. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.
- Hamon, S. 1988. Organisation évolutive du genre *Abelmoschus* (gombo): co-adaptation et évolution de deux espèces de gombo cultivées en Afrique de l'Ouest. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, coll. TDM n. 46.
- Hamon, S. 1989. Etude de la variabilité génétique des espèces spontanées du genre *Abelmoschus* (gombo) non originaires d'Afrique de l'Ouest. Rapport de convention ORSTOM/IBPGR n. 87-42.
- Hamon, S. and Charrier, A. 1983. Large variation of okra collected in Benin and Togo. FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl. 56:52-58.
- Hamon, S. et Yapo, A. 1985. Perturbations induced within the genus *Abelmoschus* by the discovery of a second edible okra species in West Africa. *Acta Hort.* 182:133-144.
- Hamon, S. et van Sloten, D.H. 1989. Characterization and evaluation of okra. *In Brown, A.D.H., Frankel, O.H., Marshall, D.R. and Williams, J.T. (eds.). The use of crop genetic resources.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 173-196.
- Hamon, S. et Koehlin, J. 1991a. The reproductive biology of okra. 1. Study of the breeding in four okra species. *Euphytica* 53:41-48.
- Hamon, S. et Koehlin, 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., Clément, J.C., Leblanc, J.M. et De Kochko, A. 1986. The cultivated okra in West Africa: collecting missions in Guinea. FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl. 65:34-37.
- Hamon, S., Chomchalow, N., Chantaraprasong, C. et Chomchalow, S. 1987. Collecting *Abelmoschus* germplasm in Thailand. *IBPGR Newsl. Southeast Asia* 11(2):2-6.
- Hamrick, J.L., Linhart, Y.B. et Mitton, J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:173-200.
- Hassan, M.S., Geneif, A.A., Ahmed, M.K., Dinar, H.M. et Attere, F. 1983. Horticultural crops collected in Sudan. FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl. 56:33-40.
- Hassan, M.S., Dinar, H.M., Hussein, S.A. et Geneif, A.A. 1985. Indigenous horticultural germplasm of western Sudan. FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl. 59:4-11.
- Hoehreutiner, B.P.G. 1924. Genres nouveaux et genres discutés de la famille des malvacées. *Candollea* 2:79-90.
- Jalani, B.S. et Graham, K.M. 1973. A study of heterosis in crosses among local and American varieties of okra (*Hibiscus esculentus* L.). *Malays. Agric. Res.* 2(1):7-14.

- Jambhale, N.D. et Nerkar, Y.S. 1981. Inheritance of resistance to okra yellow vein mosaic disease in interspecific crosses of *Abelmoschus*. *Theor. Appl. Genet.* 60:313-316.
- Joshi, A.B., Gadwal, V.R. et Hardas, M.W. 1974. Okra. In Hutchinson, J.B. (ed.). *Evolutionary studies in world crops. Diversity and change in the Indian subcontinent*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, pp. 99-105.
- Kochko, A. de et Hamon, S. 1990. A rapid and efficient method for the isolation of restrictable total DNA from plants of the genus *Abelmoschus*. *Plant Molec. Biol. Rep.* 7(1):3-7.
- Koehlin, J. 1989. Les gombos africains (*Abelmoschus* spp.) Etude de la diversité en vue de l'amélioration. Thèse de l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon, France.
- Martin, F.W. 1982. A second edible okra species, and its hybrids with common okra. *Ann. Bot.* 50:277-283.
- Martin, F.W. 1983. Natural outcrossing of okra in Puerto Rico. *J. Agric. Puerto Rico* 67:50-52.
- Mehetre, S.S., More, D.C. et Thombre, M.V. 1980. Genetics of pigmentation in okra (*Abelmoschus esculentus* L. Moench). *J. of MAU* 5:23-26.
- Second, G. et Trouslot, P. 1980. Electrophorèse d'enzymes de riz. TD ORSTOM n. 120.
- Siemonsma, Y. 1982a. La culture du gombo légume fruit tropical avec référence spéciale à la Côte d'Ivoire. Thèse de l'Université Agronomique de Wageningen (Pays Bas).
- Siemonsma, Y. 1982b. West African okra. Morphological and cytological evidence for the existence of a natural amphiploid of *A. esculentus* and *A. manihot*. *Euphytica* 31(1):241-252.
- Soltis, D.E. 1982. Allozymic variability in *Sullivantia* (*Saxifragea*). *Syst. Bot.* 7(1):26-34.
- Stevens, J.M.C. 1988. Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik, un gombo d'Afrique de l'Ouest et Centrale. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. (Paris)*, 4^e série, 10, section B, Adansonia, 2:137-144.
- Stevens, J.M.C. 1990. Description des gombos cultivés. In *Légumes traditionnels du Cameroun, une étude agro-botanique*. Wageningen Agric. Univ. Papers 90-1:158-172.

Summary

Potential improvement of okra (Abelmoschus spp.) through the study of its genetic resources

Between 1981 and 1989, the International Board for Plant Genetic Resources (IBPGR) and the Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM) jointly conducted several pieces of research on the genetic diversity of the genus *Abelmoschus* (okra). This article summarizes previous work and reviews collecting, characterization and breeding activities. The available genetic diversity has been significantly increased both for cultivated forms (*A. esculentus* and *A. caillei*) and wild species (*A. moschatus* and *A. manihot*). Among the most significant results, an isozyme analysis has revealed a much greater diversity among wild forms than cultivated ones; also, there is a greater richness in varietal types in western Africa, where the two cultivated species are grown together. The choice of ideotypes for breeding should depend upon the particular objectives. Hybrid vigour is often low and several characters are additive. The use of wild species faces, except in a few cases, problems of germplasm availability in widecrossing, as well as sterility problems in backcrossing. Finally, the possible contribution of new technologies is discussed.

Resumen

Mejoramiento potencial del gombo (Abelmoschus spp.) mediante el estudio de sus recursos genéticos

Entre 1981 y 1989, el Consejo Internacional de Recursos Fitogenéticos (IBPGR) y el Instituto francés de investigaciones científicas para el desarrollo en cooperación (ORSTOM) llevaron a cabo conjuntamente varias investigaciones en que se ocuparon de la diversidad genética del género *Abelmoschus* (gombo). En este artículo, tras resumir los trabajos anteriores, se pasa reseña a las actividades de recolección, caracterización y mejoramiento. Se ha aumentado considerablemente la diversidad genética existente tanto para formas cultivadas (*A. esculentus* y *A. caillei*), y las especies silvestres (*A. moschatus* y *A. manihot*). Entre los resultados más notables, un análisis de isozimas ha revelado una diversidad mucho mayor entre las formas silvestres que en las cultivadas; asimismo, hay una mayor riqueza de tipos varietales en África occidental, donde se plantan juntas las dos especies cultivadas. Por lo que respecta al mejoramiento, la opción de ideotipos dependerá de los objetivos que concretamente se persigan. El vigor híbrido es a menudo bajo y varios caracteres son de tipo aditivo. El empleo de especies silvestres presenta, salvo en algunos casos, problemas de disponibilidad de germoplasma para cruzamientos amplios, así como graves problemas de esterilidad en retrocruces. Por último, se analiza la posible contribución de las nuevas tecnologías.